

Travaux du Laboratoire de Zoologie de la Faculté des Sciences  
de Montpellier et de la Station zoologique de Cette.

1<sup>re</sup> SÉRIE. — 5<sup>me</sup> VOLUME.

---

---

RECUEIL DES MÉMOIRES

SUR LA

# MORPHOLOGIE DES ÉLÉMENTS SEXUELS

ET SUR

## LA NATURE DE LA SEXUALITÉ

PAR

Le D<sup>r</sup> Armand SABATIER,

PROFESSEUR A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE MONTPELLIER,  
LAURÉAT DE L'INSTITUT.

---

MONTPELLIER

CAMILLE COULET, LIBRAIRE-ÉDITEUR

LIBRAIRE DE LA BIBLIOTHÈQUE UNIVERSITAIRE, DE L'ÉCOLE NATIONALE D'AGRICULTURE  
ET DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES ET LETTRES,  
5, GRAND'RUE, 5.

PARIS

ADRIEN DELAHAYE & E. LECROSNIER, LIBRAIRES-ÉDITEURS

Place de l'École-de-Médecine, 23.

1886

*Bibliothèque  
Joseph Girard*

## AVANT-PROPOS

---

J'ai réuni dans ce volume la série de Mémoires que j'ai publiés, dans le cours de ces dernières années, sur la formation et la signification des éléments reproducteurs et sur la nature de la sexualité. Je ne me dissimule pas les inconvénients que présente la publication de Mémoires parus à des dates assez éloignées, sur un même sujet. Dans la suite prolongée des recherches, il est impossible que les conceptions ne subissent pas, tout au moins dans les détails, quelques modifications ; et il peut y avoir parfois contradiction entre les travaux qui commencent le volume et ceux qui se trouvent à la fin. Tel n'est pas le cas de la présente publication. Mais je dois cependant prévenir le lecteur que la suite de mes observations a légèrement modifié mes vues sur la spermatogénèse telles que je les avais exposées dans mon premier Mémoire sur les Annélides, et que pour moi ce phénomène se réduit à deux processus essentiels :

1° Multiplication par division des cellules mères ou ovules mâles pour former les protospERMoblastes ;

2° Différenciation au sein du protoplasme et tout autour du noyau des éléments (deuto-spermoblastes) qui deviendront le point de départ des spermatozoïdes. Autour de ces deux processus essentiels gravitent, dirai-je, des processus secondaires qui peuvent ajouter quelques caractères particuliers à la spermatogénèse de tel ou tel type animal, mais qui n'entraînent pas une modification réelle du processus général.

D'autres travaux, dont les conclusions ont déjà paru dans les Comptes rendus de l'Institut, seront incessamment publiés et apporteront leur part de confirmation aux conceptions déjà exposées dans ce volume.

Montpellier, 18 mars 1886.

A. SABATIER.

---

Ce volume étant un recueil de Mémoires parus à différentes époques, il en est résulté dans la pagination du texte et dans le numérotage des planches des erreurs qui pourraient embarrasser le lecteur. Aussi devons-nous le prévenir que chaque Mémoire est immédiatement suivi des planches qui s'y rapportent, et que ces dernières seules ont trait aux indications et renvois du texte.

---

DE

# LA SPERMATOGÉNÈSE CHEZ LES ANNÉLIDES

(Pl. I et II.)

---

La question de la spermatogénèse est, on peut le dire, une question actuelle. Des études comparatives se font et se publient sur tous les modes de développement des spermatozoïdes, et l'on réunit ainsi des matériaux pour une formule générale du processus de formation des éléments figurés du sperme, et pour une détermination de la signification morphologique des éléments cellulaires qui leur servent de point de départ.

Dans ce même Recueil, notamment, ont paru d'excellents mémoires du D<sup>r</sup> Mathias Duval sur la Spermatogénèse chez l'Helix, chez la Paludine, et chez la Grenouille. Mon unique intention, dans ce court mémoire, est de rapporter ici quelques observations que j'ai eu l'occasion de faire sur des Annélides, en y ajoutant quelques réflexions.

Au mois de mars dernier, j'eus l'occasion, à Cette, où vient de se fonder un Laboratoire de Zoologie marine, annexe de la Faculté des Sciences de Montpellier, d'observer une Salmacina, petite Annélide de la famille des Serpuliens, dans les poches séminales de laquelle se trouvaient des éléments divers dont je vais faire la description :

1<sup>o</sup> Des éléments en forme de mûres ou polyblastes (Pl. I *fig.* 1), composés de 25 à 30 bourgeons ou spermoblastes disposés symétriquement autour d'un point central, tous égaux, et présentant dans leur ensemble la forme d'une morula régulière provenant d'une segmentation égale. Ces bourgeons en massue sont composés d'une masse de protoplasma sans enveloppe, pré-

sentant dans la partie centrale un noyau peu distinct sans l'emploi des réactifs colorants, et qui paraît plutôt dans ces conditions une différenciation évidente du protoplasma qu'un noyau à contours bien délimités (*fig. 1'*). Au centre de ce noyau se trouve un nucléole brillant et très réfringent. Je n'ai pas suivi le mode de genèse de ces bourgeons, que je désigne ici comme *spermoblastes de la première génération* ou *protospermoblastes* ; mais la nature peu différenciée de leur noyau me porte à penser qu'ils proviennent d'une cellule mère, ou cellule épithéliale, non pas par voie de segmentations progressives du noyau primitif de la cellule mère [Spermatogone (La Valette Saint-Georges, Meyer), Spermatospore (Blomfield)], comme dans la segmentation ordinaire de l'œuf, mais plutôt par une production endogène de noyaux dans le protoplasme de la cellule mère. On sait que des noyaux secondaires se forment ainsi autour du noyau principal dans la cellule germigène des Dyciemides rhombogènes, pour produire de prétendus embryons infusoriformes, qui pourraient bien être des spermatozoïdes ou des spermatophores d'une structure complexe.

Je puis ajouter à l'appui de mon opinion que le D<sup>r</sup> Mathias Duval a observé cette production endogène des noyaux dans le processus ordinaire de formation des spermatoblastes chez l'Helix.

Dans ces derniers cas (Dyciemides, Helix), le protoplasme de la cellule mère bourgeonne pour former les spermatoblastes autour des noyaux de nouvelle formation, et s'épuise dans cette création. Le noyau primitif ou principal reste seul, environné d'une certaine atmosphère de protoplasme. Ce dernier devient fortement granuleux et tend à se détruire et à disparaître. C'est également ce qui se produit dans ces polyblastes spermatiques de la Salmacina. Aussi les spermoblastes sont-ils réunis par des pédicules de protoplasme, qui deviennent d'autant plus minces que les bourgeons sont plus développés ; le noyau central, dont on ne peut constater la présence dans les polyblastes à bourgeons nombreux et le protoplasme granuleux, constituent le protoblastophore qui se détruit et disparaît chez les polyblastes,

dont quelques spermoblastes se sont détachés, en vertu d'un processus que j'exposerai plus loin (*fig.* 10, 11, 12).

Les premiers bourgeons, nés en nombre assez considérable autour de la cellule mère, donnent ensuite naissance, par division, à une morula dont les bourgeons sont à la fois plus minces et plus nombreux. C'est ce que je crois pouvoir conclure de la présence d'un nombre assez considérable de morula semblables à celles de la figure 1''.

Ce qui appuie l'opinion que je viens d'émettre, c'est que les spermoblastes de la morula (*fig.* 1) sont à la fois moins nombreux, plus volumineux, moins saillants et moins pédiculés que ceux de la morula 1''. Ces derniers, particulièrement représentés (*fig.* 1'), sont claviformes et ont un fin pédicule, tandis que ceux de la *fig.* 1 sont rattachés à la morula par une base protoplasmique d'une épaisseur notable.

2° On trouve en assez grand nombre des morula ou polyblastas composées d'un petit nombre de spermoblastes, et dont il convient de préciser la description et la signification. Ces morula peuvent se composer de deux, trois, quatre et plus, de spermoblastes plus volumineux que ceux de la *fig.* 1, réunis entre eux par un mince pédicule (*fig.* 10, 11, 12, 13). Au premier abord, il semblerait logique de considérer ces groupes relativement simples de spermoblastes comme représentant des états successifs de division des spermatospores ou cellules mères. Mais plusieurs raisons s'y opposent.

Il faut remarquer, en effet, que les gros spermoblastes de ces polyblastas présentent un pédicule relativement mince qui contraste avec le pédicule large de la morula de la *fig.* 1. Cette ténuité du pédicule existe aussi bien dans les morula composées de douze ou treize spermoblastes, que dans celles de quatre, ce qui exclut l'idée que le sillon de séparation des spermoblastes s'est creusé à mesure que s'accroissait, par division, le nombre des spermoblastes. C'est là pourtant ce qui doit avoir lieu, et ce qui a lieu en effet, ainsi que le prouve l'examen comparé des morula (*fig.* 1 et *fig.* 1'' et 1'). Ces figures mon-

trent clairement, en effet, que le sillon de séparation des spermoblastes devient de plus en plus profond à mesure que l'on observe des spermoblastes plus avancés dans leur développement. Il y a déjà là une présomption en faveur de cette opinion, que les morula à gros spermoblastes rares des *fig. 10, 11, 12*, représentent un état plus avancé que les morula *fig. 1 et 1''*.

L'analogie vient d'ailleurs démontrer que les polyblastes (*fig. 1*) ne se développent point par une segmentation régulière des spermatospores, passant par les stades 2, 4, 8, 16, mais bien par l'apparition simultanée, à la surface du spermatospore, d'un nombre assez considérable de bourgeons, d'abord peu saillants, et qui prennent peu à peu l'aspect claviforme en accentuant leur saillie.

C'est ainsi, par exemple, que se forment les morula chez le lombric, ainsi que nous le verrons plus loin.

Mais si les polyblastes à gros spermoblastes rares ne sont point des phases de début dans la formation des spermoblastes, quelle est leur origine et leur signification? C'est ce que nous allons examiner.

Parmi les polyblastes, on en remarque un certain nombre dont les spermoblastes sont de volume inégal, et moins nombreux que dans les morula *fig. 1 et 1''*. Les bourgeons de moindre volume sont égaux à ceux de la *fig. 1''*, représentés en *fig. 1'*.

Les plus volumineux (*fig. 2*) sont renflés, presque sphériques, et exactement comparables à ceux des *fig. 11, 12*. Dans le groupe, se trouvent des bourgeons de volumes intermédiaires à ces extrêmes. Tous ces bourgeons sont finement pédiculés, comme dans les morula *fig. 11 et 12*.

On trouve en outre dans la préparation un nombre assez considérable de cellules (*a fig. 2 bis*) sphériques, exactement semblables pour l'aspect du protoplasma, du noyau, du nucléole, et pour le volume aux gros bourgeons *a* de la *fig. 2*.

On ne peut douter que ces derniers bourgeons ne donnent, en se détachant du groupe, naissance à ces cellules sphériques, com-

posées comme eux d'une masse de protoplasma sans enveloppe avec un noyau peu distinct et un nucléole brillant.

Il est donc permis d'affirmer que les polyblastes de la *fig. 1''*, arrivés à un certain point de leur développement, voient quelques-uns de leurs bourgeons grossir, se développer, et se détacher ensuite quand ils sont arrivés à un volume déterminé. Les bourgeons d'une même polybaste ne grossissent pas tous en même temps; et comme ils se détachent du groupe au fur et à mesure de leur maturité, il en résulte que les polyblastes deviennent de moins en moins compliqués, et qu'à la fin il reste des groupes de quatre et même de deux bourgeons ou spermoblastes gros, volumineux, finement pédiculés, et sur le point de se séparer eux-mêmes (*fig. 11, 12, 13*).

Si nous portons maintenant notre attention sur les petites cellules sphériques de la *fig. 2 bis*, nous nous apercevons qu'elles subissent des modifications exactement semblables à celles que nous avons décrites dans les grands spermatozoïdes primitifs ou de la première génération. Aussi les désignerons-nous comme spermatozoïdes de la deuxième génération. On trouve, en effet, de ces sphères dont la surface devient légèrement inégale et commence à se couvrir de bourgeons à peine saillants (*fig. 3*). Puis ces bourgeons deviennent plus saillants et se multiplient, ce qui donne aux spermatozoïdes l'aspect framboisé de la *fig. 4*. Enfin les saillies ou spermoblastes de la deuxième génération ou *deutospermoblastes* s'accroissent davantage, mais sans acquérir, même de loin, la profondeur des sillons de séparation des spermoblastes de la première génération. La framboise prend l'aspect de la morula (*fig. 1*), mais sans aller plus loin. Chacun des petits bourgeons présente au centre un petit noyau réfringent que les réactifs colorés mettent en évidence. Il est probable que les premiers apparus de ces noyaux ont une origine endogène, comme les premiers des spermoblastes de la *fig. 1*; mais ils se multiplient ensuite probablement par division. D'ailleurs, le noyau du spermatozoïde est peu distinct.

Bientôt, du sommet de chacun des petits bourgeons s'élève un cil d'abord très court et très délicat (*fig. 5*). Ces cils, qui sont immobiles, s'allongent ensuite progressivement, ce qui produit des corps semblables à ceux des *fig. 7, 7'*. On y distingue une masse centrale finement granuleuse, à la surface de laquelle les bourgeons ont progressivement diminué de volume et ont donné lieu à de petites saillies de protoplasme renfermant chacune un petit noyau brillant, et surmontées par un cil extrêmement fin et difficile à apercevoir (*fig. 7''*).

On voit que le protoplasme des bourgeons des morula de la *fig. 4* s'est allongé pour former le cil, et que la couche, s'étant amincie, permet d'apercevoir au centre le petit noyau. Plus tard, le cil s'allonge progressivement, absorbant pour son accroissement toute la couche de protoplasma qui entoure le petit noyau, et celui-ci reste à nu et représente alors un véritable spermatozoïde encore fixé, et composé d'une tête très petite, formée par le noyau du bourgeon et par un cil assez long et très grêle, très délicat (*fig. 6*). Ces spermatozoïdes, fixés à la surface du spermatospore de la deuxième génération, s'en détachent peu à peu et laissent cette dernière de plus en plus dépouillée (*fig. 8*). Enfin, quand ils ont tous disparu, il ne reste de la morula secondaire qu'une masse pâle (*fig. 9*) à contours peu nets, finement granuleuse, qui représente le blastophore de la deuxième génération ou deutoblastophore amoindri, devenu granuleux et en voie de se résorber.

Si l'on compare la spermatogénèse chez la *Salmacina* avec celle que Blomfield (*Quart. Journal of microsc. Science*, 1880) a décrite chez le lombric, on remarquera bien des points de ressemblance; mais on sera surtout frappé des différences importantes qui semblent exister entre les deux cas.

Chez le lombric, d'après Blomfield, les cellules mères ou spermatospores détachés des bourgeons cellulaires qui représentent les testicules, tombent dans les vésicules séminales, et y subissent les modifications suivantes : Le noyau de chaque cellule se segmente successivement, de manière à produire des cellules à noyaux multiples. Le protoplasma de la cellule s'accumule au-

tour de ces noyaux, de manière à constituer des polyblastes dont les spermatoblastes, d'abord gros et peu nombreux, se subdivisent et diminuent de volume progressivement, par suite de la segmentation de leurs noyaux.

De là résulte une morula ou polyblaste dont les spermoblastes attachés à la surface de la cellule primitive, devenue granuleuse, se transforment directement en spermatozoïdes pourvus d'une tête constituée par le noyau du spermoblaste et d'une queue qui est le résultat de l'élongation progressive du protoplasma qui entourait le noyau. Quand les spermatozoïdes ont atteint leur complet développement, ils se détachent, laissant à nu une masse granuleuse à contours peu nets, le blastophore, composée du noyau de la cellule mère recouvert d'une certaine quantité de protoplasma granuleux qui se résorbe.

Il résulterait de là que, tandis que chez la *Salmacina* il y a succession de deux générations de polyblastes, chez le lombric la première génération de polyblastes existerait seule et les spermatozoïdes proviendraient directement des spermoblastes de la première génération.

Il y aurait donc entre les deux processus une différence remarquable, qui a d'autant plus raison d'étonner chez des animaux dont la parenté n'est pas douteuse, que les processus de spermatogénèse paraissent avoir dans toute la série animale une uniformité assez prononcée.

Je n'ai pas cru devoir accepter sans contrôle un semblable résultat, et j'ai repris l'étude de la spermatogénèse chez les lombrics.

Voici ce que j'ai observé :

En ouvrant les poches séminales des lombrics successivement pendant les mois d'automne, d'hiver, de printemps, on trouve, nageant dans le liquide, un nombre très considérable d'éléments à des degrés de développement très variés et permettant de saisir tous les degrés du processus de la spermatogénèse.

On y trouve :

1° De grandes cellules de formes variées, le plus souvent allongées, elliptiques, irrégulières, à noyaux multiples, ayant en

moyenne  $0^{\text{mm}},04$  de diamètre et renfermant de 10 à 30 noyaux environ, de  $0^{\text{mm}},004$  chacun; chaque noyau renferme un petit granule central brillant. Ces noyaux sont situés près de la surface de la cellule, et le protoplasma cellulaire finement granuleux tend à se grouper autour de chacun des noyaux. Il en résulte des sallies qui donnent aux cellules un aspect plus ou moins framboisé (*fig. 15, a, b, c*).

2° A côté de ces cellules multinuclées se trouvent des polyblastes formés de spermoblastes assez nombreux, de 10 à 30, et dont le pédicule plus ou moins étroit est attaché à une masse centrale granuleuse qui ne peut être aperçue que sur les polyblastes dont quelques spermoblastes se sont déjà détachés (*fig. 17, a, b, c, d, e, f*); chaque spermoblaste a  $0^{\text{mm}},0085$  de diamètre. Le noyau a  $0^{\text{mm}},004$  et renferme un nucléole central brillant.

Comme on observe tous les degrés intermédiaires entre les cellules multinuclées et les polyblastes à spermoblastes finement pédiculés, on ne peut douter que ces derniers ne soient le résultat du développement des premières.

3° On trouve aussi en très grand nombre, chez certains lombrics, à la fin de décembre et au commencement de janvier, des polyblastes composés de spermoblastes de dimensions différentes. Les uns, les plus nombreux, ont conservé leurs dimensions primitives; mais à côté d'eux quelques autres ont beaucoup grossi et ont atteint  $0^{\text{m}},02$  de diamètre (*fig. 18, a, b, c, d, e, f, g*).

On trouve des groupes renfermant à côté des spermoblastes de dimensions ordinaires, 1, 2, 3 ou 4 spermoblastes de dimensions variées. Les gros spermoblastes sont devenus clairs, finement granuleux, et leur noyau devient très peu apparent; dans beaucoup d'entre eux, il semble même avoir disparu. Enfin, dans les plus gros d'entre eux, on voit apparaître un nombre assez considérable de noyaux placés tous près de la périphérie, encore peu apparents et ayant environ  $0^{\text{m}},002$  de diamètre (*fig. 18, a, c*).

Parmi les polyblastes ainsi constitués, on en remarquera un certain nombre sur lesquels se voit très clairement, au point d'union des gros et petits spermoblastes, une masse informe et

déchiquetée de protoplasma très granuleux. Ce sont les restes de la cellule mère ou spermatospore constituant le blastophore de Blomfield, et mis à découvert en ce point par le détachement antérieur de quelques spermoblastes.

4° En effet, les spermoblastes devenus gros et pourvus de noyaux multiples superficiels se détachent du polyblaste, et l'on en trouve un certain nombre, dans la préparation, n'ayant encore subi aucune modification et presque tous porteurs, sur un point de leur surface, d'un fragment plus ou moins volumineux du protoplasma granuleux du blastophore ou cellule mère, fragment qui a été emporté par le spermoblaste qui y adhérait. On trouve même des masses granuleuses du blastophore ne supportant qu'un petit nombre de spermoblastes gros ou petits, et présentant parfois un noyau flétri plus ou moins apparent (*fig. 19, a, b, c, d, e, f*).

On trouve encore des polyblastes ne comprenant que quelques spermoblastes de grandes dimensions mais inégaux (*fig. 20, a, b, c, d*).

5° Enfin, les spermatoblastes volumineux et libres deviennent à leur tour des polyblastes de la deuxième génération. Ils grossissent, atteignent environ 0<sup>mm</sup>,03 de diamètre ; leurs petits noyaux se multiplient et sont de 0,001 à 0,002. Ces noyaux, placés à la surface, provoquent la formation de petits spermoblastes de la deuxième génération ou deutospérmoblastes (*fig. 21, a, b, 22, 23, a, b, c*). Ces petits spermoblastes se développent en spermatozoïdes en passant par des conformations de plus en plus allongées du protoplasme et du noyau (*fig. 24, 25, 26*). Au centre, se trouve le blastophore granuleux, appelé à rester isolé et à se résorber après que les spermatozoïdes se seront détachés : c'est le deutoblastophore.

Les observations qui précèdent m'autorisent à dire qu'il existe, chez le Lombric comme chez la Salmacina, une succession de deux générations de polyblastes. C'est là un fait dont Blomfield ne s'est pas rendu compte, et qui pourrait bien être d'une généralité assez marquée.

Il y a, dans la spermatogénèse chez la Grenouille, certains faits notés par les différents observateurs, mais interprétés d'une manière assez obscure et contradictoire par eux, qui trouveraient dans le processus de succession de deux générations de polyblastes une explication très satisfaisante.

C'est ainsi que le D<sup>r</sup> Mathias Duval<sup>1</sup> distingue, chez la Grenouille, les *ovules mâles* de ce qu'il appelle les *noyaux* ou *cellules granuleuses*, et considère les premiers comme une transformation, un état plus avancé des seconds. C'est là une interprétation que je ne puis accepter, attendu que les dessins de l'auteur ne sauraient autoriser une semblable conclusion, qui est d'ailleurs fortement contredite par les observations de La Valette Saint-Georges, Balbiani<sup>2</sup>, et par celles de Blomfield<sup>3</sup>. Il ressort clairement des figures de Mathias Duval, aussi bien que de celles de Blomfield, que les spermatozoïdes naissent du protoplasme d'une *cellule granuleuse* (Duval), qui est le même élément que les *noyaux superficiels* de Blomfield. Par conséquent, ces derniers éléments ne sauraient devenir des ovules mâles ou spermatozoïdes de Blomfield.

L'interprétation la plus rationnelle et la plus légitime consiste à considérer les ovules mâles, ou spermatozoïdes, comme appelés à fournir une première génération de spermoblastes, c'est-à-dire à devenir les polyblastes de la première génération, représentant les ovules mâles recouverts d'un petit nombre de cellules granuleuses. Ces dernières sont les protospermoblastes qui produisent, par leur face interne, un nombre considérable de noyaux ou deutospERMoblastes. Le tout constitue les *grands kystes* qui font saillie dans le canicule spermatique, et sont formés par l'ensemble des deutopolyblastes. Les protospermoblastes sont plus saillants à la surface du kyste, d'où le nom de noyaux super-

---

<sup>1</sup> Mathias Duval ; *Recherches sur la spermatogénèse chez la Grenouille* (*Revue des Sciences naturelles*, septembre 1880).

<sup>2</sup> Balbiani ; *Leçons sur la génération des Vertébrés*, 1879.

<sup>3</sup> Blomfield ; *The development of spermatozoa* (*Quart. Journal of. microscop. Science*, July 1881).

ficiels que leur donne Blomfield, qui les représente comme formés par un noyau entouré d'une atmosphère de protoplasma granuleux.

Chacun des spermoblastes de la première génération subit ce genre de processus, et tout le kyste finit par être transformé en cellules granuleuses superficielles recouvertes à l'intérieur de spermatozoïdes. Cette interprétation convient parfaitement aux diverses figures données par Mathias Duval, et en particulier aux *fig.* 2, 3, 4, 5, 6, 23, 25, 26, 31, 32, 37, 38 de la Pl. XXV, du mémoire de Blomfield.

Ces observations me semblent permettre également de donner une interprétation rationnelle des faits si étonnamment expliqués par Balbiani. Les éléments ovulaires mâles et femelles, à la conjugaison desquels il attribue la formation des spermatozoïdes, me paraissent n'être au fond que les représentants des deux générations successives de blastophores.

Dans le cas de la Grenouille par exemple, les ovules femelles primordiaux de Balbiani, qui sont les *spermatogonies* de La Valette Saint-Georges, peuvent être considérés plus justement, à mon point de vue, comme des blastophores de la première génération, autour dequels se sont formés, par bourgeonnement, les cellules du spermatocyste de La Valette Saint-Georges, ou ovules mâles de Balbiani (cellules épithéliales), qui pour moi sont les spermatoblastes de la première génération. Ceux-ci donneront à leur tour, par bourgeonnement, des spermatoblastes de la deuxième génération, destinés à se transformer directement en spermatozoïdes. Il est d'ailleurs remarquable que La Valette considère les cellules du spermatocyste comme résultant de la prolifération du noyau de la spermatogonie, donnant naissance à plusieurs petits noyaux qui, s'entourant chacun d'une couche de protoplasma, constituent le spermatocyste. Il est non moins remarquable que Balbiani <sup>1</sup> considère les cellules pédonculées qui remplissent les spermatocystes de la Grenouille (spermatoblastes de la deuxième

---

<sup>1</sup> Balbiani ; *loc. cit.*, pag. 218.

génération *mihî*) comme provenant, non de la multiplication de la spermatogonie primitive, ainsi que le veut La Valette Saint-Georges, mais d'un bourgeonnement de l'une des cellules du follicule chez la Grenouille, et de toutes chez les Plagiostomes (spermatoblastes de la première génération *mihî*).

La description de la spermatogénèse chez les Plagiostomes, telle que la décrit Balbiani, trouve également une interprétation très rationnelle dans le fait de la succession des deux générations de spermoblastes.

Je puis en dire autant de la spermatogénèse des Vertébrés supérieurs, y compris les Mammifères. En un mot, ce que Balbiani considère comme les ovules primordiaux entourés de cellules épithéliales, ou mieux comme de jeunes follicules de Graaf mâles, ne sont que des polyblastes de la première génération, tandis que les amas cellulaires formant les spermatocystes de La Valette, ou les cellules dites épithéliales recouvertes de bourgeons pyri-formes de Balbiani, sont les polyblastes de la deuxième génération.

Je résume dans le Tableau ci-après ces assimilations, assez difficiles à saisir à cause de la variété des nomenclatures.

Ce tableau, qui établit clairement les assimilations à faire entre les divers éléments du processus de quelques théories de spermatogénèse chez les Plagiostomes et chez la Grenouille, permet de reconnaître combien mes observations contribuent à concilier les observations et la théorie de La Valette Saint-Georges avec celles de Balbiani.

Elles démontrent ce que chacune de ces théories a de vrai, et réunissent tous ces éléments positifs en un même tout qui représente un processus simple, comme le sont généralement ceux de la nature.

Il est, en effet, remarquable que le processus de la spermatogénèse, tel que le montrent mes propres observations, réunit clairement dans un même ensemble des faits partiellement observés par La Valette Saint-Georges, Balbiani et Blomfield. C'est ainsi que La Valette a constaté la naissance des cellules du sper-

matocyste par bourgeonnement superficiel de la spermatogonie, ce qui correspond exactement à la formation des protospermoblastes par bourgeonnement à la surface du spermatospore. C'est ainsi encore que Balbiani a constaté le bourgeonnement des cellules filles pédonculées ou spermatozoïdes à la surface de chacune des cellules du follicule, ce qui est exactement d'accord avec le bourgeonnement des deutospérmoblastes ou spermatozoïdes, à la surface de chacun des protospermoblastes. Il n'est d'ailleurs pas douteux que Blomfield ait observé le même fait sans se rendre compte de sa signification, puisque les *fig. 37, 38* de la *Pl. XXV* qui accompagne son mémoire dans le *Quarterly Journal* (figures reproduites ici, *fig. 32 et 33*), montrent clairement les deutospérmoblastes ou spermatozoïdes de la Grenouille disposés en rayonnant à la surface d'un de ses *noyaux superficiels* et sont accompagnées de ces légendes significatives : *s-n. superficial nuclei, in 32 the spermatoblasts may be seen coming into connection with these bodies* ; et *fig. 33* : « *Spermatoblast arranged round* » *one of these superficial nuclei, wich has now become the blas-* » *tophoral cell.* ». J'ai démontré en effet que les protospermoblastes deviennent bien les deutoblastophores, porteurs des deutospérmoblastes ou spermatozoïdes.

Je n'ai pas besoin d'insister davantage sur ce que présentent d'intéressant les observations qui précèdent, et sur l'application que j'en ai faite à l'intelligence des théories diverses et parfois difficilement admissibles qui ont été données du processus de la spermatogénèse. Je me borne à engager les Naturalistes qui s'occupent de cette question à relire les Leçons de Balbiani sur la génération des Vertébrés, en ayant présentes à l'esprit les observations qui précèdent sur la spermatogénèse de la *Salmacina* et du *Lombric*.

Il n'y aurait pas lieu de s'étonner que l'interprétation si simple, si rationnelle, que je donne des faits, leur parût devoir s'appliquer aux observations du professeur du Collège de France, et devoir être préférée à l'interprétation réellement si tourmentée, si inutilement compliquée, de cet embryologiste distingué. Ce

résultat me paraît d'autant plus probable que l'existence de deux générations successives d'éléments cellulaires est parfaitement en harmonie avec la multiplicité incalculable des éléments du sperme.

Cette faculté de multiplication, portée à un si haut degré, mérite de fixer l'attention, car elle rappelle la rapidité de multiplication des éléments embryonnaires, rapidité dont les éléments reproducteurs de l'adulte paraissent avoir conservé le souvenir et le privilège.

Je tiens à faire remarquer que, soit chez le Lombric, soit chez la Salmacina, la tête du spermatozoïde m'a toujours paru très nettement provenir du petit noyau du spermatoblaste, et la queue être formée simplement de l'élongation du protoplasma. Ce sont là des résultats qui sont en contradiction avec les opinions émises dans des mémoires d'une vraie valeur, publiés dans ce même Recueil par le D<sup>r</sup> Mathias Duval <sup>1</sup>.

Pour cet honorable Auteur, chez ces Invertébrés, la tête du spermatozoïde n'est pas formée par un noyau proprement dit, par le noyau du spermatoblaste, mais par ce qu'il appelle le *corpuscule céphalique*, c'est-à-dire un renflement apparaissant dans le voisinage de ce noyau. En outre, la queue du spermatozoïde résulterait, non pas simplement de l'élongation du protoplasma du spermatoblaste, mais apparaîtrait « d'emblée dans » le *protoplasma* par une sorte de différenciation de substance, » par une sorte de production endogène, de genèse. »

La production du corpuscule céphalique, admise par La Valette Saint-Georges sous le nom de *corps nucléolaire* chez les Arthropodes, les Mollusques et d'autres Invertébrés, par Balbiani et par Bütschli chez les Insectes, n'a pu être observée depuis par le D<sup>r</sup> Mathias Duval chez la Grenouille <sup>1</sup> et même chez les Insectes, ce

---

<sup>1</sup> Mathias Duval; *Recherches sur la spermatogénèse étudiée chez quelques Gastéropodes pulmonés.* (Revue des Scienc. natur., décembre 1878.) — *Études sur la spermatogénèse chez la Paludine vivipare.* (Revue des Sciences naturelles. septembre 1879.)

qui a éveillé des doutes sérieux dans l'esprit de l'auteur sur la réalité de cette formation chez les Invertébrés.

D'ailleurs, dans un mémoire récent <sup>2</sup> sur le développement des spermatozoïdes chez l'*Helix*, Blomfield a toujours vu le noyau du spermatoblaste former la tête du spermatozoïde, et n'a jamais constaté la production d'un corpuscule céphalique. Il a fait la même observation pour le *Lombric* et la Grenouille.

Mes études sur les *Lombrics*, sur la *Salmacina*, m'ont conduit au même résultat, que de nouvelles recherches chez l'*Arion rufus* m'ont permis de généraliser.

Quant à la formation *endogène* du filament spermatique, je crois pouvoir la considérer comme un effet des réactifs sur un petit nombre de spermatozoïdes en voie de formation. Blomfield ne l'a observée ni chez le *Lombric*, ni chez l'*Helix*, ni chez la Grenouille. Le D<sup>r</sup> Duval ne l'a pas retrouvée chez la Grenouille. Je dois à mon tour déclarer que, soit chez le *Lombric*, soit chez la *Salmacina*, soit chez l'*Arion rufus*, j'ai toujours vu le protoplasma s'effiler peu à peu en filament; et il ne m'est jamais arrivé de constater, soit l'existence d'un filament noyé dans la masse de protoplasme du spermatoblaste, soit la présence du noyau de ce dernier, qui, au lieu de former la tête du spermatozoïde, se serait porté vers l'extrémité renflée du spermatoblaste.

Chez l'*Arion rufus* notamment, j'ai vu des spermatozoïdes à divers degrés de développement. Tous étaient formés par une extrémité centrale attachée au blastophore et ayant un noyau et un nucléole très évidents, dans les périodes peu avancées du développement (*fig.* 21, 22, 23). Plus tard le nucléole disparaissait, et il ne restait qu'un noyau entouré d'une légère couche de protoplasme en forme de serpette et constituant la tête (*fig.* 24, 25, 26). Quant au filament, il résultait nettement de l'effilement

---

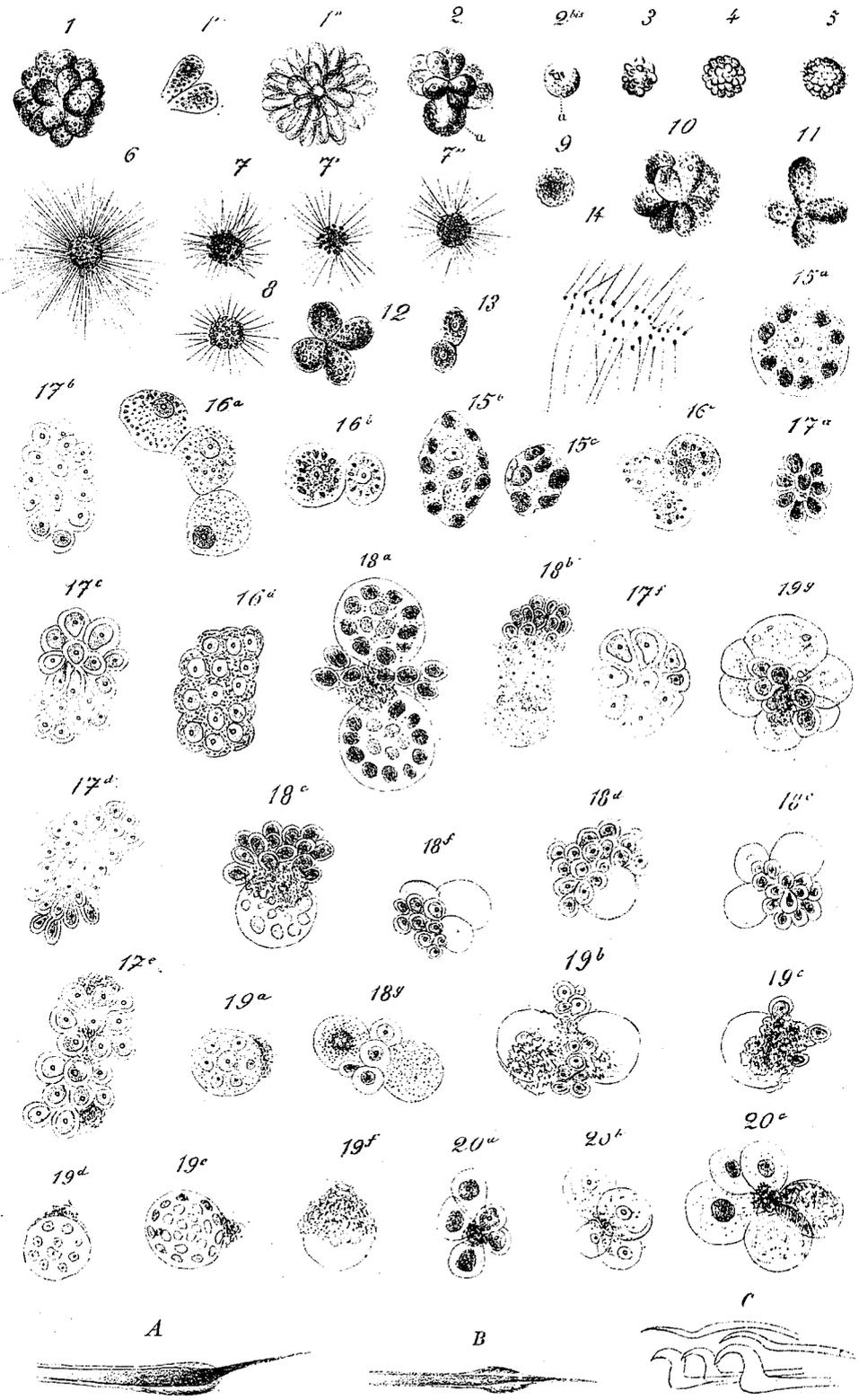
<sup>1</sup> Mathias Duval; *Spermatogénèse chez la Grenouille* (*Revue des Sc. naturelles*, septembre 1880).

<sup>2</sup> Blomfield; *The development of the spermatozoa* (*Quart. Journ. of microsc. Science*, July 1881).

du protoplasme dont les degrés successifs sont représentés dans les *fig.* 27, 28, *a, b*, 29, 30, *a, b*.

Tels sont les résultats des observations que j'ai faites sur quelques types. Je les ai publiés ici à titre de documents capables de s'ajouter à ceux qui s'accablent dans divers Recueils, et dans celui-ci en particulier, pour constituer une histoire générale de la spermatogénèse.

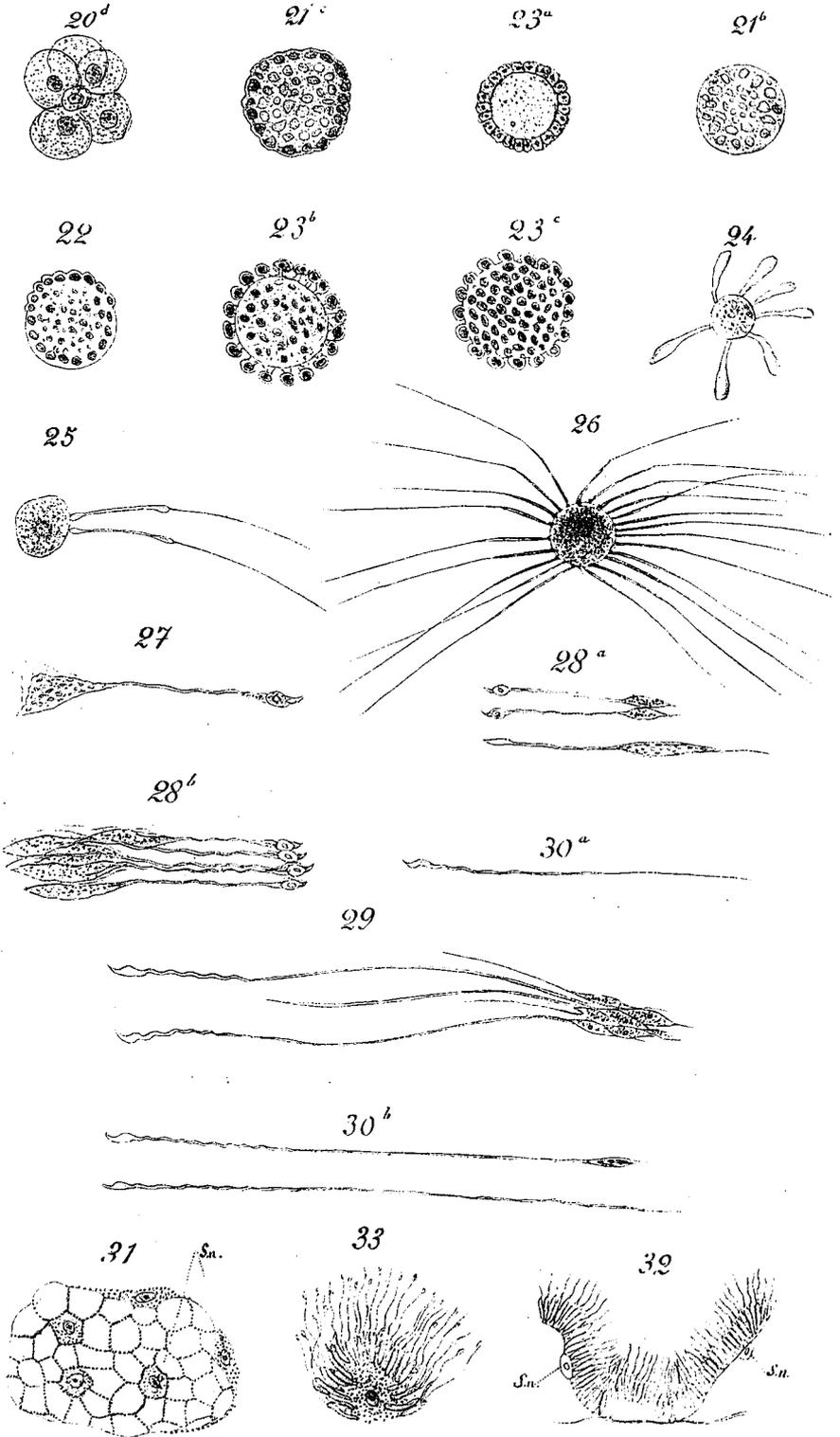




A. Subatier. del

Spermatogénèse.

Imp. Boivin & Fils, Monégé



## SPERMATOGÉNÈSE CHEZ LES NÉMERTIENS

---

L'étude de la Spermatogénèse présente de réelles difficultés qui proviennent de plusieurs causes. Comme tous les phénomènes qui touchent aux transformations, aux modifications cellulaires, les phénomènes de la spermatogénèse exigent en effet l'emploi de moyens d'étude, de méthodes d'observation variés et perfectionnés. Les contradictions qui existent entre les résultats obtenus par des observateurs également expérimentés, prouvent suffisamment combien l'observation est difficile et demande un œil rompu à l'examen microscopique et un esprit formé à la coordination des faits recueillis. En outre, les phénomènes de la spermatogénèse se passent presque toujours dans les organes profondément situés et cachés dans les régions centrales de l'organisme. On ne peut donc les observer très généralement que sur des parties arrachées à l'organisme, dépourvues de vie, et ayant subi des préparations susceptibles de les altérer plus ou moins.

Une autre difficulté de l'étude de la spermatogénèse est une conséquence de l'intermittence de cette fonction chez la grande majorité des animaux et de la durée limitée de ses phénomènes. A ce point de vue comme à bien d'autres, l'étude de la spermatogénèse peut être comparée à celle de l'ovogénèse.

Les difficultés que je viens de signaler sont de nature à embarrasser le chercheur et à faire subsister sur bien des points et pour beaucoup d'animaux des obscurités et des doutes. Des phases d'une durée *très courte* dans l'évolution de l'élément spermatique peuvent longtemps échapper à la sagacité de l'observateur, et c'est là ce qui a contribué à introduire dans les travaux

des naturalistes qui se sont occupés de ce sujet, des confusions et des méprises d'une importance réelle. L'origine de tel ou tel élément représentant une phase du développement du spermatozoïde a été souvent méconnue et recherchée dans une direction fautive. Tel élément qui provenait des transformations ou des modifications d'un autre a été considéré comme l'élément d'origine. L'élément mère a été pris pour l'élément fille, et *vice versa*. Ce n'est pas ici le lieu d'en citer des exemples. L'occasion s'en présentera quand, poursuivant la publication de mes études sur ce sujet dans les différents groupes du règne animal, j'aurai à faire l'histoire et la critique des travaux qui ont précédé les miens.

Pour aujourd'hui, je désire exposer les phénomènes de la spermatogénèse dans un groupe de Vers où j'ai trouvé des conditions d'observation qui me permettaient d'éviter la plupart des obstacles et des causes d'erreur que je viens de signaler.

Les petits Némertiens sur lesquels ont porté mes recherches appartiennent au genre *Tetrastemma*, et plus particulièrement au *Tetrastemma flavida* (M<sup>c</sup> Intosch). Ces petits animaux sont très communs à Cette, soit dans les bassins du port, soit dans les canaux, soit dans l'étang de Thau. On les recueille abondamment à toute époque de l'année, et plus encore au printemps, en été et en automne. Placés sous le compresseur, ils acquièrent une transparence qui permet d'observer, même à de très forts grossissements, les phénomènes qui se passent dans la profondeur des tissus et des organes. Les régions latérales où se trouvent les poches ou sacs spermatiques ou ovulaires, suivant le sexe de l'animal, deviennent suffisamment translucides sous l'effet de la compression, et on peut faire ainsi sur le vivant, sans préparation préalable, sans le secours des réactifs qui peuvent altérer ou modifier la forme et les relations des éléments, on peut, dis-je, faire directement, pendant un temps suffisamment prolongé et avec de forts grossissements, une étude des modifications qui se succèdent dans l'élaboration de l'élément reproducteur. Cette étude peut être d'ailleurs d'autant mieux faite et poursuivie

d'une manière d'autant plus complète, que chez un même Némertien toutes les poches génitales ne présentent pas toujours, à un moment donné, un même degré de développement. Généralement, en effet, les poches sexuelles ont leurs éléments à un degré de maturité d'autant plus avancé qu'elles sont situées plus près de la région céphalique. On peut donc, dans bien des cas, observer sur un même animal des degrés différents de développement des éléments sexuels suivant qu'on l'observe sur tel ou tel point de sa longueur.

On comprend aisément combien cette heureuse circonstance facilite l'étude des phases successives et assure l'appréciation exacte de la filiation des transformations et des phénomènes. On verra du reste, dans le cours de ce Mémoire, les observations intéressantes qui ont résulté de ce fait, et les rapprochements d'une réelle importance qui ont pu en être déduits.

Les observations qui servent de base à ce travail ont été faites au Laboratoire de la Station zoologique de Cette. Les recherches sur la spermatogénèse dans divers groupes qui seront publiées ultérieurement, ont été également faites pour la plupart sur des animaux recueillis dans cette Station maritime, qui offre bien des avantages.

Non seulement la faune y est à la fois très riche et très variée, mais elle renferme un très grand nombre d'espèces qu'il est extrêmement facile de recueillir en grand nombre dans les canaux et sur les bords de l'étang de Thau. C'est là un avantage que les travailleurs n'ont pas l'habitude de dédaigner.

Les moyens d'étude ont été l'observation de l'animal sous le compresseur, soit à l'état vivant, soit après avoir séjourné dans le carmin de Beale durant un temps suffisant pour colorer les éléments, soit après un séjour dans l'alcool, dans l'acide picrique ou dans le picrocarminate, soit après traitement par le chlorure d'or. Les animaux traités par ces divers réactifs étaient, pour l'observation, placés dans la glycérine, qui leur redonnait de la transparence.

Les phénomènes observés dans les conditions qui précèdent présentent quelques variétés, mais peuvent facilement, ainsi qu'il

sera facile de l'établir, être ramenés à un processus général dont la simplicité est digne d'être remarquée.

Décrivons d'abord l'aspect des poches spermatiques et de leur contenu à l'état de maturité, et nous examinerons ensuite la série des formes et des transformations qui conduisent à cet état.

Il y aura d'autant plus lieu d'insister sur les particularités de ce processus, que les données actuelles de la science à cet égard se réduisent à peu près à rien. Dans sa magnifique Monographie des Némertiens, publiée en 1873 et 1874, et dont le contenu constitue l'ensemble des données à la fois les plus classiques et les plus avancées sur l'organisation de ces animaux, M<sup>c</sup> Intosch fait à peine mention du développement des spermatozoïdes.

La disposition même de ces éléments dans les poches ou sacs spermatiques n'a pas été reconnue par le naturaliste anglais, qui se borne à dire que le contenu des poches est d'abord finement granuleux, ensuite cellulo-granulaire, et qu'à l'état de maturité elle présente une apparence finement fibreuse ou striée.

« Parfois ajoute-t-il, il y a à la fois dans le même sac des granulations et des spermatozoïdes, et alors les premières sont souvent disposées avec une certaine régularité<sup>1</sup>. »

Les quelques figures relatives aux sacs spermatiques contenues dans les belles planches de l'ouvrage en question, sont également bien insuffisantes.

Nous espérons pouvoir combler cette lacune, et la suite de ce travail prouvera si nos prétentions sont justifiées.

Les sacs spermatiques du *Tetrastemma flavida* mâle sont pyriformes dans le jeune âge. Plus tard, ils prennent une forme ovalaire que modifie plus ou moins le contact ou la pression exercée par les organes voisins, et notamment par les sacs spermatiques voisins et les culs-de-sac intestinaux. Ils sont placés entre la couche musculaire interne de chaque côté du corps et les culs-de-sac glandulaires de l'intestin, et sont formés par une

---

<sup>1</sup> W.-C.-M<sup>c</sup> Intosch ; *A. Monogr. of the brit. Annelids*, part. I : *The Nemerteans*, 1873 et 1874, pag. 87. Ray Society.

membrane transparente spéciale qui est attachée à la couche musculaire interne de la paroi du corps par des tubes courts, parfois en entonnoir, qui passent au-dessus des troncs nerveux latéraux et qui s'ouvrent à l'extérieur par des pores latéraux servant d'issue aux spermatozoïdes (*fig. 3, 7, 15*).

Si pendant la saison favorable, qui s'étend des mois d'avril-mai aux mois d'octobre-novembre, on examine un *Tetrastemma* mâle sous le compresseur à un faible grossissement, on voit facilement cette série de poches ou sacs remplis d'un contenu finement strié dans des directions diverses. Si l'on examine ensuite un des sacs à un fort grossissement, on reconnaît que son contenu se divise en faisceaux finement striés, affectant des directions variées et s'entrecroisant dans tous les sens (*fig. 1, 2*). Les faisceaux sont de volumes très différents. Dans certains sacs ils sont volumineux, dans d'autres ils sont grêles; dans d'autres enfin il y a à la fois de gros et de petits faisceaux. Les faisceaux, examinés avec soin, présentent la disposition suivante. Ils sont fusiformes et coudés suivant un angle d'ouverture variable au niveau de leur partie moyenne. Cette portion moyenne a un aspect plus ou moins granuleux et constitue une zone de *largeur variable* (*fig. 5 A, B, C*); les deux cônes du fuseau sont au contraire nettement striés et d'autant plus nettement qu'on se rapproche de la partie centrale. Vers les extrémités des cônes, les striations deviennent plus fines, plus ou moins distinctes (*fig. 3 b*). C'est là la disposition la plus générale et qui est clairement représentée dans la *fig. 2*. Mais il faut ajouter qu'il m'est arrivé, quoique assez rarement, d'observer une autre disposition. Dans ce cas, les striations semblent partir d'une masse granuleuse pour diverger en éventail vers le centre du sac spermatique. C'est là ce que l'on peut voir dans les *fig. 3* et *4*, aux points *a, a*; c'est aussi le type de la poche *fig. 1*.

Mais, dans ce cas comme dans le premier, les masses granuleuses d'où partent les lignes striées sont situées à la surface du sac et adhèrent à la paroi membraneuse. Les lignes striées se dirigent plus ou moins directement vers la cavité du sac spermatique.

Si l'on comprime fortement l'animal et qu'on produise la rupture des sacs et la sortie de leur contenu, on voit s'échapper des faisceaux plus ou moins conservés selon leur degré de maturité, et, quand celle-ci est complète, on trouve ces faisceaux décomposés en une quantité innombrable de spermatozoïdes dont la forme est représentée *fig. 5*.

Leur tête constitue une portion cylindrique brillante assez longue, à laquelle fait suite une queue très fine et très délicate.

Tels sont l'aspect et la constitution des poches spermatiques quand elles approchent de l'état de maturité ou qu'elles y sont parvenues. Voyons maintenant quels sont les phénomènes successifs qui précèdent la constitution de la forme spermatozoïde et qui y conduisent.

Si l'on examine sous le microscope un *Tetrastemma* mâle jeune, et à l'époque où les poches séminales sont encore peu développées; ou bien encore si sur un *Tetrastemma* adulte on porte son attention sur les poches encore petites et peu développées, on remarque les faits suivants. À côté des poches séminales grosses et renfermant plus ou moins de fuseaux spermatiques, on trouve des poches petites, transparentes, à contenu très finement granuleux, incolores, dépourvues de granules pigmentés. Le contenu de ces poches est un protoplasma homogène sans éléments figurés évidents (*fig. 6 mm*, *fig. 10 B*), mais à côté on observe des sacs plus nombreux qui possèdent au centre du protoplasma une sphère transparente qui ne peut être prise que pour un noyau (*fig. 6 nn*, *fig. 7 n*, *fig. 10 A* et *10 B*). Le contenu de ces sacs spermatiques, qui présentent probablement un état plus avancé que les sacs sans noyau apparent, suggère immédiatement l'idée que l'on est en présence d'une cellule, d'un élément cellulaire; et la ressemblance avec les ovules jeunes du *Tetrastemma* femelle est tellement complète que, si l'on ne trouvait à côté de ces sacs des sacs à spermatozoïdes, on ne douterait pas un instant que l'on n'eût affaire à un *Tetrastemma* femelle. Le lecteur pourra en juger en comparant la *fig. 6* avec la *fig. 8*, qui repré-

sente un jeune *Tetrastemma flavida* femelle. Dans les deux cas, les poches sont remplies par une masse de protoplasma très finement granuleux, incolore, transparent, et ayant au centre un noyau clair, qui devient d'autant plus distinct que le protoplasma devient plus épais et plus coloré.

Je tiens à citer un fait qui montrera combien la méprise est facile et la confusion possible, même pour un observateur de premier ordre. Pendant le séjour que le professeur Carl Vogt a fait, au mois de mars 1882, au Laboratoire de la Station zoologique de Cette, je soumis à son examen un *Tetrastemma* mâle, pour le rendre témoin des phénomènes de la spermatogénèse. J'avais, sous mon microscope, bien et dûment constaté la présence de spermatozoïdes et de faisceaux spermatiques dans les poches. Mais le compresseur ayant été transporté sur le microscope de Carl Vogt, il s'écria dès le premier examen : « Mais c'est une femelle ! Les poches renferment des œufs ! » « C'est un mâle, répliquai-je. » « C'est une femelle, répliqua encore Carl Vogt ; venez voir ! » C'est ce que je fis, et je m'aperçus que, tandis que j'avais observé les poches sexuelles antérieures de l'animal, où la spermatogénèse était plus avancée et où les spermatozoïdes étaient très évidents, l'examen de Carl Vogt avait d'abord porté sur les sacs postérieurs, où le processus de formation n'était pas encore accentué, et où chaque sac était rempli par une masse de protoplasma granuleux possédant un noyau clair au centre.

En passant des poches postérieures aux poches antérieures, on pouvait d'ailleurs saisir toutes les phases intermédiaires du processus, telles que je vais bientôt les exposer.

La ressemblance entre ce que j'appellerai dorénavant l'ovule mâle et l'ovule femelle tient non seulement à l'aspect général, mais encore à la constitution des parties. Les ovules jeunes des deux sexes ont un protoplasma incolore et transparent et un noyau clair dans lequel on ne distingue aucune structure spéciale. Mais à mesure que les ovules vieillissent, leur coloration acquiert progressivement une teinte brune tenant à la présence de granulations semées au milieu du protoplasma. La seule dif-

férence à signaler, c'est que, dans l'ovule femelle, les grains pigmentaires sont fins et la matière colorante est souvent intimement unie avec les globules vitellins, tandis que dans l'ovule mâle les grains de pigments deviennent plus gros et plus distincts. Le noyau prend aussi dans les deux cas des aspects identiques. Ils paraissent l'un et l'autre plus ou moins remplis de gros nucléoles arrondis (*fig. 9, 10 A, 11, 12 C, 12 D, 14*).

Dans un sac mâle ainsi constitué, le premier phénomène qui se produit est un phénomène de dissociation, de fractionnement. Ce phénomène peut se produire de plusieurs manières ; je vais les décrire successivement.

Dans le plus grand nombre des cas, la surface du protoplasma forme des saillies et des creux et devient inégale, bosselée (*fig. 12 A, B, C ; fig. 15*). L'ovule mâle rappelle alors assez bien le vitellus de l'œuf femelle pendant sa période de pétrissage. Les saillies arrondies de la surface se prononcent de plus en plus et finissent par devenir indépendantes et par se détacher sous forme de sphères de protoplasma qui sont situées à la surface de la masse centrale dont le volume a subi une diminution proportionnée à ses pertes. Ces sphères se forment sur presque toutes les régions de la périphérie du protoplasme. Leur volume est très variable, les unes étant grosses et rares, d'autres étant petites et nombreuses. Il arrive en effet naturellement que le nombre des sphères est en raison inverse de leur volume. Le noyau de l'ovule mâle ne m'a paru dans aucun cas prendre part à cette segmentation superficielle. Il reste indépendant et intact, et ne se segmente pas lui-même.

En traitant ces sacs spermatiques par le carmin de Beale, le noyau prenait une coloration plus prononcée. Le protoplasma se colorait à son tour, mais plus tard et d'une manière moins intense. Les globules ou sphérules périphériques se coloraient au même degré que le protoplasme central ; mais la coloration n'a jamais révélé la présence d'un noyau central dans les sphérules périphériques.

Dans d'autres cas, presque aussi nombreux que les premiers,

il se produit dans l'épaisseur du protoplasme, sur un des côtés du noyau, une sorte de retrait ou de désagrégation de la substance, d'où résulte une fente qui s'élargit et forme une cavité très transparente, de forme plus ou moins arrondie, comme dans la *fig. 10 A*.

D'autres cavités semblables se forment sur d'autres points de la périphérie, et enfin ces cavités, s'allongeant et se rapprochant comme dans la *fig. 11*, finissent par séparer du protoplasme central des masses périphériques qui, ou bien restent appliquées aux parois de la poche sous forme de masses aplaties, ou bien prennent la forme de sphérules.

On conçoit d'ailleurs que les deux processus qui précèdent ne diffèrent entre eux que par des nuances secondaires et se ramènent l'un et l'autre à une *désintégration* de la masse du protoplasma de l'ovule, en vertu de laquelle les couches périphériques du protoplasme se détachent des parties centrales et forment des masses périphériques indépendantes, à la constitution desquelles ne participent ni le noyau de l'ovule ni les parties centrales du protoplasme qui enveloppent directement ce noyau.

Il est possible d'ailleurs de retrouver sur le même animal et côte à côte, des poches où ces deux processus différents peuvent être observés (*fig. 7*) ; et même, dans une même poche on peut trouver, d'un côté des sphérules qui se sont détachées directement en exagérant leur saillie, et des masses elliptiques ou arrondies qui ont été séparées par la formation de fentes et de vacuoles. La *fig. 12 D* peut être considérée comme fournissant un exemple des deux processus.

Ces deux processus se ramènent donc facilement l'un à l'autre et ont l'un et l'autre pour effet commun de détacher de la périphérie de l'ovule mâle une couche superficielle appelée à devenir ainsi indépendante, pour subir des modifications qui vont faire bientôt l'objet de notre étude.

Enfin un troisième processus que je n'ai observé que rarement sur certains sujets, et pendant l'automne, est celui que représentent les *fig. 18 a, b, c, d, e* ; et *fig. 19, 20 et 21 A, B, C*.

Ce processus diffère du second par une circonstance qui me

paraît fort digne de remarque. Chez les animaux qui l'ont présentée, les poches spermatiques ne m'ont jamais montré de noyau central. Elles m'ont toujours paru formées par un protoplasma très finement granuleux, incolore, assez transparent et homogène dans toute son épaisseur (*fig. 18 a*). Au centre de cette masse, se produit une fente (*fig. 18 b, c*) qui se ramifie et prend de l'extension (*fig. 19 a, a*), formant ainsi une cavité étoilée au centre du protoplasma. Cette cavité s'accroît progressivement (*fig. 21 A, B, C*) pendant que se produisent dans le protoplasma des transformations qui seront ultérieurement décrites pour arriver à une forme semblable à la *fig. 16*.

En définitive, par suite de l'élargissement de la cavité centrale et de l'allongement des bras de l'étoile, le protoplasme se trouve réduit, par la disparition du protoplasme central, à sa portion périphérique, qui est subdivisée en masses plus ou moins arrondies.

Cette forme de spermatogénèse a quelque chose de remarquable en ce qu'elle nous montre clairement : 1° que le noyau de l'ovule n'est point un élément important dans les phénomènes de la spermatogénèse ; 2° que la spermatogénèse a surtout pour siège et pour éléments le protoplasma de l'ovule ; 3° que le protoplasma central lui-même se résorbe, se détruit, et que c'est le protoplasma périphérique seul qui est réellement le siège et qui constitue les matériaux des phénomènes de la spermatogénèse. Ce sont là des faits que je tiens à enregistrer, car ils ont une importance que la suite des ces publications mettra, je l'espère, en évidence.

Il résulte de ce que nous venons de voir que, quel que soit le processus employé, le résultat est en définitive le même, et que l'on arrive dans tous les cas à avoir sous les yeux des masses périphériques de protoplasma adhérentes à la paroi du sac, masses isolées les unes des autres, à formes plus ou moins arrondies et de volume variable. Quant à la partie centrale, qu'elle soit composée d'un noyau et d'une mince couche de protoplasma ambiant, ou qu'elle soit uniquement formée de protoplasma, elle se résorbe et disparaît dans la succession des phénomènes. La formation de

l'excavation centrale ne peut être l'effet d'un simple retrait, car les masses périphériques n'acquièrent pas, comme transparence, des modifications qui permettraient de considérer leur isolement centrifuge comme le résultat d'un accroissement de densité. D'ailleurs, dans le cas où il existe un noyau, on ne saurait avoir de doute, car le noyau disparaît progressivement, et il n'en reste plus aucune trace dans les poches, où la spermatogénèse a parcouru toutes ses phases.

Il nous reste maintenant à suivre les phénomènes qui se passent dans ces masses de protoplasma arrondies ou en forme de gâteaux situées à la périphérie et appliquées sur la paroi du sac spermatique. Toutes ces masses finissent par se résoudre en sphérules, car les gâteaux aplatis se subdivisent eux-mêmes en masses secondaires qui s'arrondissent en devenant plus ou moins indépendantes (*fig. 12, 13, 14, 15, 20*).

Dans chacune de ces sphérules naissent par voie endogène, près de la surface, un grand nombre de granulations plus grosses que les fines granulations qui remplissaient au début le protoplasme. Ces granulations se distinguent facilement de ces dernières par leur volume même. Tout aussitôt et très rapidement, le protoplasme de la sphérule s'allonge sous forme de deux cônes opposés, très finement striés suivant leur longueur, et la masse protoplasmique prend ainsi la forme d'un fuseau parfois légèrement rétréci dans la zone intermédiaire. Le plus souvent, les deux cônes forment un angle plus ou moins ouvert, *fig. 5 D*. En même temps, les granulations qui occupent cette zone intermédiaire se disposent parallèlement à l'axe du fuseau. Les stries, d'abord très fines, deviennent plus tard bien plus prononcées (*fig. 5 A, fig. 17*).

La zone des granulations, où la forme de la sphérule se reconnaissait encore au début (*fig. 5 D*), se rétrécit et s'efface peu à peu (*fig. 5 B et 5 C*), pendant que les stries de la zone voisine s'accroissent davantage. Enfin les filaments qui correspondent aux stries deviennent de plus en plus indépendants; la zone intermédiaire s'atrophie et les filaments acquièrent la forme de vrais

spermatozoïdes tels qu'ils sont représentés *fig. 5*. Les corpuscules ont une tête cylindrique assez longue, réfringente, suivie d'une queue très fine, dont la longueur ne dépasse pas de beaucoup la longueur de la tête.

On trouve souvent, en désagrégeant les faisceaux par la pression, des spermatozoïdes qui présentent un léger renflement, comme dans la *fig. 5 A*, à l'extrémité de la tête. Ce sont des spermatozoïdes dont la formation n'est pas encore terminée. La tête des spermatozoïdes est en effet le résultat de l'élongation en cylindre d'une des grosses granulations qui sont nées par voie endogène dans l'intérieur des sphérules de protoplasme. Quand cette élongation n'est pas encore complète, il reste une extrémité encore un peu renflée, mais que les progrès du développement font bientôt disparaître. Ce petit renflement peut encore provenir d'un fragment du protoplasma qui formait l'atmosphère primitive du granule.

Voilà quel est le processus suivi dans la formation des spermatozoïdes. Mais les faisceaux prennent ensuite une forme un peu différente. Les faisceaux appliqués contre la paroi du sac, au lieu de s'allonger en forme de fuseau, irradient au contraire leurs filaments en forme d'éventail. Cette forme ne diffère pas essentiellement de la première, attendu que dans celle-ci les deux cônes du fuseau forment généralement un angle plus ou moins ouvert. Si l'angle compris entre les deux cônes est très aigu, les deux cônes se confondent presque ou sont très voisins ; et quand les spermatozoïdes arrivés à la maturité se dissocient par leurs extrémités, ils présentent des aspects semblables à ceux de la *fig. 4*, où le faisceau *a*, qui forme un éventail bifide, rend très bien compte du processus. La forme en éventail n'est dans la plupart des cas qu'un état plus avancé et dissocié de la forme fasciculée.

Je dois ajouter que, dans un même sac spermatique, toutes les sphérules de protoplasme ne subissent pas en même temps le processus qui les transforme en spermatozoïdes, et que, à côté de faisceaux développés, on en trouve de moins avancés et

des sphérules ou masses de protoplasme qui n'ont encore subi aucune modification.

J'ajoute également, en insistant sur ce point, que l'apparition des granules, et surtout leur transformation en spermatozoïdes, doit se faire avec une très grande rapidité, car les phases intermédiaires sont extrêmement rares.

Si nous résumons les notions qui ressortent de l'étude qui précède, nous dirons que :

1° Les poches séminales ou sacs séminaux forment chez les Némertes les *spermatospores* ou ovules mâles, composés d'une masse de protoplasma finement granuleux, dans laquelle le noyau, tantôt fait défaut, tantôt se développe.

2° La portion centrale du protoplasma tend à s'atrophier, tandis que la portion périphérique s'en sépare, devient indépendante, sous forme de plaques et de sphérules appliquées à la paroi interne du sac. La portion centrale est le *protoblastophore*, et les sphérules périphériques constituent les *protospermoblastes*.

3° Dans la couche périphérique ou superficielle de ces derniers, naissent, par voie endogène, de nombreuses granulations plus grosses que les granulations primitives du protoplasma. L'apparition de ces granulations est corrélative de la division du protoplasma périphérique des sphérules en petites régions, qui constituent les *deutospermoblastes*, dont la granulation centrale et le protoplasme s'allongent pour former les *spermatozoïdes*. La portion centrale des protospermoblastes, qui adhère à la paroi, constitue le *deutoblastophore*. Elle s'atrophie et disparaît.

Il est donc facile d'établir un parallélisme exact et complet entre la spermatogénèse chez les Annélides et chez les Némertiens. Seulement la spermatogénèse, chez ces derniers vers, présente quelques particularités très remarquables, qui permettent d'apprécier le rôle et l'importance relative du noyau et du protoplasme dans la constitution de l'appareil reproducteur mâle. Des publi-

cations ultérieures sur ce sujet, dont les matériaux sont déjà entre mes mains, me permettront de développer ce sujet spécial. Mais, pour cette fois, je me borne à faire remarquer que dans la constitution, soit des proto, soit des deutospérmoblastes, la portion périphérique du protoplasme devient l'élément exclusif de formation. Le protoplasma central et le noyau, quand il existe, sont appelés à s'atrophier et à disparaître. C'est là un fait sur lequel j'insiste à dessein, car il doit en ressortir des conséquences qui me paraissent dignes d'intérêt.

Il me sera en effet possible d'établir, dans la suite de mes publications sur ce sujet, que dans tout élément cellulaire il y a antagonisme ou polarité différente entre les portions centrales composées du noyau et de la couche de protoplasma qui le recouvre directement d'une part, et les couches périphériques de protoplasma d'autre part.

Ces polarités sont de nature sexuelle, la polarité centrale correspondant à l'élément femelle et la polarité périphérique à l'élément mâle. Ces deux polarités de nom contraire ont de l'attraction l'une pour l'autre. Toute cellule dans laquelle les deux polarités sont maintenues en équilibre est une cellule *neutre*. C'est un élément *complet* dans lequel rien ne fait défaut et qui est capable de se reproduire sans avoir besoin d'une influence extérieure, pourvu qu'il soit assez jeune et ait une provision suffisante de principes nutritifs. Mais toute cellule dans laquelle, par suite de la disparition partielle ou totale de l'un des éléments polaires, l'équilibre est rompu, acquiert une polarité prédominante et devient par cela même sexuée. Il suffit pour cela d'une modification de sa nutrition et de son développement qui subordonne un des éléments polaires à l'autre, mette en évidence et en activité une polarité sexuelle que neutralisait la polarité sexuelle opposée.

Il résulte de là que toute cellule dans laquelle l'élément central se désagrège et disparaît, devient par cela même un élément sexué mâle, et que toute cellule dans laquelle l'élément central devient prédominant et dans laquelle l'élément périphérique est

détruit ou rejeté, devient un élément sexué femelle. Les deux Mémoires que j'ai publiés sur ce sujet (*De la Spermatogénèse chez les Annélides* <sup>1</sup>, et le présent Mémoire) apportent déjà des matériaux à l'appui de la première des deux propositions, c'est-à-dire au mode de production de la polarité mâle dans la cellule ovulaire.

D'autres faits que je publierai successivement viendront apporter un contingent considérable de nouvelles preuves. Quant au processus de formation de la sexualité femelle, je ne crains pas d'avancer que j'ai déjà recueilli un groupe suffisant de faits pour en établir la réalité. Ces faits seront également publiés.

Le 8 novembre 1882.

---

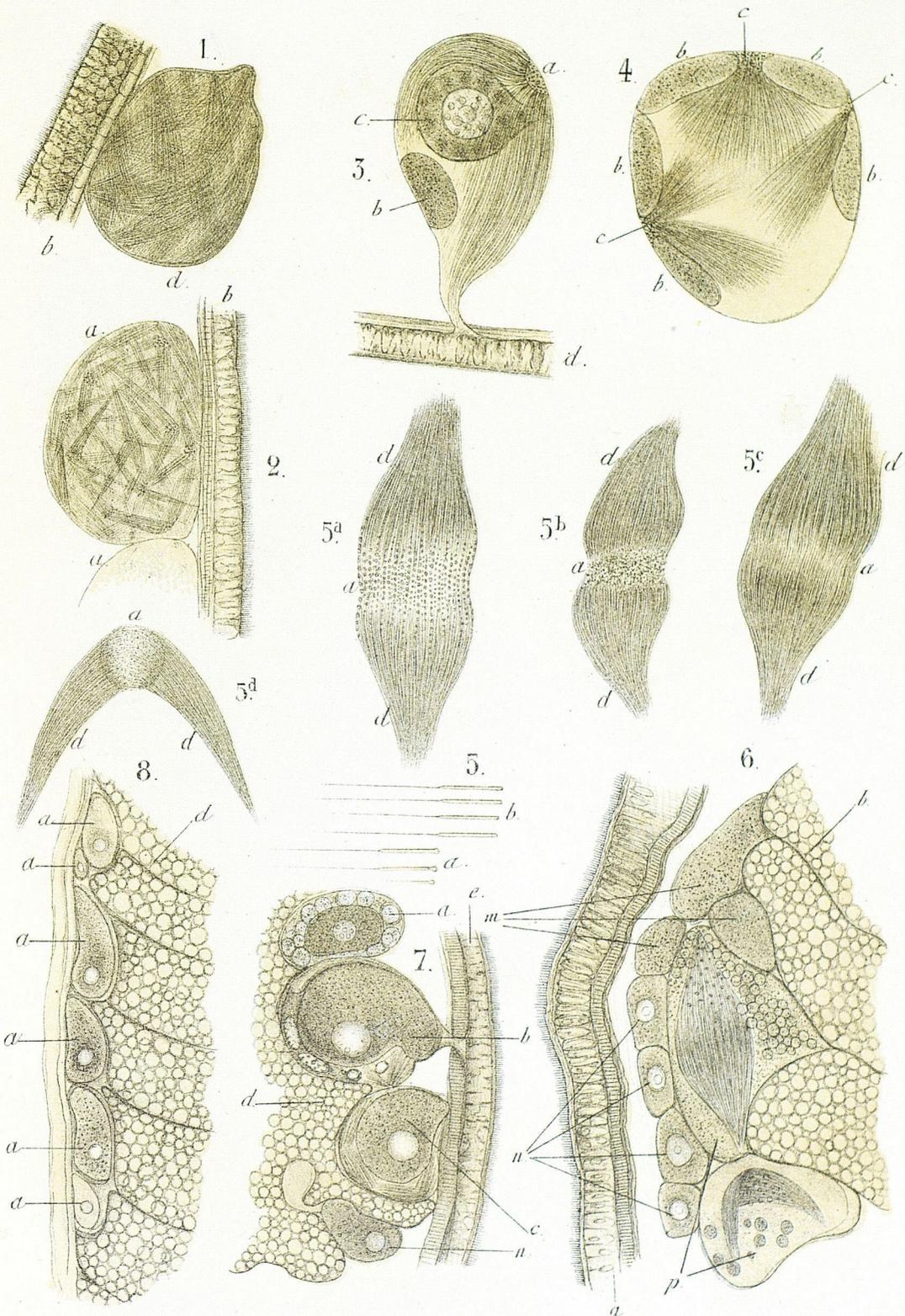
<sup>1</sup> *Revue des Sciences Nat.*, 3<sup>me</sup> série, tom. I, mars 1882.

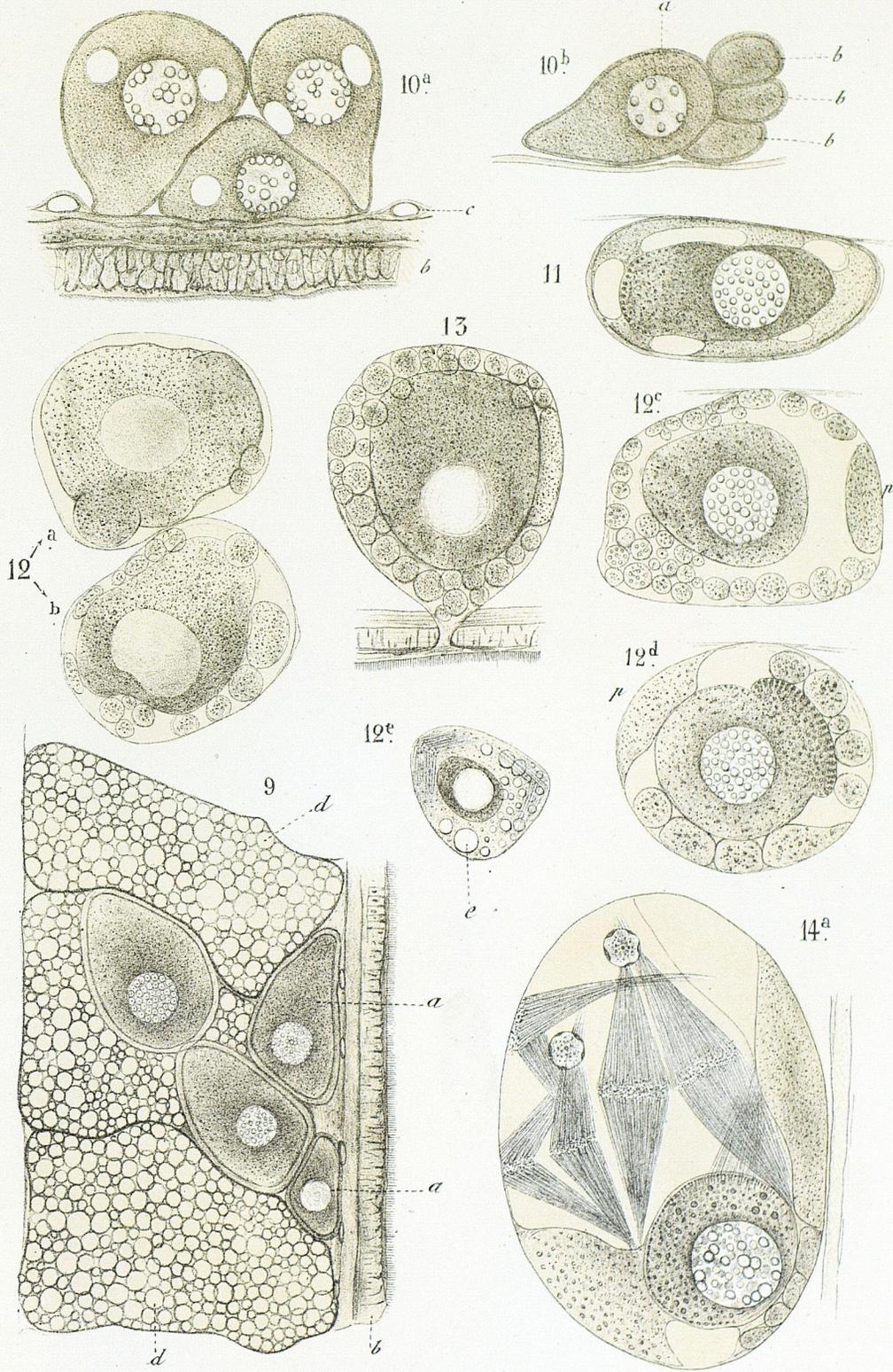
EXPLICATION DES PLANCHES.

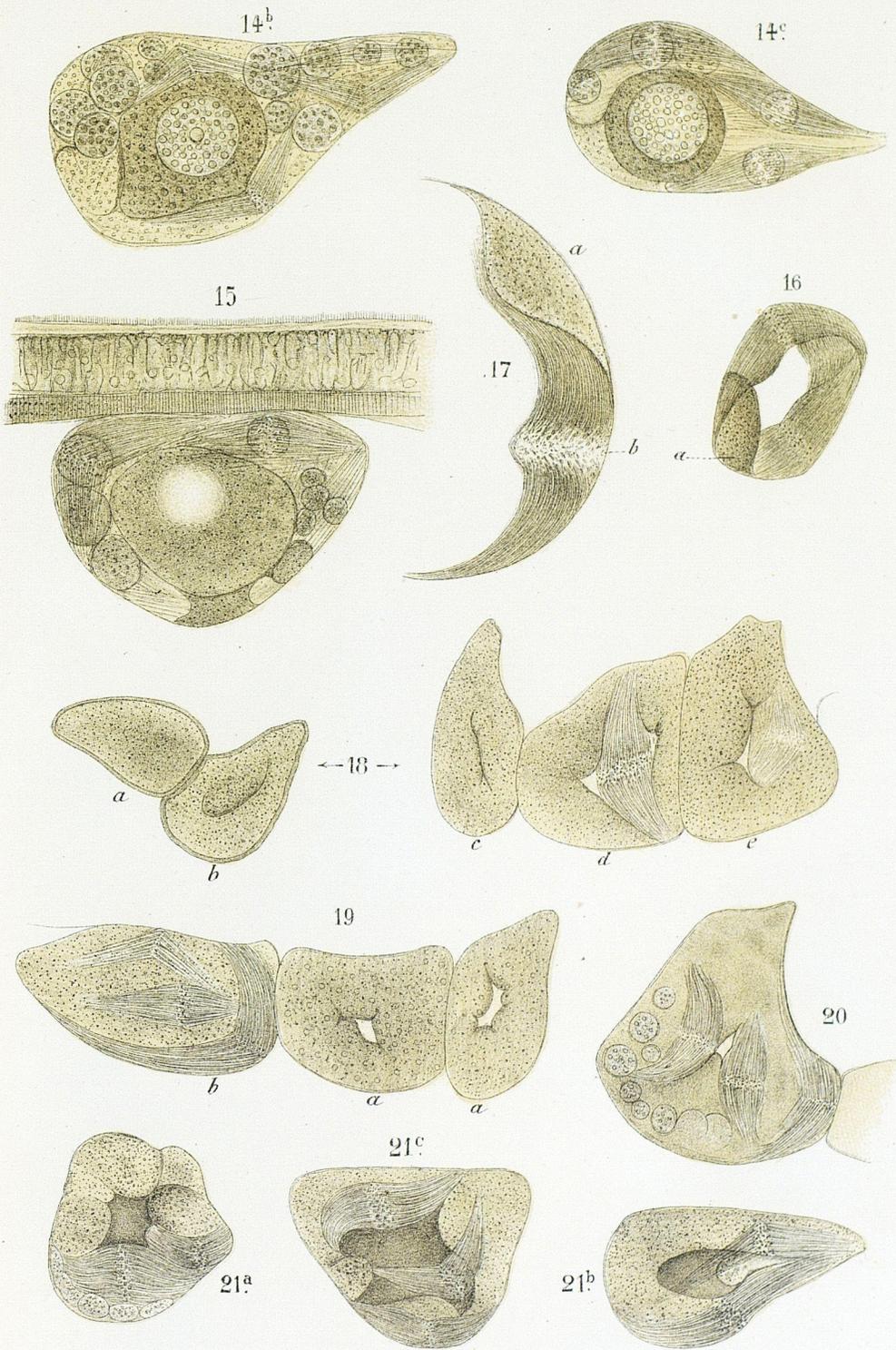
- Fig. 1.* Sac spermatique de *Tetrastemma flavida* dans lequel tous les faisceaux spermatiques sont développés et disposés en éventail. *a* sac; *b* paroi du corps. Observé le 21 mars 1882.
- Fig. 2.* Sac spermatique dans lequel les faisceaux spermatiques sont encore fusiformes et coudés au niveau de la région moyenne. *a a* sacs; *b* paroi du corps. Observé le 5 mars 1882.
- Fig. 3.* Sac spermatique avec masse protoplasmique centrale et noyau. *a* faisceau de spermatozoïdes déjà étalé en éventail; *b* gâteau de protoplasma isolé; *c* masse centrale de protoplasma avec noyau. Observé le 28 mars 1882.
- Fig. 4.* Sac spermatique avec masses périphériques de protoplasma *b, b, b, b*, et spermatozoïdes en éventail *c, c, c, c*. Observé le 1<sup>er</sup> avril 1882.
- Fig. 5.* Spermatozoïdes de *Tetrastemma flavida*. *a* encore imparfaits; *b* développés.
- Fig. 5 A.* Fuseau de spermatozoïdes observé sur un *Tetrastemma* traité par le carmin de Beale. *a* région moyenne occupée par des granulations assez grosses disposées en séries suivant l'axe du fuseau; *d d*, les deux cônes du fuseau à stries fines.
- Fig. 5 B.* Fuseau dont la région moyenne a diminué d'étendue; les grosses granulations se sont allongées pour former les têtes des spermatozoïdes.
- Fig. 5 C.* Fuseau dont la région moyenne a presque disparu. Les têtes des spermatozoïdes sont bien formées. Quelques spermatozoïdes commencent à se détacher pour se disposer en éventail.
- Fig. 5 D.* Boule de protoplasme *a* renfermant des granulations et de laquelle partent les deux cônes formant entre eux un angle aigu.
- Fig. 6.* Partie d'un *Tetrastemma* observé le 3 juin 1882. *a* paroi du corps; *b* culs-de-sac latéraux de l'intestin à parois glandulaires et à vésicules réfringentes; *m* sacs spermatiques remplis de protoplasme et sans noyau apparent; *n* sacs jeunes avec protoplasme clair, hyalin, finement granuleux et noyau central; *p* sacs dans lesquels il s'est développé quelques faisceaux de spermatozoïdes et renfermant de petites sphères de protoplasme nageant dans un liquide transparent et destinées probablement à être résorbées.

- Fig. 7.* Sacs spermatiques d'un *Tetrastemma* mâle observé le 5 mars 1882. *a* poche où le protoplasme périphérique s'est détaché en sphérules ; *b* id. avec un petit faisceau de spermatozoïdes ; *c* protoplasme central et spermatozoïdes périphériques ; *n* sac jeune à protoplasme clair et transparent ; *d* culs-de-sac intestinaux ; *e* paroi musculaire du corps.
- Fig. 8.* Portion d'un *Tetrastemma* femelle jeune, le 1<sup>er</sup> avril 1882. *a a a* œufs jeunes et très jeunes, à protoplasme transparent, finement granuleux, tous ont un noyau hyalin ; *d* culs-de-sac intestinaux.
- Fig. 9.* Portion d'un *Tetrastemma* femelle plus âgé, et dont les œufs sont plus avancés. *a a a* œufs à protoplasme brunâtre, avec noyau clair renfermant des nucléoles nombreux ; *b* paroi du corps ; *d* culs-de-sac intestinaux. Observé le 1<sup>er</sup> avril 1882.
- Fig. 10 A.* Trois sacs spermatiques d'un *Tetrastemma* mâle, observé le 6 novembre 1882. Protoplasme à grains de pigment brunâtres. Noyau avec nucléoles nombreux. Une ou deux cavités formées par la résorption du protoplasma. *b* paroi du corps ; *c* noyaux très réfringents elliptiques à la face profonde de cette paroi.
- Fig. 10 B.* *a* un sac au même stade que les précédents ; *b b b* trois sacs jeunes remplis de protoplasme transparent et encore sans noyau apparent.
- Fig. 11.* Sac spermatique observé le 28 mars 1882, après traitement par le carmin de Beale ; noyau à nombreux nucléoles ; cavités tendant à isoler des masses périphériques de protoplasme.
- Fig. 12 A et B.* Deux sacs spermatiques, observés le 28 mars 1882, après séjour dans le carmin de Beale.
- Fig. 12 C et D.* Sacs spermatiques du même *Tetrastemma* ayant subi le même traitement, et montrant à la fois des sphérules et des gâteaux périphériques.
- Fig. 12 E.* Sac à sphérules *e* très réfringentes et probablement stériles.
- Fig. 13.* Sac spermatique dont toute la couche périphérique de protoplasme s'est isolée sous forme de globules.
- Fig. 14 A.* Sac spermatique observé le 29 mars 1882 et renfermant à la fois une masse centrale avec noyau, des gâteaux de protoplasme périphériques libres ou encore adhérents, des sphérules libres et des faisceaux fusiformes de spermatozoïdes.
- Fig. 14 B et C. Idem.* Observés le 9 avril 1882.
- Fig. 15. Idem.* Observé le 5 mars 1882.
- Fig. 16.* Sac spermatique dont la partie centrale est dépourvue de protoplasme : sur les parois sont appliqués des faisceaux de spermatozoïdes et un gâteau *a* de protoplasme.

- Fig. 17.* Portion d'un sac spermatique montrant un gâteau *a* de protoplasme et une masse *b* de protoplasme qui est devenue le point de départ de la formation de deux faisceaux de spermatozoïdes.
- Fig. 18.* Série de poches observées le 31 octobre 1882, et remplies de protoplasma sans noyau. *b, c* montrent le commencement la fissure centrale ; *d* et *e* montrent la fissure élargie et les faisceaux de spermatozoïdes commençant à se produire.
- Fig. 19.* *Idem.* *aa* sacs avec cavité centrale étoilée; *b* sac avec quelques faisceaux qui débutent.
- Fig. 20.* Sac observé le 21 octobre. Fissure centrale; quelques sphérules de protoplasme se sont isolées. Quelques faisceaux de spermatozoïdes commencent à paraître sous la forme stries fines.
- Fig. 21.* Sacs observés le 6 novembre 1882, avec cavité centrale élargie, avec masses protoplasmiques périphériques et sphérules plus ou moins isolées, et avec faisceaux de spermatozoïdes commençant à paraître.
-







## RECHERCHES

SUR

# L'ŒUF DES ASCIDIENS

---

La Station zoologique de Cette offre au naturaliste un nombre considérable d'Ascidies, soit simples, soit composées. Cette richesse même m'a engagé à reprendre l'étude de la composition de l'œuf dans ce groupe si intéressant des Tuniciers. Malgré les travaux de Van Beneden, de Kupffer, de Kowalevsky, de Ganin, de Stepanoff, de Semper, de Lacaze-Duthiers, de Foll, de Giard, de Seeliger, bien des points restent encore obscurs et réclament des recherches approfondies et patientes, car l'œuf des Ascidiens *semble* se distinguer sous bien des rapports de celui des autres animaux, et présente des particularités de composition qui ne sont encore bien connues ni quant à leur genèse ni même quant à leur structure.

Un examen sérieux et persévérant est nécessaire pour vaincre les difficultés d'une pareille étude. Les essais doivent être multipliés et variés, non seulement sur une espèce, mais sur un nombre considérable d'espèces, pour lever les doutes qui ne cessent d'assaillir le chercheur consciencieux, qui ne veut point avancer un fait dont il n'est pas certain, ou produire une interprétation qui ne lui semble pas entièrement rationnelle et légitimée.

C'est là le programme que je me suis tracé dans la tractation du difficile sujet dont j'ai abordé l'étude, et auquel je n'ai point

marchandé le temps puisque j'ai depuis près de deux ans renouvelé sans relâche mes observations <sup>1</sup>.

Ce n'est point ici le lieu de faire une description de l'ovaire des Ascidiens qui ont été soumis à mon étude. Ces organes offrent des différences notables de situation et de conformation extérieure. Mais quant à la structure élémentaire, ils ne diffèrent pas d'une manière essentielle, et l'on retrouve chez tous les mêmes éléments dans des relations réciproques très comparables. Je me borne, pour le moment, à insister sur ce fait, dont mes publications ultérieures démontreront l'importance : c'est que chez ces animaux, qui sont tous hermaphrodites, la situation des deux glandes génitales est toujours la même, et que l'ovaire et le testicule sont situés toujours, non seulement dans le voisinage immédiat l'un de l'autre, mais qu'ils sont placés et ont pris naissance dans deux points voisins d'une couche commune

---

<sup>1</sup> Les animaux qui ont fait le sujet de mes recherches constituent des genres et des espèces qu'il ne m'a pas toujours été facile de déterminer. Les Ascidiens de Cette n'ont pas été encore l'objet, comme espèce, d'une étude approfondie. Il est possible et probable même qu'il y aura lieu, quand on les examinera de près, d'y reconnaître quelques espèces, ou tout au moins quelques variétés nouvelles. « On sait d'ailleurs, dit M. de Lacaze-Duthiers, combien les déterminations des Ascidies sont difficiles avec les descriptions seules, trop souvent incomplètes ! » (H. de Lacaze-Duthiers ; *Les Ascidies simples des côtes de France. Arch. de Zool. exper. et génér.*, tom. III, 1874.) J'ai donc dû me contenter, dans certains cas, de déterminations qui mériteront une vérification ultérieure. Mais, dans ces cas même, j'aurai soin de désigner le genre et l'espèce par une particularité de sa structure ou par la désignation précise de sa localité, pour que ceux qui voudront vérifier mes résultats puissent trouver des points de repère suffisants.

Les Ascidiens dont les œufs ont été particulièrement étudiés dans ce travail sont : *Ciona intestinalis*, *Ascidia villosa*, *Ascidia canina*, *Ascidia grossularia* (Van Beneden), *Phallusia mamillata*, *Phallusia papillosa*, *Cynthia microcosmus* ; deux *Molgulides*, dont l'une se trouve dans les fonds de 20 à 30 mètres et est souvent draguée par les bateaux-bœufs, et que je crois être la *Molgule sociale* ; l'autre très petite et très abondante sur les petits parcs à huîtres, et que j'ai prise pour la *Molgula nana* ; plusieurs espèces de *Botryllus*, et notamment le *Botryllus marionis* (Giard), le *Botrylloïdes rubrum* (M. Edw.), *Botrylloïdes protratum* (Giard) ; plusieurs Didemnides et d'autres genres indéterminés.

située sous la membrane péritonéale qui tapisse, soit les parois somatiques de la cavité générale, soit la face extérieure du tube digestif.

#### OVOGÈNESE.

L'histoire de l'œuf doit nécessairement commencer par la constatation de son origine. J'ai particulièrement étudié l'ovogénèse chez la *Ciona intestinalis*, qui est extrêmement commune à Cette, et chez la petite Molgule des huîtres, ou *Molgula nana*. Voici les principaux faits qui résultent de mes observations chez la *Ciona intestinalis*. L'ovaire est une masse en forme de haricot suspendue à la paroi du tube digestif, au niveau de l'union du renflement stomacal avec l'intestin, dans la concavité de l'anse intestinale. Il est rattaché au tube digestif par un repli péritonéal ou mésoarium. Sa surface présente plusieurs renflements qui indiquent qu'il est formé d'une série longitudinale de lobes qui viennent converger vers le mésoarium (*fig. 1*).

Si, chez une *très jeune* *Ciona*, on étale sur un porte-objet, dans leur position naturelle, l'anse du tube digestif et l'ovaire qui en occupe la concavité, et qu'on soumette la préparation à des grossissements variés, voici ce que l'on constate. L'estomac et l'intestin qui lui fait suite sont tapissés extérieurement par une membrane conjonctive qui joue le rôle de péritoine. Cette membrane, qui est une dépendance du mésoderme embryonnaire, est constituée par une lame de tissu conjonctif hyalin à fines granulations, présentant à sa face profonde de petits noyaux de  $0^{\text{mm}},002$  à  $0^{\text{mm}},004$  de diamètre. Ces noyaux renferment quelques granulations, et sont plongés au sein d'une substance intermédiaire qui ne paraît pas subdivisée en atmosphères distinctes. On est en réalité en présence d'un tissu conjonctif à substance fondamentale claire, finement granuleuse, sans cloisons et sans fibres, dans laquelle sont plongés des noyaux. C'est là une forme très générale parmi les tissus conjonctifs embryonnaires. Les noyaux se multiplient et forment ainsi de petits groupes qui

grossissent successivement. Les noyaux grossissent à leur tour. A cette phase, l'ovaire vu par sa surface offre l'aspect de la *fig. 2*, qui représente deux lobes voisins de l'ovaire d'une très jeune *Ciona*, le 25 janvier.

On y voit un amas de noyaux plongés dans une substance intermédiaire, qui ne présente pas en général de trace de segmentation en atmosphères cellulaires.

La dilacération de l'ovaire arrivé à cette phase fournit des préparations qui confirment pleinement le résultat de l'examen de la surface. Elle donne en effet des noyaux disséminés ou agglomérés, de dimensions variées, ayant entraîné avec eux une quantité toujours faible de substance intermédiaire *granuleuse* déchiquetée, déchirée et sans forme cellulaire définie, quoique le tissu ait été dilacéré dans l'acide picrique.

Il est bon de faire encore remarquer, à propos de la *fig. 2*, que la couche conjonctive nucléée est recouverte *immédiatement* d'une couche de cellules endothéliales très aplaties, à noyaux très délicats et très minces. Ces cellules ont un diamètre de 0<sup>m</sup>,006 environ, qui s'accroîtra avec le développement de l'ovaire. Le traitement de la surface de l'ovaire par une solution de nitrate d'argent rend très nettement manifeste les cloisons de séparation de ces cellules, ainsi qu'on peut le voir sur la *fig. 5*, appartenant à une *Ciona* plus âgée. Cette couche endothéliale se retrouve toujours à la surface de l'ovaire et se montre toujours absolument étrangère à l'ovogenèse. C'est dans le tissu conjonctif sous-jacent à elle que ce dernier phénomène se produit.

Il résulte de ce que nous venons de dire que la masse de l'ovaire ne se forme pas, chez la jeune *Ascidie*, aux dépens d'éléments endothéliaux de la cavité générale, mais qu'elle se développe par la prolifération d'un tissu conjonctif embryonnaire sous-endothélial, qui double les parois intestinales.

Ce mode de formation des œufs ne se présente pas seulement chez la jeune *Ciona* à l'âge où elle acquiert ses organes sexuels, mais on l'observe chez un même individu plus âgé, à chaque retour de la période de formation des éléments sexuels. Si l'on

jette en effet les yeux sur les *fig. 6* et *7*, appartenant à l'ovaire d'une *Ciona*, on voit en *aa'* des noyaux allongés, aplatis, situés dans la couche superficielle du tissu conjonctif de l'ovaire. En divers points de la *fig. 7*, on voit que ces noyaux se sont multipliés par division et commencent à constituer de petits groupes, notamment en *a'*. Mais sur la *fig. 6*, on voit en *a'* un de ces groupes qui a pris une importance plus grande et qui est appelé à devenir le point de départ d'un groupe d'œufs.

Ces phénomènes de multiplication des noyaux du tissu conjonctif de l'ovaire ne se passent pas seulement à la surface de cet organe ; ils ont lieu également dans les parties profondes de l'ovaire. Il reste en effet, entre les œufs qui ont déjà atteint un certain volume, des noyaux qui prolifèrent à leur tour et qui constituent des groupes de noyaux susceptibles de devenir des œufs. Ces noyaux se voient *fig. 7*, et on les remarque en nombre assez considérable dans la *fig. 8* de la même planche, qui appartient à la petite *Molgule* des huîtres. Cette dernière figure représente une coupe faite perpendiculairement à l'axe de l'ovaire et montre le bord limitant une cavité centrale de l'ovaire. On y aperçoit quelques œufs assez gros, entourés d'un nombre considérable de noyaux, dont quelques-uns ont déjà même revêtu les caractères d'œufs.

Mais, même sur les coupes d'ovaire de *Ciona* qui constituent une masse parenchymateuse sans cavité centrale, on aperçoit, entre les œufs, des groupes de noyaux conjonctifs et des groupes de très jeunes œufs qui ont ainsi pris naissance dans les parties profondes de l'ovaire. Ces masses ou groupes de noyaux ont été vus et décrits par M. de Lacaze-Duthiers dans sa remarquable Monographie de la *Molgule* de Roscoff ; nous verrons seulement que l'éminent Zoologiste s'est mépris sur la signification qu'il fallait leur attribuer.

Par quel processus les noyaux du tissu conjonctif ovarien deviennent-ils des œufs ? C'est ce que nous allons examiner.

Parmi les noyaux qui primitivement avaient 0<sup>mm</sup>,003 de diamètre, quelques-uns augmentent légèrement de grosseur en

devenant sphériques et atteignent de  $0^{\text{mm}},004$  à  $0^{\text{mm}},005$ . Ils s'entourent ensuite d'une couche d'abord très mince de protoplasma qui se distingue de la substance fondamentale du tissu conjonctif parce qu'il est très clair, hyalin, et dépourvu de granulations.

Les limites de cette atmosphère hyaline, d'abord confuses, se précisent peu à peu à mesure que s'accroît l'épaisseur de la couche, et l'observateur se trouve alors en présence d'une véritable cellule complète, composée d'un noyau, avec un ou plusieurs nucléoles très petits, et entouré d'une couche périphérique mince de protoplasma hyalin, ainsi qu'on peut le voir sur quelques cellules de la périphérie de l'ovaire très jeune représenté dans la *fig.* 2.

Ces cellules, qui sont alors de véritables ovules très jeunes, mesurent, chez la *Ciona*, de  $0^{\text{mm}},006$  à  $0^{\text{mm}},007$ . Elles sont généralement réunies et forment des groupes plus ou moins importants, comme dans *fig.* 3. Ces groupes peuvent s'accroître par la division des jeunes cellules ovulaires, ainsi que cela se voit *fig.* 4. Les cellules ovulaires acquièrent un volume plus considérable par l'augmentation de grosseur de leur noyau et par l'épaisseur de la couche protoplasmique.

Les nucléoles ont été produits par l'augmentation de volume d'une ou plusieurs des grosses granulations que nous avons observées dans le corpuscule conjonctif qui a servi de point de départ à l'œuf.

Plus tard, à la surface du protoplasma, apparaît une couche hyaline très délicate, de substance conjonctive anhiste, qui constitue la membrane externe amorphe (*Eikapsel* ou *Ovarium* de Ganin, *Korion* de Kupffer).

A cette période, l'œuf est uniquement composé des parties sus-nommées et constitue donc une cellule simple à enveloppe amorphe très délicate.

Il est bon de faire remarquer que tous les corpuscules conjonctifs de l'ovaire ne subissent pas à la fois les mêmes transformations, et qu'à côté de cellules ovulaires déjà bien caractérisées

se trouvent des noyaux conjonctifs qui ont conservé leurs caractères primitifs.

C'est ce dont on peut se rendre bien compte sur les *fig.* 8 et 9. Il est même bon de faire remarquer que dans un même ovaire on peut observer tous les degrés de développement de l'œuf, depuis son état de corpuscule conjonctif jusqu'à sa maturité. Sur de jeunes sujets chez lesquels les œufs n'ont pas encore atteint la maturité, on peut obtenir des préparations où s'embrassent nettement les degrés successifs de formation de la cellule ovulaire. Telle est la préparation représentée dans la *fig.* 9, où l'on voit une portion d'ovaire de *Ciona* obtenue par dilacération. Vers le centre, le tissu conjonctif légèrement fibrillaire présente de petits noyaux qui progressivement se transforment, vers la périphérie de l'ovaire, en cellules ovulaires de plus en plus volumineuses. Je dois faire remarquer qu'entre les œufs déjà formés se trouvent de petits noyaux conjonctifs. Les œufs les plus jeunes de cette préparation ont  $0^{\text{mm}},008$ , les plus gros ont  $0^{\text{mm}},016$ , tandis que les noyaux ont de  $0^{\text{mm}},0016$  à  $0^{\text{mm}},003$ .

Je viens d'exposer le résultat de mes observations sur l'origine et le processus de formation des parties que l'on peut considérer comme parties constituantes de l'œuf encore jeune et dépourvu des parties accessoires que nous étudierons ultérieurement.

Pour moi, l'œuf arrivé à ce degré de développement est le résultat des processus successifs suivants :

1° Augmentation de volume d'un corpuscule de tissu conjonctif à caractère embryonnaire ;

2° Acquisition, par ce corpuscule devenu sphérique, d'une atmosphère de protoplasma hyalin ;

3° Accroissement de volume d'une ou plusieurs grosses granulations du corpuscule conjonctif ;

4° Formation d'une enveloppe ou membraneuse amorphe.

Le corpuscule conjonctif forme le nucléus de l'œuf ; sa granulation grossie, le nucléole ; l'atmosphère de protoplasma

constitue le vitellus primitif de l'œuf ; enfin l'enveloppe amorphe est une sorte de membrane vitelline due au tissu conjonctif.

Le sujet que je viens de traiter, et dont les difficultés n'échapperont à aucun de ceux de mes lecteurs qui connaissent les recherches de cette nature, a été très rarement abordé. Aussi ne puis-je passer sous silence une publication récente dont les conclusions diffèrent notablement de celles que je viens de formuler. Oswald Seeliger a publié, il y a quelques mois seulement, sur l'ovogenèse et le bourgeonnement de la *Clavelina lepadiformis*<sup>1</sup>, des observations que je désire exposer et discuter.

Seeliger n'a étudié l'ovogenèse que sur des individus provenant du bourgeonnement. Chez ces individus, l'ovaire ne se forme que très tard et alors que presque tous les organes sont déjà formés. Il provient de l'agglomération de cellules mésodermiques libres vers la face dorsale, entre l'estomac et le rectum. Ces cellules sont de différentes grosseurs, mais très petites, *difficiles à observer quant à leur structure*, et la plupart ne permettent pas, même quand elles sont agglomérées, de leur reconnaître un noyau avec netteté.

La substance du noyau semble disséminée dans le plasma sous forme de grosses granulations. On retrouve d'ailleurs des cellules semblables, même dans les ovaires déjà âgés. Leur multiplication est d'autant plus rapide que les éléments de nutrition sont plus abondants.

Le premier phénomène de la transformation de ces cellules en véritables œufs est la formation d'un noyau *relativement gros*. « *Les faibles dimensions des éléments, dit Seeliger, rendent extrêmement difficile d'apporter clarté et certitude dans cette subtile question.* » Néanmoins, les données suivantes lui paraissent répondre *peut-être* complètement à la vérité.

Les granulations de substance nucléaire répandues dans la

---

<sup>1</sup> *Eibildung und Knospung von Clavelina lepadiformis*, mit 3 Taf. (*Arbeit. aus d. zool. vergl.-anat. Instit. der Univ. Wien. Sitzb. d. K. Akad. d. Wissensch.* I Abth., Mai-Heft, 1882.)

cellule diminuent de nombre et se réunissent en un noyau unique un peu excentrique. En même temps, la cellule grossit rapidement. Enfin les plus grosses particules nucléaires disparaissent du plasma, et un gros noyau homogène, se colorant fortement par le carmin, se trouve formé et semble suspendu dans un plasma clair et liquide. La substance cellulaire propre de la cellule mésodermique libre primitive a subi en même temps une modification. Au début, elle est assez sombre; mais tandis que les particules nucléaires se sont transformées en un noyau par leur transport vers le centre, une disposition inverse se produit dans la substance de la cellule. Une couche foncée se colorant fortement par les réactifs se forme à la périphérie, tandis que le noyau est entouré d'un plasma clair et liquide.

L'exposé qui précède, quoique traduit presque textuellement, laisserait quelque obscurité dans l'esprit du lecteur si je n'y ajoutais la manière dont Seeliger établit les assimilations entre les diverses parties dont il est question et les parties mêmes de l'œuf. Pour lui, le premier nucléus formé par la condescence des granulations de la cellule mésodermique constitue en réalité le nucléole de l'œuf; la *plus grande partie de la substance* de la cellule mésodermique (*der weitaus grössere Theil der Zellsubstanz*), substance claire, centrale, disposée autour du nucléole, constitue le nucléus de l'œuf. Il n'y a qu'une très petite portion de la substance cellulaire primitive (*nur ein ganz kleiner Theil*), portion sombre foncée entourant la couche claire, qui prend part à la formation de la substance foncée de l'œuf, c'est-à-dire du vitellus proprement dit. Ce dernier s'accroît surtout par l'absorption des liquides nutritifs et par la résorption des cellules mésodermiques environnantes.

Toutes les cellules mésodermiques agglomérées pour former le rudiment de l'ovaire subissent-elles ces transformations? Nullement, répond Seeliger. Dans un certain rayon, il n'y a qu'une cellule qui se transforme en œuf, tandis que les cellules voisines n'ont pas du tout le même sort. Les cellules les mieux situées pour recevoir des éléments nutritifs se développent, tandis que

les autres restent stationnaires, mais participent au développement de l'œuf, puisque leur substance passe comme élément nutritif dans les cellules qui se transforment en œufs.

Seeliger a vu qu'il n'y a pas de *limite précise* entre les jeunes œufs et les cellules mésodermiques voisines. De très bonne heure, quelques-unes de ces cellules pénètrent dans l'œuf, se mêlent à lui et contribuent à son accroissement rapide. On peut observer même cette fusion des cellules mésodermiques avec quelques œufs plus âgés. Il arrive même souvent que plusieurs cellules se fusionnent en une masse dans laquelle on ne peut distinguer les cellules. Plus tard, cette masse de plasma passe comme matériaux de nutrition dans la cellule ovulaire voisine, et semble contribuer uniquement à l'accroissement de la substance foncée de l'œuf.

Telle est, résumée fidèlement, l'opinion de Seeliger sur l'ovogénèse. Le lecteur a déjà remarqué qu'elle diffère assez peu de celle que j'ai exposée précédemment. Pour moi, le corpuscule mésodermique conjonctif appelé à devenir un œuf grossit et acquiert une couche de protoplasma hyalin qui est le rudiment du vitellus. Le corpuscule mésodermique constitue le nucléus. Pour Seeliger, la cellule mésodermique tout entière ne constitue pas le nucléus de l'œuf futur ; ce dernier se forme seulement par la concentration en un noyau clair de la partie centrale de la substance cellulaire de la cellule mésodermique. La partie périphérique de cette dernière forme le vitellus foncé de l'œuf, qui, d'abord très peu important, s'accroît rapidement par des apports de l'extérieur.

Il faut remarquer que cette dernière portion de la substance de la cellule, à laquelle Seeliger attribue la constitution de la première zone vitelline, est, d'après lui, *extrêmement faible*.

Pour moi, elle est *nulle*, et toute la substance cellulaire primitive contribue à la formation du noyau. Le vitellus de l'œuf est une acquisition entièrement nouvelle ; c'est là la seule différence entre nos deux interprétations.

Je n'ai point fait d'observations sur l'espèce d'Ascidiens étudiée par Seeliger ; mais je puis affirmer que dans les très nom-

breuses observations que j'ai faites sur des espèces variées, la transformation des cellules du tissu conjonctif embryonnaire de l'ovaire en œufs m'a clairement paru suivre le processus que j'ai décrit.

Pour que les vues de Seeliger fussent possibles, il faudrait que le noyau de la cellule ovulaire, au moment où elle vient d'acquies sa dignité d'œuf, différât considérablement des corpuscules environnants, qui n'ont pas subi de modification. Or, il n'en est rien : le noyau de la cellule revêtu d'une couche de protoplasme hyalin est, *dès le début*, aussi gros et même plus gros que les corpuscules environnants. En outre, il possède *exactement* encore alors la même structure que ces corpuscules ; il se comporte *exactement* comme eux vis-à-vis des réactifs colorants, et il renferme de grosses et de petites granulations *exactement* semblables à celles des corpuscules non modifiés (*fig. 2, 3, 6, 7, 8, 9*). Ce n'est que plus tard que surviendront les modifications qui établissent entre le noyau et le protoplasme de l'œuf des relations inverses, le protoplasme perdant sa transparence *autour du noyau d'abord*, par suite du dépôt des granulations sombres du vitellus.

Quant aux corpuscules voisins qui ne se transforment pas en œufs, je ne m'oppose point à ce qu'on les considère comme pouvant fournir par endosmose, à l'œuf voisin, des éléments de nutrition ; mais je ne saurais admettre leur *incorporation* progressive dans le protoplasma de l'œuf, incorporation qui serait la source des granulations vitellines. Les observations de Seeliger sont très évidemment entachées d'erreur sur ce point ; dans aucune de mes observations, pourtant très nombreuses et ayant porté sur des types variés, il ne m'a été donné d'observer rien de semblable. Toujours, même sur les œufs les plus jeunes, j'ai trouvé le vitellus bien délimité du corps des petites cellules voisines, et je n'ai pu apercevoir cette confusion des bords de l'œuf avec les corpuscules qui sont en contact avec lui, telle que l'a représentée Seeliger. Mais, par contre, il m'est aisé de trouver dans les faits que j'ai recueillis des apparences faciles à expliquer, qui

ont trompé Seeliger, et qui permettent de comprendre l'erreur dans laquelle il est tombé. Je ne puis exposer ces faits que quand j'aurai traité de la capsule de l'œuf et des cellules folliculaires, ce qui va faire le sujet du paragraphe suivant.

#### DE LA CAPSULE DE L'ŒUF ET DES CELLULES FOLLICULAIRES.

L'œuf, ai-je déjà dit, est recouvert, à cette période de son développement, d'une membrane amorphe (*Eikapsel* ou *Ovarium* de Ganin, *Korion* de Kupffer). *En dedans* de cette capsule, entre le vitellus et la capsule, apparaît une couche de cellules aplaties, fusiformes vues de profil, et polygonales vues de face. Cette couche, ou couche des cellules folliculaires, appelée *coque* par d'autres auteurs, mérite d'arrêter notre attention (*fig. 10, 11 a b*).

Quelle est l'origine et la nature de la membrane amorphe et des cellules sous-jacentes ?

La membrane amorphe est très probablement due à la substance fondamentale du tissu conjonctif de l'ovaire. On ne saurait la considérer comme une membrane vitelline, car elle n'appartient pas seulement à l'œuf et n'est pas un produit du vitellus. Dans certains cas, en effet, elle forme une enveloppe pédonculée qui s'isole fort bien dans quelques préparations et qui met en évidence la structure en grappes de l'ovaire. Tel est le cas pour la *fig. 10*, représentant un œuf jeune de *Molgula socialis*, et pour la *fig. 12*, qui représente un groupe de jeunes œufs de *Ciona intestinalis*. Des pédoncules, parallèles pour un même groupe d'œufs, constituent un faisceau conjonctif finement strié, tel qu'on le voit dans la *fig. 9*. M. de Lacaze-Duthiers a également observé ce pédoncule chez la *Molgula roscovita*.

Quant aux cellules folliculaires, il y a lieu de discuter leur origine et leur signification.

Ces cellules apparaissent à une époque un peu variable, si l'on en juge par les dimensions des œufs. Mais, de très bonne heure cependant, quand la couche de protoplasma de l'œuf a acquis une certaine épaisseur, on voit apparaître à la surface

de ce protoplasma des éléments très aplatis, ayant, vus de profil, la forme d'un trait parfois à peine visible. Ces éléments sont disséminés à la surface du vitellus et sont d'abord peu nombreux. Ils sont si plats qu'on ne les aperçoit que de profil, et on ne peut distinguer en eux ni noyau ni protoplasme. Plus tard, ces éléments grandissent considérablement et constituent autour de l'œuf une enveloppe dont la forme varie parfois suivant l'espèce, et sur laquelle je reviendrai. Mais avant d'exposer les modifications et la destinée ultérieure de ces éléments qui deviendront des cellules, je dois exposer quelques-unes des opinions qui ont été émises à leur sujet.

Je n'insisterai pas sur les observations de Van Beneden <sup>1</sup>, qui, quoique ayant bien décrit cette couche de cellules, a mêlé des confusions regrettables à des observations justes. Je dois cependant noter ici que Van Beneden a vu les cellules du follicule se former à la périphérie du vitellus. « Vers la périphérie du vitellus, dit-il, les globules s'organisent et se soudent entre eux ; ils »forment une membrane qui *ne nous semble pas être encore le blastoderme*. Ce n'est pas sur un point du vitellus que cette couche »se forme, mais bien tout autour, pour former, non un disque, »mais un sac sans ouverture ». « ..... Bientôt tout le vitellus est »bosselé à sa surface.... Les bosselures s'effacent et la surface »du vitellus devient plus unie. Le milieu de l'œuf est resté liquide ; les *mamelons de la périphérie se soudent en une membrane : c'est le blastoderme* ». On voit donc que Van Beneden considère les cellules du follicule comme naissant à la périphérie du vitellus, et qu'il pense qu'elles constituent ultérieurement le blastoderme. La dernière de ces assertions est une erreur qu'a fort justement relevée M. de Lacaze-Duthiers. Nous verrons ultérieurement ce qu'il faut penser de la première.

Kupffer <sup>2</sup> décrit l'œuf pondu comme recouvert d'une enveloppe

---

<sup>1</sup> P.-J. Van Beneden; *Recherches sur l'embryog., l'anat. et la physiol. des Ascidies*. (Mémoires de l'Acad. roy. de Belgique, XX, 1847.)

<sup>2</sup> Kupffer; *Zur Entwickl. der einfachen Ascidien*. (Arch. f. mic. Anat., Bd. VIII.)

délicate, revêtue à l'*extérieur* d'une couche unique de cellules du follicule arrondies en *demi-sphères*.

M. de Lacaze-Duthiers a également décrit la couche folliculaire et en a étudié les relations et l'origine. Pour lui comme pour Kupffer, qu'il cite à son appui, les cellules du follicule ne naissent point à l'*intérieur* de l'enveloppe amorphe de l'œuf ovarien, mais toujours à l'*extérieur*. « On a décrit, dit-il <sup>1</sup>, une »couche de cellulose enveloppant l'œuf ovarien, et l'on a dit que »c'est à la *face interne* de cette couche ou follicule qu'apparaissent les cellules dont il vient d'être question. Mais lorsque ces »cellules ont pris le développement qui vient d'être indiqué »(forme demi-sphérique de cellules donnant un aspect framboisé »à l'œuf), où se trouve cette enveloppe ? s'est-elle amincie et »modelée sur la surface externe de cette production ? Une *ré-*»*ponse est nécessaire* si l'on veut expliquer l'aspect d'indépendance de chacune de ces cellules, qui composent probablement »ce que l'on a nommé la *coque*.

»J'avoue, pour mon compte, dans notre *Molgulide*, n'avoir »jamais rencontré une membrane quelconque en dehors de ces »cellules... Si, multipliant les études, on cherche, en déchirant »les parcelles du stroma de l'ovaire, à obtenir les ovules bien »dégagés, presque toujours l'on rencontre des ovules suspendus »par un pédoncule, lequel est quelquefois enfoncé et perdu au »milieu d'un amas de corpuscules ; ailleurs, dans la préparation, »c'est un œuf bien entouré de son enveloppe transparente, pro- »longée ensuite en appendice, dont les attaches sont rompues et »dont les cellules extérieures se désagrègent et sont évidemment »en dehors de toute membrane. Pour toutes ces raisons, il nous »est impossible de nous ranger, en ce qui concerne notre *Molgu-*»*lide* du moins, à l'opinion qui considère ces corpuscules externes »ou folliculaires comme étant nés à la face interne d'une enve- »loppe cellulosique.

---

<sup>1</sup> H. de Lacaze-Duthiers ; *Les Ascidies simples des côtes de France*. (*Arch. de Zool. expér.*, III, 1874, pag. 585, 586, 587, *passim*.)

»L'étude de l'œuf *entre ces deux états* extrêmes conduit à la même opinion. »

En résumé, pour M. de Lacaze-Duthiers, il n'existe pas de membrane en dehors des cellules du follicule. Il en existe une au-dessous seulement, qui se continue avec le pédoncule de l'œuf. Enfin les cellules du follicule ne sont autre chose que des *corpuscules transparents sphériques* qui occupent dans l'ovaire *tous les interstices des œufs*, et qui entourent par conséquent les œufs en dehors de la membrane.

J'ai tenu à citer textuellement l'opinion d'un Zoologiste éminent, telle qu'elle est formulée dans un mémoire devenu classique.

Je dis d'ores et déjà que je ne la crois pas conforme à la vérité et que je rendrai compte ultérieurement des apparences qui ont trompé la sagacité de M. de Lacaze-Duthiers.

Mais avant, je désire exposer l'opinion émise par Seeliger dans le mémoire déjà cité.

»Tandis, dit Seeliger, que quelques cellules libres du mésoderme composant l'ovaire passent entièrement dans l'œuf, d'autres conservent plus longtemps leur individualité cellulaire et se bornent à contracter avec l'œuf des relations plus étroites. »Elles se transforment en cellules du follicule qui jouent surtout un rôle de protection. Ce processus se montre à une *période très précoce* de l'ovogenèse, et, *par suite, il n'est pas toujours possible de distinguer* si les cellules mésodermiques en question se transforment en *cellules du follicule* ou si elles sont *résorbées directement dans la couche sombre de l'œuf*. Dans un très grand nombre de cas, la cellule folliculaire n'est qu'un *terme de passage, qu'un état transitoire, et doit être absorbée ultérieurement par la couche sombre.* »

D'après Seeliger, les cellules mésodermiques, en devenant cellules folliculaires, s'aplatissent extrêmement, de manière à recouvrir une partie très importante de la surface du jeune œuf. La formation du follicule par la rencontre de ces cellules est *assez indépendante de la grosseur de l'œuf*, puisque souvent des œufs

*d'une belle grosseur manquent de follicule, tandis que celui-ci est déjà formé sur des œufs beaucoup plus petits.*

Par contre, la formation de l'épithélium folliculaire détermine ou permet d'apprécier le degré de développement de l'œuf, d'où il résulte que des œufs plus petits peuvent parfois être plus développés que des œufs plus gros. Quand le follicule est entièrement formé, toutes les autres parties de l'œuf le sont également.

Ainsi donc, pour Seeliger, les cellules du follicule proviennent des cellules mésodermiques libres, situées autour de l'œuf qui se développe. Le premier phénomène du processus de formation du follicule est l'aplatissement des cellules mésodermiques libres. L'origine du follicule remontant à une période très précoce de développement de l'œuf, la cellule du follicule occupe une portion importante de la périphérie de l'œuf. *La substance nucléaire se concentre également dans les cellules folliculaires* pour constituer leur noyau.

Le nombre des cellules folliculaires augmente toujours jusqu'à ce que l'œuf soit entièrement enveloppé. Au début, les cellules sont plus ou moins nettement distinctes. Plus tard, lorsque, l'œuf grossissant, le nombre des cellules limitées folliculaires s'est accru par les nouvelles transformations de cellules mésodermiques et vraisemblablement aussi par voie de division, et que ces cellules sont pressées les unes contre les autres, leurs limites s'effacent de plus en plus, jusqu'à ce qu'enfin on ne distingue plus que des noyaux dans une couche assez épaisse de protoplasma partiellement granuleuse.

Après avoir ainsi fidèlement analysé les principales opinions émises sur l'origine de la couche folliculaire, je dois exposer mes vues à cet égard, car elles diffèrent notablement de celles qui ont eu cours jusqu'à présent.

L'œuf très jeune, formé d'un nucléus, d'un nucléole et d'une zone étroite de protoplasme clair et hyalin, est parfaitement délimité; sa surface est nette, et, quoi qu'en dise Seeliger, ne se con-

fond nullement avec la masse des petites cellules environnantes. Il n'est pas encore pourvu de cellules folliculaires à sa périphérie ; seulement on trouve autour de lui des granulations qui sont ordinairement en petit nombre et situées au niveau des carrefours formés par la rencontre de plusieurs œufs. Ces granulations réfringentes font saillie à la surface de l'œuf et n'influent en rien sur la forme de celui-ci. On en voit dans la *fig. 55 c*, sur des œufs relativement jeunes, ayant de  $0^{\text{mm}},03$  à  $0^{\text{mm}},05$ . Mais on aperçoit en même temps sur certains points de la surface de l'œuf des bandes très aplaties, à coupe fusiforme très allongée, qui sont logées dans une excavation superficielle du vitellus et semblent faire partie de celui-ci, dont ils ne se distinguent que par un degré plus grand de réfringence et par une structure plus homogène et plus finement granuleuse.

Ce ne sont pas de vrais noyaux, car ils se colorent très faiblement par le carmin ; Seeliger les considère comme des cellules chez lesquelles le noyau n'apparaît que plus tard, par une concentration de substance nucléaire comparable à celle qu'il a décrite pour l'œuf lui-même. Il est plus juste de dire que ce sont des plaques ou lames de protoplasme hyalin assez réfringent, et dans lesquelles, à cette époque, les divers éléments de la cellule ne sont pas encore différenciés.

Il est bon de faire remarquer que l'apparition de ces lames ou corpuscules folliculaires commence par un petit nombre, un, deux, et que le nombre s'accroît ensuite progressivement jusqu'à ce que la périphérie de l'œuf en soit couverte.

On ne saurait donc, comme le fait M. de Lacaze-Duthiers, leur attribuer pour origine des corpuscules ovariens extrêmement petits qui *entoureraient et engloberaient par leur réunion les œufs les plus jeunes*. On peut s'assurer que les groupes d'œufs très jeunes ne sont point, en réalité, entourés et englobés par ces corpuscules ou granules très petits. Ainsi que je l'ai dit, on en trouve çà et là quelques-uns seulement au niveau des carrefours, et on peut constater que l'on n'observe pas réellement des formes de passage bien évidentes entre ces corpus-

cules extérieurs à l'œuf et les noyaux de la capsule. D'ailleurs on peut remarquer de très bonne heure, sur des œufs à la surface desquels un ou deux de ces corpuscules externes font saillie, qu'ils sont déjà séparés du vitellus de l'œuf par une membrane très-fine ; que les corpuscules folliculaires sont recouverts par cette membrane et appliqués par elle contre le vitellus, ce qui explique à la fois leur aplatissement et l'impression en creux, destinée à les loger, qu'ils produisent à la surface de l'œuf. L'influence du simple voisinage de l'œuf ne suffirait pas à expliquer ces deux phénomènes. La pression réciproque des œufs ne suffirait pas non plus, car nous verrons que la puissance d'expansion et de croissance de l'œuf est susceptible de chasser ces cellules folliculaires à une époque où les œufs, étant plus volumineux, exercent entre eux une pression réciproque au moins aussi considérable qu'au début.

Mes observations me prouvent d'une manière *très claire et très certaine* que, contrairement à l'opinion de M. de Lacaze-Duthiers, les corpuscules folliculaires se trouvent, dès l'origine, au-dessous ou en dedans de l'enveloppe amorphe de l'œuf, et qu'il faut en chercher la source, non point dans les parties extérieures à l'enveloppe capsulaire, mais dans les parties intérieures.

Soit chez *Ciona intestinalis*, soit chez la Molgule des huîtres, soit chez *Ascidia grossularia*, soit chez *Ascidia villosa*, j'ai toujours observé que chez les œufs, encore jeunes, où les cellules folliculaires étaient représentées par des disques très aplatis et à coupe fusiforme très grêle, ces disques étaient situés sous une capsule amorphe très délicate. L'existence de cette capsule n'est pas toujours facile à constater, mais sa présence est rendue parfois très évidente par suite de l'action de certains réactifs. Ainsi, par exemple, sur les *fig. 18, fig. 20*, qui représentent des œufs de *Ciona intestinalis* de taille différente, l'action prolongée du carmin de Beale a détaché de la surface de l'œuf la capsule amorphe très délicate et a permis de constater que les cellules folliculaires étaient bien en réalité placées à la surface du vitellus et au-dessous de la capsule amorphe. Je signale particulièrement

à l'attention du lecteur l'œuf de la *fig. 18*, qui avait 0<sup>m</sup>,03 de diamètre et chez lequel les cellules folliculaires sont encore sous la forme de traits fusiformes très fins. Ces cellules sont restées *adhérentes* à la surface du vitellus, et aucune n'est restée attachée à la face interne de la capsule amorphe.

Sur l'œuf de la *fig. 20*, qui est plus avancé, les cellules ont perdu en partie leur forme aplatie et la plupart sont restées attachées au vitellus.

Sur la *fig. 21*, appartenant à la *Molgule* des huîtres et ayant 0<sup>mm</sup>,07, sous l'influence prolongée du carmin de Beale et de la glycérine acétique, toutes les cellules folliculaires sont restées adhérentes au vitellus, et la capsule amorphe en est très nettement séparée par un intervalle assez grand. Sur plusieurs œufs de la *fig. 6*, on peut constater le même phénomène. J'ai observé le même fait sur des œufs jeunes d'*Ascidia grossularia*.

Un procédé qui m'a permis de voir très nettement la situation relative de la capsule amorphe et des cellules folliculaires, a consisté à traiter les œufs pendant un certain temps, variant de 5 à 10 minutes, par une solution de nitrate d'argent à 3 0/0. Les œufs, bien lavés à l'eau distillée avant et après l'opération et exposés à la lumière, montraient, comme celui de la *fig. 23*, les cellules folliculaires incolores appliquées à la surface d'un vitellus noirci par la réduction de l'argent. Le vitellus rétracté et ayant entraîné les cellules folliculaires était largement séparé de la capsule amorphe.

Mais d'ailleurs on peut parfois apercevoir nettement la membrane, même alors qu'elle n'est pas séparée de l'œuf, et constater directement que les cellules folliculaires sont situées au-dessous d'elle (*fig. 22*).

Si j'ai si longuement insisté sur la situation relative de la capsule amorphe et des cellules folliculaires, c'est parce que M. de Lacaze Duthiers a affirmé que la capsule amorphe était située au-dessous des cellules folliculaires. L'opinion du savant Professeur de la Sorbonne est le résultat d'une confusion que j'expliquerai dans un moment.

Mon avis n'est d'ailleurs pas isolé, puisqu'il est celui de plusieurs naturalistes, et entre autres de Giard<sup>1</sup>, dont la compétence sur l'anatomie et l'embryogénie des Ascidies ne saurait être contestée.

Puis donc, je le répète, que les cellules folliculaires sont dès leur apparition situées à la face interne de la capsule amorphe, il y a d'ores et déjà quelque présomption pour que ces cellules tirent leur origine des parties qui sont situées dans la capsule, c'est-à-dire des parties mêmes de l'œuf. C'est là la question que je vais examiner actuellement. Elle est extrêmement délicate et a longuement attiré mon attention. Voici les résultats qui m'ont paru devoir ressortir de son étude prolongée et de mes observations extrêmement nombreuses et faites sur différentes espèces.

L'œuf, très jeune, est d'abord composé d'une sphère de vitellus clair, au sein de laquelle se trouve un nucléus qui renferme généralement un seul nucléole, mais quelquefois deux, très rarement davantage. Le nucléole renferme parfois un nucléolin. A la surface du protoplasme vitellin s'organise bientôt une membrane, très délicate d'abord, qui sera la capsule amorphe, et dont l'origine doit être très probablement rapportée à la substance intermédiaire amorphe du tissu ovarien.

Mais bientôt on voit apparaître à la surface du vitellus, entre lui et l'enveloppe amorphe, sur des points éloignés les uns des autres, et par conséquent rares au début, des plaques arrondies de substance claire très finement granuleuse, qui se séparent ainsi du vitellus et dont la coupe représente des fuseaux très minces et très effilés. Ces disques, très aplatis, très minces, sont d'étendues très variables, et à cause de leur transparence ne peuvent être aperçus que de champ sur les limites du vitellus; ils prennent alors une teinte sombre qui provient de ce qu'on voit les surfaces limitantes et le contenu en raccourci, et par conséquent sur une grande épaisseur. La substance qui constitue ces

---

<sup>1</sup> Giard; *Étude critique des travaux d'embryog. relatifs à la parenté des Vertébrés et des Tuniciers.* (Arch. de Zool. expér., I, pag. 238, 1872.)

disques lenticulaires est hyaline, avec de très fines granulations, et se distingue par là du vitellus voisin, qui est de teinte plus sombre, à granulations plus grosses, et parfois même coloré.

Si l'on observe ces disques ou lames superficielles quand elles viennent d'apparaître à la surface du vitellus, on peut, avec un très fort grossissement, remarquer qu'il n'y a pas d'abord entre eux et le vitellus qu'ils recouvrent une ligne de séparation très nette et régulière. On aperçoit en effet, sur la ligne de contact, des inégalités, des irrégularités (*fig. 27 c*).

La surface de séparation est occupée par des granulations et présente des sinuosités et de très petites saillies. On ne peut interpréter rationnellement cette apparence qu'en la regardant comme due à l'élimination, par la surface du vitellus, d'une substance claire qui se sépare de la substance granuleuse ou foncée en entraînant à une petite distance quelques granulations. Ultérieurement, la surface de séparation devient régulière et la ligne qui l'indique est nette et parfaitement distincte. Le plasma clair, ainsi isolé, peut d'ailleurs se présenter sur une surface assez étendue de l'œuf et constituer par là, non pas seulement une lentille, mais une calotte plus ou moins grande, dont la face concave est d'abord irrégulièrement sinueuse (*fig. 28 a et b*).

Les disques lenticulaires, d'abord très minces et se dessinant parfois sous la forme d'un simple trait sombre à la surface du vitellus, peuvent se multiplier sous cette forme et entourer la coupe de l'œuf tout entier (*fig. 24*) d'une sorte de ligne polygonale sombre; ou bien, avant de se multiplier par l'adjonction de nouveaux disques, les disques du début sont parfois épais et présentent ainsi une forme lenticulaire plus accentuée. Ils peuvent alors faire une légère saillie à la surface de l'œuf; mais ils creusent surtout leur place sous forme de concavité sur la surface du vitellus, car leur situation au-dessous de la membrane amorphe et la pression de cette dernière ne leur permettent qu'une expansion modérée vers l'extérieur (*fig. 25 a, 26, 29, a, b, c*). Néanmoins, il peut arriver, quand la membrane amorphe est très mince, ce qui a lieu chez les œufs très jeunes, que la len-

tille fasse surtout saillie au dehors (*fig. 29 d*), et c'est là ce qui a fait croire aux observateurs qui m'ont précédé que les lentilles hyalines du début étaient réellement des cellules *extérieures* à l'œuf et venant s'appliquer à sa surface. Mais l'étude des phénomènes prouve qu'il en est autrement : l'aplatissement si prononcé des disques et leur extension très considérable ne sauraient réellement se comprendre sans l'existence d'une membrane limitante extérieure à l'œuf; et d'ailleurs cette membrane, très difficile à constater aux premières phases de la formation de l'œuf et des lentilles périphériques, s'accroît bientôt d'une manière suffisante pour qu'il ne soit pas permis d'émettre un doute à son égard. Cette membrane est, de plus, indépendante des disques lenticulaires, puisque le séjour prolongé dans certains réactifs, et notamment dans l'eau de mer, produit par endosmose une accumulation de liquide entre la membrane et le vitellus, ou bien un retrait de ce dernier, de telle sorte que la membrane devient libre et séparée du vitellus, à la surface duquel restent appliqués les disques lenticulaires (*fig. 18*).

Cela se produit même quelquefois, mais très rarement, chez de très jeunes œufs, où l'on voit une cellule folliculaire unique située dans un espace compris entre le vitellus et la membrane amorphe (*fig. 45, 52*). Je l'ai, pour ma part, observé deux ou trois fois très nettement.

A cette phase de début des cellules de la capsule, succèdent des processus ou phases d'organisation; les disques croissent en nombre, soit par production directe sur d'autres points de la surface du vitellus, soit par extension et subdivision des disques existants. Dans ce dernier cas, la couche hyaline qui recouvre le vitellus étend son diamètre et se segmente. En même temps, cette couche gagne en épaisseur, de telle sorte que bientôt la surface du vitellus est occupée par une suite ininterrompue d'excavations remplies de lentilles de substance claire, qui tendent à se séparer par des cloisons très minces et très difficiles à apercevoir (*fig. 19*). Ensuite, au sein de chacune de ces lentilles se forme un noyau petit, aplati, discoïde, autour duquel naissent de

grosses granulations brillantes, soit incolores (*Ciona intestinalis*, *Ascidia grossularia*, *Molgula nana*), soit colorées en jaune (*Ascidia villosa*, *canina*, *Phallusia cristata*). Les lentilles, acquérant plus d'épaisseur, pénètrent dans le vitellus par leur face interne convexe et ont chacune la forme d'une lentille épaisse, plan-convexe. Elles sont contenues par la membrane amorphe, qui est très nettement visible à leur surface et dont la pression s'oppose à ce qu'elles fassent saillie extérieurement (*fig. 30 a*). Mais alors la membrane capsulaire cède sous la pression centrifuge des cellules ; elle s'amincit et disparaît progressivement (*fig. 15, B*), et les cellules font saillie à la surface de l'œuf, qui prend un aspect mûriforme très prononcé. C'est cet aspect que représentent les figures de M. de Lacaze-Duthiers et qui ont fait naître dans l'esprit du savant Naturaliste la pensée que les cellules folliculaires étaient toujours saillie à la surface de l'œuf et étaient situées en dehors de la membrane amorphe. Il est vrai de dire qu'au-dessous de ces cellules apparaît en effet une membrane qui est directement en contact avec le vitellus, la seule que M. de Lacaze-Duthiers ait vue, et dont je dois expliquer l'origine, ce que je ferai en exposant la suite des transformations des cellules folliculaires.

Le vitellus croissant en dimensions, les cellules folliculaires, dont le volume augmente aussi, font de plus en plus saillie à la surface de l'œuf (*fig. 17*) ; la membrane externe s'atrophie et disparaît (*fig. 15, B*), chacune des cellules restant à la surface de l'œuf comme cellule libre par la plus grande partie de sa surface et adhérente seulement par la face qui regarde le vitellus (*fig. 15, 16*). Ces faces internes adhérentes constituent par leur union une membrane continue à la surface de l'œuf, membrane qui acquerra plus tard une existence propre et indépendante des cellules folliculaires qui la tapisseront extérieurement (*fig. 15, 16, 31*). Mais en même temps les cellules folliculaires subissent dans leur intérieur et dans leurs formes des modifications remarquables.

Tantôt, comme dans *Molgula socialis*, elles restent simples et leur noyau grossit considérablement (*fig. 31*) ; tantôt, comme dans

*Ascidia villosa*, l'intérieur de ces cellules se cloisonne (*fig. 32*) et les cellules croissent considérablement ; elles constituent de longs troncs de cône à structure aréolaire posés comme des pavés à la surface de l'œuf (*fig. 32, 33, 34*). Ultérieurement, tous ces compartiments grandissent et flaissent par former autour de l'œuf un tissu aréolaire à grandes mailles, composé de grandes cellules polyédriques ou sphériques, à parois minces, à contenu hyalin, et dans l'intervalle desquelles se sont placées les granulations des cellules folliculaires primitives (*fig. 34, 35*).

Enfin, chez les *Ciona intestinalis* chaque cellule cloisonnée forme un cône à parois très délicates, ayant son noyau au centre et donnant à l'œuf la forme d'une sphère hérissée (*fig. 40*).

En même temps, je le répète, la paroi basilaire de ces masses aréolaires, qui ont remplacé les cellules folliculaires, s'épaississent et constituent une membrane de laquelle pourront se détacher ultérieurement les masses aréolaires, et qui formera ce que j'appellerai la *membrane sous-capsulaire*, qui peut dans certains cas acquérir une épaisseur remarquable (*fig. 35, 38*).

Je dois ajouter que chez les Ascidies composées, telles que *Botryllus*, *Botrylloides*, *Didemnum*, *Clavelina*, les cellules folliculaires ne se cloisonnent pas, restent minces et discoïdales, perdent leur limite, se sclérosent pour ainsi dire, et se fusionnent pour constituer une capsule épaisse autour de l'œuf (*fig. 42, 52*).

Telle est l'histoire assez complète de la couche des cellules folliculaires. Je crois devoir la résumer en faisant valoir en sa faveur des arguments puisés même dans les recherches de ceux qui ont pensé autrement sur son origine et sur sa situation, par rapport aux membranes de l'œuf.

Il résulterait, des faits qui précèdent, que les cellules folliculaires seraient, non pas des cellules extérieures à l'œuf et qui viendraient s'appliquer à sa surface et s'y multiplier, mais bien des émanations mêmes du vitellus de l'œuf, des parties qui tendent à gagner la périphérie du vitellus, et à s'éliminer ainsi, pour cesser de faire partie essentielle de l'œuf et acquérir le rôle de simples organes protecteurs. Ces portions éliminées sous forme de lentilles

très aplaties de substance hyaline, acquièrent ultérieurement la structure cellulaire, c'est-à-dire un noyau, des granulations et une enveloppe propre. Ces cellules subissent des modifications diverses et sont le point de départ de la formation, à la surface de l'œuf, d'une membrane durcie et plus ou moins épaisse, qui est la membrane sous-capsulaire.

Il convient de faire remarquer que ces propositions établissent que les cellules folliculaires font leur apparition comme telles à la surface du vitellus et sous la membrane capsulaire; mais qu'elles ne touchent point à la question de l'origine première de ces éléments et à leur mode de formation au sein même du vitellus. C'est là une question dont je réserve l'examen pour la fin du chapitre suivant.

Je ne veux pas revenir sur les arguments et sur les figures que j'ai donnés à l'appui de ces diverses manières de voir. Je tiens seulement à invoquer, en faveur de l'origine interne que j'attribue à ces cellules, cette assertion de Seeliger : qu'*il n'est pas toujours possible de distinguer* si les cellules mésodermiques se transforment en cellules du follicule ou si elles sont résorbées directement dans le vitellus sombre de l'œuf; et que, dans un très grand nombre de cas, la cellule folliculaire n'est qu'un terme de passage, qu'un état transitoire, et qu'elle doit être résorbée ultérieurement par la couche sombre. Ces idées-là corroborent, à mon avis, ma manière de voir, car il me suffit de considérer ce que Seeliger regarde comme des cellules externes pénétrant au dedans, de les considérer, dis-je, comme des éléments internes qui tendent à s'éliminer par la surface.

Il y a au premier abord autant de présomptions en faveur de mon opinion qu'en faveur de celle de Seeliger; mais il y en a bien davantage quand on considère que ces parties superficielles, très aplaties, prendraient, pour pénétrer dans le vitellus, une forme sphérique, et qu'il n'est pas plus facile d'expliquer cette transformation que l'aplatissement extrême et temporaire de ces cellules périphériques. D'ailleurs, sans m'étendre davan-

tage sur une question que j'ai déjà longuement traitée, je vais me borner à appeler l'attention du lecteur sur la figure de Seeliger où se trouve dessinée l'origine des cellules folliculaires.

Cette figure (*fig. 3*, Pl. I du mémoire de Seeliger), reproduite très exactement ici (*fig. 36*), résume tout ce que Seeliger a observé à cet égard, puisqu'elle est *la seule* qu'il consacre *spécialement* à cette question.

Le lecteur pourra remarquer à la surface de l'œuf une cellule lenticulaire dont la saillie interne a creusé une excavation très marquée à la surface du vitellus, ce qui ne s'expliquerait pas sans l'existence d'une membrane externe limitante.

Mais, en outre, dans le voisinage de cette cellule lenticulaire, se trouvent des deux côtés, sur le bord même de l'œuf, en haut un trait foncé *a*, en bas deux traits foncés successifs *b* et *c*, que l'auteur a fidèlement indiqués sans en saisir la signification, et qui ne sont autre chose que les rudiments très minces, très aplatis, de trois lentilles d'élimination, telles que je les ai représentées dans plusieurs figures.

Je tiens encore à renvoyer le lecteur au travail de Semper sur l'origine de la couche de cellulose des Ascidies<sup>1</sup>.

Voici ce qu'il dit de l'œuf de *Molgula nana* (Kupffer). « Dans » le plus jeune stade observé, l'œuf, ayant 0<sup>mm</sup>,019 de diamètre, » est recouvert d'une fine membrane qui présente en un point une » saillie arrondie en forme de bosse et qui renferme un noyau ; » on ne peut distinguer si ce noyau est le noyau unique de l'enve- » loppe de l'œuf ou non. Dans un stade plus avancé, l'œuf, de » 0<sup>mm</sup>,029 de diamètre, est déjà entouré d'une membrane qui offre » plusieurs saillies ou bosses saillantes vers l'intérieur. Dans » chacun de ces renflements se trouve un noyau évident dont les » cellules ne sont pas nettement séparées les unes des autres et » possèdent un noyau au point de leur dilatation ». On voit que

---

<sup>1</sup> Semper ; *Ueber die Entstehung der geschichteten Cellulose-Epidermis der Ascidien.* (*Arbeit. a. denn zoolog.-zoot. Inst. in Würzburg*, II B. 1 Heft, 1874.)

Semper ne considère pas les cellules folliculaires comme des cellules d'abord extérieures à la membrane capsulaire : en cela, son opinion concorde parfaitement avec la mienne ; seulement, il semble regarder ces cellules comme des noyaux appartenant à la membrane. Cette opinion ne saurait être conciliée avec les faits que j'ai produits, et où j'ai montré les prétendues cellules folliculaires se détachant de la capsule et restant ou libres ou adhérentes à la surface du vitellus. Quant à la nature *nucléaire* de la substance hyaline qui constitue le rudiment des cellules folliculaires, la faible affinité pour les matières colorantes ne permet guère de l'accepter. Les noyaux et les granulations n'apparaissent qu'ultérieurement dans le protoplasme hyalin.

Je renvoie d'ailleurs le lecteur aux *fig. 1* et *7* du Mémoire de Semper, qui sont exactement comparables à celles que j'ai données.

Avant de clore ce sujet, je dois dire que ce que Seeliger a décrit et figuré comme des masses formées de cellules mésodermiques fusionnées et en continuité avec le vitellus de l'œuf, ne s'est jamais présenté à mon observation. Je n'hésite pas à attribuer ces apparences à des portions de vitellus faisant hernie à la suite de la rupture accidentelle de l'enveloppe amorphe de l'œuf, et ayant entraîné quelques cellules folliculaires.

#### DU TESTA ET DE LA COUCHE DES CELLULES GRANULEUSES.

En abordant l'étude de ces parties de l'œuf, je dois éviter tout sujet de confusion et préciser la valeur que j'attache aux termes ci-dessus. Il le faut d'autant plus que ces dénominations ont été souvent confondues ou appliquées à des parties non toujours les mêmes.

J'entends par membrane du testa, la membrane de substance hyaline cellulosique qui constituera plus tard la tunique de l'animal ; et j'entends par couches des cellules granuleuses, une couche de cellules qui apparaissent à un moment donné à la surface

même du vitellus et sont plus ou moins plongées dans une zone de liquide hyalin un peu gélatiniforme. Ces cellules ont été nommées cellules du testa (*Testazellen* ou *Tunicazellen*). Gauin leur a donné aussi le nom de cellules de la *couche verte*, et Kowalevsky celui de cellules *jaunes*. Aucune de ces dénominations n'est juste, car, ainsi que l'ont démontré notamment O. Hertwig <sup>1</sup>, Semper <sup>2</sup>, de Lacaze-Duthiers <sup>3</sup>, et ainsi que j'ai pu le vérifier à bien des reprises, la tunique de cellulose n'est nullement le produit ou le résultat de la transformation de la couche des cellules granuleuses. Quant à la dénomination de *couche verte* ou *jaune*, elle n'est applicable qu'à certaines espèces d'Ascidies (*Ciona intestinalis*, *Phallusia mamillata*, *Asc. villosa*), où elle renferme des granulations plus ou moins jaunâtres. Chez d'autres, au contraire, elle est incolore, comme chez les Molgules que j'ai étudiées, chez *Cynthia papillosa*, etc.; et elle est rouge clair chez *Botrylloïdes rubrum*.

On les a aussi désignées sous le nom de cellules de la *granulosa*. C'est là un terme qui implique une assimilation entre ces cellules et celles de la *granulosa* de l'œuf des Vertébrés supérieurs. Je déclare repousser entièrement cette assimilation, et j'en donnerai mes raisons dans la suite de ce Mémoire; mais, pour ne pas créer une dénomination entièrement nouvelle, j'appelle ces cellules *cellules granuleuses*, ou mieux encore *globules granuleux*, en considération de leur structure, qui mérite d'être remarquée.

La membrane du testa est une couche hyaline d'abord mince, s'épaississant progressivement et paraissant formée de couches qui se sont ajoutées les unes aux autres. Elle n'est point, à proprement parler, une membrane de l'œuf; elle n'apparaît que

---

<sup>1</sup> O. Hertwig; *Untersuch. ü. d. Bau. u. d. Entw. d. Cellulosenmantels d. Tunicaten*. (*Jen. Zeitsch.*, VII, pag. 46.)

<sup>2</sup> Semper; *Über die Entst. d. geschicht Cellulose-Epidermis d. Ascidiën*. (*Arbeit. d. zool. Inst. Würzburg*, 1875.)

<sup>3</sup> Lacaze-Duthiers; *loc. cit.*

quand l'embryon est déjà formé, et elle est en définitive une dépendance de l'ectoderme de l'embryon.

Ganin <sup>1</sup>, le premier, avança qu'une transformation des cellules périphériques de la peau de la larve (*peripherische Hautschicht*) donnait naissance à la membrane de cellulose, ou tunique commune, qu'il désigna sous le nom de *Couche sociale celluloso-musculaire*.

O. Hertwig, ensuite Semper, et plus tard M. de Lacaze-Duthiers (*loc. cit.*), établirent nettement le même fait, tout en différenciant entre eux sur la signification de cette couche cellulosique. Hertwig l'a vue naître comme un fin contour, à une certaine distance de l'épithélium superficiel et sans que les cellules granuleuses prissent la moindre part à sa formation. Quant à son opinion sur la nature de cette couche, il la formule ainsi: « Le » manteau des Ascidiens est une *formation cuticulaire externe* de » l'épiderme qui, par l'englobement des cellules isolées de celui-ci, se transforme en *véritable tissu conjonctif* ».

Semper, tout en confirmant les faits d'observation contenus dans cette assertion de O. Hertwig, repousse l'appréciation de Hertwig et considère le manteau des Ascidiens, non comme un véritable tissu conjonctif, mais comme une forme particulière d'*épiderme stratifié*. Mes observations et les données de l'analogie me font ranger entièrement à ce dernier avis.

Il est donc bien entendu que la membrane du testa, qui n'appartient pas à l'œuf, mais seulement à l'embryon et ultérieurement à l'adulte, est un produit tout à fait étranger aux cellules granuleuses. On doit donc repousser entièrement, pour ces dernières, la dénomination de cellules du testa et la réserver aux cellules épidermiques de l'embryon.

L'étude de la couche des cellules granuleuses mérite de fixer longtemps notre attention, car elle est semée de difficultés qui

---

<sup>1</sup> Ganin; *Neue Thatchen aus der Entwickl. d. Ascidiens*. (*Zeit. f. w. Z.*, 1870.)

ont donné lieu à des divergences considérables dans les opinions émises à leur sujet. Je vais d'abord faire l'histoire et la critique des théories qui ont été publiées, et je terminerai par l'exposé de mes propres observations.

Les opinions qui ont été émises sur leur nature peuvent être classées sous plusieurs chefs principaux. Presque tous les zoologistes les ont considérées comme de véritables cellules; Semper seul, jusqu'à présent, les avait regardées comme des globules ou gouttes.

Parmi les premiers, il y a deux courants distincts : pour les uns, les cellules granuleuses proviennent des cellules folliculaires; pour les autres, elles proviennent du vitellus ou des parties essentielles de l'œuf. Kowalevsky, Ussow, Babuchin, Stepanoff, sont les représentants de la première opinion, tandis que Metschnikow, Kupffer, Foll, sont les représentants de la seconde. Giard, qui s'était d'abord rattaché à cette dernière opinion, s'est depuis lors prononcé pour la seconde.

En 1870, Kupffer<sup>1</sup> établit sur *Ascidia canina* que les cellules du testa étaient des cellules provenant du vitellus de l'œuf. Kowalevsky<sup>2</sup> affirma, d'après des coupes transversales de l'ovaire d'*Ascidia mamillata*, l'opinion que les cellules du testa provenaient de l'épithélium folliculaire et non d'une libre formation de cellules dans le vitellus de l'œuf. Pour lui, les cellules épithéliales du follicule pénètrent dans l'intérieur du vitellus, s'y multiplient et viennent ensuite former à la surface du vitellus une couche d'épithélium dont les éléments, d'abord plats, deviennent bientôt cylindriques.

L'année suivante, Kupffer<sup>3</sup> publia de nouvelles recherches sur l'origine des cellules du testa et maintint sa première assertion.

---

<sup>1</sup> Kupffer; *Die Stammesverwandschaft zu. Ascidiën u. Wirbelth.* (Arch. f. mikr. Anat., VI, 1870.)

<sup>2</sup> A. Kowalevsky; *Weitere Studien ü. d. Entw. d. einf. Ascidiën.* (Arch. f. mikr. Anat., VII, 1871.)

<sup>3</sup> Kupffer; *Zur Entwickl. d. einf. Ascidiën.* (Arch. f. m. Anat., VIII, 1872.)

La même année, Metschnikow<sup>1</sup> et Giard<sup>2</sup> arrivèrent aux mêmes résultats que Kupffer.

Kowalevsky<sup>3</sup> publia encore, à propos du *Pyrosoma*, une nouvelle confirmation de son opinion.

Ussow<sup>4</sup>, la même année, confirma les idées de Kowalevsky.

Semper<sup>5</sup>, en 1875, arriva à des résultats tout particuliers. Les observateurs précédents avaient considéré les cellules dites du testa comme de vraies cellules; Semper ne les regarda pas comme de vraies cellules, puisqu'elles manquent de noyau, mais comme des masses de vitellus (globules ou *gouttes* du testa, *Testatropfen*) qui peuvent être exprimées chez des œufs encore jeunes par l'action des réactifs ou de l'eau de mer, et qui, dans les conditions de la vie, ne se montrent que relativement tard, chez la Claveline lepadiforme par exemple seulement pendant la segmentation. Vraisemblablement, elles ne se montrent dans les conditions naturelles que lorsque l'œuf est devenu libre et a séjourné longtemps dans l'eau de mer. Semper compare les *gouttes du testa* aux globules directeurs de l'œuf de certains Gastéropodes.

En 1879, au Congrès de Montpellier<sup>6</sup> de l'Association française pour l'avancement des Sciences, Giard, qui avait d'abord adopté l'opinion de Kupffer, que les cellules granuleuses étaient dues à une formation libre de cellules à la surface du vitellus, communiqua le résultat de ses nouvelles observations qui le forçaient à se ranger à l'opinion de Kowalevsky. Il admit, avec ce dernier, que les cellules granuleuses provenaient du follicule, mais qu'arrivées dans le vitellus, les cellules émigrées ne restaient pas

<sup>1</sup> Metschnikow; *Zur Entwick. d. einf. Ascidien.* (*Zeitschrift. f. wiss. Zool.*, XXII, 1872.)

<sup>2</sup> Giard; *loc. cit.*

<sup>3</sup> A. Kowalevsky; *Über d. Entw. d. Pyrosoma.* (*Arch. f. mik. Anat.*, XI.)

<sup>4</sup> Ussow; *Zool. embryol. Untersuch. Die Manteltheire.* (*Arch. für Natg.*, 41, Gahrg. Bd. I.)

<sup>5</sup> Semper; *loc. cit.*

<sup>6</sup> Giard; Association française: Congrès de Montpellier, 1879, pag. 768. (Je dois prévenir que la note de Giard fourmille de coquilles que je me permets de corriger.)

inactives ; leur noyau se fractionnait en deux, quatre, six noyaux secondaires ; les cellules plurinucléées se rapprochaient alors de la surface du vitellus et émettaient leurs noyaux, qui constituent les cellules granuleuses proprement dites.

Dans une Note à l'Institut du 6 juin 1881 <sup>1</sup>, Giard, revenant sur ce sujet, annonce que d'après ses nouvelles observations sur la *Lithonephria eugyranda* (*Ctenicella*), Lac.-Duth... « les cellules de la *granulosa* ont sans aucun doute possible une origine » extérieure à l'ovule ; elles ont émigré du follicule ou même » d'une autre partie de l'ovaire, et pénétré très tôt dans le vitellus ; » elles ne dérivent nullement de la vésicule germinative, qui ne » prend aucune part à ce processus. Les cellules migratrices » s'enfoncent profondément dans le vitellus et *peuvent même s'ap-* » *pliquer contre la vésicule germinative* : on les découvre toujours » aisément au moyen de l'acide acétique très dilué. Bientôt ces » cellules se gonflent, présentent une paroi bien nette, et leur » contenu se divise en deux, quatre, six masses protoplasmiques ; » puis la paroi disparaît et ces masses sont expulsées peu à peu » à la surface de l'œuf, au moment où, *celui-ci étant mûr, on voit* » *commencer les contractions du vitellus*. L'action des acides active » l'expulsion des noyaux et la formation de la *granulosa* ». Giard compare cette série de phénomènes aux migrations observées par Pflüger et Lindgren sur les cellules de la *granulosa* des Vertébrés supérieurs.

J'ai cité textuellement l'opinion de Giard comme étant celle d'un des zoologistes de l'École française qui ont le mieux étudié les questions biologiques ayant trait aux Tuniciers.

H. Foll, contrairement aux opinions déjà analysées, a émis un avis auquel il est fait allusion dans la note de Giard que je viens de rapporter. Foll pense que les cellules granuleuses proviennent de la vésicule germinative, dont elles se détachent par une sorte de bourgeonnement de la surface.

---

<sup>1</sup> Giard ; *Comptes rendus* de l'Institut du 6 juin 1881.

Seeliger a étudié, à son tour, la question dont il s'agit ici, et je dois analyser la solution qu'il lui a donnée.

Seeliger remarque que chez la Claveline lépadiforme, dans la couche de vitellus qui tapisse le follicule, se trouvent des corpuscules ou cellules du testa tout à fait semblables aux cellules libres du mésoderme, qui, placées en dehors de l'œuf, n'ont pu se transformer en œufs et se sont multipliées par division. Les cellules du testa ont le même volume qu'elles, possèdent comme elles la substance nucléaire, non sous forme de noyaux, mais à l'état de dispersion dans le protoplasme de la cellule. Les réactifs colorants agissent de la même manière sur les deux ordres de cellules. Elles possèdent les unes et les autres des mouvements amœboïdes. Seeliger trouve donc que tout cela permet de penser que les cellules du testa dérivent de l'immigration des cellules mésodermiques externes. « *Il est vrai, ajoute-t-il, qu'il n'a pu le démontrer avec certitude sur des cellules vivantes.* » Mais les coupes de jeunes œufs ne lui laissent aucun doute sur cette immigration.

Comment se fait cette immigration? Au début, elle peut se faire directement, et ultérieurement il est possible que les cellules folliculaires (qui ne sont que des cellules mésodermiques aplaties), avant d'être solidement soudées les unes aux autres, soient poussées dans le vitellus et remplacées par les cellules mésodermiques voisines. D'ailleurs il arrive que les cellules du testa présentent parfois une concentration de substance nucléaire très sensible aux réactifs colorants, et qui peut être considérée comme un véritable noyau. De telle sorte que, contrairement à l'opinion de Semper, Seeliger considère ces corpuscules comme de véritables cellules, au même titre que les cellules mésodermiques.

Seeliger fait remarquer que la substance des cellules du testa est tout à fait semblable à celle de la substance sombre de l'œuf, ainsi que le démontre l'action des réactifs colorants. Mais c'est là un fait qui n'a rien d'étonnant pour lui, puisqu'il pense que cette substance sombre de l'œuf est le produit de l'absorption, par l'œuf, de la substance des cellules mésodermiques. Ainsi

s'explique pour Seeliger l'erreur qui fait provenir les cellules du testa du vitellus de l'œuf.

Il n'y a donc aucune différence essentielle entre les cellules du testa et les cellules qui à un âge précoce de l'œuf ont pénétré au dedans de lui comme matériaux de nutrition. Elles ne diffèrent que pour les époques de l'immigration, le follicule se formant entre les deux époques.

On doit considérer les cellules du testa comme n'étant rien autre chose que des cellules introduites du dehors *pour la nourriture de l'œuf*, qui est encore destiné à croître d'une manière considérable.

Une fois englobées dans la substance claire anhyste et gélatiniforme de l'œuf, les cellules du testa croissent en nombre, soit par l'introduction de nouvelles cellules, soit par la division des cellules déjà immigrées. Ces cellules croissent non-seulement en nombre mais en volume, ce qui semblerait en *contradiction avec leur signification d'éléments nutritifs*, puisqu'elles attirent à elles une partie des matériaux nutritifs qui pénètrent dans l'œuf. Mais, étant finalement soumises à l'atrophie, cette soustraction très faible de nourriture devient bientôt insignifiante pour l'œuf. D'un autre côté, les nombreuses et petites cellules du testa peuvent peut-être, grâce à la grande étendue relative de leur surface par rapport à l'œuf, absorber plus de nourriture et être plus capables de former de nouvelles masses que ne le serait la surface seule de l'œuf. Mais il faut supposer, il est vrai, un apport extraordinairement favorable de nourriture, de telle sorte que la surface seule de l'œuf ne serait pas en état de l'absorber complètement. Ce qui pourrait appuyer cette supposition, c'est que non seulement les cellules du testa grossissent, mais qu'il passe encore entre elles toujours assez de nourriture pour produire un accroissement de la couche sombre de l'œuf.

D'ailleurs Seeliger ne doute pas que l'on ne rencontre, *quoique rarement à la vérité*, des cellules du testa dans la couche sombre de l'œuf, ce qui indique bien que celles-ci traversent la couche gélatineuse pour parvenir dans la couche sombre.

Là, elles se résorbent et servent à la constitution des éléments du jaune. C'est ainsi que peu à peu le nombre des cellules du testa diminue et qu'elles disparaissent enfin entièrement.

Le compte rendu assez détaillé des idées de Seeliger m'a paru devoir être donné comme représentant le résultat du dernier travail publié, à ma connaissance, sur la matière. Il en ressort que l'auteur adopte, en définitive et dans l'ensemble, les idées de Kowalevsky, et que, comme lui, il admet une parenté étroite entre les cellules du testa et celles du follicule.

J'ai tenu à exposer toutes les observations et toutes les opinions émises sur ce sujet si délicat de l'origine et de la signification des cellules granuleuses dites à tort cellules du testa. La diversité des solutions proposées et des points de vue auxquels sont parvenus leurs auteurs, indique suffisamment la nécessité de nouvelles observations pour faire une critique raisonnée de tout ce qui a été fait et pour établir une opinion vraiment rationnelle sur ces questions difficiles. C'était, du reste, le besoin et le désir exprimés par le regretté Balfour dans son récent et remarquable *Traité d'embryologie comparée*, II, pag. 43 : « *Further investigations are however very desirable* ». J'ai tâché de combler cette lacune importante, et je vais exposer les résultats de mes recherches.

La suite naturelle de l'exposition des faits observés par moi me fournira l'occasion de faire la critique des idées de mes devanciers.

J'ai étudié le mode d'origine et la constitution de la couche des cellules granuleuses chez les Ascidies où les cellules constituent une couche continue autour du vitellus, et chez d'autres où les cellules sont éparses, séparées et plongées isolément dans un liquide gélatineux hyalin. Je décrirai ce que j'ai observé dans les deux cas.

Chez *Ciona intestinalis*, la couche des cellules granuleuses est continue et consiste en une couche simple de petites cellules

arrondies, placées à la face profonde de l'enveloppe sous-capsulaire (*fig. 16*). Ces cellules sont légèrement colorées en jaune et plus transparentes que le vitellus sous-jacent, dont elles ne diffèrent pas absolument. D'abord appliquées à la surface du vitellus, elles peuvent, chez les œufs très mûrs, s'en détacher en restant adhérentes à la face profonde de la membrane sous-capsulaire (*fig. 40*). Chez les œufs mûrs, cette couche se désagrège facilement sous l'influence des réactifs, et les cellules nagent isolées dans le liquide péri-vitellin. Comme structure, elles sont constituées par un protoplasma assez clair dans lequel il n'y a pas de noyau, mais bien des granulations jaunes (*fig. 41*) qui sont éparpillées et semblent tendre dans certains cas à occuper le centre de la cellule. Quant au mode de formation de ces éléments, Kuppfer l'a décrit de la façon suivante : « Au moment où le vitellus est devenu complètement granuleux, il se sépare à sa surface une couche de protoplasma transparente et tout à fait exempte de granulations ; bientôt apparaît dans cette couche un commencement de division manifesté par des stries radiales ; enfin, ces stries devenant de plus en plus nettes, on découvre des cellules distinctes et séparées ».

J'ai étudié avec beaucoup de soin cette couche, à diverses périodes de son développement. Sur des œufs approchant de la maturité, mais non encore tout à fait mûrs (*fig. 39*), traités par le carmin de Beale, j'ai observé que de la surface du vitellus granuleux s'élevaient des sphères sous forme de gouttes adhérentes au vitellus. Ces sphères, formées de protoplasma transparent, ne possédaient que quelques granulations et présentaient réellement l'aspect de gouttes demi-fluides s'échappant de la surface du vitellus sombre, comme si elles en étaient exprimées. Ces gouttes adhéraient pour la plupart, par une base élargie, au vitellus, et la limite entre les deux protoplasmes était vague et indécise. Leur substance se laissait colorer par le carmin, mais d'une teinte claire, indiquant qu'elles étaient surtout riches en protoplasme et pauvres en substance nucléaire. C'est principalement par les proportions dans les deux éléments, ou matériaux de

la cellule, que ces gouttes paraissaient différer du vitellus sombre et granuleux. Ce dernier en effet masquait la présence du nucléus de l'œuf.

Chez des œufs plus avancés et de même (*fig. 40*) traités par le carmin de Beale ou observés à l'état frais dans le sang de l'animal, la couche des cellules granuleuses est devenue plus distincte du vitellus sous-jacent; sa limite s'est prononcée d'une façon tout à fait tranchée; les cellules sont devenues plus nombreuses, plus petites et arrondies; la largeur de la couche granuleuse a diminué; les deux substances se sont si nettement et si complètement distinguées, qu'elles se séparent entièrement dans certains cas, et qu'un espace rempli de liquide hyalin se dessine entre le vitellus et la couche des cellules granuleuses, qui restent adhérentes à l'enveloppe sous-capsulaire de l'œuf.

Cette couche continue est composée, chez *Ascidia intestinalis*, d'une seule série de cellules; mais, chez *Botrylloïdes rubrum* (*fig. 42*), ces cellules se multiplient par division et finissent par former autour du vitellus une zone à plusieurs couches un peu confuses de petites cellules qui ont conservé la couleur rouge du vitellus, mais avec plus de transparence et moins d'intensité dans la coloration.

Chez *Molgula socialis*, *Molgula nana*, *Phallusia mamillata*, *Phallusia cristata*, *Cynthia microcosmus*, *Cynthia papillosa*, *Ascidia villosa*, *Asc. canina*, la couche des cellules granuleuses se présente sous une tout autre forme que chez *Ciona intestinalis*. Les cellules, sous forme de sphérules, sont dispersées parfois irrégulièrement entre le vitellus et la membrane vitelline et sont plongées dans un liquide hyalin, gélatiniforme. Elles sont réunies en groupes plus ou moins nombreux, plus ou moins irréguliers, et dessinent parfois, à la surface de l'œuf, des bandes ou îles d'étendues variables, des sortes de voies lactées, notamment chez *Ascidia villosa* et *Phallusia cristata* (*fig. 35 bis*)

Chez les deux *Molgules* *Molgula socialis* et *M. nana*, les globules granuleux se présentent sous la forme de sphérules incolores composées d'un protoplasma renfermant de nombreuses

granulations d'inégales grosseurs. Leur composition ne paraît différer de celle du vitellus que parce que la matière qui les compose est moins sombre et un peu plus transparente. Ces sphérules, considérées chez un œuf qui a atteint sa maturité, sont situées autour du vitellus d'une manière parfois assez irrégulière (*fig. 31, 43*).

Si l'on considère un œuf qui est sur le point d'atteindre sa maturité et où les sphérules sont sur le point de se dégager, on voit la surface du vitellus formant des saillies arrondies (*fig. 44*) et présentant au niveau de ces saillies plus de transparence. L'œuf a en ce moment l'aspect d'un œuf pendant la période de pétrissage qui précède la segmentation chez beaucoup d'œufs, notamment chez les vers, chez les mollusques, etc. Enfin si, au lieu d'observer l'œuf à l'état opaque dans l'eau de mer ou dans le sang de l'animal, on le soumet à l'action d'un réactif colorant propre à le rendre transparent, comme le carmin de Beale, on s'aperçoit (*fig. 45*) que les saillies sont dues à la présence, dans les couches superficielles du vitellus, de sphérules qui sont plus ou moins complètement englobées par le vitellus.

Il résulte de l'examen des œufs mûrs à cellules granuleuses libres et où s'est produite une certaine endosmose par l'action assez prolongée de l'eau de mer, il résulte, dis-je, de cet examen (*fig. 31*), que le liquide au sein duquel sont plongés les globules n'est pas d'une consistance très prononcée, car ces derniers se groupent et se ramassent dans certains points de la surface du vitellus et abandonnent d'autres points. Ces changements de situation ne sont pas douteux, car, lorsqu'on observe un œuf où les globules ont été maintenus dans leur situation primitive par la compression de la membrane sur le vitellus, les globules sont assez régulièrement distribués à la surface de ce dernier. D'ailleurs l'examen des *fig. 43, 44, 45, et 46* permet suffisamment d'en juger. Néanmoins il est des Ascidiens, tels qu'*Ascidia villosa*, *Phallusia cristata*, où les globules apparaissent réellement en groupes assez irréguliers, soit pour l'étendue, soit pour la distribution.

Quant à l'origine et au mode de production des globules, voici ce que l'observation m'a démontré. L'œuf étant arrivé à une période voisine de la maturité, il se forme dans le protoplasma et aux dépens de ce dernier, dans toute la périphérie de l'œuf, des sphères de protoplasma hyalin englobant des granulations parfois assez grosses. Ces sphères, recouvertes par une couche de protoplasma plus ou moins épaisse, gagnent progressivement la périphérie, font saillie à la surface de l'œuf et sont enfin exprimées sous forme de globules nageant dans le liquide hyalin qui enveloppe le vitellus (*fig. 45, 46*). Il y a cette différence entre ces globules et ceux de *Ciona intestinalis*, qu'étant plus rares à la surface de l'œuf et à la fois plus volumineux, ils ne sont pas en contact réciproque avec leurs voisins, ne sont donc pas pressés entre ceux-ci, et restent sphériques et indépendants. Mais leur origine est la même ; et les uns et les autres sont des émanations, des portions éliminées, sous forme de globules, de la portion plus ou moins périphérique du vitellus.

Il arrive parfois que l'élimination se fait à la surface du vitellus, quoique celle-ci soit immédiatement en contact avec la membrane sous-capsulaire. Dans ce cas, les cellules granuleuses, loin de prendre la forme d'une sphère, sont éliminées sous la forme de disques ou lentilles parfois très minces, aplatis entre le vitellus et la membrane sous-capsulaire (*fig. 37 et 47*). On peut en conclure que les globules sont expulsés par les contractions du vitellus, qui les chasse de son sein malgré la pression de la membrane sous-capsulaire. C'est là un fait qui sert lui-même d'explication à la forme discoïde très aplatie des cellules folliculaires.

Je dois ajouter que les globules, en sortant du vitellus, mettent parfois en évidence une membrane très délicate qui recouvre directement le vitellus, membrane qui est probablement produite par ce dernier et qui mérite justement le nom de membrane vitelline (*fig. 48, 49, 50*).

Chez *Phallusia cristata*, *Ascidia villosa* et *Ascidia canina*, la formation des globules granuleux est relativement facile à observer, parce que ces derniers sont formés d'une substance

hyaline incolore, dans laquelle se trouvent de gros grains de substance jaune demi-opaque qui sont très distincts.

Avant la maturité de l'œuf et la sortie des globules, on distingue à la surface du vitellus une couche claire qui renferme peu ou pas du tout de granulations vitellines foncées (*fig. 35*). Dans cette couche, se distinguent les globules hyalins avec leurs gros grains jaunes. Un peu plus tard, les granulations vitellines envahissent peu à peu le vitellus jusqu'à sa surface, et les globules hyalins sont repoussés vers l'extérieur. Ils restent ainsi parfois à la surface de l'œuf, sous forme de plaques irrégulières composées d'un certain nombre de ces globules (*fig. 35 bis*) plus ou moins aplatis. Enfin les globules sont rejetés entièrement et deviennent libres à la surface du vitellus (*fig. 35*). Les grains jaunes ont tantôt une forme arrondie, tantôt des formes plus ou moins discoïdales, lenticulaires (*fig. 35 a, 35 ter*). Ils sont ou uniques ou au nombre de 4, 5, 6 dans le même globule hyalin ; dans tous les cas, ils sont presque toujours appliqués contre la paroi du globule et manifestent ainsi une tendance marquée à occuper la périphérie du globule. Quelques-uns même font une saillie marquée à la surface du globule, comme s'ils tendaient à en sortir (*fig. 35, 35 ter*).

Chez *Phallusia mamillata*, les globules renferment également des grains jaunes très prononcés, mais ces grains sont petits et arrondis. Il est d'ailleurs remarquable que dans ces espèces les cellules folliculaires elles-mêmes renferment de petits grains jaunes analogues et tout à fait indépendants du noyau.

Je reviendrai ultérieurement sur le développement de cette substance jaune demi-opaque dans les œufs de quelques Ascidiens. Pour le moment, je me borne à dire que cette substance se développe dans des parties de l'œuf qui sont appelées à être rejetées et à ne pas participer à la constitution de l'embryon. Nous verrons en effet, dans un prochain Mémoire, que le vitellus lui-même, lorsqu'il devient impropre à un développement ultérieur, est envahi par cette matière jaune semi-opaque et consistante dont la présence est ainsi un indice de décadence et de destruction.

Cette appréciation est d'ailleurs en harmonie avec la manière dont cette substance se comporte vis-à-vis des réactifs colorants. Tandis que le protoplasme des globules se colore assez par ces réactifs et diffère peu sous ce rapport du protoplasme vitellin, les grains jaunes sont réfractaires d'une manière presque absolue à l'action des colorants.

Chez *Didemnum cereum* (fig. 51), les globules se distinguent du vitellus par leur transparence et sont composés d'un protoplasme incolore renfermant des granulations très fines et incolores. Ils se distinguent ainsi nettement du vitellus, dont les globules sont de couleur jaune brunâtre foncée.

Chez *Botryllus marionis* (Giard), le vitellus de l'œuf étant brun violet, les globules granuleux s'en détachent à la surface sous forme de gouttes claires de protoplasme parsemé de très nombreuses granulations très fines, parfois incolores, parfois aussi colorés en jaune clair (fig. 52). On n'y voit pas trace de noyau proprement dit.

En résumant donc les nombreuses observations que j'ai faites sur ce point, je déclare me ranger à l'avis de ceux qui, avec Semper, regardent les globules comme émanant du vitellus; ce sont, à mon avis, des éléments rejetés par le vitellus, des *éléments éliminés*.

Mais il est important de faire remarquer qu'ils ne renferment pas tous les éléments du vitellus et qu'on trouve en eux d'autres éléments qui sont ordinairement étrangers au vitellus.

Nous avons vu en effet que dans les œufs qui ont un protoplasma incolore rempli de globules vitellins colorés, soit en brun jaunâtre, comme en *Didemnum cereum*, soit en brun violâtre, comme en *Botryllus marionis*, les globules granuleux ne possèdent point ces éléments colorés nutritifs et sont composés d'un protoplasme incolore dans lequel se trouvent, soit des granulations incolores, soit des granulations d'un jaune clair. Que faut-il donc penser de cette assertion de Seeliger « que la substance des cellules du testa est tout à fait semblable à celle de la substance sombre de l'œuf » ?

Cela peut être vrai, en apparence, des œufs de *Clavelina lepadiformis*, mais ne l'est pas pour les Ascidiens que j'ai étudiés.

Ces globules granuleux ne sont donc point *uniquement* des portions du vitellus devenues libres par voie de bourgeonnement; ce sont des portions éliminées, ayant une composition spéciale et n'entraînant pas avec elles les éléments nutritifs du vitellus.

Cette considération nous permet déjà de rejeter cette vue théorique de Seeliger, qui veut considérer ces globules, soit comme des éléments introduits du dehors pour apporter à l'œuf les matériaux nutritifs à teinte sombre du vitellus, soit comme des éléments capables, par la grande étendue relative de leur surface par rapport à l'œuf, d'absorber plus de nourriture et d'être ainsi des pourvoyeurs perfectionnés de l'œuf lui-même. Un autre fait qui s'oppose singulièrement à cette vue de Seeliger, c'est la présence, dans les globules granuleux, de ces granulations parfois considérables de substance jaune opaque qui sont, je le prouverai ultérieurement, des indices et des preuves de décadence et de dégénération.

Est-il d'ailleurs possible de considérer comme de véritables appareils de nutrition des éléments qui sont rejetés du milieu dans lequel ils sont appelés à apporter la nourriture? Il est vrai que Seeliger considère tous les globules granuleux comme destinés à être absorbés ultérieurement par l'œuf et à disparaître complètement. Il est possible que les globules diminuent de volume et d'importance à mesure que l'œuf avance dans son développement. Mais ils existent cependant encore à l'époque où l'embryon urodèle est entièrement formé, et leur disparition peut être plus justement considérée comme celle d'un organe ou d'un élément inutile dont les matériaux se désagrègent pour entrer dans la masse commune. Si les globules sont appelés à fonctionner surtout comme surfaces d'absorption, leur rôle ne commence en réalité qu'au moment où ils deviennent libres, c'est-à-dire au moment où ils acquièrent une surface propre; or, il est à remarquer qu'à partir de ce moment, c'est-à-dire à partir de la période de maturation et de fécondation de l'œuf, par conséquent de l'époque où les phé-

nomènes de prolifération vont acquérir une grande suractivité ; il est, dis-je, à remarquer que c'est à partir de ce moment que les globules voient décroître successivement leur volume et leur nombre. Ne faut-il donc pas penser plutôt que ces éléments perdent alors de leur activité et entrent dans une phase d'abaissement et de destruction ?

Je déclare d'ailleurs n'avoir jamais observé le passage des cellules extérieures à l'œuf dans l'intérieur, et entre les cellules folliculaires bien formées, telles que les représente Seeliger, il est bien difficile d'admettre la pénétration d'éléments folliculaires sans l'avoir observée directement ou sans avoir constaté les traces non douteuses de ce passage.

Il est vrai que la structure des cellules granuleuses et celle des cellules folliculaires offrent dans certains cas une ressemblance assez marquée, et que l'on observe dans les unes comme dans les autres des granulations jaune clair. Mais ces granulations se retrouvent, dans certains cas de dégénérescence, en masses considérables au sein du vitellus lui-même, et elles sont plutôt une preuve d'une altération de nutrition commune aux deux ordres de cellules que l'indication d'une origine commune.

D'ailleurs Seeliger avoue n'avoir jamais *pu démontrer avec certitude, sur les cellules vivantes*, le passage ou l'immigration des cellules libres du mésoderme ou des cellules de la capsule ; et quant à l'examen des coupes de jeunes œufs qui, prétend-t-il, ne lui laisseraient aucun doute, il est parfaitement légitime de leur donner une interprétation toute autre que celle de Seeliger. L'ensemble des faits que j'ai observés me porte en effet à considérer ces éléments, situés dans la périphérie du vitellus, comme des éléments se dirigeant du centre à la périphérie et non de la périphérie vers le centre ; je les considère volontiers, même d'après l'examen des figures de Seeliger, comme appartenant aux cellules folliculaires et comme des émanations précoces du vitellus, ainsi que je vais l'établir.

Tout en repoussant l'opinion de Kowalevsky, de Ussow, de

Giard et de Seeliger sur l'origine des cellules granuleuses, je dois expliquer certains faits d'observation qui ont servi de base à la fois à cette opinion, que je combats, et à celle de H. Foll, qui veut faire provenir les cellules du testa de la vésicule germinative par une voie de bourgeonnement.

Lorsqu'on observe avec un pouvoir éclairant suffisant de jeunes œufs dans l'eau de mer, ou mieux dans le sang extrait du cœur d'une Ascidie, par conséquent avant toute altération notable, on aperçoit au sein du vitellus, et plus particulièrement au voisinage du noyau, un ou plusieurs éléments dont les volumes diffèrent notablement (*fig.* 53, 54, 55, 56, 57, 58, 59, 60, 61, etc.). Il y en a d'assez volumineux et d'assez gros que le nucléole ; d'autres sont relativement petits.

Ces éléments sont composés d'une substance ou protoplasme clair renfermant de très fines granulations incolores. Mais cette substance présente des degrés très divers de concentration et de délimitation. Tantôt les petites masses ressemblent à un nuage finement granuleux qui n'est pas nettement délimité du vitellus ambiant. D'autres, et c'est le plus grand nombre, sont assez nettement circonscrites par une ligne limitante qui n'est jamais très tranchée sur le frais, d'où il résulte que, dans certains œufs, ces éléments ne sont pas toujours faciles à apercevoir et à distinguer, et qu'il faut appeler à son aide les réactifs. L'emploi de l'acide acétique au 1/200<sup>e</sup> produit immédiatement une concentration de la substance des éléments, et par conséquent accentue la zone qui les délimite d'avec le vitellus ambiant. Les corpuscules prennent alors un aspect très net, et leur profil se détache très franchement sur le fond du vitellus, qui prend, sous l'influence de l'acide acétique, une structure plus granuleuse et plus sombre (*fig.* 69, 70, 71), tandis que de grosses granulations plus ou moins disposées en traînées apparaissent dans le nucléus de l'œuf.

Si l'on essaie sur les œufs jeunes l'action des réactifs colorants, du carmin de Beale par exemple, on remarque que les corpuscules ci-dessus se colorent moins vivement que le nucléus et acquièrent

des teintes *exactement* égales à celles des cellules folliculaires qui commencent à apparaître à la surface du vitellus.

J'ai dit que ces corpuscules se trouvaient surtout autour du nucléus, à la surface duquel ils paraissent quelquefois appliqués, mais avec lequel ils ne se confondent jamais. Mais on en trouve de plus rares, il est vrai, à diverses profondeurs de la couche vitelline, et enfin appliqués à la face profonde de la membrane amorphe capsulaire.

Ce sont ces corpuscules que Kowalevsky, Giard, Seeliger, etc., ont considérés comme des cellules folliculaires ou des éléments pénétrant de l'extérieur dans le vitellus pour s'y multiplier et constituer plus tard les cellules granuleuses. Ce sont également ces corpuscules que H. Foll a cru devoir regarder comme nés par bourgeonnement du nucléus de l'œuf, et comme constituant également l'origine des mêmes cellules folliculaires. Ces deux opinions sont, à mon avis, également erronées, et je dois exposer ce que l'observation soutenue et très multipliée m'a réellement démontré. Mes observations ont porté surtout sur *Ciona intestinalis* et sur *Molgula nana*, c'est-à-dire sur des représentants des deux types différents de constitution de la couche granuleuse, l'une étant continue à la surface du vitellus et l'autre étant formée de globules isolés et indépendants.

Je dis dès l'abord que, selon moi, ces corpuscules prennent leur origine dans le vitellus même, et qu'ils se portent vers la périphérie pour constituer les cellules folliculaires.

Il est à remarquer d'abord que la constitution des cellules folliculaires du début est identique avec celle des corpuscules intra-vitellins que nous étudions. C'est là un fait qui a été reconnu par Kowalevsky et tous ceux qui ont regardé ces corpuscules comme des cellules folliculaires immigrées. Mais ce fait est la négation même de l'opinion de H. Foll, qui fait provenir ces corpuscules d'un bourgeonnement du nucléus de l'œuf. Cette opinion a été inspirée à son auteur par cette circonstance, que les corpuscules sont souvent appliqués à la surface du vitellus comme un véritable bourgeon. Mais je dois affirmer qu'il ne

m'a jamais été donné d'apercevoir un de ces prétendus bourgeons sans qu'il me fût extrêmement facile de constater l'existence d'une surface de séparation très nette entre le nucléus et le corpuscule. D'ailleurs cette application des corpuscules contre la surface du nucléus, de manière à représenter une sorte de protubérance du nucléus telle qu'on peut l'apercevoir (*fig.* 54, 55 *a b*, 56), n'existe jamais à un si haut degré qu'après l'action des réactifs qui ont amené une contraction du vitellus et du corpuscule et un aplatissement de ce dernier contre le nucléus. Sur les œufs frais (*fig.* 66, 67, 68), on aperçoit les corpuscules les plus rapprochés du vitellus, soit avec leur forme sphérique qui témoigne de leur indépendance, soit avec une forme légèrement ellipsoïdale qui permet la même conclusion.

Sur des œufs même où, soit l'eau de mer, soit les réactifs, ont produit une certaine déformation des masses de l'œuf et du nucléus en particulier (*fig.* 53, 59, 63), on aperçoit les corpuscules logés dans des excavations de la surface du nucléus, mais toujours parfaitement indépendants. Une apparence qui s'est produite quelquefois sous l'influence des réactifs (*fig.* 57, 60) a pu contribuer aussi à faire croire à un bourgeonnement du nucléus. Il m'est arrivé d'observer en effet une sorte de bourgeon qui semblait relié au nucléus par un véritable pédicule rétréci, et à première vue j'avais considéré de pareils cas comme une démonstration des assertions de H. Foll. Mais un examen plus approfondi m'a montré clairement que le pédoncule n'existait pas, mais était seulement un espace cylindro-conique creusé dans le vitellus par le retrait du nucléus ou par la marche centrifuge du corpuscule, espace conservé à l'observation par la coagulation du vitellus sous l'influence des acides.

Mais d'ailleurs, je le répète, dans ces cas même, il n'était guère possible de considérer le corpuscule comme une portion de substance nucléaire détachée par bourgeonnement, car la constitution des deux parties était très différente. Tandis, en effet, que sous l'influence de l'acide acétique très dilué le nucléus s'était rempli de grosses granulations réfringentes, le cor-

puscule manifestait une structure presque hyaline et très finement granuleuse.

L'opinion de H. Foll ne m'a donc pas paru en harmonie avec les faits, et, tout en repoussant la communauté de nature du nucléus et des corpuscules, j'ai été conduit par l'observation à admettre entre les corpuscules et les cellules folliculaires une parenté qui ne me paraissait pas douteuse. En cela, je me trouve d'accord avec les zoologistes qui ont considéré les corpuscules intra-vitellins comme des cellules folliculaires immigrées. Mais il me reste à donner les raisons qui font que, loin d'admettre une double migration des corpuscules, la première centripète et la seconde centrifuge, je crois au contraire à une migration centrifuge *unique*, les corpuscules naissant dans le sein du vitellus pour se porter au dehors et y constituer les cellules folliculaires.

Ces raisons sont nombreuses et me paraissent avoir une sérieuse valeur. Quoique quelques-unes aient été déjà énoncées précédemment, je demande la permission d'y revenir.

Il faut considérer d'abord le mode de formation de ces cellules. On suit leur organisation progressive dans l'intérieur de la masse vitelline. Paraissant au voisinage du noyau sous forme d'un nuage de substance claire avec de fines granulations, elles se circonscrivent de mieux en mieux à mesure qu'elles approchent de la surface. Arrivées à la face profonde de la capsule amorphe, elles s'aplatissent contre elle progressivement et finissent par former ces lentilles très minces déjà décrites (*fig.* 64, 65, 67). Dans certains cas, on peut observer le corpuscule émergeant de la surface vitelline dans un espace libre situé entre le vitellus et la capsule, et produit très probablement par l'action de l'eau de mer ou de l'acide acétique (*fig.* 62, 68, 69), car il s'observe assez rarement. Ordinairement, le corpuscule se dégage du vitellus en s'aplatissant, ainsi que le représente la *fig.* 69.

Remarquons que les *fig.* 62, 68, 69, démontrent d'une manière non douteuse l'existence d'une membrane autour de l'œuf, au moment où se forment les cellules folliculaires et les corpuscules intra-vitellins.

L'ensemble de ces observations ne permet réellement qu'une interprétation, et l'on est forcé de penser que les corpuscules prennent naissance dans le vitellus et émigrent vers la périphérie pour venir s'appliquer et s'aplatir contre la face profonde de la membrane capsulaire. Les contractions du vitellus rendent compte de cet aplatissement, qu'il serait autrement difficile d'expliquer.

Il est en outre impossible d'admettre que ces corpuscules intra-vitellins sont des corps extérieurs ou des cellules qui ont immigré dans le vitellus. Il faut en effet remarquer que l'on observe parfois ces corpuscules sur des œufs chez lesquels les cellules folliculaires n'existent pas encore (*fig.* 63, 64, 65, 66): on ne saurait donc considérer ces dernières comme ayant produit les secondes; l'introduction de corpuscules extérieurs n'est pas davantage admissible, car la membrane est là pour s'opposer à leur introduction, puisqu'elle s'oppose à la sortie des cellules folliculaires et les oblige à s'aplatir contre la surface du vitellus.

D'ailleurs, comment comprendre que les cellules folliculaires pénètrent dans le vitellus. Ces cellules sont, au début, extrêmement aplaties et forment des lentilles très minces, ainsi que je l'ai déjà fait remarquer; il faut supposer pour cela qu'elles perdent cette forme et acquièrent une forme arrondie pour s'enfoncer dans la substance vitelline. Or je ne crois pas qu'en présence des observations que nous avons faites sur ces cellules, on puisse hésiter entre les deux processus, dont l'un les fait provenir du vitellus et explique très facilement leur aplatissement extrême par la puissance d'expulsion de ce dernier, et dont le second admet des changements, de la forme aplatie à la forme sphérique, que rien ne prouve ni n'explique.

En outre, les partisans de l'immigration se trouvent en présence d'une difficulté plus grande encore s'ils admettent, comme Giard et Seeliger, la formation des cellules folliculaires par les cellules étrangères à l'œuf.

Il faut en effet expliquer d'abord l'aplatissement extrême de ces cellules et ensuite leur retour à la forme sphérique. Pour cela, je ne vois pas d'explication rationnelle, tandis que l'émi-

gration périphérique est une explication des plus simples et qui n'a contre elle aucun fait d'observation.

Mais encore, quand on se trouve en présence de jeunes œufs comme ceux des *fig.* 68, 69, 70, 71, qui présentent quelques rares cellules folliculaires avec des corpuscules intra-vitellins, il reste à dire pourquoi certaines cellules folliculaires ont immigré dans le vitellus, tandis que les autres sont restées à la surface. Ce n'est certainement pas le nombre et l'entassement qui ont nécessité cette immigration et déterminé cette différence si notable dans les phénomènes. Si les cellules folliculaires ont, comme les corpuscules intra-vitellins, pour origine commune des éléments étrangers primitivement à l'œuf, il reste encore à expliquer cette différence considérable dans les destinées de ces éléments et dans leurs rôles.

L'ensemble des faits observés et leur interprétation la plus rationnelle me paraissent devoir faire considérer les corpuscules intra-vitellins comme émigrant pour devenir l'origine des cellules folliculaires. Cette interprétation me semble l'emporter de beaucoup sur l'interprétation inverse, par la simplicité, la facilité et la valeur des raisons qui plaident pour elle. Mais il est encore des observations directes qui viennent apporter leur poids dans la balance et indiquer le sens de la route suivie par les corpuscules intra-vitellins. J'ai pu en effet observer quelques œufs qui, après traitement par l'acide acétique ou par la glycérine formique, présentaient à l'état permanent, par suite de la coagulation du vitellus, la route frayée par le corpuscule dans le sein du vitellus. Les *fig.* 57, 59, 60 montrent, entre le nucléus de l'œuf et le corpuscule, une cavité cylindro-conique indiquant clairement que le chemin parcouru déjà par le corpuscule se trouve entre le nucléus et lui, et non entre le corpuscule et la surface du vitellus. Nous trouvons donc là la preuve d'une direction centrifuge dans le transport du corpuscule, direction que d'ailleurs tout semblait nous indiquer.

Les corpuscules intra-vitellins sont plus ou moins nombreux, plus ou moins volumineux ; leur formation est plus ou moins

précoce; toutes conditions qui sont parfaitement en harmonie avec le nombre plus ou moins grand des cellules folliculaires primitives, avec leur volume très variable et avec leur époque d'apparition très inégale et peu en rapport avec le volume des œufs. Ils sont plus ou moins apparents suivant que le vitellus est plus ou moins sombre.

On peut observer leur formation même alors que les cellules folliculaires forment une enveloppe continue autour de l'œuf; mais il est probable qu'alors même, ils viennent, en partie du moins, s'ajouter aux cellules folliculaires existantes, s'intercaler dans leurs intervalles et continuer à accroître le nombre de ces dernières.

Quand le vitellus nutritif se dépose au sein du protoplasme et l'obscurcit, l'observation des corpuscules intra-vitellins devient difficile et même impossible sur des œufs entiers.

Il est probable qu'après l'organisation complète de la couche des cellules folliculaires et pendant que les dépôts de vitellus nutritif se font dans le sein du protoplasme, la ségrégation de corpuscules intra-vitellins subit un temps de ralentissement ou même d'arrêt, pour reprendre son activité un peu avant l'époque de la maturation de l'œuf.

Cette nouvelle séparation de substance claire, granuleuse, semble se faire alors plus près de sa surface et devient l'origine des cellules granuleuses, ou prétendues cellules du testa.

Ces derniers restent au sein du vitellus, au voisinage de la surface, jusqu'à l'époque de la maturation de l'œuf, et leur sortie tardive caractérise une phase différente de la vie de ce dernier. Mais néanmoins il n'existe probablement pas une différence radicale entre ces deux ordres de production. Les cellules folliculaires et les cellules granuleuses sont, les unes et les autres, des *éléments éliminés* du sein du vitellus à des époques différentes de l'ovogenèse.

Le long examen auquel nous venons de nous livrer nous autorise à affirmer que les globules granuleux, ou prétendues

cellules du testa, ne proviennent ni des cellules capsulaires ni du bourgeonnement du nucléus, et nous devons par exclusion placer leur origine dans le vitellus lui-même. C'est d'ailleurs là, ainsi que je l'ai déjà démontré, que nous les trouvons en voie de formation.

A propos de ces globules granuleux, nous devons nous demander si ce sont de vraies cellules, comme l'ont pensé Kupffer, Kowalevsky, Giard, Seeliger, etc., ou si, comme l'a prétendu seul Semper, ce ne sont pas de vraies cellules, mais de simples globules ou gouttes de substance protoplasmique. Je dis dès l'abord qu'il y a du vrai dans les deux opinions opposées. Les corpuscules du testa, ou corpuscules granuleux, sont des *rudiments* de production endogène d'*éléments cellulaires vrais*. Il y a tendance en effet, chez eux, à une sorte de concentration de la substance nucléaire (*fig. 38, 46*) au sein d'une atmosphère de protoplasme qui tend à se circonscrire et à devenir indépendante. Mais l'effort n'aboutit pas, et la cellule, non-seulement reste imparfaite, mais présente des phénomènes de dégénérescence et des indices de dégradation même avant que d'être arrivée à sa constitution complète. Les raisons et les conséquences de ces singuliers phénomènes seront d'ailleurs déduites ultérieurement.

Ainsi donc, les corpuscules du testa sont des cellules dégénérées avant même que d'être entièrement formées, des *globules celluloides* dont l'organisation est imparfaite.

Ici se termine cette première étude sur l'œuf des Ascidiens ; les déductions biologiques générales que je désire en tirer trouveront leur place dans un mémoire ultérieur. Pour aujourd'hui, je résume en quelques propositions les résultats acquis par l'étude que nous venons de faire. Ces résultats peuvent se formuler ainsi :

1° Chez les Ascidiens, l'ovaire se compose, à l'origine, d'une agglomération de noyaux appartenant au mésoderme et réunis par une faible quantité de substance intermédiaire claire. L'ovaire a donc la constitution et les caractères d'un tissu conjonctif

embryonnaire dans lequel les atmosphères protoplasmiques ne sont point nettement délimitées. Cette structure se retrouve chez l'adulte dans les portions de l'ovaire où il y a nouvelle formation d'œufs.

2° L'œuf a pour point de départ un corpuscule de ce tissu conjonctif embryonnaire constituant l'ovaire.

3° Ce corpuscule, dans lequel se développent une ou deux granulations qui seront le ou les nucléoles, constitue lui-même le nucléus de l'œuf.

4° Autour de ce nucléus se forme et se dessine une couche de protoplasma transparent et incolore, et ainsi sont réunis les éléments essentiels de l'œuf.

5° Autour de l'œuf ainsi constitué se forme une première membrane très délicate, qui peut être rapportée à la substance intermédiaire du tissu conjonctif embryonnaire de l'ovaire : c'est la membrane capsulaire amorphe.

6° Au-dessous de cette membrane apparaissent à la surface du vitellus des éléments folliculaires qui seront les cellules folliculaires. Ces éléments n'ont pas pour origine des éléments extérieurs étrangers à l'œuf et qui seraient venus s'appliquer et s'aplatir à sa surface. Ce sont de petites masses formées au sein du vitellus et éliminées par la surface de celui-ci, masses d'abord claires et homogènes, et qui s'individualisent comme cellules en acquérant un noyau, des granulations, et une membrane limitante. Ces cellules, se multipliant, forment une couche continue autour de l'œuf. Elles peuvent rester stationnaires, ou bien croître démesurément et devenir fortement saillantes à la surface de l'œuf.

Au-dessous d'elles et aux dépens de leur face interne, se constitue une seconde membrane reposant sur le vitellus : c'est la membrane sous-capsulaire, qui peut devenir plus ou moins épaisse. Dans d'autres cas, les cellules folliculaires restent aplaties, se sclérosent et constituent ainsi autour de l'œuf une enveloppe épaisse et anhiste.

7° Les cellules dites improprement du testa, ou cellules granuleuses, ont pour point de départ le vitellus de l'œuf, dont elles

représentent un élément éliminé. Ce sont des cellules encore imparfaites, en voie de se constituer, mais entachées de décadence et de dégénérescence avant d'avoir atteint ce but : ce sont des *globules celluloïdes*.

8° Les corpuscules intra-vitellins ne sont ni des éléments venus de l'extérieur ni des cellules capsulaires qui ont immigré dans le sein du vitellus, mais des masses de protoplasme clair finement granuleux, qui se forment au sein du vitellus par voie de concentration et qui, émigrant ultérieurement vers la surface, constituent, dans une première phase de l'ovogenèse les cellules capsulaires, et dans une seconde phase de l'ovogenèse les cellules granuleuses, improprement nommées cellules du testa.

---

## EXPLICATION DES PLANCHES.

### PLANCHE VI.

- Fig. 1.* Ovaire de *Ciona intestinalis* adulte suspendu à l'estomac et à la première partie de l'intestin. *est.* estomac, *ov.* ovaire, *int.* intestin, *test.* testicule. — Grossissement de 3.
- FIG. 2.* Deux lobes de l'ovaire de *Ciona intestinalis* très jeune traités par le carmin de Beale (27 janvier 1883). *end.* endothélium. *O.* ovules. Zeiss. ocul. 2, obj. F.
- FIG. 3.* Jeunes ovules de *Ciona intestinalis* jeune, le 20 janvier 1883. Observés dans le sang de l'animal. *a* jeunes ovules agglomérés; *b* un ovule isolé; *c* ovule plus jeune; *d* corpuscule du tissu conjonctif embryonnaire ovarien.
- FIG. 4.* Ovules plus avancés du même animal.
- FIG. 5.* Endothélium de la surface de l'ovaire, imprégnation par une solution de nitrate d'argent au 1/300.
- FIG. 6.* Portion de la surface de l'ovaire de *Ciona intestinalis* jeune. *a, a* corpuscules conjonctifs embryonnaires appelés à former des ovules; *a'* nid de ces corpuscules; *b* cavité vasculaire avec globules sanguins épars; *c* endothélium; *d* jeunes œufs avec cellules folliculaires restées appliquées à la surface du vitellus. Traitement par le carmin de Beale et la glycérine formique. Zeiss. oc. 3, obj. F.
- FIG. 7.* Lobule d'un ovaire jeune d'une *Ciona* jeune, le 24 janvier.

Traitement par le carmin de Beale et la glycérine formique. *a* corpuscules conjonctifs embryonnaires; *a'* nid de corpuscules; *c* endothélium; *e* œuf isolé, avec les cellules folliculaires sous-capsulaires; *f* corpuscules conjonctifs embryonnaires situés entre les œufs.

- FIG. 8. Coupes faites sur l'ovaire de *Molgula nana*. *a* corpuscules conjonctifs embryonnaires; *a'* nids de corpuscules; *d* jeunes œufs.
- FIG. 9. Préparation obtenue par dilacération d'un ovaire jeune de *Ciona*; *A* faisceau d'ovules suspendus à un pinceau de fibrilles et renfermant tous les termes de passage entre les corpuscules conjonctifs embryonnaires et les œufs.  
*a a'* deux jeunes œufs ayant une cellule folliculaire. Les autres n'en ont pas. Quelques-uns ont des granulations *b* attachées à leur surface.  
*B* groupe de corpuscules et de jeunes ovules. Zeiss. oc. 3, obj. F.
- FIG. 10. Œuf jeune de *Molgula socialis*. La capsule est pédonculée. Autour du vitellus sont les cellules folliculaires, dont l'une *a*, restée libre au niveau de l'infundibulum du pédoncule, a conservé sa forme arrondie et prouve bien la situation sous-capsulaire des cellules folliculaires.
- FIG. 11. Deux jeunes œufs de *Ciona*, avec cellules folliculaires déjà organisées et recouvertes par la capsule.
- FIG. 12. Préparation obtenue par dilacération. Grappe d'œufs de diverses dimensions de *Ciona*. Capsules pédonculées. Cellules folliculaires bien développées *A* dans l'eau de mer; *B* après séjour de dix jours dans le carmin de Beale.
- FIG. 13. Un œuf de la même préparation, plus âgé. Les cellules folliculaires commencent à faire saillie à la surface.
- FIG. 14. Œuf frais de *Ciona* observé dans le sang de l'animal le 10 janvier 1882. Capsule, et cellules folliculaires faisant saillie dans le vitellus et non encore à l'extérieur.
- FIG. 15. Œuf de *Ciona* pour montrer la saillie déjà prononcée des cellules folliculaires. *a* la membrane sous-capsulaire; *b* la membrane capsulaire amincie. Les cellules folliculaires commencent à se cloisonner intérieurement.
- FIG. 16. Œuf de *Ciona* dont la membrane capsulaire a disparu. Les cellules folliculaires cloisonnées ne sont plus rattachées à l'œuf que par leur base, qui adhère à la membrane sous-capsulaire. *a* couche des cellules granuleuses, ou globules celluloïdes.
- FIG. 17. Œuf jeune de *Ciona* traité par le carmin de Beale depuis dix jours, et écrasé. Les cellules folliculaires font une légère

saillie extérieure. La membrane capsulaire se montre indépendante et détachée des cellules. Il n'y a pas encore de membrane sous-capsulaire.

PLANCHE VII.

- FIG. 18. Œuf jeune de *Ciona*. Carmin de Beale et glycérine formique. 0<sup>mm</sup>,03 de diamètre. Capsule séparée des cellules folliculaires restées à la surface du vitellus. Zeiss. oc. 3, obj. F.
- FIG. 19. Œuf de *Ciona* plus âgé. Couche complète des lentilles folliculaires.
- FIG. 20. Œuf de *Ciona* ayant 0<sup>mm</sup>,05 de diamètre. Même traitement. Cellules folliculaires détachées. Deux cellules *a*, *b* sont restées attachées à la capsule.
- FIG. 21. Œuf de *Molgula nana* de 0<sup>mm</sup>,07 de diamètre. Même traitement. Les cellules folliculaires détachées de la capsule et adhérant au vitellus.
- FIG. 22. Œuf jeune de *Ascidia grossularia* (Van Bened.) pour montrer les cellules folliculaires sous la membrane capsulaire.
- FIG. 23. Œuf jeune de *Ciona* traité par le nitrate d'argent. Cellules folliculaires à la surface du vitellus.
- FIG. 24. Œuf jeune de *Ciona* de 0<sup>mm</sup>,03 de diamètre. Disques lenticulaires très aplatis.
- FIG. 25. *a*, *b*. Œufs très jeunes de *Molgula socialis*, 0<sup>mm</sup>,024, et 0<sup>mm</sup>,028 de diamètre, avec deux ou trois disques folliculaires.  
*c*. Œuf de *M. socialis* de 0<sup>mm</sup>,07, avec couche complète de cellules folliculaires détachées de la capsule.  
*d*. Œuf de *M. nana* très jeune de 0<sup>mm</sup>,017, avec trois disques très aplatis et quelques corpuscules conjonctifs de 0<sup>mm</sup>,003 de diamètre, dont l'un a déjà une couche de protoplasme et devient un ovule.
- FIG. 26. Œuf jeune de *Ciona* ayant 0<sup>mm</sup>,017 de diamètre, avec quelques disques folliculaires inégaux.
- FIG. 27. *b*. Œuf jeune de *Ciona* avec quelques disques folliculaires. Diamètre 0<sup>mm</sup>,04.  
*c*. Un disque de l'œuf précédent avec surface interne inégale.
- FIG. 28. *a*. Œuf de *Ciona* de 0<sup>mm</sup>,08 de diamètre, avec quelques disques isolés et une calotte *x*.  
*b*. Œuf jeune de 0<sup>mm</sup>,05 de diamètre, avec de petites calottes *x*, *y*, *z*.

- FIG. 29. *a.* Œuf jeune de *Molgula nana* de 0<sup>mm</sup>,024 de diamètre, avec très jeune ovule qui lui est adhérent. Quelques disques.  
*b.* Œuf de 0<sup>mm</sup>,017 de diamètre, avec quelques disques un peu saillants.  
*c, d. Id., id.*
- FIG. 30. *a.* Œuf de *Phallusia cristata*, avec capsule et couche sous-jacente de cellules folliculaires vues de profil.  
*b.* Cellules folliculaires vues de face.
- FIG. 31. Œuf de *Molgula nana* après l'action de l'eau de mer. *x* cellules folliculaires jeunes; *y* globules celluloïdes.
- FIG. 32. Œuf de *Phallusia cristata* dans l'eau de mer. *x* cellules folliculaires; *y* globules celluloïdes.
- FIG. 33. Cellules folliculaires du même, isolées pour montrer leur cloisonnement.
- FIG. 34. Portion de ces dernières pour montrer la forme et la constitution des cloisons.
- FIG. 35. Œuf de *Phallusia cristata* presque mûr. *x* grandes vésicules provenant du cloisonnement des cellules folliculaires; *y* globules celluloïdes plongés dans du vitellus clair périphérique.
- FIG. 35. *a.* Quelques globules celluloïdes isolés, avec grains arrondis de substance jaune.
- FIG. 35 *bis.* Œuf de *Ph. cristata*, avec îlots épars de globules celluloïdes.
- FIG. 35 *ter.* Un de ces îlots avec grains jaunes à forme plate.
- FIG. 36. Œuf jeune de *Clavelina lepadiformis* de 0<sup>mm</sup>,01 de diamètre. *f, z*, cellule folliculaire; *a, b, c*, disques très aplatis (empruntée à Seeliger).

#### PLANCHE VIII.

- FIG. 35<sup>4</sup>. *Phallusia cristata*. Œuf dont les globules celluloïdes ou cellules granuleuses commencent à sortir du vitellus.
- FIG. 37. Œuf de *Molgula nana* traité par l'acide acétique au 1/200<sup>e</sup>. *x* tissu aréolaire ovarien provenant du cloisonnement des cellules folliculaires. Quelques cellules granuleuses aplaties sont sorties du vitellus.
- FIG. 38. Œuf mûr de *Phallusia cristata* dans l'eau de mer. Vitellus entièrement rempli de globules vitellins, opaque; *y* cellules granuleuses devenues libres, avec grains jaunes réunis au centre, et formant une sorte de noyau.
- FIG. 39. Œuf de *Ciona intestinalis* traité par le carmin de Beale, et

montrant la manière dont les cellules granuleuses sortent du vitellus sous forme de bourgeons. Nucléus de l'œuf invisible dans le vitellus opaque.

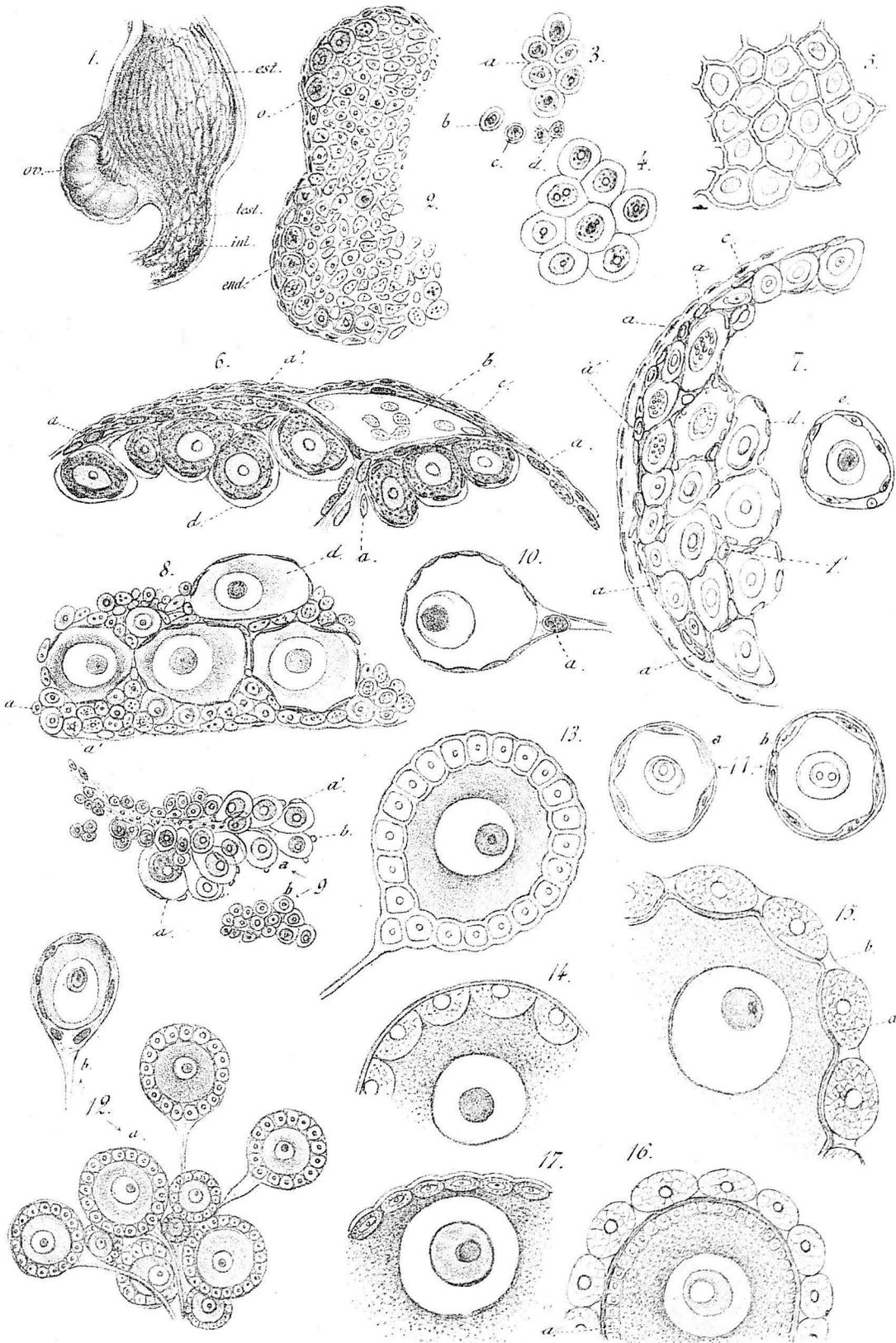
- FIG. 40. Œuf mûr de *Ciona* pris dans l'oviducte, avec grandes cellules folliculaires. La couche des cellules granuleuses s'est séparée du vitellus et adhère à la membrane sous-capsulaire.
- FIG. 41 Œuf de *C. intestinalis* frais, dans l'eau de mer. *x* grandes cellules folliculaires cloisonnées, commençant à devenir coniques; *y* cellules granuleuses renfermant de gros grains jaunes.
- FIG. 42. Œuf de *Botrylloïdes rubrum* le 17 juin, dans l'eau de mer. Vitellus rouge foncé, segmenté et à la phase Gastrula. Couche de cellules granuleuses roses, petites et à plusieurs couches. *x* couche épaisse, cartilaginiforme, formée par la sclérose des cellules folliculaires. La face interne de cette couche est mamelonnée et a laissé son empreinte sur une membrane *z* qui paraît recouvrir la couche des cellules granuleuses.
- FIG. 43. Œuf de *Molgula socialis*, le 6 avril 1882. *x* cellules folliculaires à base épaissie; *y* cellules granuleuses, dont quelques-unes semblent se segmenter.
- FIG. 44. Œuf de *M. socialis*, 26 avril. Les cellules granuleuses n'ont fait saillie que sur un point. Surface du vitellus mamelonnée par suite de la présence des cellules granuleuses dans les couches superficielles du vitellus.
- FIG. 45. Œuf de *M. socialis* traité par le carmin de Beale, et dont les cellules granuleuses commencent à être expulsées.
- FIG. 46. Œuf de *Molgula nana* le 7 janvier, après quatre heures de traitement par le carmin de Beale. *x* cellules folliculaires; *y* cellules granuleuses, dont quelques-unes se sont désagrégées; *n* nucléus, *n'* nucléole déformé.

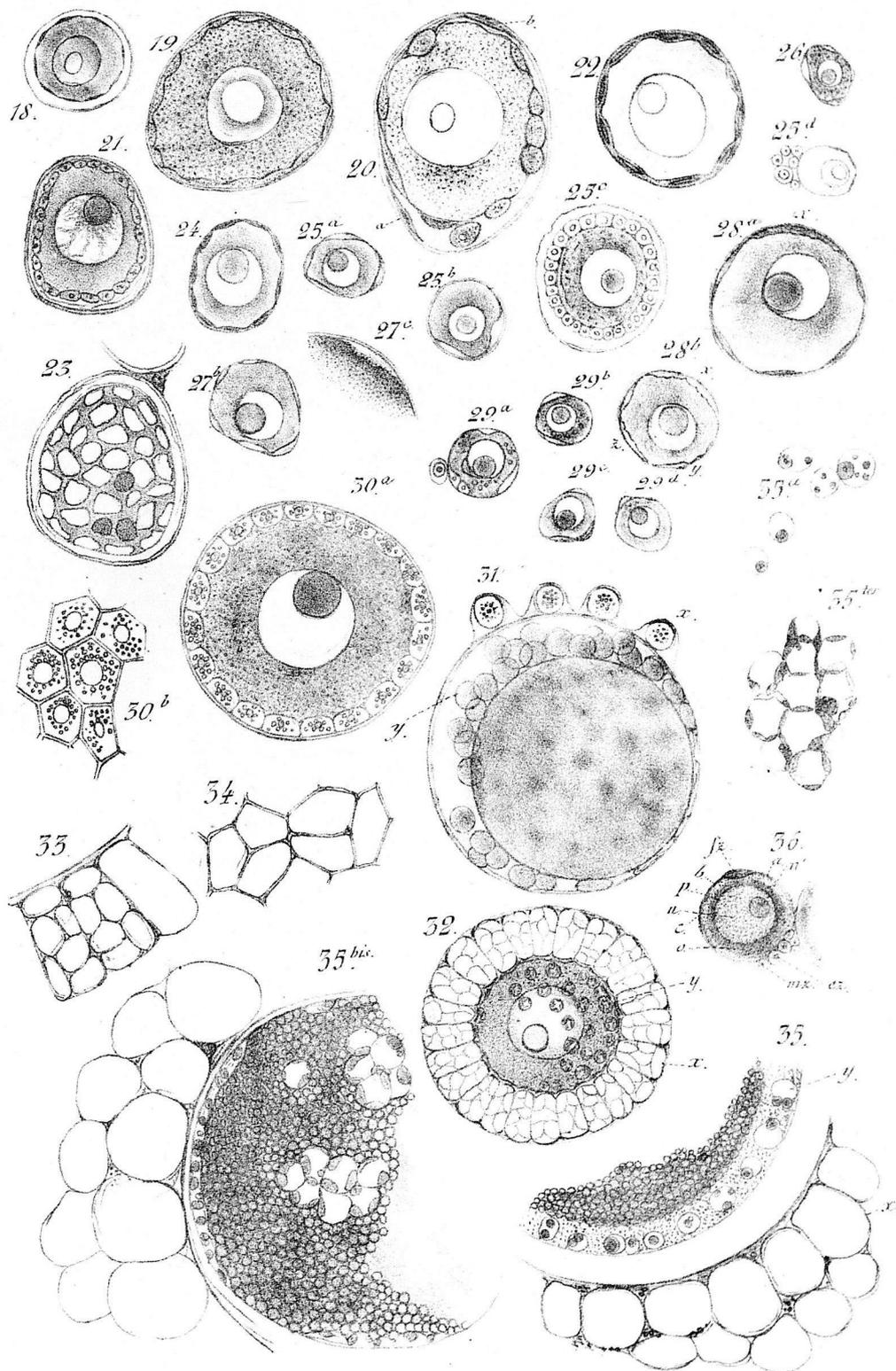
PLANCHE IX.

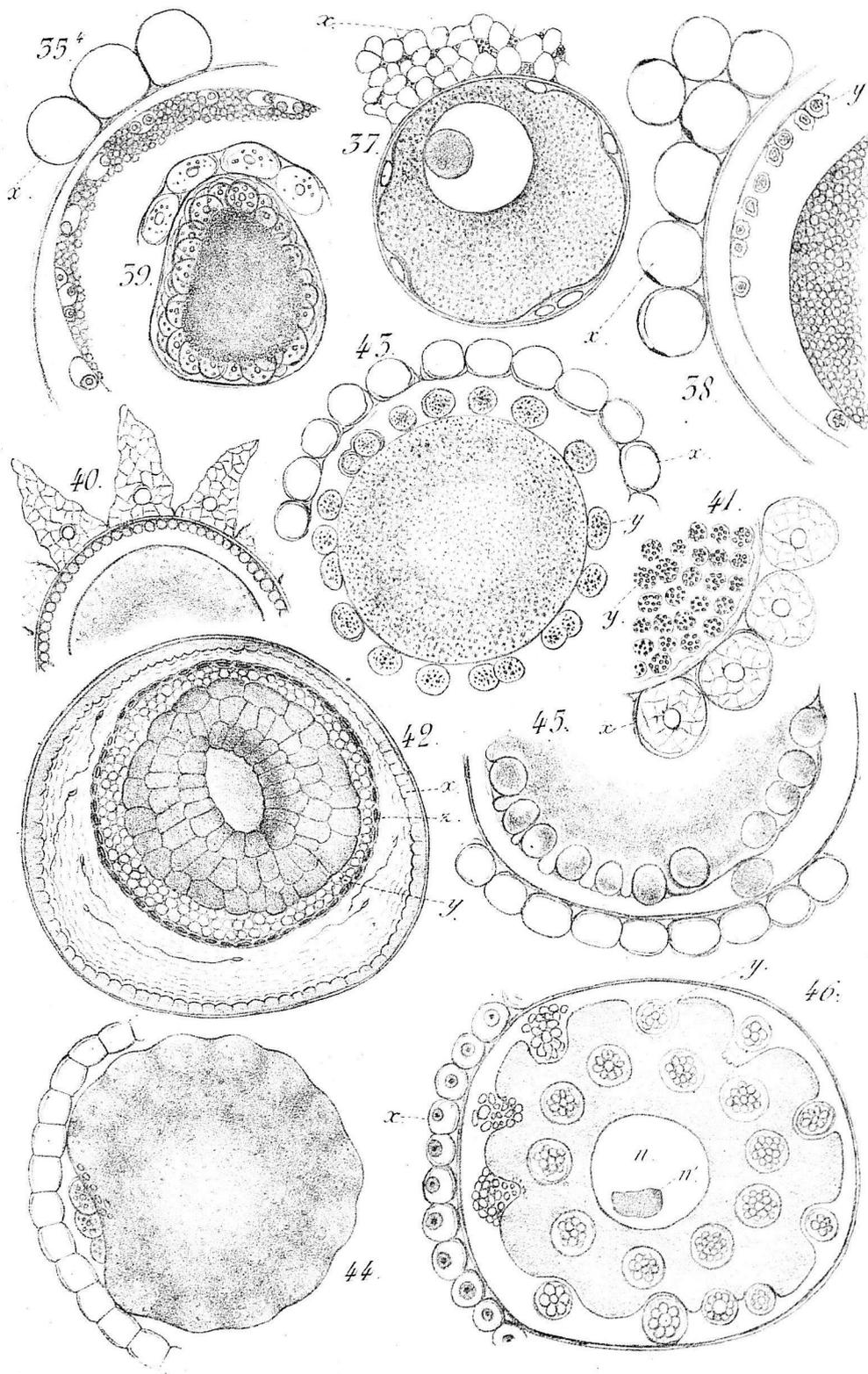
- FIG. 47. Œuf de *Molgula socialis* avec quelques cellules granuleuses plus ou moins aplaties. Les cellules folliculaires ont été détachées.
- FIG. 4. Œuf de *Phallusia mamillata* avancé, traité par le carmin de Beale. *x* cellules folliculaires; *y* cellules granuleuses libres et éparées, recouvertes par une membrane *z* et remplies de granulations jaunes.
- FIG. 49. Œuf de *P. mamillata*. *x* cellules folliculaires cloisonnées; *y* cellules granuleuses éparées et aplaties entre le vitellus et la

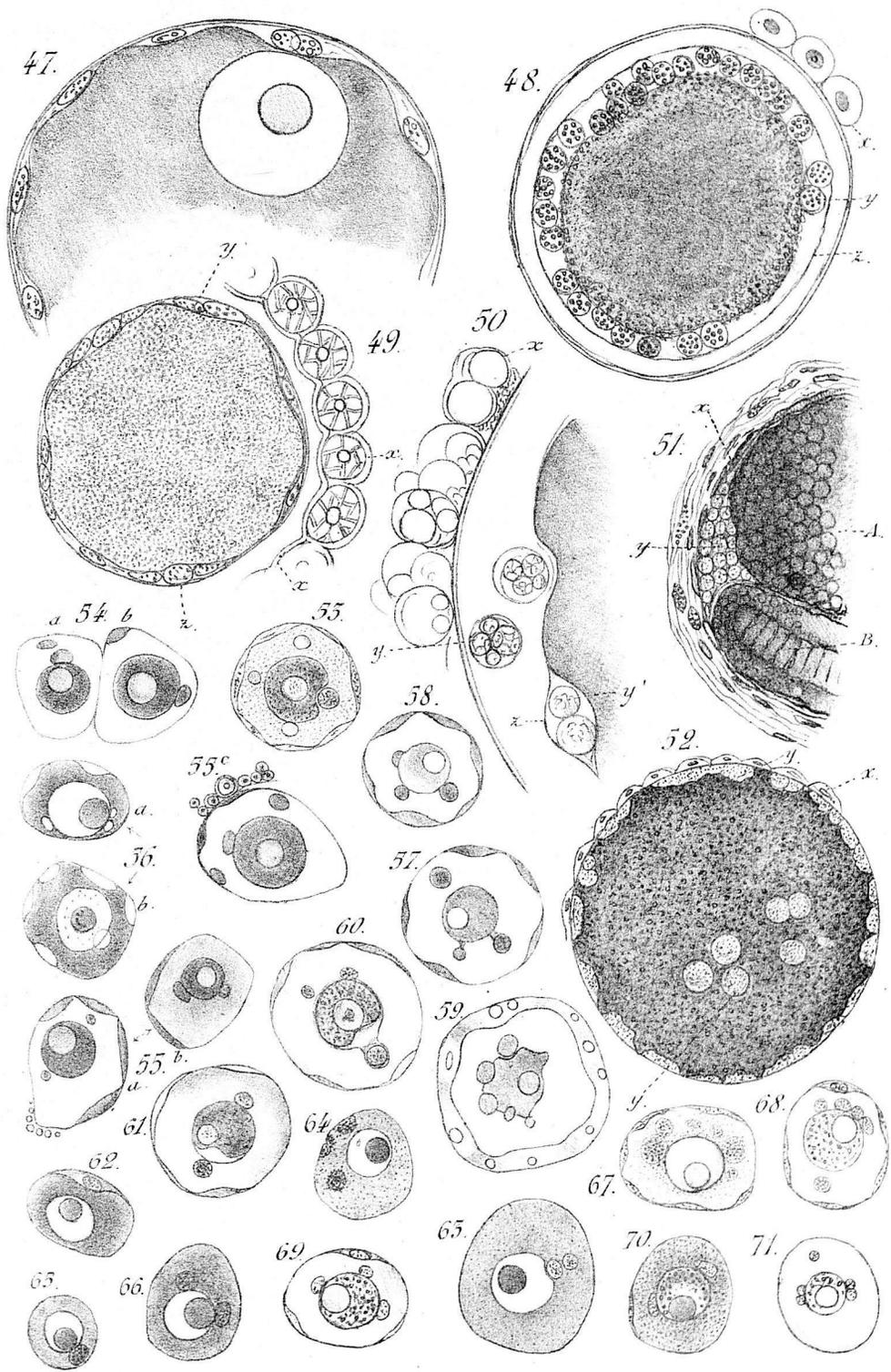
membrane vitelline  $z$  et avec granulations jaunes;  $sc$  membrane sous-capsulaire.

- FIG. 50. Portion de la surface d'un œuf de *Molgula socialis*.  $x'$  cellules folliculaires devenues *aréolaires*;  $y$  cellules granuleuses libres;  $y'$  cellules granuleuses semblant soulever une membrane vitelline  $z$ .
- FIG. 51. Œuf de *Didemnum cereum* observé le 3 mars 1882. Embryon urodèle dont la tête est en A et la queue en B;  $y$  cellules granuleuses entassées;  $x$  cellules folliculaires.
- FIG. 52. Œuf de *Botryllus marionis*, le 4 mars 1883.  $x$  cellules folliculaires;  $y$  cellules granuleuses formant des groupes épars et irréguliers à la surface du vitellus.
- FIG. 53. Œuf de *Ciona*, le 10 janvier, traité par le carmin de Beale, avec plusieurs corpuscules intra-vitellins, dont l'un est logé dans une excavation du nucléus.
- FIG. 54.  $a, b$ . 55.  $a, b$ . 56.  $a, b$ . 57, 58, 59... 71, représentant de jeunes œufs de *Ciona* avec corpuscules intra-vitellins. Ces figures sont destinées à représenter le mode d'origine des corpuscules intra-vitellins et leur relation avec les cellules folliculaires.
-









SUR LES

# CELLULES DU FOLLICULE DE L'ŒUF

ET SUR

## LA NATURE DE LA SEXUALITÉ

Par M. A. SABATIER.

(Extrait des *Comptes rendus de l'Institut*, séance du 18 juin 1883.)

---

« Depuis la publication de ma Note sur l'œuf des Ascidiens, ont paru dans les *Comptes rendus* deux Notes : l'une de M. H. Fol et l'autre de M. Roule, sur l'origine des cellules du follicule. Ces deux Notes soulèvent des questions dont je me suis sérieusement occupé et sur lesquelles je désire m'expliquer.

» D'après M. H. Fol, les cellules folliculaires sont le résultat d'un bourgeonnement local de l'enveloppe nucléaire et du nucléus; et le nucléole, qui se trouve *généralement* dans le voisinage de ce diverticule, *semble* céder un petit fragment de sa substance. Je dois convenir que l'examen le plus attentif, avec des objectifs de Zeiss et avec le concentrateur d'Abbe, m'a toujours fait constater une surface de séparation très nette entre le prétendu bourgeon et le nucléus. J'ai bien rencontré des apparences de pédoncule, mais seulement dans un petit nombre de cas, et j'ai remarqué, chez le *Ciona intestinalis* notamment, qu'il fallait en accuser l'action des réactifs. Je n'ai jamais rien remarqué de semblable sur les œufs frais observés dans le sang de l'animal. Le noyau y est toujours parfaitement sphérique, et les corpuscules folliculaires apparaissent au voisinage du noyau sous forme d'un nuage de substance à fines granulations, d'abord un peu diffuse et se circonscrivant ensuite. C'est peut-être à cet état originel mal délimité qu'il faut attribuer l'interprétation de

M. Fol; mais, dans ces cas, l'action coagulante des acides faibles et des colorants permet de saisir clairement le défaut de continuité du nucléus et du corpuscule. Quant à la participation du nucléole, à laquelle M. Roule surtout fait jouer un rôle important, mon attention avait été spécialement attirée sur ce point par la fréquence même de la situation excentrique du nucléole; mais j'ai renoncé à la pensée de toute relation génésique entre le nucléole et les corpuscules, en observant que bien souvent le nucléole est éloigné du point de formation du corpuscule et qu'il occupe parfois le côté opposé du nucléus. M. Fol est d'ailleurs moins affirmatif que M. Roule sur ce point, puisqu'il dit que le nucléole se trouve *généralement* dans le voisinage immédiat du bourgeon nucléaire, et qu'il *semble céder un fragment de sa substance*. En outre, il y a entre MM. Fol et Roule un désaccord fait pour confirmer mes doutes sur la réalité de ce processus. M. Roule ne fait, en effet, jouer au nucléole principal aucun rôle dans la formation des corpuscules, et parle seulement de la pénétration dans le vitellus de petits nucléoles adventifs, placés près de la limite externe du nucléus.

» Je persiste donc à penser, ainsi que je l'ai avancé dans un Mémoire publié dans la *Revue des Sciences naturelles* de Montpellier (mars 1883), que les cellules folliculaires naissent par voie endogène dans le sein du vitellus, au voisinage et parfois même à une certaine distance du nucléus.

» Comme M. Fol, j'ai observé des phénomènes semblables chez des Vertébrés inférieurs et supérieurs : chez les Poissons, les Amphibiens, chez le Chien, le Chat, le Veau, et chez la Femme; j'ai constaté cette élimination du sein du vitellus de corpuscules destinés à devenir les cellules du follicule de Graaf. Mais la priorité de cette observation me paraît appartenir à M. Cadiat (*Traité d'Anat. générale*, 1881). Seulement, M. Cadiat pense que ces noyaux se forment sous la paroi propre de la cellule, tandis que c'est plutôt dans les parties centrales. J'ai reconnu également dans ces corpuscules les corps décrits par M. Balbiani sous le nom de *vésicule embryogène*. Quant à Nussbaum, qui en voit à

tort l'origine dans une division mûriforme du nucléus (*maulbeerförmiger Kerntheilung*), il est juste de dire qu'il a reconnu leur marche centrifuge pour aller constituer les cellules folliculaires.

» Je tiens à dire que ces faits d'élimination d'éléments cellulaires produits par génération endogène m'ont beaucoup frappé par leur généralité, dans l'étude comparée que je poursuis depuis quelques années de la spermatogénèse et de l'ovogénèse. Ces faits m'ont conduit à des vues théoriques sur la nature et l'origine de la sexualité des éléments reproducteurs. Ces éléments me paraissent posséder d'abord deux principes de polarités opposées : l'un centripète (cellule ovulaire, blastophore), localisé dans le noyau et une portion du protoplasme ; l'autre centrifuge, localisé dans cette autre portion du protoplasme aux dépens de laquelle se forment les éléments centrifuges (cellules du follicule, globules polaires, couches périvitellines, *zona radiata*, spermatoblastes, etc.). Toute cellule dans laquelle les deux polarités sont dans un état réciproque d'équilibre, est dans un état de *neutralité sexuelle* plus ou moins grande et est susceptible de parthénogénèse ; mais si une modification biologique fait disparaître un des deux éléments, l'équilibre est rompu : une des deux polarités devient prédominante, et la cellule acquiert par cela même une *sexualité* déterminée. L'élimination de l'élément centrifuge donne naissance à l'élément femelle, l'élimination de l'élément centripète produit l'élément mâle<sup>1</sup>. Il peut y avoir plusieurs degrés dans la sexualité, et la sexualité complète peut n'être acquise que progressivement par des éliminations successives.

» Telles sont les vues déjà formulées très succinctement par moi dans la *Revue des Sciences naturelles* de Montpellier (décembre 1882) et que mes nouvelles observations n'ont fait que compléter. Je me réserve d'ailleurs de les développer dans un mémoire étendu qui est en préparation. »

(18 juin 1883.)

---

<sup>1</sup> Dans les *Comptes rendus*, il y a une erreur qui a interverti la position des deux termes *mâle* et *femelle*. Je les remets ici à leur véritable place.

QUELQUES OBSERVATIONS

SUR

# LA CONSTITUTION DE L'ŒUF

ET DE SES ENVELOPPES

## CHEZ LES CHITONIDES

---

Dans un Mémoire sur l'anatomie du Chiton (1), publié dans le quatrième volume du *Morphologisches Jahrbuch* de Gegenbaur, en 1878, le Dr von Ihering a étudié spécialement l'appareil sexuel de ces singuliers mollusques.

Cuvier avait émis l'opinion que les Chitons et tous les autres Arthrocochlides dépourvus de pénis externe étaient hermaphrodites et se fécondaient eux-mêmes. Mais en 1838, J.-E. Gray (2) établit que chez les Patelles les sexes étaient séparés. Les vues de Gray furent confirmées d'autre part, en 1839, par Rud. Wagner (3) et l'année suivante par M. Milne-Edwards (4).

R. Wagner établit par ses observations sur les Patelles et les Chitons que les sexes étaient séparés chez le Cyclobranches, et il affirme qu'il tient de Erdl que le même fait existe pour les Haliotides. Depuis lors, Ihering a pu constater la justesse de ces assertions et la séparation des sexes ou diclinie pour les Patelles, les Fissurelles, les Haliotides et les Trochides. Dans ces groupes, la diclinie n'a pas été contestée ; mais il en a été tout autrement pour les Chitonides. Les affirmations de Wagner au sujet

de la séparation des sexes chez le *Chiton* sont en contradiction avec celles de Middendorff (5), qui considère le *Chiton Pallasii* comme hermaphrodite. Son opinion, basée sur la présence de spermatozoïdes dans l'oviducte, provoque les justes critiques de von Ihering, qui pense que ces spermatozoïdes provenaient de l'extérieur et étaient appelés à féconder les œufs dans l'intérieur des glandes sexuelles, c'est-à-dire avant l'endurcissement de l'enveloppe ou coque qui les entoure et dans laquelle on n'a pas aperçu de micropyle.

Par suite de ces observations, v. Ihering se trouve autorisé à conclure : que jusqu'à présent on n'a démontré l'hermaphroditisme chez aucune espèce de *Chiton*, et que, par contre, il est établi pour un certain nombre d'espèces qu'elles sont diclines, et que par conséquent on peut jusqu'à présent considérer les *Chitonides*, aussi bien que les *Patelles*, comme ayant des sexes séparés.

Aux observations de Ihering, je puis ajouter un certain nombre d'observations faites sur *Achantochites fascicularis*, sur *Chiton Polii* (Philippi), sur *Chiton sordidus*, (P. Gerv.), *Chiton rudi*, (P. Gerv.), *Chiton pulchellus*, et *Chiton olivaceus* (Spengel) ; et je déclare que dans tous les cas j'ai trouvé les sexes parfaitement séparés et les glandes génitales présentant des colorations et une structure bien distinctes selon les sexes.

Chez *Chiton Polii*, le sexe mâle se reconnaît dès que l'animal a été ouvert, par la coloration rouge brique ou vermillon clair de la glande sexuelle. Cette dernière, formée par un sac ou poche plissée et à diverticules, situé entre la coquille et le tube digestif, doit sa coloration à des cellules disséminées en groupes plus ou moins serrés sur ses parois et renfermant autour d'un noyau clair et incolore des grains plus ou moins pressés de pigment rouge. A l'intérieur, se trouvent des spermatoblastes ou des spermatozoïdes plus ou moins développés, mais jamais rien qui puisse être considéré comme un œuf femelle.

La glande femelle, qui occupe une situation identique et a la même conformation générale, est de couleur brun jaunâtre. Mais ici la coloration n'est point due, comme dans le cas précé-

dent, à des cellules pigmentaires de la paroi. Cette dernière est constituée par du tissu conjonctif incolore, et la coloration générale de la glande est due aux œufs eux-mêmes. Ces derniers présentent en effet de bonne heure un vitellus brun jaunâtre dont la coloration et l'opacité croissent avec le volume de l'œuf. Je n'ai pas eu l'occasion de rencontrer de spermatozoïdes dans la cavité de l'ovaire.

Les œufs sont enveloppés par une enveloppe chorionnaire qui acquiert une certaine dureté et qui présente, suivant les espèces, des caractères remarquables. Ihering a décrit ces enveloppes pour *Chiton fascicularis* et pour *Chiton squamosus* Polii, où elles présentent des formes différentes. Ce chorion, chez *Chiton squamosus*, est composé de pointes en forme de clous dont les têtes, le plus souvent hexagonales, parfois pentagonales, tapissent la surface du vitellus, en formant ainsi un échiquier ou mosaïque à pièces pentagonales et dont les tiges sont dirigées vers l'extérieur de telle sorte que ces clous sont perpendiculaires à la surface de l'œuf. Les tiges sont coniques ou pyramidales et se relient à la tête par une base très évasée.

Ainsi que l'a signalé Ihering, le chorion ou coque du *Chiton fascicularis* est bien différent de celui du *Chiton Polii*. Là, les saillies en aiguilles font à peu près défaut. La coque, assez épaisse, est irrégulière comme surface et comme épaisseur, et est parcourue irrégulièrement par de nombreux sillons. La substance de la coque n'est pas homogène, car elle renferme de nombreuses vacuoles. J'emprunte d'ailleurs textuellement à Ihering les lignes suivantes, sur lesquelles j'aurai à revenir dans la suite de ce travail, et où je souligne les points que je tiens à signaler au lecteur.

«En dehors, sur la coque, est appliquée directement une membrane délicate anhiste que l'on peut apercevoir encore sur l'œuf mûr, et dans laquelle sont contenus un petit nombre de noyaux allongés, aplatis. La coque est immédiatement appliquée sur la masse granuleuse du vitellus, qui manque de membrane vitelline. Sur les œufs tout à fait jeunes, au contraire, cette membrane an-

*histe à noyaux recouvre directement la surface de l'œuf*, de telle sorte que la coque fait complètement défaut entre les deux. On peut conclure de là, dit expressément Ihering, que la coque est formée par cette membrane anhiste ou membrane folliculaire, et il faut par suite la désigner comme chorion. Chez le *Chiton squamosus*, les œufs jeunes, encore dépourvus de pointes, sont également entourés d'une membrane folliculaire proprement dite, que l'on ne peut plus apercevoir sur l'œuf mûr.»

C'est ce point spécial de l'origine et du mode de formation de cette coque si particulière des œufs de Chitonides que j'ai cherché à élucider ; et je donne le résultat de mes recherches dans les pages qui vont suivre.

Mes recherches ont été faites dans le laboratoire de la Station zoologique de Cette, et ont plus spécialement porté sur le *Chiton Poliï* (Philippi), qui n'est autre, je crois, que le *Chiton squamosus* étudié par Ihering.

Elles ont été poursuivies à plusieurs reprises pendant les mois de décembre, janvier, février, mars de 1884 et 1885. La méthode employée a été surtout la suivante. En faisant sur l'animal une incision circulaire suivant le sillon branchial qui sépare la coquille du pied, on détache facilement le pied, qui entraîne avec lui la totalité ou presque la totalité de l'appareil digestif. Dans la cavité de la coquille reste l'ovaire, que l'on reconnaît facilement à sa couleur brun-verdâtre. L'ovaire, qui forme un sac ou poche multilobée, est ouvert d'un coup de ciseaux. Pour fixer les éléments de l'ovaire dans leur situation et leur forme normales, il suffit de renverser la coquille et de verser dans sa cavité quelques gouttes d'un liquide fixateur. J'ai quelquefois usé de l'acide acétique à 2 %, mais le plus souvent j'ai employé la liqueur chromo-acéto-osmique de Flemming, qui dans des cas analogues m'a toujours donné d'excellents résultats. Au bout d'un temps qui peut, suivant la grosseur de l'ovaire, varier de cinq à dix minutes ou un quart d'heure, l'ovaire est facilement extrait de la cavité de la coquille pour être plongé dans l'eau, où il séjourne jusqu'à ce qu'il soit débarrassé de la liqueur fixatrice. Il peut être ensuite observé

immédiatement dans la glycérine, ou bien seulement après coloration. Dans le dernier cas, j'ai le plus souvent ajouté à la glycérine une goutte de glycérine picocarminatée. J'ai également employé le vert de méthyle.

Mais, avant d'étudier les œufs fixés et colorés, il convient aussi de les observer à l'état frais, plongés dans le liquide de la cavité générale de l'animal ou dans l'eau de mer.

En étudiant les ovaires aux époques que je viens d'indiquer, on trouve des œufs à toutes les phases de l'ovogénèse et on peut se rendre compte de l'origine et du mode de formation de la singulière enveloppe folliculaire que présentent les œufs avancés.

Le vitellus de l'œuf se remplit d'assez bonne heure de granulations jaune-brunâtre qui lui enlèvent toute transparence et empêchent de voir, soit la vésicule germinative, soit les phénomènes qui ont pour siège cette dernière ou le vitellus lui-même. Néanmoins, avant que les granulations brunes soit très nombreuses, on peut encore distinguer la vésicule germinative claire, transparente, et tranchant par conséquent sur la teinte brune et opaque du vitellus. C'est à la coloration précoce des ovules par ces granulations brunes que l'ovaire doit la teinte spéciale que j'ai déjà signalée.

Si l'on étale et dilacère sur le porte-objet un fragment d'ovaire traité par le procédé précédent, on s'aperçoit que les parois du sac ovarien sont occupées par des cellules qui sont de jeunes ovules, et qui, en grossissant, font une saillie plus ou moins prononcée dans la cavité de l'ovaire. Les ovules sont entourés par une membrane anhiste très délicate, qui est une dépendance du tissu conjonctif des parois de l'ovaire et que Ihering considère à tort comme devant donner naissance à la coque ou chorion. A mesure que l'œuf grossit, il se dégage peu à peu de la paroi ovarienne, à laquelle il reste enfin rattaché et suspendu par un court pédoncule formé par la membrane anhiste que nous venons de voir (Pl. XII, fig. 13, 14 ; Pl. XIII, fig. 31).

L'enveloppe folliculaire de l'œuf chez *Chiton Polii* présente quelques particularités de structure dont nous aurons à expliquer

la genèse, et qu'il convient de décrire, de préciser. Chacune des saillies coniques du follicule est fixée par sa base sur une sorte de soubassement de forme pentagonale ou hexagonale. Dans cette base se trouvent autant de noyaux latéraux qu'il y a de côtés, et au centre un noyau appartenant à la saillie conique, mais qui peut se trouver à des niveaux assez différents de cette dernière (Pl. XII, fig. 1, 3, 4, 5, 9). En définitive, chacune des pointes et son soubassement m'ont paru constitués par un groupe de cellules dont l'une, centrale, est entourée de cinq ou six autres. Les limites de ces cellules sont difficiles à apercevoir, mais leurs noyaux se distinguent assez bien d'abord comme noyaux. Plus tard ils se transforment, deviennent très réfringents, hyalins, et prennent des caractères nucléaires moins nets. La cellule placée au centre de ce groupe se distingue des autres en ce que, au lieu de rester aplatie, elle s'allonge et s'élève en cône et forme la saillie ou pointe proprement dite dont la base repose d'ailleurs, comme celle des cellules plates, sur le vitellus même de l'œuf.

Quel est le mode de formation de ces parties ? C'est ce que je vais exposer.

Pour saisir le mode d'origine de ces éléments du follicule, il convient de s'adresser à de très jeunes ovules dont le vitellus, encore dépourvu de granulations brunes, a conservé sa transparence. Ces ovules, traités comme nous l'avons dit précédemment, permettent d'apercevoir la vésicule germinative entourée d'une membrane à double contour et pourvue d'un gros nucléole généralement unique, régulièrement sphérique, très réfringent, et très chromatiné (Pl. XIII, fig. 18, 19, 21, 22, 23, 24). Parfois cependant les nucléoles sont plus ou moins nombreux (Pl. XII, fig. 13, 14 ; Pl. XIX, fig. 20).

La substance chromatique de la vésicule germinative se présente sous forme de grains de grosseurs variées qui paraissent disséminés dans la vésicule, mais qui prennent parfois une disposition sur laquelle je reviendrai. Autour de la vésicule germinative, dans la couche de protoplasme vitellin qui est voisine de la membrane nucléaire, on aperçoit des corpuscules réfringents, se

colorant bien, et de formes très variées (Pl. XIII, fig. 18, 19, 20, 21, 22, 23, 24, 25 *bis*, 26, 27, 28, 29). Les uns sont assez régulièrement arrondis, d'autres sont aplatis ; mais la plupart de ceux qui occupent cette situation profonde ont un contour irrégulier, déchiqueté, qui porte immédiatement à les considérer comme produits par l'agrégation successive de petits grains chromatiques (Pl. XIII, fig. 18, 20, 21, 22, 23). Sur certains ovules, on voit nettement de petits grains se former en effet dans le protoplasme, au voisinage et parfois à quelque distance de la vésicule ; ce sont ces grains qui se réunissent, s'agrègent, se confondent, pour former les corpuscules vitellins. Les fig. 18, 22 et 24 représentent plusieurs de ces agrégations en train de se constituer.

Je dois noter *spécialement* que les corpuscules se forment *toujours simultanément* sur des points assez multipliés autour du noyau et que la situation *le plus souvent excentrique* du nucléole ou tache germinative m'a toujours paru sans relation évidente ou même probable avec la formation des corpuscules vitellins. Comment d'ailleurs en serait-il autrement, attendu que le nucléole unique ne peut se trouver simultanément dans le voisinage immédiat des points multiples où se forment les corpuscules ? J'attache à cette observation quelque importance, car elle répond aux assertions de M. Fol (6) et de M. Balbiani (7), qui ont cru, l'un chez les Tuniciers et l'autre chez les Géophiles, que le nucléole jouait un rôle important dans ces phénomènes et abandonnait même une partie de sa substance, pour former le nucléole de la future cellule folliculaire.

Il ne m'a pas été possible de distinguer *dès le début*, au sein de ces corpuscules, un grain plus brillant pouvant représenter un nucléole.

Les corpuscules, une fois constitués, s'acheminent vers la périphérie de l'œuf. Ils parviennent à la surface et sortent du vitellus en soulevant la capusle, anhiste, dont nous avons indiqué l'origine. Quelques-uns arrivent là à l'état nu ou presque nu (Pl. XII, fig. 10, 10' ; Pl. XIII, fig. 18, 20, 22).

Mais, en général, ils sont accompagnés d'une couche mince

de protoplasme hyalin qui semble se détacher du protoplasme hyalin de l'œuf. Il est remarquable que dans le cas où la saillie protoplasmique se forme, alors qu'il y a déjà des grains vitellins bruns dans le vitellus, ces grains ne pénètrent pas dans la saillie, et le protoplasme clair de cette dernière, semble exprimé du sein du vitellus coloré (Pl. XII, fig. 11, 6, 7). C'est là un fait qui me paraît mériter quelque attention, car, quand les saillies protoplasmiques se sont un peu accentuées, elles offrent une ressemblance remarquable avec le cumulus protoplasmique clair dont la formation accompagne l'expulsion des globules polaires, chez les œufs de Mollusques, d'Annélides et d'Échinodermes à vitellus coloré par des granulations opaques (Pl. XII, fig. 11, 7). Cette ressemblance dans la forme, dans l'aspect et dans les relations avec les grains vitellins de l'œuf, me paraît avoir quelque signification, et je suis disposé à penser qu'elle recouvre aussi une ressemblance dans les processus. J'ai, dans de précédentes publications (8), tenté d'établir des analogies entre l'expulsion des globules polaires et celle des cellules folliculaires. Le fait actuel me paraît de nature à fournir un argument de plus en faveur de ce rapprochement.

Les corpuscules vitellins, d'abord d'aspect homogène, acquièrent *ensuite* un corpuscule central plus brillant, un vrai nucléole. Ce dernier apparaît quand les corpuscules parviennent au voisinage de la surface de l'ovule (Pl. XII, fig. 13), ou bien le plus souvent après qu'il a opéré sa sortie. Quelques très petits grains de chromatine font ultérieurement leur apparition dans le corpuscule, qui forme en réalité le noyau de la cellule folliculaire.

Peu à peu la masse de protoplasme de la saillie augmente, et cette dernière tend à s'accroître. Mais la membrane capsulaire anhiste s'oppose à ce que la saillie s'élève perpendiculairement à la surface de l'œuf, et cette dernière est obligée de se courber et de se coucher à la surface du vitellus, où elle prend la forme et l'aspect d'un panache fortement incliné et rabattu (Pl. XII, fig. 15, 16, 17). La membrane anhiste soulevée se distingue fort bien, et on peut juger aisément de son influence sur la forme actuelle des saillies.

Le noyau de la cellule folliculaire s'est éloigné de la surface de l'œuf et est remonté vers le sommet de la saillie. Si, à ce moment, l'œuf est observé après un séjour dans l'eau de mer suffisant pour que par endosmose ou autrement la membrane anhiste se soit rompue, les pointes folliculaires se redressent et l'œuf prend l'aspect représenté Pl. XII, fig. 5, dans lequel les saillies redressées, mais molles, un peu irrégulières, claires, séparées du vitellus coloré par une surface encore indécise et irrégulière, renferment un noyau placé près du sommet et pourvu d'un nucléole très évident.

Mais bientôt, à côté des grandes saillies recourbées apparaissent de petites saillies pourvues chacune d'un noyau très petit (Pl. XII, fig. 15, 16, 17). Ces saillies nouvelles, très peu évidentes, échappent d'abord à l'observateur ; elles pourraient même être prises pour de simples plis de la capsule anhiste, mais la présence du petit noyau et la régularité de leur position autour des grandes saillies indiquent bientôt que l'on est en présence d'une formation spéciale et régulière. Ces petites saillies semblent prendre naissance comme les grandes ; il n'y a de différence que dans le volume du corpuscule vitellin, qui émerge pour former leur noyau. Ce corpuscule, d'abord très petit, semble grossir peu à peu et on y distingue parfois très nettement un nucléole (fig. 16).

Ces deux formes d'éléments folliculaires sont-elles dues à deux éliminations successives et indépendantes de corpuscules vitellins, les premiers apparus, plus volumineux, étant appelés à former les grandes saillies ; les autres, petits, devant former les petites ? ou bien les petites cellules sont-elles le produit d'une segmentation précoce des premiers corpuscules vitellins ? Je laisse la question ouverte, car je n'ai pas eu l'occasion d'observer des faits concluants. J'ai vu en effet quelques cas, rares il est vrai, où la segmentation directe des corpuscules paraissait se faire (Pl. XIII, fig. 24), mais je n'ai pu m'assurer si les corpuscules filles étaient appelés à des destinées différentes. J'incline plutôt à penser qu'à l'élimination des gros corpuscules, qui constitueront les grandes cellules coniques, succède immédiatement l'élimination

des petits corpuscules. C'est là un ordre logique d'ailleurs, une première élimination ayant partiellement épuisé les forces et les tendances éliminatrices de l'ovule.

Les petites saillies formant autour des grandes une série unique, il en résulte que la coupe optique de la surface de l'œuf présente toujours deux petites saillies plus ou moins rapprochées séparant deux grandes saillies (Pl. XII, fig. 16, 17).

A cette phase, il est encore impossible de reconnaître une vraie séparation ou limite entre les atmosphères de protoplasme, qui appartiennent aux différents noyaux. L'œuf a l'air d'être recouvert d'une couche continue de protoplasme, formant à la surface de l'œuf de grandes et de petites saillies, mais très amincies dans l'intervalle de celles-ci. Les séparations s'accroîtront plus tard.

L'œuf continuant à grossir, la capsule anhiste se rompt et l'œuf devient libre dans la cavité de l'ovaire. C'est alors que les cellules coniques se redressent peu à peu, en conservant une direction oblique pendant un temps généralement assez court. Il a alors l'aspect représenté (Pl. XII, fig. 15,) sur un œuf vu à un faible grossissement. Mais pendant ce temps et ultérieurement, les éléments du follicule subissent des modifications de plusieurs sortes. Les grandes cellules coniques prennent une forme conique mieux dessinée ; en même temps leur contenu se modifie en ce sens que leur noyau, qui était placé près de l'extrémité, semble disparaître en prenant une distance et un aspect granuleux. Les petites cellules folliculaires croissent aussi et deviennent plus saillantes. Chaque saillie composée d'une cellule conique entourée de cinq ou six petites cellules, forme un tout bien séparé des saillies voisines (Pl. XII, fig. 3, 4). Les noyaux des petites cellules se modifient à leur tour, et enfin les parois de ce groupe de cellules acquièrent une certaine épaisseur, une certaine dureté, par la condensation du protoplasme. En outre, il semble se former à la surface des saillies une membrane limitante anhiste très délicate qui s'isole parfois sous l'influence des réactifs (Pl. XII, fig. 3, a) et que, à mon avis, il ne faut pas confondre avec l'enveloppe ova-

rienne de l'œuf que nous avons déjà signalée et qui se rompt quand l'œuf se détache de l'ovaire. J'ajoute que dans certaines espèces de *Chiton*, les extrémités des cônes, qui présentaient un certain renflement, deviennent bifides ou trifides en atteignant les phases ultimes de leur développement.

Ainsi se constitue cette enveloppe hérissée de pointes, si remarquable chez certains *Chitons*.

Mais, chez tous les *Chitonides*, le follicule ne présente pas une forme aussi singulière. Nous avons vu que Ihering (1) décrit en effet chez *Chiton fascicularis* une coque dépourvue de saillies en aiguilles, mais à surface et à épaisseur inégales et irrégulières, qu'il considère comme une membrane creusée de vacuoles. J'ai eu l'occasion d'observer la coque de l'œuf de *Chiton fascicularis*, et j'ai pu m'assurer que cette coque n'était qu'une enveloppe folliculaire composée de cellules à peu près égales entre elles et dont les parois s'étaient épaissies et durcies comme celles de l'enveloppe épineuse de *Chiton Poliï*.

Mais l'origine de ces éléments est identique dans les deux cas, et, chez *Chiton fascicularis* comme chez *Chiton Poliï*, on les voit naître sous forme de grains chromatinés près de la surface de la vésicule germinative.

*Chiton olivaceus* (Spengel), dont la coque folliculaire se compose de points peu saillants, présente des phénomènes exactement comparables à ceux des autres *Chitons*. Les fig. 25 à 30 de la Pl. XIII représentent des œufs, des ovules et des vésicules germinatives observés le 19 décembre 1884, chez des animaux de cette espèce.

Le lecteur voit en quoi mes observations diffèrent de celles de Ihering. Tandis que ce naturaliste avait présumé que la coque était produite par la membrane anhiste, qu'il désigne comme membrane folliculaire et qu'il croyait pourvue de noyaux, j'ai établi que la membrane anhiste appartenait aux parois de l'ovaire et que les noyaux que Ihering avait cru lui appartenir, n'étaient que des noyaux formés par genèse directe dans le pro-

toplasme de l'ovule au voisinage de la vésicule germinative, et éliminés à la surface de l'ovule. Ces noyaux, loin d'appartenir à la membrane anhiste, la soulèvent et se placent entre elle et la surface de l'œuf, ainsi que le montrent bien les fig. 10, 12, 14, 16, 17, 18, 21, 23, 24.

Les observations qui précèdent confirment donc les idées émises par Fol (6), Roule (9), Balbiani (7), et moi-même (8), sur l'origine générale des éléments cellulaires qui forment à l'œuf une enveloppe folliculaire; mais elles m'ont toujours paru confirmer en outre mes vues spéciales sur la genèse intravitelline de ces éléments, que je considère comme nés par une sorte de cristallisation ou de condensation dans le protoplasme même de l'œuf, et non comme provenant par voie d'expulsion directe du contenu de la vésicule germinative, avec ou sans participation du nucléole.

Avant de terminer ce Mémoire, je désire dire un mot d'une disposition intéressante que m'ont présentée un grand nombre de vésicules germinatives observées chez *Chiton Polii*, le 19 décembre, sur de jeunes œufs où l'élimination des éléments folliculaires n'avait pas encore commencé ou n'était qu'à ses débuts. Ces vésicules avaient toutes un gros nucléole unique réfringent, homogène, très fortement coloré. Ce nucléole occupait une position plus ou moins excentrique (Pl. XIII, fig. 31, 32, 33, 34, 35, 36, 37, 38), et la partie centrale de la vésicule germinative était occupée par une agglomération plus ou moins volumineuse de grains chromatinés appartenant au réseau nucléaire. De cette masse, qui occupait à peu près le centre de la vésicule et dont les contours étaient irréguliers et déchiquetés, partaient des rayons plus ou moins nombreux formés de grains chromatinés et venant parfois aboutir à la couche superficielle de la vésicule, où ils s'étaient en petits cônes contigus (fig. 37, 38). Dans d'autres cas, les rayons, plus rares, se terminaient en pointe avant d'atteindre la surface de la vésicule (fig. 35, 36). Dans d'autres cas, enfin, les rayons faisaient défaut, et l'amas central prenait une forme irrégulièrement sphérique, mais sans perdre sa structure granuleuse et son contour plus ou moins irrégulier (fig. 31, 32, 33).

J'ajoute que je n'ai pu saisir une relation évidente entre la forme de ce réseau chromatique avec ou sans rayons et la genèse des corpuscules vitellins, car j'ai observé des corpuscules en voie de formation aussi bien dans des œufs à rayons de chromatine que dans ceux où la masse chromatinée était concentrée au centre de la vésicule, tandis que la périphérie de la vésicule en était totalement dépourvue. On n'est donc pas autorisé à considérer ces rayons de grains nucléaires comme appelés à fournir par leur sortie de la vésicule les éléments des corpuscules vitellins. On le peut d'autant moins que des vésicules germinatives, comme celles des fig. 37 et 38, eussent dû, dans ces cas, présenter à leur surface des corpuscules chromatinés, ce qui n'avait lieu sur aucun des points de la périphérie de la vésicule.

J'ajouterai que le réseau nucléaire et même sa masse centrale ont toujours présenté moins de réfringence, moins d'aptitude à se colorer que le nucléole, et qu'il ne devenait visible que par les réactifs, tandis que le nucléole se voyait sur des ovules frais.

De là, il me semble naturel de conclure que le nucléole et le réseau nucléaire ne sont point composés de substances identiques, et que ce dernier, même à l'état de sphère, ne cesse pas de se distinguer du nucléole, qui ne saurait par conséquent être considéré comme une agglomération de la substance du réseau.

Le 9 juillet 1885.

---

#### INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.

1. HERMANN v. IHERING. — Beiträge zur Kenntniss der Anatomie von Chiton. (*Morphologisches Jahrbuch*. Bd. IV, 1878.)
2. J.-E. GRAY. — The sexes of limpets. (*Annals and Mag. of nat. Hist.*, V. I, 1838.)
3. RUD. WAGNER. — Observat. on the generat. System of some of the lower Animals. Proceed. of the Zool. Soc. of London, part. VII, 1839.
4. MILNE-EDWARDS. — Observations sur les organes sexuels de divers Mollusques et Zoophytes. (*Ann. des Sc. nat.*, 2<sup>e</sup> sér., tom. XIII, Zool. 1840.)

5. A.-TH. V. MIDDENDORFF. — Beiträge zur ein Malakozologia rossica I. Beschreibung an d Anat. neuer oder für Rüssland neuer Chitonen. Mém. de l'Acad. impér. des Sc. de Saint-Pétersbourg, 6<sup>e</sup> sér., tom. VIII.
6. HERMANN FOL. — Sur l'œuf et ses enveloppes chez les Tuniciers. (*Recueil zoologique Suisse*, I, 1884.)
7. BALBIANI G. — Sur l'origine des cellules du follicule et du noyau vitellin de l'œuf chez les Géophiles. (*Zool. Anzeiger*, 1883.)
8. SABATIER. — Recherches sur l'œuf des Ascidiens. (*Rev. des. Sc. nat.*, mars 1883.)
9. — Contribution à l'étude des globules polaires et des éléments éliminés de l'œuf en général. (*Rev. des Sc. nat.*, 1883 et 1884.)  
— Sur les cellules du follicule et les cellules granuleuses chez les Tuniciers. (*Recueil zool. Suisse*, I, 1884.)

---

## EXPLICATION DES PLANCHES.

### PLANCHE XII.

Les fig. 1, 2, 3, 4, . . . . . 17, ont trait à des œufs de *Chiton Polii* (Philippi).

FIG. 1. — Œuf mûr ou presque mûr de *Chiton Polii* (Philippi) pris dans l'ovaire. Observé à l'état frais dans l'eau de mer. Grossissement 95.

FIG. 2. — Deux plaques hexagonales du même, vues de face.

FIG. 3. — Vue en profil de deux aiguilles d'un œuf fixé par la liqueur chromo-acéto-osmique de Flemming. En *a*, une membrane délicate limitant l'aiguille a été soulevée et détachée par le réactif. Grossissement 230.

FIG. 4. — Aiguille du même; même préparation, même grossissement.

FIG. 5. — Œuf de *Chiton Polii* pas encore mûr, mais plus avancé que celui des fig. 6, 7 et 8. Traité par le liquide de Flemming. Aiguilles contenant des noyaux près du sommet, et dont l'un a été chassé par la compression exercée par le couvre-objet. On voit les grains bruns du vitellus pénétrer un peu dans la base des aiguilles et montrer qu'il n'y a pas de limite tranchée entre le vitellus et le protoplasme clair qui remplit les aiguilles. Diamètre de l'œuf 0<sup>mm</sup>,35.

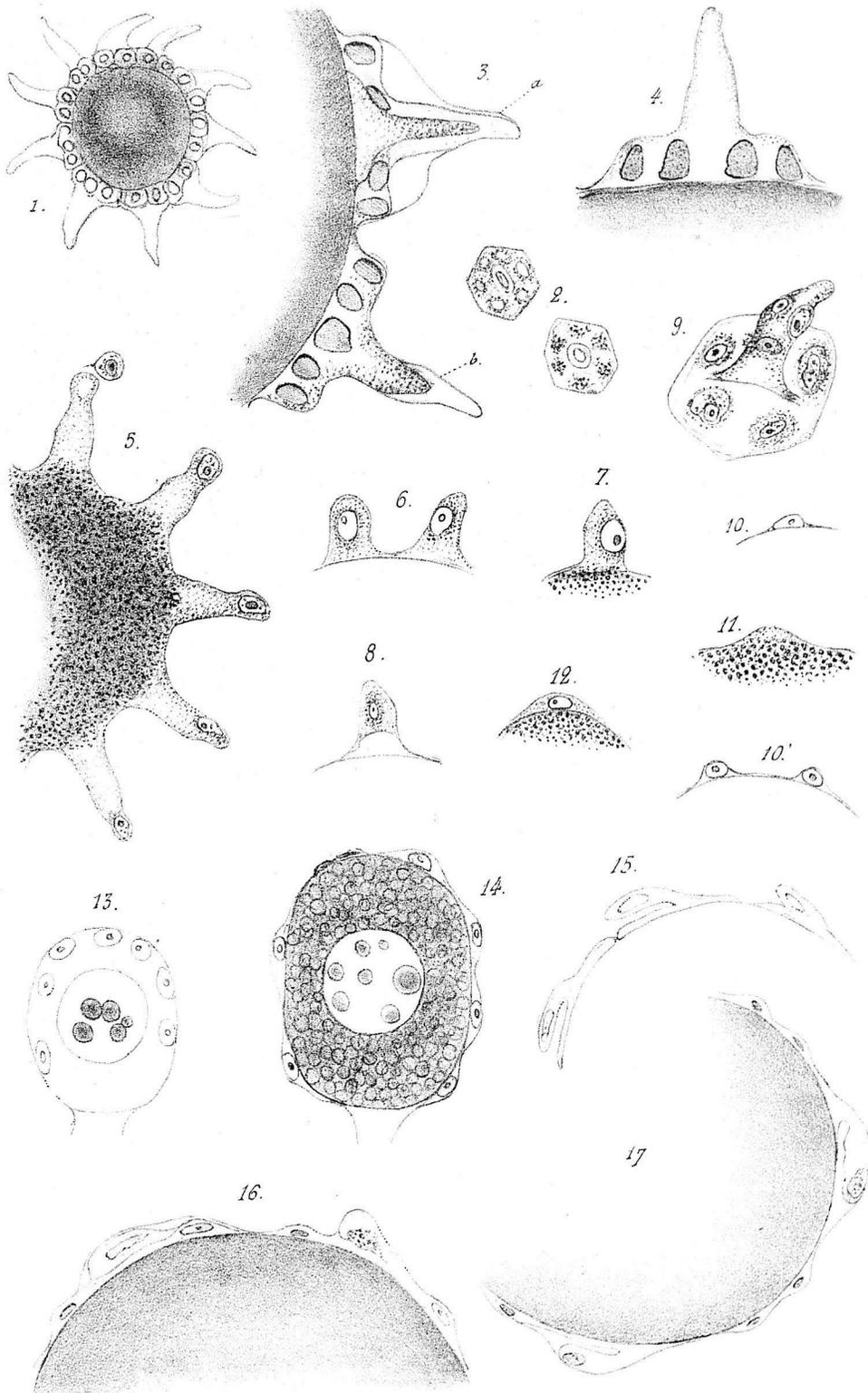
FIG. 6. — Aiguilles encore peu saillantes d'un œuf jeune. Traitement par le liquide de Flemming. Grossissement 230.

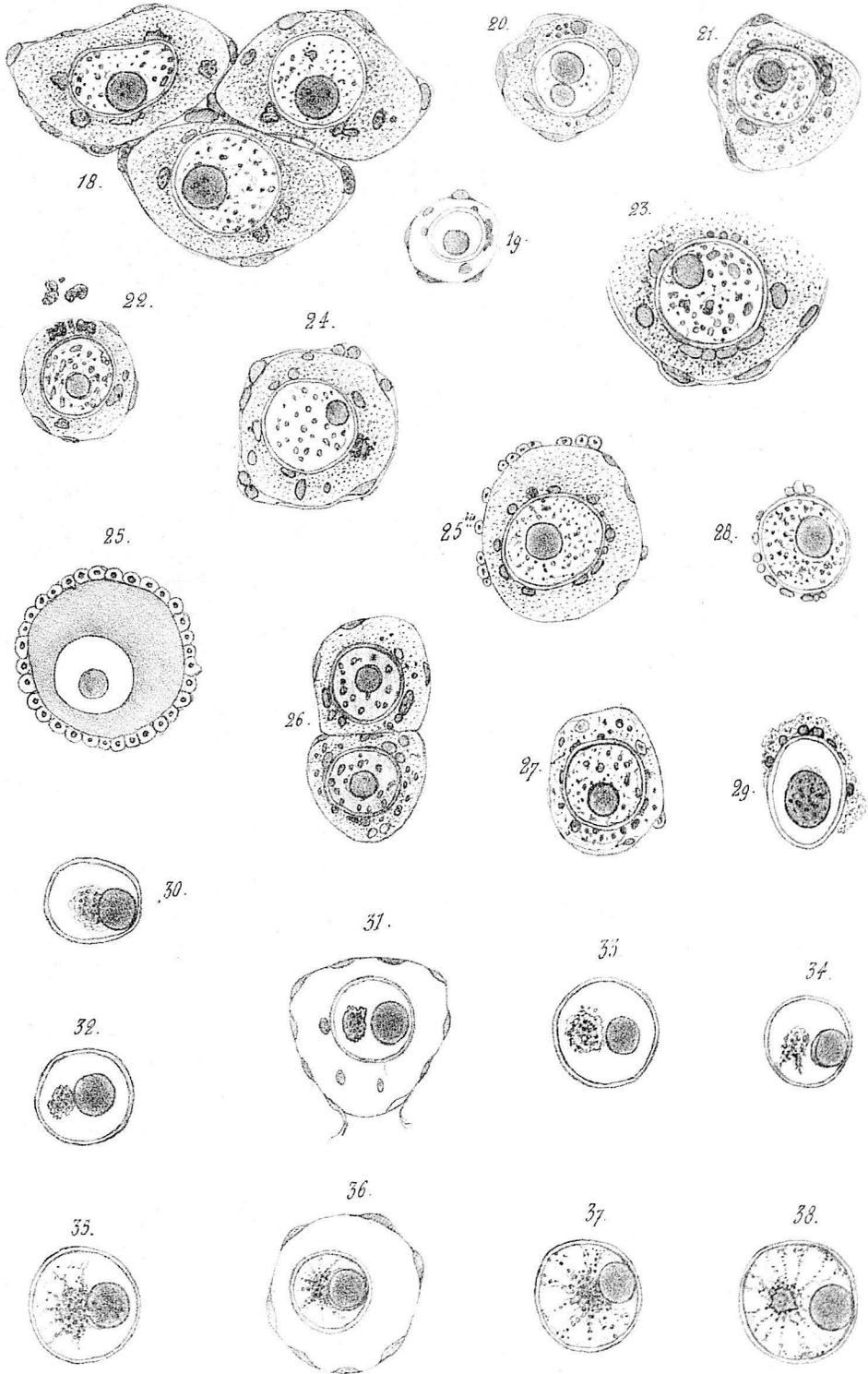
- FIG. 7.— Aiguille du même, montrant qu'il n'y a pas une limite tranchée entre le protoplasme clair de l'aiguille et le vitellus granuleux de l'œuf.
- FIG. 8.— Aiguille du même, dont le protoplasme rétracté a été détaché par le réactif de la surface du vitellus.
- FIG. 9.— Plaque et aiguille pentagonale du même *Chiton* vue de face. Aiguille renfermant deux noyaux près du sommet, Même préparation et même grossissement.
- FIG. 10.— Noyau folliculaire venant de faire saillie à la surface d'un ovule jeune traité par le liquide de Flemming. Le protoplasme est très rare.
- FIG. 10'.— Deux noyaux folliculaires, plus avancés; la zone de protoplasme qui les entoure s'est accrue. Même traitement.
- FIG. 11.— Vue, sur un jeune ovule observé à l'état frais dans l'eau de mer, d'une saillie protoplasmique à ses débuts et destinée à former une aiguille.
- FIG. 12.— Saillie d'un ovule plus avancé, avec masse protoplasmique plus importante autour du noyau. Traitement par le liquide de Flemming.
- FIG. 13.— Ovule jeune observé après traitement par le liquide de Flemming. Corpuscules vitellins arrivés à la surface et pourvus déjà d'un nucléole évident. Vésicule germinative à nucléoles multiples. Diamètre de l'ovule 0<sup>mm</sup>,07.
- FIG. 14.— Ovule du même animal, encore jeune, mais plus avancé que le précédent. Diamètre 0<sup>mm</sup>, 24.
- FIG. 15.— Surface d'un œuf plus avancé. Traitement par le liquide de Flemming.
- FIG. 16 et 17.— Ovules plus avancés, dans lesquels les petits noyaux ont fait leur saillie à côté des grands. Traitement par le liquide de Flemming.

PLANCHE XIX.

- FIG. 18.— Trois jeunes ovules de *Chiton Polii* traités par le liquide de Flemming et colorés par la glycérine picro-carminatée. Diamètre de chacun des ovules 0<sup>mm</sup>,028.
- FIG. 19.— Jeune ovule de 0<sup>mm</sup>,028 de diamètre. Même traitement. Grossissement 490.
- FIG. 20.— Ovule plus jeune; même traitement. Diamètre, 0<sup>mm</sup>,008. Grossissement 745.

- FIG. 21, 22, 23. — Ovules de *Chiton Polii* traités par le liquide de Flemming et la glycérine picro-carminatés : fig. 21, diamètre 0<sup>mm</sup>,036 ; fig. 22, diamètre 0<sup>mm</sup>,04.
- FIG. 24. — Ovule du même, traité par le liquide de Flemming et coloré par le vert méthyle. Diamètre 0,04. Grossissement 745.
- FIG. 25. — Œuf déjà assez avancé, mais non mûr, de *Chiton olivaceus* (Spengel) pris dans l'ovaire le 19 décembre 1884. La surface est couverte de petites cellules folliculaires hyalines pourvues d'un petit noyau. Les pointes ne se sont pas encore développées. Observé à l'état frais dans le sang de l'animal.
- FIG. 25 bis. — Ovule du même moins avancé.
- FIG. 26. — Deux ovules du même, après traitement par l'acide acétique à 2 %, et coloration par la glycérine picro-carminatée. Diamètre de chaque œuf 0<sup>mm</sup>,025.
- FIG. 27. — Autre ovule du même ; même traitement. Diamètre 0<sup>mm</sup>,04.
- FIG. 28 et 29. — Vésicules germinatives d'ovules du même *Chiton*, énucléées par compression de l'ovule.
- FIG. 30. — *Id.* avec accumulation du réseau chromatique en une masse sphérique près du noyau.
- FIG. 31, 32, 33, 34, 35, 36, 37, 38. — Ovules et vésicules germinatives observées dans l'ovaire d'un *Chiton Polii* et montrant des formes intéressantes du réseau chromatique.





CONTRIBUTION A L'ÉTUDE

DES

# GLOBULES POLAIRES

ET DES

ÉLÉMENTS ÉLIMINÉS DE L'ŒUF EN GÉNÉRAL

---

## PREMIÈRE PARTIE

La question de l'origine, de la nature et de la signification des globules polaires, est une de celles qui dans le cours de ces dernières années ont donné lieu à des interprétations et à des solutions aussi nombreuses que contradictoires et variées. Il est bien évident pour tout naturaliste qui s'est occupé de ce point obscur de la science, que la lumière n'est certes pas encore faite sur cette intéressante question, et qu'il importe, pour la connaissance générale des lois de la reproduction et du développement, qu'un phénomène, si général qu'il se rencontre dans presque tous les groupes, trouve une explication rationnelle et une interprétation basée sur un nombre suffisant de faits bien observés.

Je n'ai pas l'intention, dans ce Mémoire, de faire un exposé complet des idées émises sur le mode de formation et sur la nature des globules polaires et d'en discuter la valeur. Cela m'entraînerait beaucoup trop loin. Je désire seulement aujourd'hui communiquer quelques réflexions qui m'ont été inspirées par des observations qui m'ont semblé dignes de quelque intérêt.

Depuis que Robin a décrit avec tant de soin les globules polaires multiples des œufs d'insectes, des doutes se sont élevés sur l'homologie de ces corps cellulaires avec les corps désignés sous le même nom chez les animaux des autres classes, et en particulier chez les mollusques et chez les vers, et auxquels on a donné aussi les noms de globules directeurs, vésicules de direction, corpuscules de rebut. Presque tous les embryologistes tendent à séparer nettement ces deux ordres de production, quelque complète et parfaite que soit leur ressemblance. Le fait sur lequel on se base pour opérer cette séparation, et auquel on ajoute une importance *capitale*, c'est que les corpuscules de rebut ou globules directeurs se détruisent et ne prennent aucune part à la formation de l'embryon, tandis que les globules polaires ou cellules polaires des insectes persistent, pénètrent dans l'œuf en voie de développement, et prennent *probablement* une part active à la formation de l'embryon. Le rôle ultérieur joué par ces éléments reconquis par l'œuf a été jusqu'à présent entouré d'une obscurité complète pour la plupart des observateurs. Weissmann, à qui l'embryologie des insectes doit ses plus grands progrès, avoue, dans un Mémoire de publication récente <sup>1</sup>, qu'après avoir observé chez une espèce de *Chironomus* la pénétration des cellules polaires dans la profondeur de l'œuf à travers les cellules du blastoderme pendant la formation de la bandelette embryonnaire, il n'a pu les suivre dans leur destinée ultérieure. Metschnikoff, Leuckart, Balbiani, seuls, ont assigné à ces cellules un rôle défini dans les phénomènes organogéniques. Le premier étudiant, en 1866, le développement des larves vivipares des Cecidomyies (*Miastor*), fut amené à considérer les cellules polaires comme les rudiments de la glande germinative ou germigène dans laquelle se forment les larves filles vivantes qui peuvent également se reproduire par le même procédé.

M. Balbiani, de son côté, dans une Note insérée dans les Com-

---

<sup>1</sup> A. Weissmann; *Beiträge zur Kenntniss der ersten. Entwicklungsvorgänge im Insectenci.* Bonn, 1882.

ptes rendus de l'Institut, le 13 novembre 1882 <sup>1</sup>, avance avoir observé sur le *Chironomus* que les globules ou cellules polaires ne se confondent en aucune manière avec celles de la membrane blastodermique, mais que ces cellules, refoulées contre l'enveloppe extérieure de l'œuf par l'allongement du vitellus, sont reçues dans un léger enfoncement ou invagination du blastoderme. Par les progrès de l'invagination, la masse formée par les cellules polaires se place entre le rudiment caudal et la face ventrale de l'œuf, entourée de toutes parts par la substance granuleuse du vitellus. Arrivée là, la masse des cellules polaires se divise en deux groupes égaux. Chacune de ses masses est formée de deux cellules sphériques aplaties à leur surface de contact. Les noyaux prolifèrent, et enfin, au moment de l'éclosion, les deux masses placées de chaque côté du tube digestif, au niveau de la jonction de l'intestin postérieur avec l'intestin moyen, ne sauraient être méconnues comme les organes génitaux de l'animal.

Je ne veux pas m'arrêter trop longuement sur ces résultats, qui sont très dignes de remarque, mais je ferai seulement observer combien ils apporteraient de l'appui à la théorie de Nussbaum <sup>2</sup>, qui veut que les cellules ou éléments reproducteurs ne proviennent d'aucun des éléments des feuilletts blastodermiques, mais soient séparés directement de l'œuf dès le début de la segmentation ; et j'ajouterai ensuite que, sans méconnaître le crédit qu'il faut légitimement accorder aux observations du Professeur distingué du Collège de France, il est permis de désirer que de nouveaux faits et des observations plus complètes et plus variées viennent établir l'incontestabilité des vues ci-dessus exposées. Il y a en effet dans les observations de M. Balbiani, telles qu'il les rapporte, bien des lacunes et des points obscurs propres à faire naître des doutes dans l'esprit du lecteur.

Weissmann, dans sa récente publication, a vu, chez *Chironomus*

---

<sup>1</sup> Balbiani ; *Sur la signification des globules polaires des insectes*. Comptes rendus de l'Institut, 13 novembre 1882.

<sup>2</sup> M. Nussbaum ; *Zür Differenzirung des Geschlechts in Thierreich*. *Archiv. für mikrosk. Anat.*, 1880.

également, les globules polaires pénétrer dans l'œuf à travers les cellules du blastoderme et sans l'*invagination du blastoderme* décrite par Balbiani ; mais en admettant l'existence de l'invagination, il reste à savoir ce que devient cette portion invaginée du blastoderme, puisque d'après l'auteur la masse des cellules polaires est entourée de toute part par la substance granuleuse du vitellus, et puisque, après la division de la masse des cellules en deux, les réactifs ne décèlent aucune membrane d'enveloppe autour de chaque masse. En outre, le processus de séparation de la masse polaire en deux parties égales et celui de réduction des huit cellules polaires primitives au nombre de quatre, paraissent être restés tout à fait inobservés. Y a-t-il eu disparition de quatre cellules, ou bien y a-t-il eu fusion des cellules deux à deux ? L'un et l'autre processus ne manqueraient pas que d'étonner quelque peu dans un organe en voie de formation embryonnaire et dans lequel les éléments cellulaires sont appelés à se multiplier et se multiplient en effet, d'après les observations de Balbiani lui-même. Y aurait-il eu conjugation ou fécondation préalable entre les huit cellules polaires primitives avant la prolifération des noyaux ? Mais c'est là une hypothèse qui, malgré sa parenté avec les théories de Balbiani sur la formation de l'élément reproducteur, a singulièrement besoin d'être directement observée et solidement démontrée.

Les lacunes que je viens de signaler font naître dans l'esprit tout au moins la présomption qu'il peut s'agir d'une confusion, d'ailleurs très explicable, entre les globules polaires primitifs et les éléments cellulaires qui sont appelés à produire les organes génitaux. La substance granuleuse du vitellus qui entoure de toute part les cellules polaires après leur pénétration à travers le blastoderme, et qui a empêché Weissmann et presque tous les autres observateurs de suivre de l'œil leur destinée ultérieure, la substance granuleuse, dis-je, suffirait amplement à expliquer et à excuser les lacunes de l'observation et la confusion qu'elles auraient pu produire. Jusqu'à plus ample informé et jusqu'à ce que de nouvelles et nombreuses observations aient fait la

lumière sur ce sujet délicat, il me semble permis de penser que les *huit* cellules polaires ont été considérées à tort comme les parents directs des cellules en nombre moindre de *deux*, puis *quatre*, etc., destinées à former les organes reproducteurs, et qui ont pris naissance près du pôle postérieur de l'œuf, c'est-à-dire dans un point voisin de celui où ont pénétré les cellules polaires.

La situation des deux ordres de cellules dans une même région de l'œuf a certainement pu conduire à une confusion que la présence du vitellus granuleux et opaque n'explique que trop bien.

Jusqu'à nouvel ordre donc, je persiste à considérer les cellules polaires des insectes comme dépourvues du rôle si spécial que voudrait leur attribuer Balbiani, et qui établirait entre elles et les globules directeurs ou de rebut des autres animaux une différence si tranchée d'homologie et de signification physiologique.

Ces réflexions et ces réserves étant faites, je désire maintenant examiner si les données autres que celles que je viens de discuter, et sur lesquelles se base la distinction radicale à établir entre les cellules polaires des insectes et les globules directeurs ou de rebut des autres animaux, si ces données, dis-je, ont une valeur réelle, et s'il n'est pas légitime de proposer une interprétation différente des faits.

J'ai déjà dit que l'on considère comme une différence *capitale* entre les deux ordres d'éléments ce fait, que les uns rentrent dans le vitellus et participent à la formation de l'embryon, tandis que les autres sont définitivement exclus. Voyons si cette différence a réellement l'importance considérable qu'on y attache.

Les plus récentes observations à moi connues sur la formation du blastoderme et des globules polaires chez les insectes, se trouvent renfermées dans le Mémoire récent de Weissmann (1882), que j'ai déjà cité. Comme elles émanent d'un des hommes les plus compétents sur la matière, je suis bien aise de les

prendre pour base de l'examen critique que j'ai le propos de faire ici. Suivant ma méthode habituelle, je vais exposer les observations et les vues de Weissmann aussi exactement que possible, en traduisant rigoureusement les passages caractéristiques, et je formulerai ensuite l'interprétation qui me paraît pouvoir être légitimement donnée de ces faits.

Chez deux Cynipides, *Rhodites rosæ* et *Biorhiza aptera*, Weissmann n'a pas observé de globules polaires, pas plus d'ailleurs que chez *Gryllotalpa* ; mais sur une espèce de *Chironomus* il a pu observer la formation des globules polaires, ainsi que celles d'autres éléments dont la signification mérite d'être discutée.

Avant qu'aucun élément du blastoderme fût visible, Weissmann a vu plusieurs fois sur le pôle antérieur de l'œuf, une fois aussi sur le pôle postérieur, de petits corpuscules protoplasmiques appliqués à la surface lisse de la couche extérieure du protoplasma. Dans quelques cas, il a pu observer également leur mode de formation. Il a vu le protoplasma faire sur le pôle antérieur une saillie arrondie, puis s'élever comme un bourgeon et peu à peu se séparer par étranglement de la base.

Dans un cas, il put reconnaître facilement un gros noyau sphérique dans l'intérieur de ce corpuscule, et la cellule ainsi formée se divisa ensuite en deux cellules qui quelques heures après avaient disparu, sans que leur désagrégation et leur dissolution aient été observées. Dans un second cas, il ne put apercevoir un noyau dans le *bourgeon*, ce qui d'ailleurs, ajoute-t-il, ne prouve en aucune façon son absence réelle ; et le globule de protoplasme, de forme irrégulière, se divisa bientôt en deux moitiés, pour se fragmenter au bout d'une demi-heure en un groupe de huit corpuscules de différentes grosseurs, qui restèrent encore visibles pendant un quart d'heure appliqués contre le protoplasme de l'œuf, et qui se dissolvirent en suite.

Sur ces éléments de nature cellulaire non douteuse, Weissmann a pu constater des mouvements amœboïdes ; ils pourraient donc ramper sur le bord du vitellus *exactement* comme les véritables *cellules polaires* dont il décrira ultérieurement l'appar-

rition sur l'extrémité postérieure de l'œuf. Aussi l'auteur n'est-il pas entièrement sûr que leur disparition, déjà constatée et signalée plus haut, ne dépende pas de ce qu'elles ont parcouru à la surface de l'œuf une grande distance, et ont ainsi disparu de l'extrémité antérieure de l'œuf. Par là s'expliquerait que dans bien des cas, à une période beaucoup plus tardive du développement, lorsque notamment la bandelette embryonnaire et la cavité cellulaire embryonnaire sont déjà formées, on trouve des cellules *entièrement semblables* sur les pôles de l'œuf en dehors des membranes embryonnaires. Weissmann avait regardé ces cellules, qu'il n'avait d'abord trouvées que sur le pôle postérieur, comme de vraies cellules polaires, et avait été très surpris de les voir en dehors du rudiment embryonnaire, alors que cependant toutes les observations antérieures semblaient démontrer qu'elles prenaient part à la constitution de l'embryon. Mais plus tard, il trouva sur d'autres œufs arrivés au même stade deux cellules semblables sur le pôle antérieur, et ainsi l'explication la plus plausible pour le moment, *de l'avis de Weissmann*, est que les cellules expulsées sur le pôle antérieur au début du développement, rampent dans ces cas jusqu'à l'extrémité postérieure et s'y détruisent ensuite tôt ou tard. Dans tous les cas, elles ne prennent aucune part à la constitution de l'embryon.

Weissmann se demande ce que sont ces cellules, et la pensée lui vient de les considérer comme les *corpuscules directeurs* de l'œuf des insectes, que l'on cherche en vain depuis si longtemps. Chez tous les insectes qu'il a observés à cet égard, la vésicule germinative disparaît, à la vérité, longtemps avant la fécondation, c'est-à-dire qu'elle commence déjà à cette époque son processus de régénération et de transformation. Mais il ne s'ensuit pas naturellement que l'expulsion des corpuscules directeurs ne puisse pas commencer qu'après la ponte de l'œuf. Puis donc que ces éléments, que leur origine démontre être des cellules, ne prennent aucune part à la constitution de l'embryon, Weissmann pense qu'il ne reste pour ainsi dire pas d'autre appréciation que celle ci-dessus énoncée. Il avoue toutefois qu'une preuve de sa

justesse et de son exactitude ne pourra être réellement donnée que lorsqu'on aura démontré que ces éléments proviennent du fuseau directeur, c'est-à-dire de la vésicule germinative.

Si cela était établi par de futures observations, dit Weissmann, il faudrait alors distinguer chez les insectes deux espèces de cellules polaires: les *corpuscules de direction*, qui naissent d'abord au pôle antérieur et ne prennent aucune part à la formation de l'embryon, et les vraies *cellules polaires*, qui plus tard pénètrent dans l'intérieur de l'embryon. Weissmann trouve qu'il serait fort à désirer que pour ces deux formations si identiques au point de vue de l'examen extérieur, mais de significations si différentes, on employât des dénominations spéciales, et regrette que Balfour, à l'exemple de Robin, ait adopté la même désignation de *corpuscules* ou *cellules polaires* pour les deux formations. Quoique le terme de *corpuscules* ou *cellules de direction* ait un sens qui ne soit plus reconnu exact, ce terme est cependant autorisé au point de vue historique, et on pourrait réserver la dénomination de *cellules polaires* pour les formations polaires particulières à certains insectes, et qui ne se détruisent pas. Pour ces dernières, on ne peut dans aucun cas leur attribuer une autre désignation, tant que le rôle qu'elles jouent dans la structure de l'embryon n'aura pas été mis hors de doute.

Pendant la désagrégation ou la disparition de ces premiers éléments visibles, et quelquefois aussi avant, il se forme sur le pôle postérieur et *exactement de la même manière* que précédemment, une saillie de la couche superficielle du vitellus qui va cette fois conduire à la production des vraies cellules polaires.

La formation des cellules polaires présente les phénomènes que Robin a décrits dans le temps, quoiqu'il n'ait pas donné une juste explication du processus<sup>1</sup>. Weissmann n'avait jamais an-

---

<sup>1</sup> D'après Robin, les globules polaires des insectes naissent par gemmation de la substance hyaline superficielle du vitellus. Chez les Diptères, il en naît plusieurs, non *successivement au même point* du vitellus, mais *à côté* les uns des autres. C'est ainsi qu'il naît de quatre à huit globules qui se multiplient et en font

térieurement observé la naissance de la première cellule polaire, mais il a pu la suivre exactement plusieurs fois sur ces œufs de *Chironomus*. La couche épaisse du plasma hyalin se soulève d'abord en une saillie arrondie, dans les premiers rudiments de laquelle Weissmann a reconnu nettement, à plusieurs reprises, un noyau pâle mais nettement délimité. Avant que se soit produit l'étranglement ou la séparation du bourgeon, environ dix minutes après le début du processus, commence déjà la division du bourgeon en deux moitiés, division qui est complète au bout de cinq minutes, et produit ainsi deux cellules polaires appliquées librement à la surface du vitellus. Ces cellules ont des noyaux, mais *non toujours reconnaissables*, car ils peuvent être visibles à un moment et cesser de l'être quelques minutes plus tard.

La division ne va pas plus loin pour le moment, mais il se forme un nouveau *bourgeon à la même place* que pour le premier, et il se produit encore une fois le même processus d'étranglement et de division. Il y a ainsi formation de quatre cellules polaires, qui se divisent alors pour en donner huit et enfin douze.

D'après les recherches faites dans ces dernières années sur l'œuf des insectes, on est porté à considérer ce phénomène comme n'étant un *bourgeonnement* qu'en apparence, et comme étant en réalité l'expulsion d'une cellule formée dans la profondeur de l'œuf. Seulement Weissmann fait observer que chez *Chironomus* aussi bien que chez *Rhodites* et *Bisrhiza*, il ne s'élève pas de cellules du sein du vitellus, et qu'on n'aperçoit, en outre, aucun corps qui traverse la zone superficielle de plasma. En vain cherche-t-on à voir dans cette zone l'orifice que devrait nécessairement produire la sortie d'une cellule, et à reconnaître avant ou pendant le bourgeonnement le contour d'une cellule dans la zone de plasma; cette zone est seulement soulevée, et *sans*

---

jusqu'à vingt plus petits. Ensuite ces globules rentrent dans l'embryon, pour contribuer à la formation des cellules du blastoderme. (Robin; *Journal de Physiologie* de Brown-Sequard, tom. V., pag. 362 et suivantes.)

*doute*<sup>1</sup>, dit Weissmann, par le noyau qui fait saillie d'une manière évidente du sein du vitellus. Le courant de granules qui s'établit du vitellus dans le bourgeon vient appuyer cette manière de voir. Ces granules, ayant pénétré dans la saillie du plasma, se divisent ensuite et se résorbent peu à peu. Le noyau centrifuge a ouvert une voie libre à travers laquelle les corpuscules vitellins ont été entraînés. D'ailleurs la formation des cellules du blastoderme se fait par un mécanisme tout à fait semblable.

Vraisemblablement encore, dit Weissmann, les éléments centrifuges formés par le vitellus ne sont pas des cellules, mais des noyaux qui ne se transforment en cellules complètes que lorsque, arrivées dans la couche de blastème superficiel, elles condensent celui-ci autour d'eux pour former des corps cellulaires.

Quant à la destinée ultérieure des cellules polaires, voici ce que Weissmann a observé.

Elles sont appliquées comme un petit groupe de douze cellules contre le *blastème* du pôle postérieur; plus tard, lorsque le blastoderme s'est formé, elles sont placées plus lâchement à sa surface, et souvent divisées en deux groupes.

Les observations antérieures de Weissmann sur un premier *Chironomus* et sur *Musca* lui ayant démontré que ces cellules polaires pénétraient dans l'intérieur de l'œuf pendant la formation de la bandelette embryonnaire, en passant entre les cellules du blastoderme, et ne *pouvaient plus être suivies*, il n'a pas porté son attention de ce côté sur ce second *Chironomus*. Aussi a-t-il été grandement surpris lorsque plus tard, à une période où depuis longtemps chez le premier *Chironomus* les cellules polaires avaient plongé dans le vitellus, il aperçut sur le pôle postérieur des cellules absolument semblables aux cellules polaires, mais ne reposant plus sur la bandelette embryonnaire, et situées *en dehors des membranes embryonnaires*. Weissmann les re-

---

<sup>1</sup> Je préviens le lecteur que les passages soulignés le sont par moi, en vue des réflexions que je serai appelé à faire plus tard sur les observations de Weissmann.

trouva, non pas sur un ou deux œufs, mais sur un grand nombre d'entre eux. En tout cas, elles n'étaient jamais plus de quatre, souvent aussi seulement deux d'inégale grosseur; enfin il y avait *souvent en même temps*, sur le pôle antérieur de l'œuf, *également en dehors des membranes embryonnaires*, un ou deux corps *semblables* aux cellules polaires. Nous avons vu comment Weissmann explique le transport de ces dernières; toutefois il reconnaît qu'il ne peut trancher *pour le moment la question de savoir si en définitive une partie des vraies cellules polaires n'est pas chez cette espèce exclue du corps de l'embryon*. Un examen continu et direct des cellules polaires peut seul donner la certitude sur ce point.

Je viens d'exposer d'une manière aussi *complète* et aussi *exacte* que possible les observations de Weissmann et les réflexions qui les accompagnent. Je me suis astreint à donner pour tous les points importants une traduction littérale du Mémoire de l'auteur, en me bornant à remplacer la première personne du verbe par la troisième. J'ai agi ainsi afin que le lecteur du présent Mémoire eût entre les mains les pièces complètes du procès et pût aussi bien que moi juger de la valeur des interprétations à donner aux faits observés. Passons maintenant à la discussion de ces faits. Le lecteur connaît l'explication de Weissmann. Je vais exposer la mienne, qui me paraît bien plus rationnelle et plus d'accord avec d'autres faits observés par moi, et dont je donnerai la relation dans le cours de ce travail.

Weissmann a observé en définitive :

1° Des cellules produites de bonne heure et avant la formation du blastoderme par bourgeonnement au pôle antérieur de l'œuf, et qui, après s'être séparées par étranglement et divisées, se détruisent et se résorbent sans prendre part à la constitution de l'embryon ;

2° Des cellules *exactement semblables*, produites très peu de temps après par un processus *identique* sur le pôle postérieur de l'œuf, et destinées, après leur séparation du blastème et leur

multiplication par division, à rentrer dans le sein du vitellus pour prendre part à la constitution de l'embryon, d'une manière, il est vrai, tout à fait inconnue.

3° Des cellules *absolument semblables* à ces dernières, placées également sur le pôle postérieur de l'œuf et situées *en dehors des membranes embryonnaires*, à une période où dans d'autres cas les cellules placées sur ce pôle postérieur avaient depuis longtemps plongé dans le vitellus ;

4° Enfin, dans bien des cas, en même temps que ces cellules du pôle postérieur, existaient une ou deux cellules semblables sur le pôle antérieur, également placées *en dehors des membranes embryonnaires*.

Weissmann a donc constaté l'existence, sur les deux pôles de l'œuf, de cellules identiques dans tous les cas par leur forme extérieure et par leur processus d'origine, et, on peut le dire aussi, par l'époque de leur apparition et de leur existence ? Les cellules qui se trouvent sur le pôle postérieur replongent très généralement dans le vitellus et prennent part à la formation de l'embryon. Mais il est des cas où sur ce même pôle postérieur se trouvent des cellules qui sont restées en dehors de l'embryon. Faut-il, avec Weissmann, supposer qu'elles ont été amenées là du pôle antérieur par des mouvements amœboïdes et qu'elles sont entièrement différentes des cellules polaires, que ce sont des globules directeurs ? Mais non seulement on n'a pas suivi ces globules dans leur pérégrination, mais on n'en a point observé *un seul* en train d'effectuer le trajet supposé, ce qui est *assez étonnant* puisque Weissmann avoue avoir trouvé beaucoup de cas où il y avait simultanément des cellules au pôle postérieur et au pôle antérieur de l'œuf. Ce transport est donc une supposition toute gratuite et qui soulève même de graves difficultés. Si les corpuscules de direction de Weissmann sont doués de mouvements amœboïdes, les globules polaires ne le sont pas moins, et l'on est donc aussi bien en droit de se demander pourquoi les globules n'auraient point émigré du pôle postérieur au pôle antérieur. Cette dernière supposition était d'autant plus légitime que l'époque tardive d'existence des

globules vus sur le pôle antérieur est plus en harmonie avec la période d'apparition et d'existence des cellules polaires de Weissmann qu'avec celle de ses *corps de direction*, qui sont, suivant ses observations, d'une apparition et d'une disparition plus précoces. J'ajouterai, comme argument très favorable à la supériorité de l'hypothèse d'un transport du pôle postérieur au pôle antérieur sur celle d'un parcours en sens inverse, j'ajouterai, dis-je, que dans les observations de Weissmann, tandis que les cellules tardives placées en dehors des membranes embryonnaires sont au nombre de quatre ou de deux au pôle postérieur, il arrive souvent qu'il n'en existe pas sur le pôle antérieur et il n'en existe jamais plus de une ou deux. Il faut convenir que l'hypothèse du transport du petit nombre exige moins d'efforts que celle du nombre double et parfois assez élevé de quatre, si l'on réfléchit surtout qu'il n'a pas été possible de saisir une de ces nombreuses cellules migratrices sur un point intermédiaire du parcours qui réunit les deux stations polaires opposées.

Il y a de ces phénomènes une explication plus simple, plus rationnelle à donner. Il suffit pour cela de considérer que les éléments cellulaires qui naissent aux deux pôles de l'œuf peuvent, suivant les circonstances, rester en dehors de l'œuf ou bien replonger dans le vitellus. Les globules précoces ou tardifs qui naissent sur le pôle antérieur ne pénètrent pas dans l'œuf (pour des causes que nous pourrions rechercher ultérieurement), et ont le temps de se désagréger et de disparaître avant que l'œuf les ait reconquis ; les globules, au contraire, un peu plus tardifs, qui naissent sur le pôle postérieur de l'œuf, pénètrent ordinairement tous dans le vitellus ; mais une partie peut rester en dehors et subir une destinée tout à fait semblable à celle des globules du pôle antérieur. Il n'y aurait donc pas lieu de distinguer chez les insectes deux espèces de cellules polaires, puisque les cellules polaires proprement dites qui pénètrent ordinairement dans le blastoderme peuvent dans certains cas rester extérieures et y subir le sort des cellules polaires ou globules de direction des autres animaux. Il n'y aurait par conséquent aussi pas lieu de distinguer

les cellules polaires des insectes des globules directeurs des autres animaux, des mollusques et des vers en particulier.

Cette interprétation, à laquelle je m'arrête jusqu'à plus ample informé, n'est d'ailleurs pas restée étrangère aux réflexions de Weissmann, car, sentant bien ce que son interprétation a de purement hypothétique, il ajoute : « On ne peut trancher pour le moment la question de savoir si, en définitive, une portion des vraies cellules polaires n'est pas chez cette espèce exclue du corps de l'embryon ».

La solution que nous proposons n'est pas exempte de quelques difficultés et ne répond certes pas à toutes les questions que soulève l'histoire des cellules polaires. Voici quelques-uns des desiderata auxquels la science doit chercher des réponses.

Le fait de la sortie des globules ou cellules polaires aux deux pôles de l'œuf des insectes, constitue-t-il un fait sans analogues dans le règne animal ?

Comment ce fait, que les uns restent extérieurs et que les autres rentrent dans le vitellus, ne constitue-t-il pas une différence capitale entre les globules ou cellules polaires ?

Quelle est la constitution des globules polaires et quelle est leur origine dans les diverses parties de l'œuf ?

Quelle est la signification physiologique des globules polaires ? quel est leur rôle ? etc., etc.

Je veux essayer de donner à ces diverses questions des réponses qui soient acceptables, au moins pour le présent, et qui puissent être considérées comme en harmonie avec les observations déjà connues et avec celles qu'il m'a été donné de faire personnellement.

Je vais d'abord exposer quelques-unes de mes observations.

Mes recherches sur les œufs d'Ascidiens, et en particulier sur l'origine des cellules du follicule et des cellules dites du testa, recherches que je poursuis depuis plusieurs années déjà, ont attiré mon attention sur les formations qui sont éliminées de l'œuf à une période quelconque de son développement. Ces recherches ont

été le point de départ d'une série de travaux dont les matériaux sont appelés à servir de base à une suite de publications sur la matière. Aussi ne laissé-je passer au laboratoire de la Station zoologique de Cette aucune occasion d'observer des œufs intra ou extra-ovariens, et d'en examiner soigneusement les diverses régions. C'est ainsi que vers la fin de juin 1882, j'ai observé très attentivement un nombre considérable d'œufs de *Buccinum undatum* renfermés dans une masse volumineuse de capsules nidamentaires, et arrivés justement à la période d'expulsion des globules polaires. Ces œufs présentaient des caractères remarquables qui firent que je les examinai avec grande attention.

Les observations que j'ai à présenter à leur sujet ont trait à la forme, au volume et à la constitution des globules polaires. Quant à la forme et au volume, elles étaient assez variables. Le volume différait dans des proportions considérables. Tous étaient formés d'une masse de substance hyaline renfermant quelques granulations de volume variable, telles que je les ai représentées *fig. 9 bis* et *fig. 16*. Cette masse était composée de mamelons sphériques plus ou moins saillants et formant un ensemble plus ou moins subdivisé et mûriforme. Les uns avaient un volume relativement faible, comme en *fig. 1*, *fig. 2*, *fig. 3* ; mais d'autres, plus nombreux, formaient sur une extrémité de l'œuf des panaches vraiment considérables (*fig. 4*, *fig. 5*, *fig. 6*, *fig. 7*, *fig. 8*). Enfin quelques-uns, moins nombreux, présentaient sur une portion assez étendue de la surface de l'œuf, un tiers ou un quart, une couche de substance hyaline avec mamelons peu saillants et modifiant peu la forme générale de l'œuf. C'est ce que l'on voit en *fig. 11*, *fig. 12*, *fig. 16*.

Quant à la forme, elle offrait quelques points vraiment remarquables et sur lesquels il est nécessaire d'insister. L'impression que produisait l'examen des œufs conduisait à penser qu'à une période du développement, une portion du protoplasme hyalin de l'œuf avait été poussée vers un des points de la surface, c'est-à-dire vers un des pôles de l'œuf, et y avait produit une accumulation occupant une surface plus ou moins étendue, et qu'ensuite,

l'effet se continuant, une portion centrale de ce protoplasme avait été projetée, expulsée au dehors. En somme, il y avait là un cône de soulèvement marqué *a* dans toutes les figures, cône recouvrant parfois jusqu'à un tiers de la surface de l'œuf, et ultérieurement, du centre de ce cône de soulèvement se faisait une éruption de substance hyaline de même apparence et s'élevant en un panache *b* d'éruption, plus ou moins volumineux, mais toujours subdivisé en mamelons globuleux. Le cône de soulèvement *a* s'observe sur les *fig.* 11, 12, 16. Sur ces figures cependant, les portions centrales présentent déjà un peu plus de saillie indiquant un commencement d'éruption qui s'accroîtra en *fig.* 14 et 15, et aboutira enfin aux grands cônes des *fig.* 3, 4, 5, 6, 7, 8. Enfin, quand les globules tendront à se séparer, le cône de soulèvement diminuera peu à peu, comme dans les *fig.* 2 et 6, jusqu'à ce qu'il ait entièrement disparu, comme dans la *fig.* 1.

Pour ce qui a trait à la masse du vitellus nutritif de l'œuf, qui se distingue facilement parce qu'il est formé d'une agglomération de sphérules jaunâtres, il subissait des modifications de forme qui avaient des caractères marqués. Il présentait au niveau du cône de soulèvement une dépression plus ou moins prononcée qui avait au centre, tantôt une dépression, comme en *fig.* 2, 3, 6, 7, 13, 14 ; tantôt une saillie, comme en *fig.* 4, 5, 8, 11 ; tantôt une succession de saillies et de dépressions, comme en *fig.* 12, 16.

L'examen des œufs, dont je donne ici des représentations très exactes, indique immédiatement la notion du mécanisme qui a nécessairement présidé au déplacement et à l'expulsion de la substance protoplasmique hyaline qui constitue le cône de soulèvement et le cône d'éruption ou *panache polaire*. Il est naturel de penser que ces phénomènes de transport sont dus à des contractions qui projettent la substance hyaline à travers les globules vitellins suivant une direction qui peut être déterminée, ou par une moindre résistance, ou par toute autre cause encore indéterminée.

La masse de substance hyaline fait au début saillie sur une

étendue déjà considérable, puisqu'elle peut occuper le tiers de la substance totale de l'œuf, ce qui conduit à penser que la voie de projection n'est pas d'abord une cheminée étroite, mais que le protoplasme s'échappe vers le pôle de l'œuf par des voies multiples et comme à travers les canalicules d'un tissu spongieux formé par les globules vitellins. Il résulte de là que la surface de séparation des globules et du protoplasme hyalin est très inégale, très irrégulière et très morcelée. La *fig. 16* en donne une idée très exacte. Il en résulte aussi que les divers courants de substance produisent, en surgissant, des saillies mamelonnées plus ou moins prononcées (*fig. 11, 12, 16*).

Ce premier processus n'a d'ailleurs pas pour effet de chasser hors de l'œuf une portion quelconque de celui-ci; il déplace simplement la position relative des centres de figure du protoplasme hyalin et de la masse des globules vitellins, de telle sorte que ces centres, confondus auparavant, viennent se placer à une certaine distance l'un de l'autre. Mais la masse protoplasmique conserve sa continuité et sa forme massive pour continuer à subir des contractions dont nous venons d'analyser le premier effet; ces contractions n'agissent plus pour déplacer la masse entière du protoplasme hyalin, mais elles expriment du sein de la masse totale une quantité de protoplasme hyalin qui trace sa voie pour sortir dans une région voisine du centre du cône de soulèvement.

Un orifice virtuel semble se produire en ce point, et par cet orifice semble s'échapper une portion de protoplasme hyalin provenant des parties profondes de l'œuf. C'est là l'impression que l'on retire nécessairement de l'examen des *fig. 2, 3* et surtout des *fig. 4, 5, 6, 7, 8*. Le cône de soulèvement subsiste intact, et c'est une quantité de substance qui semble perforer sa région centrale et s'échapper par une cheminée étroite sous forme d'une masse mamelonnée, ou de *panache polaire*.

Une fois le panache sorti, le cône de soulèvement tend à s'affaïsser, et à mesure que le panache s'étrangle à sa base, le cône s'aplatit et finit par disparaître. C'est ce que montrent bien les *fig. 4, 7* et surtout *6*; dans la *fig. 1*, où les globules polaires

ont presque acquis leur indépendance, le cône de soulèvement a entièrement disparu, c'est-à-dire que les contractions du protoplasme ont cessé, que ce dernier a repris sa position et sa forme primitives, et a de nouveau son centre de figure confondu avec celui du vitellus nutritif.

Le processus dont je viens d'exposer la marche se révélait plus ou moins clairement dans les divers œufs que j'ai étudiés ; mais il en était sur lesquels les phénomènes prenaient un caractère de clarté tout particulier. C'est ainsi que je signale les *fig. 9* et *9 bis*, qui sont la reproduction exacte d'un œuf dans lequel les globules étaient sur le point de se détacher. La forme générale de l'œuf est très caractéristique, car elle montre le cône de soulèvement entraînant une portion du vitellus nutritif et donnant ainsi à celui-ci la forme d'une montgolfière. La limite des deux substances est déchiquetée, le cône hyalin de soulèvement est envahi en grande partie par des globules vitellins, mais s'aperçoit distinctement en *a a a*. Cette conformation, qui s'explique de la manière la plus naturelle par la puissance du courant centrifuge du protoplasme entraînant les globules vitellins, indique immédiatement une sorte d'éruption par un orifice ou un canal cratériforme creusé au sein du protoplasme et de la masse vitelline ; et l'on ne peut s'empêcher d'interpréter les phénomènes observés comme résultant d'une expulsion, par expression, de parties situées dans les profondeurs de l'œuf.

Je signale également en passant, et pour y revenir ultérieurement, la forme des globules *b b* et les filaments protoplasmiques *b'b'*. Ces conformations, auxquelles on peut donner le nom de pseudopodes, témoignent d'une tendance à la division et à la dispersion, que j'interpréterai dans la seconde partie de ce travail.

Quant à la composition de ces masses ou panaches polaires, il convient que je m'y arrête suffisamment. Ces masses hyalines m'ont toujours paru, d'une manière très évidente, constituées par du protoplasme hyalin dans lequel se trouvaient des granulations incolores, assez réfringentes, et disposées très irrégulièrement. Ces granulations étaient généralement de petites dimensions,

mais quelques-unes présentaient parfois un volume relativement gros (*fig. 1, 9 bis, 16*). Elles étaient exactement semblables aux granulations incolores répandues dans le vitellus entre les globules vitellins (*fig. 10*).

Malgré l'emploi successif de l'acide acétique dilué et du carmin de Beale, il m'a toujours été *complètement impossible* de distinguer quelque chose qui *rappelât, même de loin*, la forme d'un fuseau et d'un amphiasier de segmentation.

La *fig. 3* reproduit l'aspect résultant d'un semblable traitement ; sur cet œuf, l'action des réactifs ou la situation excentrique du nucléus de l'œuf ont mis ce dernier en évidence, et il est clair que sa distance de la région de sortie du panache polaire exclut toute idée de relation directe par un amphiasier et un fuseau entre ce nucléus et le panache. On peut affirmer cependant que l'état du pédoncule du panache correspond à une période où dans les œufs d'autres mollusques le fuseau n'est pas encore rompu. Il m'a été également impossible de distinguer de vrais noyaux dans les sphérules du panache, malgré l'action des réactifs acides et des réactifs colorants.

La substance nucléaire y était seulement représentée par les granulations que j'ai déjà signalées. Toutefois, en laissant agir l'acide acétique dilué pendant plusieurs heures, on obtenait une coagulation et une concentration de la substance hyaline telle que je l'ai représentée dans la *fig. 6*. Mais on ne saurait prendre cette apparence pour une vraie formation nucléaire, car elle ne se manifestait qu'à très tardivement, et dans tous les cas aurait révélé des noyaux d'un volume très disproportionné avec celui de la masse polaire et d'une forme assez étonnante. On sait d'ailleurs que les globules polaires des mollusques présentent généralement la substance nucléaire sous forme de granulations plus ou moins dispersées dans le protoplasme hyalin. Il n'y aurait donc rien de spécial dans le cas actuel ; mais j'ai tenu à signaler l'action prolongée de l'acide acétique à 1/100<sup>e</sup>, et à faire remarquer aussi que, dans ces cas spéciaux, il ne m'a jamais été possible de rien observer qui m'autorisât à penser que l'extrémité d'un

fuseau de direction aboutissait dans les globules en traversant le pédoncule du panache.

Le cas que je viens d'analyser me paraît pouvoir donner lieu à quelques considérations dignes d'intérêt. En résumé, chez *Buccinum undatum*, les globules polaires revêtent une forme spéciale et atteignent un volume considérable ; ils sortent sous forme de panache volumineux, *panache polaire*. Le processus de formation semble le résultat d'une contraction du protoplasma de l'œuf, qui exprime et projette, suivant une direction donnée, une masse de protoplasme situé d'abord dans l'intérieur de l'œuf. Ce protoplasme renferme des granules de volume variable qui sont identiques avec ceux que renferme le protoplasme de l'œuf dans l'intervalle des globules vitellins. Il ne paraît pas y avoir pénétration, dans le *panache polaire*, de l'extrémité d'un fuseau de direction et d'un amphiaster périphérique. La masse polaire paraît donc expulsée en vertu seulement d'une contraction du protoplasme qui fait sourdre des parties internes comme pressées par une enveloppe contractile, sans le concours ou l'intervention, ou même sans la simple présence des phénomènes de vraie division cellulaire caractérisés par la formation d'un fuseau nucléaire et d'un amphiaster. Conséquemment, les masses polaires de *Buccinum undatum* ne sauraient être considérées comme de vraies cellules, mais seulement comme des globules cellulaires chassés du sein du vitellus.

Je dois rapprocher des faits précédents quelques faits qui m'ont frappé en observant les œufs de *Lymnæus stagnalis*...

Sur l'un de ces œufs (*fig. 17*), deux globules polaires composés de protoplasme hyalin avec granulations de volume à peu près le même, étaient placés côte à côte et logés dans deux dépressions contiguës du vitellus, comme s'ils avaient pris naissance simultanément par un processus d'éruption rappelant les phénomènes déjà décrits chez *Buccinum*. L'œuf, d'abord observé vivant, fut ensuite traité par le carmin de Beale et l'acide acétique à 1/200°. L'aspect ne changea pas.

Sur un autre œuf de la *fig. 18*, se trouvaient d'un même côté

de l'œuf trois globules hyalins placés à quelque distance l'un de l'autre. Deux d'entre eux *l*, *m*, étaient entièrement hyalins et ne renfermaient que de très fines granulations ; le troisième *n* possédait une grosse granulation centrale ressemblant à un noyau. Les deux premiers *l* et *m* adhéraient encore à la surface du vitellus, mais présentaient un commencement d'étranglement de leur base. Le troisième *n*, plus petit, apparaissait comme un bourgeon formé par le protoplasme de l'œuf sans trace de ligne de séparation.

Sur un troisième œuf, *fig. 19*, on observait à un pôle de l'œuf un véritable globule polaire pédonculé, et sur le pôle diamétralement opposé un globule hyalin *p*, encore non détaché de la surface de l'œuf.

Sur un même œuf observé à quelques heures d'intervalle, se voyait (*fig. 20*) l'expulsion d'un premier globule polaire, avec un pédoncule rétréci, et (*fig. 20 bis*) l'expulsion d'un second globule polaire ayant la forme d'un clou de girofle. Mais mon attention fut surtout attirée par les mamelons multiples formés par le soulèvement du protoplasme autour du point de sortie du pédoncule, de manière à représenter le cône de soulèvement de *Buccinum*, ou mieux encore les bords découpés d'un cratère volcanique du centre duquel s'élève le panache éruptif, c'est-à-dire le globule polaire<sup>1</sup>. Enfin, avec ces saillies mamelonnées qui semblent correspondre à un transport du protoplasme vers des pôles de l'œuf, je fais remarquer la saillie *r* du pôle opposé à celui de la sortie du globule polaire, et par conséquent du pôle correspondant au globule *p* de l'œuf (*fig. 19*). Je signale également les inégalités et les bosselures de la surface du vitellus sur les

---

<sup>1</sup> Ces mamelons ont été déjà plusieurs fois décrits et figurés sous le nom de *Pseudopodes*. Je signale notamment au lecteur la *fig. 95* du beau travail de L. Mark : *Maturation, Fecundation, and Segmentation of Limax campestris...* *Bullet. of the Museum of compar. Zool. at Harvard College*. Cambridge (Massachusetts), octobre 1881. J'aurai d'ailleurs à revenir dans la suite de ce mémoire sur ce très important et très savant travail. Je dirai plus tard ce qu'il faut penser de cette désignation de *Pseudopodes*, qui est entièrement inexacte et erronée.

œufs *fig. 18, 20 et 20 bis*, inégalités qui peuvent être considérées comme en relation avec des contractions du protoplasme. A ces dessins, j'ai ajouté celui d'un œuf (*fig. 21*) dont les globules polaires devenus libres forment un groupe de six globules qui rappelle les masses ou panaches polaires de *Buccinum*. Ces globules sont formés de masses de protoplasma hyalin renfermant des granulations de diverses grosseurs, mais pas de noyau proprement dit.

Je rapporte ici ces faits pour les rapprocher, soit des faits précédents, soit d'autres faits qui seront présentés dans la seconde partie de ce mémoire. Quand l'ensemble de ces faits aura été présenté, le moment sera venu d'en tirer des conséquences pour une appréciation de la signification du globule polaire. Pour le présent, je ne veux en déduire que ces conséquences ; c'est que : 1° chez *Lymnæus* il y a, comme en *Buccinum*, transport du protoplasme de l'œuf vers un des pôles et saillie du protoplasme sur une surface assez étendue, d'où résultent les mamelons saillants des *fig. 20 et 20 bis* ; que 2°, en outre, ce protoplasme peut être exprimé sur des points de la surface assez éloignés l'un de l'autre, et que s'il y a un des globules ainsi exprimés qui puisse être lié à la formation d'un fuseau de direction (*n, fig. 18*), on est autorisé à affirmer que les autres *l, m*, sont de simples globules hyalins exprimés du sein du protoplasme ; 3° qu'un de ces globules hyalins (*fig. 19*) peut même se former sur le pôle opposé au point de sortie du globule polaire proprement dit ; et enfin, 4° que les globules exprimés peuvent en dehors de l'œuf se multiplier par division et former un groupe de globules assez nombreux.

Je me borne pour le moment à ces constatations, et je renvoie à un second Mémoire qui paraîtra dans le numéro suivant de la *Revue* la suite de mes observations et l'examen des conséquences théoriques qu'il me semble légitime d'en tirer.

Le 29 septembre 1883.

EXPLICATION DES PLANCHES.

*Fig. 1 à 16.* Œuf de *Buccinum undatum* au moment de la formation des globules polaires, *a* cône de soulèvement, *b* panache polaire; observés le 24 juin 1882.

Les œufs des figures 1, 2, 4, 5, 7, 8, 9 et 9 *bis*, 11, 12, 13, 14, 15, 16, ont été observés vivants dans l'eau de mer. Les œufs des figures 3 et 6, d'abord observés vivants, ont été ensuite traités par l'acide acétique à 1/100<sup>e</sup> et le carmin de Beale, et représentés après l'action de ces réactifs.

La figure 10 représente une portion de l'œuf écrasé, montrant les globules vitellins jaunes mêlés à des granulations du protoplasme.

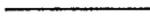
Les figures 17, 18, 19, 20, 20 *bis* et 21, représentent des œufs de *Lymnæus stagnalis* observés le 5 août 1882.

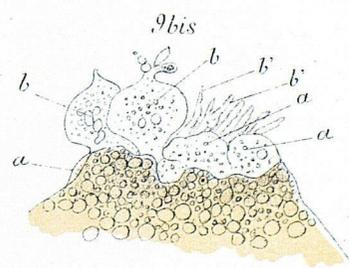
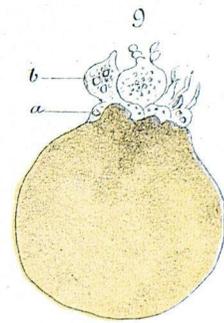
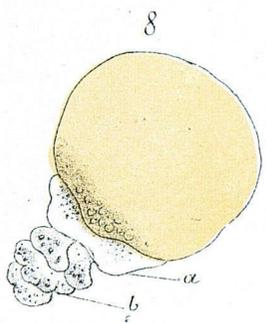
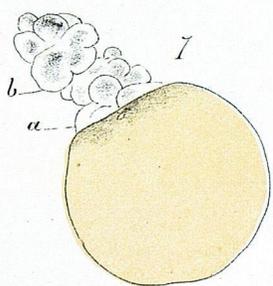
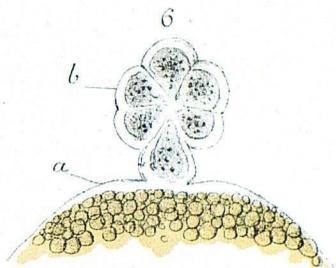
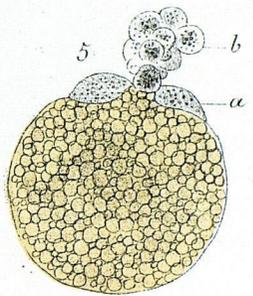
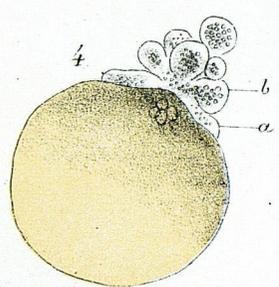
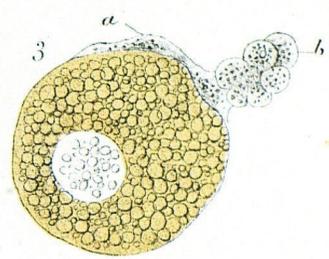
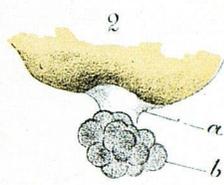
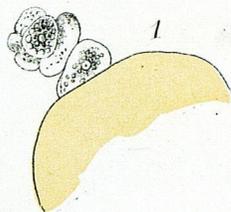
Les œufs ont été observés vivants d'abord, et ensuite traités par l'acide acétique à 1/200<sup>e</sup> et colorés par le carmin de Beale.

L'œuf de la figure 20 n a été traité par les réactifs qu'après être arrivé à la période 20 *bis*.

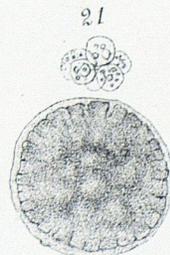
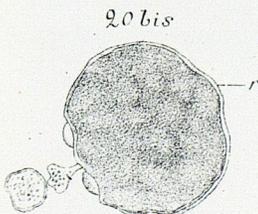
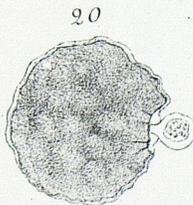
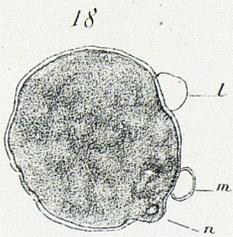
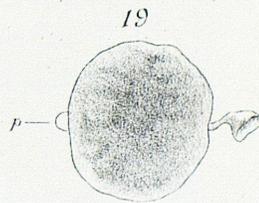
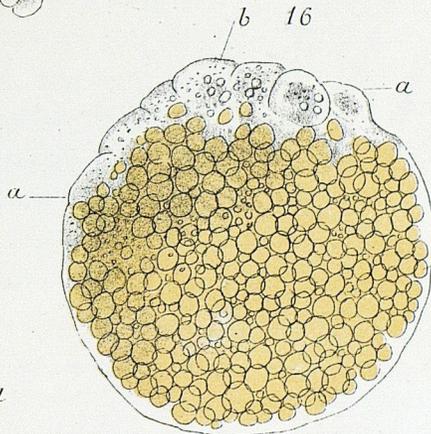
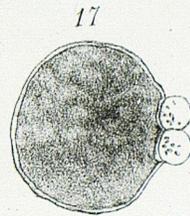
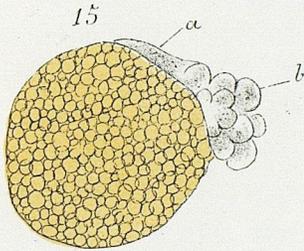
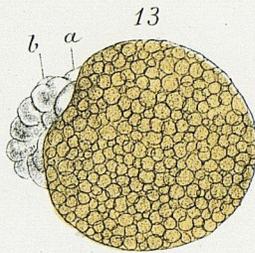
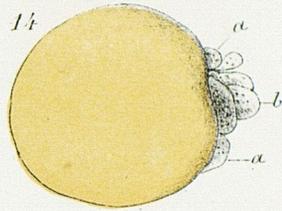
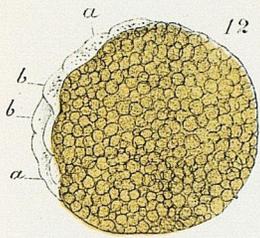
L'œuf figure 2 n'a été observé qu'à l'état frais.

Les globules figurés existaient sur les œufs avant tout traitement.





Lith. Boehm & fils. Montpellier



Lib. Boehm & fils, Montpellier

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE  
DES  
GLOBULES POLAIRES

ET DES  
ÉLÉMENTS ÉLIMINÉS DE L'ŒUF EN GÉNÉRAL

(Suite et fin.)

---

SECONDE PARTIE.

THÉORIE DE LA SEXUALITÉ

Les vésicules ou sphères hyalines expulsées aux deux pôles de l'œuf des Diptères, observées par Weissmann sur *Chironomus* <sup>1</sup>, les panaches hyalins de *Buccinum* et les globules hyalins de *Lymnæus*, peuvent être rapprochés des formations analogues remarquées par divers observateurs, qui, selon moi, ne leur ont pas attribué leur véritable signification.

C'est ainsi que mon collègue et ami Giard <sup>2</sup> a décrit sur les œufs de *Rhizostoma Cuvieri* à la périphérie une série régulière de sphérules formées de substance parfaitement hyaline et qui, d'abord éloignées de la membrane vitelline, viennent ensuite s'appliquer à sa face interne. A un faible grossissement, il semble que le vitellus soit entouré d'une couche de cellules qui

---

<sup>1</sup> Je tiens à rectifier ici une méprise dont je me suis rendu coupable dans la première partie de ce Mémoire, à propos de la note de Balbiani *Sur les globules polaires des Insectes*. Le texte de la note, qui n'est peut-être pas suffisamment explicite, m'avait fait croire que les cellules polaires étaient reçues dans la cavité de l'invagination du blastoderme. Des renseignements oraux puisés à bonne source m'ont appris qu'il n'en est rien, que les cellules polaires sont situées sur la face convexe de l'invagination qui constituera le proctodæum. Ainsi s'évanouit une des critiques que j'avais adressées aux observations de Balbiani, alors que je demandais ce que devenait cette portion invaginée du blastoderme. Cette réserve faite, je maintiens mes premières appréciations sur ce sujet.

<sup>2</sup> Giard ; *Sur les modifications que subit l'œuf des Méduses phanérocarpes avant la fécondation*. Comptes rendus de l'Institut, 19 mars 1877.

se projettent à sa périphérie suivant des rectangles. A un grossissement plus considérable, on voit que la masse protoplasmique granuleuse centrale est reliée à la membrane vitelline par une foule de petites colonnettes élargies à leurs deux extrémités comme les colonnes formées dans une grotte par la réunion des stalactites et des stalagmites. Ces colonnettes sont constituées par un *protoplasme moins granuleux* que celui du centre de l'œuf. Enfin, au moment où l'œuf arrive à maturité, les colonnettes se rompent et ne laissent plus d'autres traces que de très légers épaisissements de la membrane vitelline aux points qui leur servirent d'attache. On a donc alors une masse granuleuse centrale dans laquelle la vésicule germinative n'est plus directement observable, et autour de cette masse une *zone transparente* qui la sépare de la membrane vitelline.

Giard fait remarquer avec juste raison que « l'excrétion des *vésicules hyalines* qui se produit sur toute la périphérie du vitellus de l'œuf de *Rhizostoma* pourrait, chez d'autres animaux, être limitée en *un point de la surface* : le phénomène prendrait alors l'apparence de la sortie de globules excrétés ».

« On peut, en présence de ce processus, ajoute Giard, se demander si les phénomènes fréquemment signalés de rejet d'une certaine partie du vitellus, au moment de la maturation de l'œuf, doivent être considérés comme équivalents chez tous les animaux où on les a observés. » Chez beaucoup d'animaux, ainsi que l'a démontré Bütschli, les corpuscules de direction prennent naissance par le procédé de division cellulaire, c'est-à-dire avec fuseau et amphiasier ; ces corpuscules excrétés ont, dit Giard, la valeur de *cellules rudimentaires* ayant une signification atavique, et ne peuvent être convenablement appelés *corpuscules de rebut*. Ce nom convient, au contraire, d'après Giard, aux matériaux non cellulaires qui, rejetés par le vitellus, servent à la formation d'organes accessoires de l'œuf, par exemple de la coque ou de la membrane vitelline. Telles sont les vésicules hyalines de l'œuf de *Rhizostoma Cuvieri*.

Il résulte donc de la note que je viens d'analyser et de repro-

duire partiellement, que les sphérules hyalines de *Rhizostoma* prennent naissance dans le vitellus et sont des parties excrétées du vitellus en dehors de toute participation de la vésicule germinative.

Il en ressort également que ces sphérules ont pris naissance dans la zone profonde du vitellus qui entoure directement le noyau de l'œuf, et se sont transportées ensuite à la périphérie, obéissant ainsi à une impulsion centrifuge.

Il en résulte aussi (et c'est un point que je me propose d'examiner dans le cours de ce Mémoire) que Giard croit devoir distinguer les *corpuscules de direction* ou *globules polaires*, formés suivant le procédé de division cellulaire, de ces *corpuscules de rebut*, constitués par des masses non cellulaires et rejetés par le vitellus.

Giard publie ces observations « parce qu'elles lui paraissent acquérir une généralité et une importance plus grandes qu'il ne l'aurait supposé d'abord, grâce aux magnifiques recherches de Weissmann sur l'œuf des Daphnoïdes (Cladocères) ».

Weissmann<sup>1</sup> en effet, dans son beau travail sur l'Histoire naturelle des Daphnoïdes, a observé que dans quelques genres, et notamment dans les genres *Polyphemus*, *Bythotrephes*, *Sida*, *Daphnella*, il se formait au-dessous de la membrane vitelline, entre elle et le vitellus, une nouvelle couche épaisse à laquelle il a donné le nom de coque (*Schale*). Le processus de cette nouvelle formation consiste dans le transport, à la surface du vitellus, de masses sphériques de protoplasma hyalin. J'insiste fortement sur ce point que cette formation ne se produit que dans les œufs d'hiver, et fait absolument défaut chez les œufs d'été des mêmes espèces. Weissmann pense que ce phénomène ne se produit également que dans les espèces dont les œufs d'hiver, au lieu de séjourner dans une enveloppe spéciale fournie par la peau de la mère, sont appelés à être déposés et à séjourner librement dans

---

<sup>1</sup> A. Weissmann ; Beiträge zur Naturgeschichte der Daphnoiden. (*Zeitschrift für wissenschaftl. Zool.*, tom. XXVIII, 1877.)

l'eau. Mais on peut présumer qu'il y a une distinction à faire entre le fait de l'apparition, à la surface du vitellus, d'une série de sphérules ou de masses de protoplasma clair, hyalin, d'avec le fait de la transformation de ces sphères périphériques en une enveloppe ou coque protectrice. Ce dernier phénomène est un fait d'adaptation par changement de fonction, comme on en observe des exemples si fréquents. Cette adaptation ne se produit nécessairement que lorsque les conditions d'existence auxquelles elle correspond se produisent elles-mêmes, c'est-à-dire chez les œufs qui sont appelés à être déposés librement dans l'eau. Mais la séparation centrifuge de sphérules claires de la masse du vitellus des œufs d'hiver est (tout me porte à le penser) un fait général chez les Daphnoïdes ; et si Weissmann ne l'a pas observé chez tous, cela tient probablement à des difficultés spéciales d'observation. Cela est si vrai que, même chez *Lynceus macrurus* et *Lynceus trigonellus*, où cependant les œufs d'hiver sont reçus dans une poche d'incubation fournie par la peau de la mère, cette zone claire de protoplasma se montre fort bien à la surface du vitellus.

Je pense donc, avec Giard, que cette élimination périphérique est à la fois générale et importante, et j'insiste sur ce fait que, chez les Daphnoïdes, les œufs d'hiver seuls la présentent. Les fig. 8, Pl. VII, et 33, 34, Pl. IX, du Mémoire de Weissmann, permettront de se rendre compte de la forme et de l'aspect des éléments éliminés, et de la différence que présentent à cet égard les œufs d'hiver et les œufs d'été.

Il ne pourrait être douteux que ces *corpuscules de rebut* (pour employer une expression dont nous comprenons le sens) ont des homologues dans un nombre très considérable de types du règne animal. Je ne vois pas au nom de quelles bonnes raisons on refuserait d'assimiler ces corps aux globules excrétés par les œufs d'Ascidien, soit comme cellules du follicule, soit surtout comme corps improprement appelés cellules du testa, et que j'ai nommés *globules celluloides* parce que leur structure cellulaire est plus ou moins imparfaite.

J'ai démontré le premier <sup>1</sup> l'origine *réelle* de ces deux ordres de corpuscules de *rebut*, et contrairement à l'opinion de Fol <sup>2</sup>, qui leur attribuait une origine nucléaire et les faisait provenir d'un bourgeonnement périphérique ou d'une évagination de la vésicule germinative, j'ai parfaitement constaté que ces corps prenaient réellement naissance dans la zone du protoplasma qui environne immédiatement le noyau de l'ovule, et qu'ils se portaient ensuite vers la périphérie pour sortir du vitellus et se placer entre lui et la capsule de l'œuf. Je dois revenir d'ailleurs sur ce sujet dans un Mémoire qui est sous presse, et dans lequel j'ose espérer qu'on trouvera des arguments et des observations qui ne permettront guère de doute sur ce point. Le processus de formation est probablement le même chez *Rhizostoma* et chez les Ascidiens ; et je ne doute pas que chez les Daphnoïdes il n'y ait un phénomène semblable, dont des observations ultérieures démontreront la réalité.

Je n'ignore pas que Balbiani <sup>3</sup> vient de publier des observations d'où il ressortirait que les cellules du follicule et le noyau vitellin de l'œuf des géophiles sont produits par le bourgeonnement de la vésicule germinative. Mais j'ajoute que des observations faites par moi en septembre 1883 sur *Lithobius forficatus*, et des recherches récentes (février) sur une espèce de *Geophilus* commune à Montpellier, m'ont clairement démontré que, du moins sur ces espèces, la vésicule germinative ne prenait aucune part directe à la formation des éléments ci-dessus. Ce que Balbiani a décrit chez *Geophilus longicornis* comme canal ou entonnoir

---

<sup>1</sup> A. Sabatier ; Recherches sur l'œuf des Ascidiens (*Revue des Sc. nat.*, 3<sup>e</sup> sér., II, n<sup>o</sup> 3, 1883.) Sur les cellules du follicule de l'œuf, et sur la nature de la sexualité (*C. R. de l'Ac. des Sc.*, 18 juin 1883.)

<sup>2</sup> H. Fol ; Sur la formation des œufs chez les Ascidiens. (*Journal de Micrographie* du Dr Pelletan, 1877.) Sur l'origine des cellules du follicule et de l'ovule chez les Ascidiens et chez d'autres animaux. (*C. R. Acad. des Sciences*, 28 mai 1883.) Sur l'œuf et ses enveloppes chez les Tuniciers. (*Recueil zoologique Suisse*, 1<sup>re</sup> année, n<sup>o</sup> 1, novembre 1883.)

<sup>3</sup> G. Balbiani ; Sur l'origine des cellules du follicule et du noyau vitellin de l'œuf chez les Géophiles. (*Zoologischen Anzeiger*, 1883. n<sup>os</sup> 155-156.)

nucléaire est, chez les animaux observés par moi, sans relation directe avec la cavité du nucléus de l'œuf. Ce dernier est seulement compris dans une masse protoplasmique claire, en forme de massue ou de bouteille ou de fuseau dont le goulot vient aboutir à la périphérie du vitellus, et d'où s'échappent des masses irrégulières de protoplasma granuleux. Ces faits me paraissent d'ailleurs être absolument comparables à ceux que Schäfer<sup>1</sup> a décrits chez la lapine et le poulet et van Bambecke<sup>2</sup> chez les Poissons osseux.

D'ailleurs ce fait de l'élimination, du sein du vitellus, de masses de protoplasme plus ou moins hyalines et plus ou moins différenciées est un fait dont d'autres que moi ont également constaté la généralité, et qui mérite par cela même d'attirer fortement l'attention. Pflüger, Balbiani, Gœtte, Lubbock, Nussbaum, Fol, Schulin, Leydig, Schäfer, Bambecke, Seeliger, Cadiat et Roule ont vu ces corps intra-vitellins, auxquels la plupart ont attribué une marche centripète, tandis que Fol, Nussbaum, Roule et moi avons bien constaté leur marche centrifuge. Il ne saurait y avoir de doute à cet égard : ces corps se portent du centre à la périphérie et sont en réalité des corpuscules de rebut ou, mieux encore (ainsi que je le démontrerai plus tard), des *éléments éliminés*. Seulement je tiens à répéter ici ce que j'ai déjà exposé dans mon Mémoire sur l'œuf des Ascidiens et dans ma Note à l'Institut déjà citée, et que j'ai souvent vérifié depuis lors, c'est que ces corps ne prennent point naissance, ainsi que le prétendent Fol et Balbiani, par un bourgeonnement de la vésicule germinative avec extra-flexion de l'enveloppe et avec étranglement ultérieur, mais qu'ils se forment directement par un processus de différenciation et de concentration au sein de la couche de vitellus qui entoure directement le noyau. C'est là ce que j'ai observé, non seulement chez un grand nombre d'espèces d'Ascidiens, mais encore chez

---

<sup>1</sup> Schäfer ; On the structure of the immature ovarian ovum in the common Fowl and in the Rabbit. (*From the Proceedings of the royal Society*, 1880.)

<sup>2</sup> Van Bambecke ; Contributions à l'histoire de la constitution de l'œuf. (Extrait du *Bulletin de l'Académie royale des Sciences de Belgique*, 3<sup>me</sup> série, tom. VI, n<sup>o</sup> 12, 1883.)

*Holothuria tubulosa*, *Phascolosoma*, chez *Helix*, *Succinea*, *Limax*, *Zonites*, chez *Pagurus*, dans un grand nombre d'espèces d'Ara-néides <sup>1</sup>, chez les Scorpionides, chez plusieurs espèces de Myria-podes (*Lithobius*, *Julus*, *Geophilus*), et parmi les Vertébrés, chez *Rana viridis*, *Bufo vulgaris*, *Hyla arborea*, *Trito palmatus*, chez *Scorpæna*, *Serranus scriba*, *Serranus argus*, *Sargus Rondeletii*, *Mullus barbatus*, et enfin chez le Chien, le Chat, le Veau et l'Homme. Des publications ultérieures fourniront des descriptions et des dessins de ces divers faits.

Nous avons vu que des faits semblables se produisent, d'après Giard, chez les Méduses phanérocarpes et, d'après Weissmann, dans les œufs d'hiver des Daphnoïdes.

Le rôle joué ultérieurement par ces corps éliminés varie dans une certaine limite, suivant les adaptations diverses.

Il arrive quelquefois que ces sphères ou masses protoplasmiques se transforment en vrais corps cellulaires constituant eux-mêmes un noyau qui s'entoure de protoplasme ou par une sorte de condensation et de sélection centrale de la substance. C'est ce que l'on observe chez les Ascidiens pour les cellules du follicule.

Mais cette organisation cellulaire peut n'être qu'ébauchée et rester très imparfaite; et tel est souvent le cas pour les cellules granuleuses des Ascidiens, ou couche dite du testa. Mais qu'il en soit ainsi ou autrement, ces sphères ou masses protoplasmiques éliminées peuvent servir à former des organes de protection pour l'œuf. Cela se produit ainsi sur les Ascidiens, surtout pour les cellules folliculaires, et chez les Daphnoïdes pour les taches de protoplasma ou *Protoplasma-Flecke* de Weissmann.

Mais, même alors, et dans l'immense majorité des autres cas, ces parties éliminées jouent vis-à-vis de l'œuf un rôle nutritif, c'est-à-dire qu'après avoir été éliminées elles tendent à rentrer dans l'œuf ou dans l'embryon, soit à l'état de corps désagrégés et ramenés à un état granuleux diffus, soit à l'état de sphères cellulaires ou non, mais ayant conservé leur individualité.

---

<sup>1</sup> A. Sabatier; Sur le noyau vitellin des Aranéides. (*C. R. Acad. des Sc.*, 31 décembre 1883.)

Il convient d'ajouter que dans bien des cas, et notamment quand ils jouent le rôle de corps protecteurs, ces corps cellulaires conservent leur indépendance apparente ; ils croissent même en volume et se multiplient, mais ils fournissent à l'œuf des éléments nutritifs qu'ils ont recueillis et peut-être même élaborés. Ce sont les pourvoyeurs de cet élément si exigeant, si vorace, si avide de substance alimentaire, qui doit grossir rapidement, se charger d'aliments extrêmement substantiels, et devenir bientôt un organisme complet.

On trouvera des exemples de tous les cas qui précèdent, en considérant, soit les cellules du follicule des œufs de Poissons, de Reptiles, de Mammifères, qui servent plus ou moins à la nutrition de l'œuf tout en conservant à des degrés divers leur individualité, soit les globules polaires des Vers, des Mollusques, qui se désagrègent plus ou moins et sont absorbés par l'œuf, soit les globules celluloïdes (cellules du testa) des Ascidiens qui subissent le même sort ; on sait, en outre, que les globules polaires des Insectes rentrent directement dans le sein du blastoderme et de l'œuf à l'état de cellules.

Pour ce qui a trait aux Arachnides et aux Myriapodes, j'ai observé que les éléments du follicule, éliminés sous forme de masses du protoplasme granuleux, sont bientôt résorbés par l'œuf. Quant au globule polaire de ces animaux, je suis incliné à penser qu'il est *partiellement* représenté par ce qu'on a appelé le *noyau vitellin*, ou à tort la *vésicule embryogène* ; c'est un corps plus ou moins chromatiné qui s'élimine et qui se désagrège en protoplasmique approchant des couches superficielles du vitellus. Il vient sourdre et s'étaler à la surface de ce dernier à l'état de substance protoplasmique granuleuse, et il cesse bientôt de devenir distinct du protoplasme général, qui forme chez les Arachnides un grand réseau dans les mailles duquel sont les sphères vitellines. Ces notions, résumées dans ma Note à l'Institut déjà citée, seront développées et démontrées dans un travail de longue haleine.

J'ajoute que quelques observations déjà faites, mais encore trop peu nombreuses pour me permettre d'être catégoriquement

affirmatif, me portent fortement à avancer que les cellules nutritives de la chambre vitelline des Insectes ne sont autre chose que des éléments éliminés de très bonne heure et représentent les vraies cellules folliculaires de l'œuf. Ces cellules, naissant généralement par un pôle de l'œuf, ou bien restent uniques comme en *Forficula*, ou se multiplient comme en *Carrabus*, *Bombyx*, etc.

Enfin, je crois qu'on peut, sans exagérer les droits de l'analogie, faire remarquer combien les faits révélés par P.-E. Müller <sup>1</sup> et par Weissmann dans l'étude de l'Ovogenèse chez les Daphnoïdes sont susceptibles d'une semblable interprétation.

Il résulte en effet, des observations que je cite, que l'œuf des Daphnoïdes provient, non pas d'une seule, mais de quatre cellules du germe, dont l'ensemble a été nommé par Weissmann *groupe de germes* (*Keimgruppe*), groupe dont une cellule devient l'œuf, tandis que les trois autres lui servent de cellules nutritives. Il est remarquable que c'est presque toujours la troisième de ces cellules comptée à partir de l'ovaire qui se transforme en œuf chez tous les Cladocères. C'est très exceptionnellement la deuxième qui joue ce rôle, et jamais la première et la quatrième.

On n'a pu se rendre compte de l'origine et des relations originales de ces cellules, mais Weissmann considère comme non douteux qu'elles soient reliées par des liens ou rapports génétiques (*ohne Zweifel genetisch zusammengehörigen Keimzellen*, pag. 166). Je vais plus loin, et je me demande s'il ne faut pas considérer les trois cellules nutritives comme étant primitivement trois *cellules folliculaires*, qui se sont formées comme les cellules de cet ordre par l'élimination centrifuge d'une partie du protoplasme chromatiné qui entoure la vésicule germinative.

Cette élimination se ferait suivant les deux pôles opposés d'un même diamètre de la cellule ovulaire primitive, ce que nous savons se produire quelquefois pour les globules hyalins, ainsi

---

<sup>1</sup> P.-E. Müller ; Bidrag til Cladocernes Forplantnings Historie. (*Naturhistorisk Tidsskrift*. Kjöbenhavn, 1868-69.)

que nous l'avons vu dans les observations de Weissmann sur les œufs de Chironomus, comme je l'ai observé dans des œufs de Lymnæus, et comme cela tend à se produire dans bien d'autres cas dont il sera question dans la suite de ce Mémoire.

Dans les Daphnoïdes, une cellule folliculaire sortirait toujours par l'un des pôles, et les deux autres par le pôle opposé.

Cette interprétation du groupe de germes a pour elle cette considération que dans les très jeunes groupes il est impossible de reconnaître une séparation entre les cellules, et que le groupe est un cylindre de protoplasme renfermant une série de quatre noyaux. Ce n'est que plus tard que le cloisonnement de la masse en quatre cellules se manifeste, de telle sorte qu'il est possible de penser qu'un noyau primitif a précédé la formation sur ses deux pôles de trois corpuscules d'élimination qui acquerront la structure et la dignité de cellules.

Cette interprétation du groupe de germes est encore rendue plus probable par ce fait que cette disposition en série des quatre cellules, qui permet de supposer une élimination *bipolaire*, n'est nullement le résultat du passage des quatre cellules à travers un tube étroit où elles seraient obligées de se disposer en ligne, mais qu'on l'observe fort bien sur de très jeunes groupes renfermés pèle-mêle dans un large oviducte. (Voir la *fig.* 13 du Mémoire de Weissmann déjà cité.)

Ces faits-là méritent d'attirer l'attention des naturalistes, ainsi que ceux des cellules nutritives de l'ovaire des Insectes. Ce qui a contribué à laisser cette question dans l'obscurité, et à produire des méprises, c'est que dans ces animaux, ainsi que j'ai pu le constater chez les Insectes, l'élimination de l'élément folliculaire se fait *de très bonne heure*, alors que la cellule ovulaire est encore très-petite et ne possède qu'une couche très mince de protoplasma autour du noyau. On comprend qu'il soit extrêmement difficile de reconnaître cette élimination et de distinguer, dans une agglomération de germes petits et peu individualisés encore, l'ovule lui-même de l'élément éliminé qui lui est directement appliqué ; les éléments éliminés, très faibles d'abord, restent

méconnus jusqu'à ce qu'ils aient atteint des dimensions et une constitution qui les font considérer comme des cellules indépendantes, de même origine que les ovules, mais appelées à jouer un autre rôle : celui de cellules de nutrition. Il est important et nécessaire que l'attention des bons observateurs soit portée sur ce point délicat de l'Ovogénèse ; et il y a donc lieu d'espérer qu'avec les microscopes puissants et perfectionnés que nous possédons aujourd'hui, il sera possible d'arriver à la solution de cette intéressante question.

De tout ce qui précède, il ressort cette conclusion que dans un très grand nombre de cas, et peut-être dans tous, une portion du protoplasme environnant la vésicule germinative se sépare et se différencie en des masses ou sphères qui prennent une direction centrifuge et tendent à s'éliminer par la surface. Seulement il convient de distinguer dans ces éliminations deux catégories caractérisées par l'époque à laquelle elles ont lieu : 1° les unes sont *très précoces* et se manifestent dès que la cellule prend le caractère d'ovule, c'est-à-dire acquiert une atmosphère de protoplasma bien circonscrite et bien définie, et manifeste une grande aptitude à croître et à surpasser le volume des cellules embryonnaires environnantes.

2° Les autres sont *très tardives* au contraire et n'arrivent à la périphérie de l'œuf qu'à l'époque de la maturité complète de l'élément reproducteur.

L'œuf des Ascidiens nous montre clairement cette double série d'éliminations. Je renvoie le lecteur au Mémoire déjà cité, et que j'ai publié dans ce Recueil, et je me borne à dire qu'on observe dans ces œufs, de très bonne heure, l'élimination des cellules folliculaires, et plus tard, au moment où l'œuf atteint sa maturité, l'élimination des globules celluloïdes faussement nommées globules du testa. Il y a donc lieu, chez les Ascidiens, de distinguer deux éliminations, dont l'une caractérise pour ainsi dire le début de la vie de l'ovule et dont l'autre accompagne le couronnement de la vie de l'ovule non fécondé, mais dès lors fécondable. Les uns, globules ou *cellules folliculaires*, méritent donc la dénominati-

tion de globules *de début*, et les autres, ou globules celluloïdes, méritent la dénomination de *globules de maturation*. Je préviens le lecteur que dans le cours de ce Mémoire, et pour éviter les dénominations variées déjà données à ces éléments, aussi bien que pour marquer nettement l'époque de leur apparition, j'emploierai le plus souvent ces termes soulignés.

En présence d'un phénomène qui paraît aussi général que celui de l'élimination du sein du vitellus de masses protoplasmiques plus ou moins différenciées, il est nécessaire de se demander quelle est la signification de ces productions.

Les études que j'ai faites de la spermatogénèse dans divers groupes, c'est-à-dire chez les Cnidaires (*Aurelia aurita*, *Alcyonium*) chez les Mollusques (*Mytilus*, *Helix Succinea*, *Zonites*, *Aphysia*), chez les Vers (*Nemertes*, *Salmacina*, *Spirographys*, *Aphrodites*, *Serpula*, *Lombricus*, *Pontobdella*, *Phascolosoma*), etc., chez les Poissons (nombreux Sélaciens) et Téléostéens, chez les Amphibiens (*Rana*, *Bufo*, *Hyla*, *Trito*), chez les Mammifères (*Bos*, *Canis*, *Felis*, *Homo*), études qui seront successivement publiées, m'ont présenté un phénomène très général consistant dans les faits suivants:

1° Un élément cellulaire appartenant au tissu de la prétendue glande mâle (et non d'une manière spéciale une cellule épithéliale) grossit et acquiert une zone plus épaisse de protoplasma. Cette première différenciation constitue la cellule reproductrice primitive<sup>1</sup>.

2° Cette cellule se multiplie par division du noyau et du protoplasme.

3° Il résulte de là une agglomération, un groupe de cellules qui forment les *tubes de Pflügers mâles*, ou *nids d'ovules mâles primitifs* ou *polyblastés*.

4° Cette première génération de cellules, ou *protospermoblastes*,

---

<sup>1</sup> Ce point très important et très délicat de l'origine des cellules sexuelles est ici à peine indiqué. Je réserve l'étude de la signification et du mode de formation de la cellule reproductrice primitive pour un travail spécial, dans lequel je développerai mes idées avec preuves à l'appui.

devenues *plus ou moins* indépendantes, peut donner naissance à son tour à une ou plusieurs générations successives de protospERMoblastes. De là résultent des Polyblastes, ou *nids d'ovules mâles*, dans lesquels le volume des éléments cellulaires du même nid décroît à mesure que leur nombre s'accroît.

5° Ensuite chacun de ces éléments cellulaires, qui sont les *ovules mâles définitifs*, acquiert une atmosphère plus épaisse de protoplasme, et dans la zone du protoplasme qui est en contact immédiat avec le noyau naissent, par voie de concentration et de différenciation, c'est-à-dire par voie de *génése vraie*, des corpuscules homogènes, hyalins, qui se différencient progressivement et peuvent se multiplier par division simple<sup>1</sup>. Ces corpuscules, une fois formés, prennent une direction centrifuge et se portent à la périphérie de l'ovule pour faire saillie à la surface et s'organiser en spermatozoïdes. Par là est formé le polyblaste terminal, ou *deutopolyblaste*, constitué par l'ovule mâle, à la surface duquel se sont éliminés les *deutospERMoblastes*. Ces derniers s'organiseront en spermatozoïdes et trouveront pour cela des éléments de nutrition dans le noyau et le protoplasme de l'ovule mâle. Quand ils auront atteint leur développement complet, ils se détacheront, deviendront libres et seront susceptibles de jouer le rôle d'éléments mâles, c'est-à-dire d'éléments fécondateurs. Le noyau de l'ovule épuisé et dépouillé d'éléments nutritifs a pâli, s'est amoindri et aplati, et tend à se désagréger entièrement dans le liquide spermatique, où ses débris peuvent encore servir d'éléments de nutrition.

Telle est, sauf des modifications spéciales à quelques cas, la marche générale du processus de formation de l'élément mâle.

Pour ce qui a trait à la production de l'élément femelle ou œuf, on trouve pour les trois premières périodes un parallélisme remarquable avec ce qui se passe pour la spermatogénèse.

Seulement il y a cette différence remarquable, et sur laquelle *j'insiste tout spécialement*, que, tandis que dans l'élément femelle

---

<sup>1</sup> Quant au processus intime de cette formation, je renvoie le lecteur à un travail qui doit paraître incessamment dans le *Recueil Zoolog. Suisse*, de H. Fol.

la *multiplication par division* des éléments ovulaires est généralement assez restreinte et se limite de bonne heure, de telle sorte que les *nids d'œufs*, ou tubes de Pflüger femelles, renferment un nombre relativement restreint d'ovules qui ont chacun un volume assez notable, il arrive au contraire pour l'élément mâle que les segmentations successives des ovules sont relativement nombreuses, et que les ovules mâles constituent des nids composés d'éléments nombreux et de petites dimensions<sup>1</sup>. Cette tendance à la division successive de l'ovule mâle pour parvenir aux ovules définitifs cause cette série de générations d'ovules, qui est plus ou moins considérable suivant les cas, et dont la dernière génération peut aboutir à l'apparition, dans le protoplasme voisin du noyau, d'un *nodule céphalique*. (Hermam; Crustacés. Institut, C. R., 29 octobre, 5 novembre 1883.)

C'est cette multiplication parfois considérable des ovules mâles par division des éléments d'un même nid, qui a induit bien des observateurs en erreur et leur a fait croire que le processus fondamental de la spermatogénèse était une simple succession de divisions cellulaires aboutissant à une cellule assez petite pour former le spermatozoïde.

C'est d'ailleurs sur cette différence entre la divisibilité des ovules mâles et des ovules femelles que repose la théorie de la sexualité de Nussbaum<sup>2</sup>, sur laquelle j'aurai l'occasion de revenir dans la partie historique de ce travail.

Voici d'ailleurs la série des processus de l'ovogénèse présentés parallèlement à ceux de la spermatogénèse :

1<sup>o</sup> Un élément cellulaire du tissu de l'ovaire (et non spécialement une cellule épithéliale) grossit et acquiert une couche plus importante de protoplasme.

---

<sup>1</sup> Toutefois la segmentation du noyau de l'ovule mâle primitif n'est nullement un fait nécessaire. Chez les Némertes, le noyau reste intact, et le processus consiste dans la division du protoplasme et dans la formation de groupes plus ou moins volumineux de nodules céphaliques très réfringents. Mais c'est là un fait spécial et qui s'éloigne du processus ordinaire par plusieurs côtés.

<sup>2</sup> M. Nussbaum; Zür Differenzirung des Geschlechts in Thierreich. (*Archiv. für mikrosk. Anat.*, 1880.)

2° Le noyau de cet élément cellulaire se multiplie plus ou moins par division.

3° Chacun de ces noyaux s'attribuant une atmosphère de protoplasme, il se forme ainsi une agglomération ou groupe d'ovules femelles, que l'on a désigné comme *nid d'ovules femelles*, ou *tubes de Pflüger femelles*.

Ce n'est que dans le cours de la quatrième phase du processus que commence la divergence fondamentale. Les ovules, une fois formés, croissent en volume et dans le protoplasma qui entoure immédiatement le noyau de l'ovule, se différencient par voie de ségrégation et de concentration, c'est-à-dire par génèse, des corpuscules plus ou moins hyalins, qui se portent ensuite vers la surface de l'ovule.

Mais ici commence la différence essentielle ; car, tandis que dans le premier cas ces éléments centrifuges se développaient et s'organisaient aux dépens de l'élément central ou noyau de l'ovule, qui tendait à s'épuiser et à disparaître en nourrissant l'élément périphérique ; dans le second cas, au contraire, l'élément périphérique ou centrifuge se désagrège ou disparaît pour servir d'aliment au développement de l'élément central, qui constitue alors l'œuf ou élément femelle.

Il résulte évidemment de ces faits que les deux éléments de sexualités différentes sont le résultat de l'élimination de l'un des deux dans un corps cellulaire qui au début les possédait simultanément, et qui par cela même était susceptible d'un développement *parthénogénétique*.

Par là se trouve formulée une théorie rationnelle de la sexualité et de la parthénogénèse à laquelle m'ont conduit progressivement, en la perfectionnant et en la précisant, mes études *comparées* de spermatogénèse et d'ovogénèse dans les groupes les plus variés du règne animal.

J'écrivais en effet, le 8 novembre 1882, dans un Mémoire sur la *Spermatogénèse chez les Némertiens*<sup>1</sup> :

---

<sup>1</sup> A. Sabatier ; De la Spermatogénèse chez les Némertiens. (*Revue des Sc. nat. de Montpellier*, 3<sup>e</sup> sér, tom. II, n<sup>o</sup> 2, décembre 1882.)

« Il me sera en effet possible d'établir, dans la suite de mes publications à ce sujet, que dans tout élément cellulaire il y a antagonisme ou polarité différente entre les portions centrales composées du noyau et de la couche de protoplasma qui le recouvre directement d'une part, et les couches périphériques de protoplasma d'autre part.

» Ces polarités sont de nature sexuelle, la polarité centrale correspondant à l'élément femelle et la polarité périphérique à l'élément mâle. Ces deux polarités de nom contraire ont de l'attraction l'une par l'autre. Toute cellule dans laquelle les deux polarités sont maintenues en équilibre est une cellule *neutre*. C'est un élément *complet* dans lequel rien ne fait défaut et qui est capable de se produire sans avoir besoin d'une influence extérieure, pourvu qu'il soit assez jeune et ait une provision suffisante de principes nutritifs. Mais toute cellule dans laquelle, par suite de la disparition partielle ou totale de l'un des éléments polaires, l'équilibre est rompu, acquiert une polarité prédominante et devient par cela même sexuée. Il suffit pour cela d'une modification de sa nutrition et de son développement qui subordonne un des éléments polaires à l'autre, mette en évidence et en activité une polarité sexuelle que neutralisait la polarité sexuelle opposée.

» Il résulte de là que toute cellule dans laquelle l'élément central se désagrège et disparaît, devient par cela même un élément sexué mâle, et que toute cellule dans laquelle l'élément central devient prédominant et dans laquelle l'élément périphérique est détruit ou rejeté, devient un élément sexué femelle. Les deux Mémoires que j'ai publiés dans ce Recueil (*De la spermatogénèse chez les Annelides*<sup>1</sup> et le présent Mémoire) apportent déjà des matériaux à l'appui de la première des deux propositions, c'est-à-dire au mode de production de la polarité mâle dans la cellule ovulaire.

D'autres faits que je publierai successivement viendront appor-

---

<sup>1</sup> *Revue des Sciences nat.*, 3<sup>me</sup> série, tom I, 1882.

ter un contingent considérable de nouvelles preuves. Quant au processus de formation de la sexualité femelle, je ne crains pas d'avancer que j'ai déjà recueilli un groupe suffisant de faits pour en établir la réalité. Ces faits seront également publiés.

J'écrivais en outre, dans une Note insérée dans les *Comptes rendus* de l'Académie des Sciences de Paris du 18 juin 1883 : « Je tiens à dire que ces faits d'élimination d'éléments cellulaires produits par génération endogène m'ont beaucoup frappé par leur généralité, dans l'étude comparée, que je poursuis depuis quelques années, de la spermatogénèse et de l'ovogénèse. Ces faits m'ont conduit à des vues théoriques sur la nature et l'origine de la sexualité des éléments reproducteurs. Ces éléments me paraissent posséder d'abord deux principes de polarités opposées : l'un centripète (cellule ovulaire, blastophore), localisé dans le noyau et une portion du protoplasme ; l'autre centrifuge, localisé dans cette autre portion du protoplasme aux dépens de laquelle se forment les éléments centrifuges (cellules du follicule, globules polaires, couches périvitellines, *zona radiata*, spermatoblastes, etc.). Toute cellule dans laquelle les deux polarités sont dans un état réciproque d'équilibre et dans un état de *neutralité sexuelle* plus ou moins grande, est susceptible de parthénogénèse ; mais, si une modification biologique fait disparaître un des deux éléments, l'équilibre est rompu : une des deux polarités devient prédominante, et la cellule acquiert par cela même une *sexualité* déterminée. L'élimination de l'élément centrifuge donne naissance à l'élément femelle, l'élimination de l'élément centripète produit l'élément mâle. Il peut y avoir plusieurs degrés dans la sexualité, et la sexualité complète peut n'être acquise que progressivement par des éliminations successives. Telles sont les vues déjà formulées très succinctement par moi dans la *Revue des Sciences naturelles* de Montpellier (décembre 1882), et que mes nouvelles observations n'ont fait que compléter. Je me réserve d'ailleurs de les développer dans un Mémoire étendu qui est en préparation. »

Aujourd'hui paraît ce Mémoire annoncé, et le lecteur peut

juger que les idées se sont précisées, et que la théorie se présente avec un ensemble de faits et d'appréciations qui m'ont paru suffisants pour en essayer la formule.

Cette théorie permet de comprendre par quel mécanisme il peut se faire que dans une même glande sexuelle certaines cellules fournissent des éléments mâles, et d'autres des éléments femelles, quoique ces cellules soient parfaitement homologues, placées côte à côte, appartiennent à un même groupe, et ne puissent être distinguées avant que les phénomènes de différenciation sexuelle se soient produits. C'est là le cas des Mollusques à glandes hermaphrodites.

Ainsi s'explique encore comment, dans une même masse de tissu destinée à constituer la glande génitale, on peut retrouver des éléments mâles dans une région et des éléments femelles dans la région immédiatement limitrophe. C'est là le cas du testicule de *Bufo*, qui, comme on le sait, est surmonté par l'organe de Bidder. On considère généralement cet organe comme un véritable ovaire rudimentaire, mais on y trouve parfois des œufs assez développés et possédant même un vrai vitellus jaunâtre, ainsi que je l'ai observé plusieurs fois, contrairement à l'opinion qui a été émise que le protoplasma de ces œufs restait toujours transparent et incolore, comme celui des œufs très jeunes.

On connaît en outre l'hermaphroditisme normal des glandes femelles de certains Poissons osseux du groupe des Serrans.

Les faits remarquables d'existence de glandes vraiment hermaphrodites, chez des êtres qui ont normalement une sexualité très nettement accentuée, trouvent aussi leur interprétation dans la théorie que j'expose. On a rencontré quelques cas remarquables d'ovolestis chez les Vertébrés et même chez l'Homme.

Dans un fait publié par Heppner (de Saint-Petersbourg)<sup>1</sup>, chez un homme, de petits œufs renfermés dans des follicules de Graaf ont été trouvés dans une des glandes et des cellules spermatiques,

---

<sup>1</sup> Heppner; Ueber d. wahren Hermaphroditismus beim Menschen. (*Müller's Arch.*, 1870, pag. 676.)

ainsi que des tubes séminaux dans l'autre. Mais dans certains cas anormaux observés chez les animaux, une portion de la même glande est mâle, tandis que la portion contiguë est femelle ; Bourne <sup>1</sup> a décrit tout dernièrement un cas fort intéressant d'ovotestis chez *Rana temporaria*. L'ovaire droit était normal ; mais à gauche l'organe se composait de deux portions, l'une ovarienne postérieure, et l'autre testiculaire antérieure, qui n'étaient pas séparées par une ligne nette, mais qui présentaient dans la région de contact un complet entremêlement des deux éléments. La portion testiculaire était arrondie, tendant à prendre la forme normale du testicule. Elle renfermait des spermatozoïdes mobiles. Les sections pratiquées ont démontré que les *follicules voisins* renfermaient, les uns des œufs, les autres des spermatozoïdes, développés d'une manière normale dans les deux cas. Les figures qui accompagnent le texte de Bourne sont réellement intéressantes et montrent des follicules de Graaf entremêlés avec des follicules testiculaires.

D'autre part, Spengel <sup>2</sup> cite le cas remarquable d'un *Pelobates fuscus* chez lequel il y avait, d'un côté un testicule normal, tandis que du côté opposé la moitié antérieure de la glande était un testicule et la moitié postérieure un ovaire. Il n'y avait d'oviducte ni à droite ni à gauche.

Voilà donc deux faits qui se complètent, démontrant clairement que l'élément reproducteur peut, même chez le même animal et dans le même organe, revêtir tantôt la sexualité mâle et tantôt la sexualité femelle.

Je me borne à faire remarquer combien les théories que j'expose ici sont de nature à résoudre les questions et les doutes élevés par Spengel sur la nature de l'organe de Bidder ; si, comme il le prétend, cet organe, qui persiste chez le mâle, existe aussi chez la femelle jeune, il est rationnel de le consi-

---

<sup>1</sup> Bourne A.-G., On certain Abnormalities in the Common Frog (*Rana temporaria*). *The Quart. Journ. of microsc. Sc.*, janvier 1884.

<sup>2</sup> Spengel ; Das Urogenital-System der Amphibien. (*Arch. aus dem Zool. Zool. Inst. in Wurzburg*, B. III, 1876-77.)

dérer comme un segment antérieur des glandes génitales dans lequel tend plus ou moins à prédominer, quoique faiblement, le processus qui conduit à la sexualité femelle ; mais le mouvement de différenciation paraît être surtout détourné et absorbé par les segments postérieurs de la glande, et le *segment* génital antérieur reste dans un état inférieur de différenciation<sup>1</sup>. Il y aurait peut-être lieu de le considérer comme un ovaire parthénogénétique resté stérile parce que l'activité nutritive lui fait défaut.

L'élément sexuel n'arrive pas toujours à une différenciation sexuelle complète à la suite d'une seule élimination. Deux éliminations sont souvent nécessaires, et parfois davantage ; et c'est plus particulièrement le cas pour l'élément femelle. Aussi, dans la plupart des œufs, y a-t-il une première élimination de l'élément mâle qui consiste dans l'apparition des éléments du follicule : Ces éléments se présentent d'abord sous la forme de masses plus ou moins sphériques de protoplasma différencié, assez réfringent, ordinairement hyalin ou à fins granules. Ultérieurement, ces éléments peuvent devenir de vraies cellules par la condensation et la concentration des particules chromatinées et par l'acquisition d'une atmosphère de protoplasma (Ascidien) ; mais il arrive assez souvent que leur constitution cellulaire reste assez imparfaite.

Cette apparition précoce constitue les *globules précoces ou de début*, qui déterminent la sexualité de la cellule reproductrice. On pourrait les appeler aussi *globules de détermination*. L'œuf débarrassé de ce premier élément mâle est bien réellement un élément femelle, un *œuf*, mais il ne l'est pas encore complètement dans la plupart des cas ; et c'est quand la différenciation doit être parfaite, c'est à-dire quand la polarité femelle doit être accentuée et atteindre son degré maximum que surviennent les secondes éliminations, qui peuvent être générales ou localisées, et qui représentent les *globules tardifs* qui comprendront plusieurs catégories, les uns

---

<sup>1</sup> Il est à remarquer, à cet effet, que dans le développement ultérieur des organes génitaux urinaires, la tendance à prédominer s'accroît généralement d'avant en arrière.

étant formés par des procédés kinétiques et les autres autrement.

Mais il est des cas où l'élimination simple semblerait suffire. Je n'oserais cependant l'affirmer ; mais, si cela était, il faudrait croire qu'alors l'élément éliminé est assez important pour que la sexualité de l'œuf soit complétée du premier coup.

Il faut d'ailleurs reconnaître qu'il y a des œufs chez lesquels la production des globules de maturation est réduite à des proportions plus ou moins faibles, et qui servent de termes intermédiaires entre les œufs d'Ascidiens, de Méduses phanérocarpes et de Daphnoïdes, d'une part, chez lesquels l'élimination des globules de maturation est abondante et se fait sur toute l'étendue de la périphérie de l'œuf ; et les œufs de certains Insectes, et des Arthropodes en général, d'autre part, chez lesquels toute élimination des globules de maturation *semble* faire défaut.

Toutes les propositions et considérations qui précèdent résument les phénomènes qui accompagnent ordinairement la formation des éléments sexuels. Ce sont des formules qui m'ont paru s'appliquer à la plupart des cas et les embrasser. Mais il faut ajouter que dans certains cas le processus paraît s'éloigner passablement de celui que nous venons d'exposer ; et pour la spermatogénèse en particulier il est des faits qu'il semble au premier abord difficile de faire rentrer dans la loi générale. Ce sont ces faits qui ont masqué à la plupart des observateurs la signification de l'élément mâle et qui ont contribué à jeter dans l'histoire de la spermatogénèse cette confusion, cette multiplicité de théories qui caractérisent plus spécialement ce chapitre de l'histogénèse.

Il est cependant possible de démontrer, dans un grand nombre de cas au moins, qu'ici comme ailleurs l'exception confirme la règle, et que ces cas exceptionnels peuvent au fond être compris et interprétés comme des effets modifiés du processus normal et général.

Ce qui constitue la base fondamentale du processus de formation de l'élément mâle peut, en somme, se résumer en ceci, que :

1° l'élément mâle se développe par différenciation dans la couche de protoplasme qui enveloppe le nucléus de l'ovule mâle, et que c'est spécialement un élément d'origine protoplasmique et non nucléaire; 2° l'élément nucléaire, ou noyau de l'ovule mâle, s'atrophie et disparaît par résorption ou désagrégation.

Or il est possible de supposer *à priori* l'existence de cas particuliers où l'accentuation très précoce et très profonde de la sexualité mâle ait de très bonne heure réduit l'ovule mâle à la partie essentielle dans laquelle se forment les éléments mâles, c'est-à-dire le protoplasma. Dans ces cas, l'ovule mâle serait réduit à une masse plus ou moins sphérique de protoplasma clair, finement granuleux, homogène et sans trace de nucléus central. La formation des spermatozoïdes consisterait dans l'apparition, au sein de ce protoplasma, de groupes de corpuscules représentant les têtes des spermatozoïdes, et dans le clivage du protoplasma lui-même pour former les queues de ces éléments,

Ce processus peut être aisément conçu comme une dérivation, mieux encore comme une *abréviation* du processus ordinaire, résultant d'une influence héréditaire. Ces abréviations héréditaires ne sont du reste pas rares dans l'histoire des éléments reproducteurs, et j'aurai l'occasion d'en signaler un exemple remarquable dans un groupe d'animaux où l'abréviation de la spermatogénèse se présente dans des conditions très intéressantes.

Or cette conception *à priori* d'un processus de spermatogénèse dérivé du processus ordinaire, et correspondant à une très grande précocité de la différenciation sexuelle, précocité due à une influence héréditaire, cette conception *à priori*, dis-je, n'est pas purement spéculative et s'observe avec des conditions particulièrement frappantes chez le groupe des Némertiens, dont j'ai étudié et décrit la spermatogénèse dans cette Revue même <sup>1</sup>.

La spermatogénèse du *Tetrastemma flavidum* présente en effet

---

A. Sabatier; De la Spermatogénèse chez les Némertiens. (*Revue des Sc. natur.*, décembre 1882, 3<sup>e</sup> sér., tom. II, n<sup>o</sup> 2.)

un exemple remarquable de ce processus de spermatogénèse dans des masses protoplasmiques sans nucléus ; et ce qu'il y a de bien remarquable, c'est que dans d'autres conditions de température, d'âge, etc., le même *Tetrastemma* possède de grands ovules mâles pourvus d'un beau nucléus, et chez lesquels la spermatogénèse s'opère suivant un processus qui ne diffère du processus général que par des détails non essentiels.

Cette coexistence des deux processus de formation des éléments spermatiques dans un même animal, suivant des conditions extérieures qui ne sont pas encore bien précisées, est à elle seule une démonstration que ces deux processus ne présentent pas entre eux une différence capitale, et qu'il doit être possible de les ramener à un même processus général. Je renvoie le lecteur aux figures qui accompagnent mon Mémoire, et dont les unes, *fig. 3, 14 a, 14 b, 14 c, 15*, ont trait à la spermatogénèse, telles que je l'ai observée au printemps et en été, et chez des animaux adultes dans des ovules à nucléus ; tandis que les autres, *fig. 18, 19, 20, 21 a b c*, reproduisent les poches spermatiques remplies de protoplasma granuleux sans nucléus, telles que je les ai surtout observées en automne, et chez les jeunes sujets. Mais je désire revenir ici en quelques mots sur l'interprétation que j'ai cru devoir donner à ces faits, car les observations que j'ai faites depuis lors sur l'élimination des éléments protoplasmiques m'ont amené à apporter quelques modifications dans la manière de concevoir les détails du processus dans les deux cas observés chez *Tetrastemma*.

Le fait capital et remarquable du processus de la spermatogénèse chez le *Tetrastemma*, c'est le défaut de division du noyau de l'ovule mâle. Le processus se réduit à la division du protoplasme en sphères plus ou moins volumineuses sans noyaux, et à l'apparition dans leur sein de *nodules céphaliques réfringents*. Seulement, en voyant dans les grands ovules à nucléus les sphères protoplasmiques apparaître d'abord à la surface de l'ovule, j'avais pensé qu'elles étaient formées par la portion superficielle ou périphérique du protoplasme, et j'avais attribué à cette cou-

che superficielle la signification d'élément mâle, réservant celle d'élément femelle au nucléus et à la couche de protoplasme qui l'entoure immédiatement. Cette erreur peut s'expliquer par la difficulté et l'impossibilité même de distinguer les masses centrifuges de protoplasme au sein du protoplasme général ; mais elle ne saurait subsister après les résultats généraux de mes observations sur les globules éliminés des éléments reproducteurs ; et l'analogie autorise à considérer ces globules spermatogènes des Némertes comme ayant leur origine au voisinage même du nucléus. D'ailleurs l'examen des poches spermatiques dépourvues de nucléus renferme à cet égard un enseignement qu'il ne convient pas de négliger. C'est toujours en effet dans la partie centrale du protoplasme, celle qui borde la fissure qui se forme au sein de ce dernier, c'est-à-dire dans la partie du protoplasme qui envelopperait le nucléus s'il existait ; c'est, dis-je, dans cette partie que se forment les premiers faisceaux de spermatozoïdes. Il y a lieu d'ailleurs d'être frappé de cette opposition entre le lieu du début des phénomènes de spermatogénèse dans les deux cas. S'il existe un nucléus, les sphères où se manifeste d'abord le processus sont superficielles ; s'il n'en existe pas, c'est au centre que le phénomène débute.

Cette influence de la présence d'un nucléus ne saurait passer inaperçue, et il y a lieu de se demander quelle peut être l'explication de cette différence dans la situation des portions de protoplasma qui sont le siège des phénomènes de spermatogénèse.

Cette question m'a conduit à examiner la question plus générale des causes de l'élimination des globules de l'œuf mâle aussi bien que de l'œuf femelle. Pouvons-nous nous faire une idée rationnelle des phénomènes qui président à la différenciation sexuelle de la cellule ovulaire par élimination de l'un des éléments, soit centrifuge, soit centripète ?

On peut prendre pour point de départ d'une théorie à cet égard le *fait positif, indéniable*, de l'attraction puissante qui se manifeste dans le phénomène de la fécondation entre la substance nucléaire de l'œuf et le spermatozoïde. Il ne peut y avoir aucun doute à

cet égard ; ces deux éléments sont fortement attirés l'un vers l'autre, et le phénomène intime de la fécondation semble être en réalité le rapprochement et la fusion de ces deux éléments pour former le *nucléus* de l'œuf fécondé (*Eikern* de O. Hertwig), c'est-à-dire le *nucléus de segmentation*. Il est généralement admis, d'après les recherches de Fol, de Hertwig, de Selenka, de Flemming, etc., que le pronucléus femelle et le pronucléus mâle se rapprochent, s'appliquent l'un à l'autre et se fusionnent, et que de cette fusion résulte le nucléus de l'œuf fécondé, c'est-à-dire le *nucléus de segmentation*. Il y a encore bien des points obscurs dans ce processus ; mais je n'hésite pas à avancer que la fusion des deux pronucléus me paraît fournir, par suite d'un processus dont l'intimité est loin d'être connue, un ensemble composé non seulement du nucléus de segmentation proprement dit, mais d'une zone de protoplasme finement granuleux entourant immédiatement ce nucléus.

C'est cet ensemble qui est le siège primitif et le point de départ des phénomènes de *fuseau* et d'*amphiaster* qui caractérisent la première segmentation de l'œuf. Il est du reste clairement représenté dans Fol, Pl. VI, *fig. 1*<sup>1</sup>, pour *Toxopneustes* ; par O. Hertwig, Pl. IV, *fig. 12* et Pl. V, *fig. 5*, pour *Rana*<sup>2</sup>, et Pl. VII, *fig. 7* et 8, pour l'Étoile de mer, et Pl. XI, *fig. 5*, pour *Tiedemannia neapolitana*<sup>3</sup> ; par C. O. Whitman, Pl. XIII, *fig. 67*, G. H. I. Pl. XIV, *fig. 68*, K. L., pour *Clepsine*<sup>4</sup> ; et par Henneguy<sup>5</sup> dans les *fig. 1* et 2.

Il faut même remarquer que le nucléus de segmentation n'est pas un noyau chez lequel la délimitation périphérique soit très

---

<sup>1</sup> Fol ; *Recherches sur la fécondation et le commencement de l'hénogénie*. 1879.

<sup>2</sup> O. Hertwig ; *Beiträge zur Kenntniss der Bildung Befruchtung und Theilung des thierischen Eies*. (*Morph. Jahrbuch*, III, Bd. 1877.)

<sup>3</sup> *Id.*, IV, Bd. 1878.

<sup>4</sup> C.-O. Whitman ; *The embryology of Clepsine*. (*Quart. Journ. of micr. Science*, 1878.)

<sup>5</sup> Henneguy ; *Note sur la division cellulaire ou Cytodiérèse*. (Association française pour l'avanc. des Sciences. Congrès de la Rochelle, 1892.)

nette et très accentuée. C'est une masse de substance homogène<sup>1</sup> dont les limites ne sont accusées que par l'action des réactifs et qui même, dans bien des cas, représente au sein du vitellus une masse plus ou moins diffuse, sans membrane limitante, et dont les bords rayonnants se confondent avec une atmosphère protoplasmique immédiate. C'est là une disposition qui se voit clairement dans les *fig. 10 d*, Pl. V, et *fig. 1*, Pl. VI, de Fol.

Il est d'ailleurs à présumer que dans le phénomène de la fécondation par la fusion des deux pronucléus, des phénomènes de diffusion jouent un rôle important et contribuent à constituer cet appareil complexe qui forme le noyau de segmentation. Certaines figures, et notamment celles de Flemming<sup>2</sup> (*fig. 1, 2, 3, 4, 5, 6* Pl. VII), autorisent une semblable interprétation. On voit en effet, dans la *fig. 1*, le pronucléus mâle accolé au pronucléus femelle, et n'ayant perdu qu'une faible quantité de sa substance ; dans la *fig. 2*, le pronucléus mâle a perdu presque tout son volume, mais sans que sa *fusion effective* avec le pronucléus femelle se soit produite. A la *fig. 3*, le pronucléus mâle, réduit à une mince plaque granuleuse, semble se confondre réellement avec le pronucléus femelle. Mais d'autre part, et même avant la fusion des deux pronucléus, les asters se sont produits, et il faut noter que ces asters ont acquis une masse centrale de plus en plus volumineuse. Il résulte de là un parallélisme parfait entre la décroissance du pronucléus mâle et la croissance des masses des asters ; or, si l'on considère que les *figures* des deux pronucléus ne sont pas réellement confondues, mais restent séparées, et que le volume du pronucléus femelle ne paraît pas avoir acquis un accroissement de volume notable, on sera disposé, comme moi, à penser que la substance protoplasmique du pronucléus mâle s'est répandue par diffusion insensible autour du pronucléus femelle et a contribué à y former les masses des asters. Une portion seulement du pronucléus mâle semble pénétrer

---

<sup>1</sup> R. Hertwig ; *Beiträge zu einer einheitlichen Auffassung der verschiedenen Kerformen.* (*Morphol. Jahrbuch*, II, 1876, pag. 71.)

<sup>2</sup> W. Flemming ; *Zellsubstanz Kern und Zelltheilung.* Leipzig, 1882.

directement dans le pronucléus femelle, et contribuer à la formation de la portion centrale de cet appareil complexe, qui est le noyau de segmentation.

J'aurai d'ailleurs à revenir sur ce point intéressant quand je m'occuperai du rôle de l'élément mâle dans la fécondation et des phénomènes de karyokinèse en général.

Mais il est encore possible, je l'avoue, de concevoir d'une autre manière la formation de cette région centrale de l'œuf, et il est nécessaire que de nouvelles recherches viennent éclaircir ce point passablement obscur.

Quoi qu'il en soit d'ailleurs de l'intimité du processus de la fécondation, il n'en résulte pas moins que le centre de l'œuf est occupé par un nucléus entouré d'une atmosphère plus ou moins étendue et plus ou moins distincte de protoplasma clair, et que cet ensemble central est le résultat de l'attraction et de la fusion spéciale des deux pronucléus.

Les relations réciproques et le rôle de ces deux éléments peuvent être compris et expliqués par des analogies puisées dans le monde physique. L'élément mâle et l'élément femelle peuvent être considérés comme représentant deux polarités de nom contraire, ayant de l'attraction l'une pour l'autre, et qui, lorsqu'elles sont réunies, *combinées*, sont susceptibles d'être séparées dans certaines conditions, et refoulées alors aux deux pôles opposés. La réunion des deux polarités dans un même élément et un certain état d'équilibre feraient de cet élément un *élément neutre*, possédant tous ces organes essentiels, et susceptible de se développer *parthénogénétiquement*. L'*élimination de l'une des polarités* produirait l'une ou l'autre des deux sexualités.

La cellule reproductrice primitive me paraît devoir être considérée comme étant ordinairement organisée pour la parthénogénèse ; mais la *sexualité provient du degré de prédominance ultérieure de l'une des polarités et de l'élimination plus ou moins complète de l'autre*. Il se produit alors, et sous une influence que nous ignorons entièrement, un phénomène comparable à ce qui a lieu dans le plateau métallique de l'électrophore au contact du plateau

de résine, ou dans un barreau de fer doux au contact d'un aimant, ou sous l'influence d'un courant en solénoïde ; les deux éléments de polarité différente se séparent ; ils sont entraînés loin l'un de l'autre. Cette séparation conduit généralement l'un des éléments, l'élément protoplasmique ou mâle, vers la périphérie, tandis que généralement l'autre élément, ou élément femelle, reste central. De là les dénominations d'élément *centrifuge* et d'élément *centripète* que j'ai cru pouvoir donner aux éléments de sexualité mâle et femelle. Toutefois il est des cas où, par suite de conditions de *situation* de la cellule ovulaire, ou par suite des conditions de constitution dans lesquelles se trouve le protoplasme de cette cellule, l'un des éléments se porte vers une ou deux extrémités de l'ovule, tandis que l'autre reste central ou se porte vers l'extrémité opposée. C'est là ce qu'on observe dans bien des cas de spermatogénèse, et notamment chez les Insectes, les Sélaciens, les Amphibiens et les Vertébrés en général, ou bien dans l'élimination des globules éliminés de l'œuf des Insectes, des Arachnides, des Mollusques et des Annélides, etc.

Cette séparation une fois effectuée dans l'intérieur même de l'œuf, l'un des éléments peut prédominer, conserver sa vitalité, son activité de nutrition, et poursuivre les phases de son développement progressif, tandis que l'autre est rejeté ou entre dans une voie de régression, perdant sa qualité d'élément polaire pour servir de simple élément de nutrition à l'élément opposé. Il perd sa polarité, son individualité, et disparaît enfin comme élément distinct. En poursuivant notre comparaison, nous pouvons dire qu'il se passe là quelque chose d'analogue à ce qui a lieu dans le plateau métallique de l'électrophore quand le contact du doigt de l'opérateur sur la face supérieure du plateau permet l'écoulement, l'élimination du fluide négatif. La polarité positive reste seule et acquiert par là toute son indépendance, et par conséquent toute son énergie polaire ; n'étant point masquée ou affaiblie par le voisinage d'une polarité contraire, elle a d'autant plus de pouvoir attractif pour cette dernière.

Si l'élément centrifuge est ainsi éliminé, la cellule ovulaire

acquiert par là une polarité exclusive ou, dans tous les cas, très prédominante, et devient un ovule femelle ; si au contraire l'élément centrifuge se développe à la périphérie de l'œuf, tandis que le noyau, ou élément central, pâlit, se désagrège et s'atrophie, l'ovule se transforme en élément mâle.

Par là s'établit une sexualité très prédominante dans l'élément reproducteur, et par là se constituent deux éléments de polarités opposées très accentuées, qui auront par cela même une attraction d'autant plus vive l'un pour l'autre, et seront très fortement entraînées à une combinaison, à une conjugation, c'est-à-dire à la fécondation.

Les considérations qui précèdent nous montrent la parthénogénèse comme étant le mode primitif de reproduction dans le monde animal. L'état neutre, non différencié de l'individu et de l'élément reproducteur, a été certainement la règle dans les premières phases du développement phylogénique, comme il l'est aussi dans les premières phases du développement ontogénique. A mesure d'ailleurs que l'on descend vers les animaux inférieurs qui font partie de notre faune actuelle, à mesure aussi la différence sexuelle des individus disparaît-elle, et à mesure aussi l'élément reproducteur devient-il uniforme et capable de se suffire à lui-même par la reproduction.

A l'état neutre ou parthénogénétique des animaux inférieurs a succédé l'état hermaphrodite, dans lequel la neutralité de l'individu est accompagnée de la différenciation sexuelle des éléments reproducteurs, soit placés côte à côte et entremêlés, soit situés dans deux portions contiguës de la même glande, ou dans deux glandes très généralement voisines et même contiguës. Les différenciations sexuelles des éléments produites par voie d'élimination des polarités contraires se sont faites, ou bien sur des éléments isolés d'un même blastème, ou sur des portions ou des régions différentes de celui-ci.

Dans un degré plus élevé de la phylogénie, la différenciation sexuelle s'est établie à la fois dans les éléments et dans les indi-

vidus reproducteurs. Chaque individu n'a plus possédé en fait qu'un des deux ordres d'éléments. Il a été sexué.

La réalité de cette succession dans les différenciations sexuelles est conforme aux lois générales qui semblent avoir présidé à la production des formes diverses dans le monde vivant. La division progressive du travail, qui dans le monde biologique comme dans le monde social est le processus du perfectionnement et de la meilleure utilisation des forces, apparaît comme ayant présidé à la constitution des organes et des forces destinés à la reproduction.

D'ailleurs les formes de passage, les termes intermédiaires entre les degrés accentués de la différenciation sexuelle, sont loin de faire défaut. Le fractionnement, le bourgeonnement et la formation des spores, qui sont des processus parthénogénétiques, se rencontrent chez certains animaux inférieurs en même temps que le plus faible degré de différenciation sexuelle ; c'est là ce qu'on observe chez les Infusoires par exemple, et notamment chez les Vorticelliens. Chez les Grégarinidés, la reproduction par spores peut avoir lieu avec ou sans conjugaison préalable. Chez les animaux même supérieurs se remarquent des cas nombreux d'existence simultanée de la parthénogénèse et de la reproduction sexuelle (Arthropodes, Rotifères), cas qui s'expliquent très naturellement par des retours ataviques.

Chez les Mollusques, chez les Vers, on trouve dans des groupes relativement rapprochés, tantôt l'hermaphroditisme, tantôt la différenciation sexuelle des individus ; enfin chez les Vertébrés eux-mêmes, où les spécialisations se sont cependant caractérisées à un haut degré, on compte des groupes où la différenciation des éléments ne s'est opérée que d'une manière imparfaite et partielle, et où, à côté de la glande mâle ou femelle, se trouvent normalement ou anormalement des éléments appartenant à la sexualité contraire (*Serranus, Bufo, Rana, Homo*).

Ces points suffisamment esquissés, nous devons nous demander quels sont la fin précise et le véritable avantage de la diffé-

renciation sexuelle des éléments. Ma réponse à cette question pourra être déduite d'une appréciation du caractère et du rôle de chacun des éléments sexuels, l'élément femelle ou vésicule germinative, et l'élément mâle ou globules éliminés, ou spermatozoïdes.

Le caractère de l'élément femelle, ou vésicule germinative, est un caractère de concentration, d'unification, de cohésion, cet élément tendant à rester un et à ne pas se fragmenter, à ne pas se sectionner tant qu'il est livré à lui-même et soustrait à toute fécondation. Le caractère de l'élément mâle, globules éliminés, spermatoblastes, spermatozoïdes, est au contraire un rôle de division, de dispersion ; l'un est un élément d'*intégration*, l'autre un élément de *désintégration*.

Si ces deux éléments dynamiques à tendances opposées viennent à se combiner dans des proportions convenables, il en résultera des conditions excellentes pour la division ou segmentation de l'œuf en un nombre plus ou moins considérable de cellules dérivées ou filles, en même temps que pour le rapprochement, la réunion de ces parties en un tout, en un ensemble dont les éléments auront à la fois des degrés convenables d'indépendance et de solidarité. L'œuf non fécondé représentant une unité, dans le sens strict du mot, c'est-à-dire constituée par *un seul* élément, devient, dès qu'il a reçu l'influence de l'élément diviseur ou de désintégration, une unité ou plus justement une *union* composée d'un nombre plus ou moins grand d'éléments. En somme, c'est à l'élément mâle qu'est due la segmentation, comme c'est à l'élément femelle qu'est due la cohésion de l'ensemble.

Il est aisé de concevoir quelle a pu être l'influence d'une division de plus en plus parfaite du travail dans la différenciation sexuelle. La formation d'animaux d'une structure complexe et surtout d'une taille, d'un volume relativement considérables par rapport au volume de l'œuf, ne pouvait avoir lieu qu'au prix du perfectionnement de la puissance qui divise et de celle qui réunit. Pour constituer un organisme complexe et volumi-

neux, il faut un très grand nombre d'éléments, et il faut que ces éléments conservent leurs moyens de cohésion, restent unis, et que l'unité de l'ensemble complexe soit par cela même assurée. C'est là la fin à laquelle me semble avoir répondu la différenciation sexuelle en s'accroissant et en se perfectionnant à mesure que la *complication* et le *volume* progressaient dans la constitution des types animaux. C'est là encore l'explication de ce fait, que la vraie sexualité est le caractère exclusif des Métazoaires, c'est-à-dire des animaux chez lesquels la fécondation de l'œuf est suivie d'une segmentation amenant la formation de cette unité composée d'éléments multiples que l'on désigne sous le nom de blastoderme.

Il convient de remarquer que, dans l'acte de la fécondation tel qu'il est lié à la différenciation sexuelle, l'élément fécondant, ou spermatozoïde, et l'élément fécondé, ou l'œuf, ne sont pas des parties de même valeur. Ils ne correspondent pas l'un et l'autre à des portions exactement semblables des cellules sexuelles que l'on désigne sous les noms d'ovules mâle et femelle. Ces derniers éléments sont exactement homologues et de même valeur. Un ovule mâle équivaut à un ovule femelle. Mais les parties en présence, dans l'acte de la fécondation, ne représentent qu'une partie des ovules. De l'ovule femelle ont été éliminés les corpuscules ou globules du *début* et les globules *tardifs* et de *maturation*. De l'ovule mâle a été éliminé l'élément nucléaire central; et quant à l'élément protoplasmique il s'est subdivisé en un très grand nombre de parties très nombreuses qui sont très petites et qui constituent les spermatozoïdes. Or si, comme le prétend Fol et comme cela a du reste lieu dans la plupart des cas, un seul spermatozoïde suffit pour féconder l'œuf, il faut reconnaître qu'il y a une disproportion considérable entre la portion de l'un des ovules qui constitue l'élément fécondé et la portion de l'autre ovule qui forme l'élément fécondant. Cette disproportion ou différence doit constituer une proportion convenable pour la fécondation et pour le développement du blastoderme chez les Métazoaires, et il ne saurait être indifférent que la relation entre la masse des

deux éléments fût modifiée. Un excès de l'élément femelle, ou de cohésion, pourrait s'opposer à une segmentation, ou bien la rendre soit incomplète soit limitée à un petit nombre de segments. Nous verrons à propos des globules de direction que c'est là en effet un cas qui se produit. Un excès de l'élément mâle ou de dispersion semblerait devoir entraîner une division si complète de l'élément reproducteur que les parties résultant de la division, loin de rester unies pour former un ensemble, un tout, un *blastoderme*, se sépareraient entièrement et formeraient autant d'individus distincts, susceptibles de se diviser ultérieurement eux-mêmes.

Je ne veux pas m'étendre outre mesure sur ces considérations; mais je ne puis m'empêcher de faire remarquer combien de semblables points de vue sont susceptibles de jeter de la lumière sur les causes de la reproduction par fractionnement, par gemmation ou par formation de spores, que ces processus soient précédés ou non de la conjugaison. La reproduction par la formation de spores notamment, qui consiste dans la fragmentation de l'organisme en un nombre très considérable de parties dont chacune se développe par la suite en un individu semblable au parent et qui se subdivisera lui-même à son tour; ce mode de reproduction, dis-je, qui rappelle la segmentation de l'œuf telle qu'elle aurait lieu *sans l'union* des sphères blastodermiques, pourrait bien être la conséquence de la présence, soit dans l'individu isolé, soit dans les individus conjugués, d'un excès d'élément diviseur, c'est-à-dire de l'élément mâle.

On ne peut s'empêcher de voir dans ces phénomènes une voie ouverte pour l'intelligence des ressemblances et des différences qu'il y a entre la reproduction sexuelle et la conjugaison. Il s'agirait, dans les deux cas, du rapprochement de deux éléments de polarités plus ou moins accentuées; mais la différence consisterait dans le changement de proportions de la masse des deux éléments, et pour le cas de la conjugaison dans une quantité plus considérable que d'ordinaire de l'élément mâle ou de désintégration. De là résulterait que les Protozoaires, auxquels appartiennent exclusivement

ces modes de reproduction, constituent rarement des agglomérations cellulaires, mais plutôt des éléments isolés provenant d'un clivage de l'organisme mère, et disposés eux-mêmes à se cliver à leur tour, produisant ainsi plusieurs générations successives jusqu'à ce que l'influence de l'élément diviseur se soit épuisée.

On peut d'ailleurs, me semble-t-il, trouver dans la nature des circonstances où l'élimination *seulement partielle* des éléments de polarité contraire donne lieu à des phénomènes reproducteurs d'un caractère intermédiaire à la sporogénie et à la sexuogénie. J'appelle en effet l'attention du lecteur sur ce fait que, chez les Infusoires, la conjugaison, qui est accompagnée d'une division des paranucléi et souvent des noyaux, est suivie de l'expulsion d'une portion de ces organes, et que les nouveaux paranucléi et noyaux sont formés aux dépens de ce qui reste des organes primitifs. Si l'on songe que chez les Infusoires la fusion des individus conjugués n'est que *temporaire*, et que ces Protozoaires sont les plus élevés de tous et atteignent un degré relativement avancé de complication, on ne pourra s'empêcher de voir dans ces circonstances une forme déjà réelle, quoique encore faiblement accentuée, de la différenciation sexuelle des éléments par élimination de la polarité contraire, et par suite une forme inférieure de l'hermaphroditisme intermédiaire entre la reproduction par des spores et la reproduction sexuelle.

Avant de passer à un autre sujet, je désire faire remarquer que *tout élément cellulaire complet* renferme en lui-même les deux éléments de polarités contraires, et que c'est à cette constitution qu'il doit de pouvoir se multiplier par division, quand il se trouve dans des conditions de nutrition convenables. On ne saurait refuser d'admettre cette vue si l'on considère combien les phénomènes de karyokinèse sont identiques à ceux de la fécondation sexuelle. Dans l'un comme dans l'autre cas, le nucléus acquiert une structure plus ou moins massive et diffuse, perd sa paroi et ses limites précises, et une véritable copulation s'établit entre lui et la zone du protoplasme qui l'entoure immé-

diatement. Ce n'est qu'alors que la division nucléaire se produit réellement.

Quant au rôle *désintégrant* du protoplasme, il ne saurait sérieusement être mis en doute. Les recherches de Straburger, de Fol, de Hertwig, de Mark, de Flemming, d'Henneguy et de bien d'autres me paraissent très démonstratives à cet égard. Comment ne pas être frappé, en effet, de voir la zone protoplasmique claire périnucléaire de l'œuf fécondé présenter des asters de division bien avant toute déformation du nucléus, et même parfois avant que la fusion des deux pronucléi ait été achevée ? C'est là ce qui se montre d'une manière remarquable sur les *fig. 1*, (Pl. VI), de Fol<sup>1</sup> ; *fig. 8* (Pl. VII), de Hertwig<sup>2</sup> ; *fig. 5* (Pl. XI), du même auteur<sup>3</sup> ; *fig. 73, 74, 79, 80*, de Mark<sup>4</sup> ; *fig. 1, 2, 3, 4, 5* (Pl. VII), de Flemming<sup>5</sup>.

Le même phénomène paraît d'ailleurs se passer dans la division cellulaire. Il est très évident, tout au moins dans les segmentations blastodermiques, que le processus de la division cellulaire commence par le protoplasma. C'est là un fait qui a été bien constaté, entre autres par Henneguy<sup>6</sup> chez les Poissons osseux, et que j'ai pu observer moi-même dans la division des cellules blastodermiques des Aranéides.

Henneguy insiste sur ce fait que le processus de la division cellulaire commence par le protoplasma et se manifeste par l'apparition et le *dédoublément de l'aster avant aucune modification du noyau*.

Cette initiative du protoplasme et le rôle passif du noyau au début de la karyokinèse me semblent permettre une explication rationnelle des phénomènes de division cellulaire. Les asters

---

<sup>1</sup> Fol ; *loc. cit.*

<sup>2</sup> O. Hertwig ; *loc. cit.* (*Morph. Jahrb.*, IV, 1878 erstes Heft.)

<sup>3</sup> *Id.*, zweites Heft.

<sup>4</sup> Mark ; *loc. cit.*

<sup>5</sup> Flemming ; *loc. cit.*

<sup>6</sup> Henneguy ; *loc. cit.*

pénètrent par deux pôles opposés du noyau de l'œuf ou de la cellule, et en vertu de leur pouvoir dispersif y envoient leurs rayons, qui constituent le fuseau. C'est là un fait qui ressort assez clairement des observations de Bobretzky sur l'œuf de *Rana*, de Fol sur l'œuf de *Pterotrachea*, de Hertwig sur l'œuf de *Pterotrachea* également, de Henneguy sur l'œuf des Téléostéens, etc. Ces rayons de l'aster, pénétrant violemment dans le noyau, semblent *refouler* d'abord la substance nucléaire et la chromatine vers la partie intermédiaire aux deux asters, d'où résulte la plaque équatoriale. Pendant ce temps s'établit une véritable copulation, ou mieux une conjugaison entre chacun des asters et la portion de la masse nucléaire qui est située de son côté.

L'élément de désintégration, se combinant avec l'élément d'intégration, entraîne la séparation de celui-ci en deux moitiés qui s'éloignent l'une de l'autre ; ainsi sont constituées deux masses qui se séparent de plus en plus. Mais alors survient dans chaque masse isolée le rôle de l'élément intégrant qui a pour résultat la concentration des parties et qui rétablit pour un temps un état statique ou de repos, chaque élément ayant repris sa place relative, la substance nucléaire s'étant placée au centre et la substance protoplasmique autour de la première.

Il est permis aussi de se demander si les alternatives de division et de repos de l'élément cellulaire ne tiennent pas à ses alternatives régulières de prédominance de l'un des deux éléments. L'élément de désintégration, venant à dominer, produit une division cellulaire, et trouve dans ce travail une occasion de dépense dynamique qui le rend aussitôt inférieur à l'élément d'intégration. L'influence, devenue prédominante, de ce dernier produit immédiatement une intégration plus ou moins durable de chacun des éléments provenant de la division précédente ; il en résulte pour l'élément intégrant une dépense de force qui contribue à le rendre moins influent. Néanmoins cet état de repos, dû à la puissance intégrante, dure tout le temps nécessaire pour que la nutrition rende à l'élément désintégrant sa première activité, et ainsi de suite. On pourrait s'expliquer par là, d'une

manière satisfaisante et rationnelle, les phénomènes alternatifs de repos et d'activité karyonétique de la cellule.

Ce sont là des vues que ne contredisent pas les faits, mais qui pourront au contraire servir à les relier et à les coordonner. C'est à ce titre que j'ai tenu à les esquisser ici.

Rien de ce qui appartient à la connaissance des êtres vivants n'est en réalité étranger aux spéculations du naturaliste ; aussi me permettrai-je, en passant, une courte excursion sur le terrain moral de la différenciation sexuelle.

L'esprit ne peut se défendre d'un rapprochement à faire entre l'attraction réciproque des individus de sexualités différentes et l'attraction réciproque des éléments de polarités sexuelles opposées. On a le droit de se demander si l'influence de l'élément sexuel sur l'ensemble de l'individu ne pourrait pas donner une explication suffisante de l'attraction sexuelle considérée en général, et dans ses manifestations les plus simples et les plus élémentaires. Il est certain que le rôle joué par l'individu sexué s'efface dans quelques cas d'une manière remarquable et laisse voir à nu, pour ainsi dire, l'influence de l'élément lui-même dans cette impulsion qui pousse un sexe vers l'autre. Dans le cas des Poissons osseux par exemple, la fécondation s'opère en dehors de toute influence de l'individu femelle ; et ce sont les œufs pondus et abandonnés par cette dernière qui exercent sur le mâle cette attraction spéciale et le poussent à éjaculer sur eux sa semence. Dans tous les cas où la fécondation est opérée ainsi par le mâle lui-même sur des œufs déjà pondus et soustraits à la présence de la mère, cette même interprétation a quelques raisons d'être adoptée. Elle n'a rien d'ailleurs de contraire aux faits biologiques connus et peut s'appuyer sur eux. Il n'est pas douteux qu'un mâle ou une femelle se trouvent dans des états moraux bien différents suivant que leurs glandes génitales sont en état d'activité ou de repos et que les éléments sexuels y sont produits avec plus ou moins d'activité. Il est vrai qu'une sorte d'excitation transmise par voie réflexe aux centres nerveux, et plus

spécialement aux centres des impulsions génitales, peut être justement invoquée comme explication de ces états moraux. Mais il faut convenir aussi que la spécialité si remarquable des impulsions et des attractions sexuelles a besoin de quelque chose de plus pour être comprise, et qu'il peut y avoir certaine satisfaction pour l'esprit à les concevoir comme le résultat d'une sorte de *polarisation par influence* de l'individu sexué *tout entier* par l'élément sexuel. Le poisson mâle pourrait être ainsi, à l'époque du frai, entraîné *tout entier* vers l'œuf pondu par une sorte de participation de *tout* son organisme à la polarité sexuelle de l'élément mâle. Est-il nécessaire de rappeler, à l'appui de cette conception, combien la *forme* même de l'individu est modifiée par le sens de la polarité des glandes reproductrices ?

Je m'empresse de faire remarquer que de telles considérations me paraissent suffisantes pour l'intelligence de l'attraction sexuelle dans ses manifestations les plus simples, mais que, dans les cas plus élevés, il s'y ajoute d'autres motifs d'impulsion dus à des sensations voluptueuses plus ou moins intenses, ou même à des impressions esthétiques plus ou moins conscientes. Ce sont là des perfectionnements et des complications que l'usage et la sélection naturelle peuvent suffisamment expliquer, attendu que les variétés chez lesquelles l'attraction sexuelle a acquis le plus de vivacité ont naturellement été dans des conditions plus favorables de multiplication et de conservation.

Enfin il est une autre remarque que je livre en passant aux réflexions du lecteur, sans y insister outre mesure. N'est-il pas intéressant de rapprocher le caractère d'élément de désintégration, d'élément centrifuge, d'élément mobile et chercheur que joue le spermatozoïde; de le rapprocher, dis-je, de ce que l'on peut appeler l'*extériorité* du mâle, c'est-à-dire de cette tendance générale du mâle à la vie active, voyageuse et extérieure, qui ne trouve d'exceptions que dans des cas de rétrogradation très évidents (mâles de certains Crustacés inférieurs, mâles de la Bonnelie, etc.) ?

A ce premier rapprochement il convient d'ajouter celui de l'état

d'immobilité relative, du caractère de concentration, du rôle d'élément d'intégration, qui distinguent la portion femelle de l'élément reproducteur, avec le caractère d'intimité, d'*intérieurité*, d'union, qui sont le propre de la femelle et qui font d'elle la créatrice du nid, du foyer. L'*indépendance* est le propre du sexe masculin, comme de l'élément reproducteur mâle; la *solidarité* appartient également au sexe et à l'élément reproducteur féminin.

Je me borne à signaler ce rapprochement à faire entre les caractères physiologiques des éléments reproducteurs et les caractères moraux des sexes qui les possèdent, et je livre ce fait comme un sujet de méditation à ceux qui veulent approfondir la question des relations entre le physique et le moral. Pour moi qui pense que ces deux domaines correspondent à deux faces différentes d'une même substance, et qui ne puis saisir la limite qui les sépare, je suis particulièrement frappé de ces relations.

Je tiens maintenant à aborder d'une manière aussi complète que possible l'examen de la valeur des globules polaires proprement dits, ou corpuscules de direction, et à établir quels sont leurs points de ressemblance ou de différence avec les globules dits *de rebut*<sup>1</sup>, dont je me suis surtout occupé jusqu'à présent.

Y a-t-il entre ces deux ordres de globules éliminés une différence capitale, ou seulement partielle, et en quoi consiste cette différence? C'est là le sujet que je vais actuellement aborder.

La différence capitale et absolue, dirai-je, que l'on établit entre ces deux ordres de produits, c'est que les uns, *corpuscules de rebut*, sont des masses protoplasmiques rejetées du sein de l'œuf par un simple phénomène d'expulsion, tandis que les globules de direction sont de véritables cellules formées suivant le pro-

---

<sup>1</sup> Pour éviter toute confusion, je dois prévenir que j'appellerai *globules polaires* ou *de direction*, ou *cellules polaires*, les éléments séparés de l'œuf par voie de karyokinèse, et *globules*, ou *cellules de rebut*, les éléments simplement rejetés de l'œuf, sans phénomènes de karyokinèse évidents. Cette notification est rendue très nécessaire par la confusion considérable que les auteurs ont introduite dans ces diverses appellations.

cessus général de la division cellulaire (fuseau et amphiaster) et sont, en somme, le produit d'une segmentation inégale.

Cette opinion, qui fait de la formation des globules polaires un *simple* phénomène de division cellulaire, est partagée par l'unanimité des naturalistes qui se sont occupés de la question. « Sur leur mode de formation, dit Fol <sup>1</sup>, le doute n'est plus permis; les processus internes sont les mêmes que ceux de la division cellulaire. »

« Au point de vue morphologique, dit Mark <sup>2</sup>, on ne saurait douter que les globules polaires soient des *cellules*. Ils sont formés par un processus semblable, *dans tous les points essentiels*, au processus ordinaire de la division cellulaire. Ils sont composés d'une substance protoplasmique qui se colore faiblement, et d'une substance nucléaire qui se colore d'une manière intense. Cette dernière provient, par l'intermédiaire d'un fuseau et d'une plaque nucléaire qui se dédouble, provient, dis-je, de la substance nucléaire de l'œuf encore non mûr. La zone latérale des renflements de la plaque nucléaire n'est pas toujours réunie dans le globule en un noyau *unique*. Il est possible que dans certains cas cette condition soit due à ce qu'il n'y a pas eu un temps suffisant pour l'accomplissement des actes successifs de consolidation. Mais, en tout cas, il est impossible de ne pas conclure qu'il y a un abaissement dans l'activité fonctionnelle de cette cellule, qui retarde le complément de son organisation au delà de la période normale de ces modifications. Il est probable que certaines cellules polaires n'auraient jamais atteint leur état typique (une cellule avec un noyau unique), même dans le cas où leur activité n'aurait point été interrompue par l'action des réactifs. Un abaissement dans le pouvoir fonctionnel de la cellule polaire est finalement suivi d'une complète destruction de son intégrité morphologique. Mais ce fait ne doit pas lui faire refuser

---

<sup>1</sup> H. Fol; *Recherches sur la Fécondation*, 1879, pag. 243.

<sup>2</sup> Mark; *Maturation, Fecundation and Segmentation of Limax campestris*, 1881, pag. 549.

sa valeur morphologique comme cellule, pas plus que la graduelle altération de structure d'un élément de l'épiderme ne doit autoriser à ce qu'on lui nie le caractère de cellule. »

S'il est vrai que dans la production de ce que l'on appelle proprement globules polaires, ou bien globules ou cellules de direction, ou avec Fol sphérules ou cellules de rebut; s'il est vrai, dis-je, qu'il y ait des phénomènes entièrement semblables à ceux de la division cellulaire, il n'en est pas moins vrai aussi qu'il y a des différences qui n'ont pu échapper à la sagacité des observateurs. Fol reconnaît fort bien en effet que « la concordance entre la production des globules polaires et un partage inégal de cellules, que cette ressemblance, qui paraît complète au premier abord, se trouve diminuée par certains faits d'observation... L'aster externe des amphiasters de rebut n'occupe pas le milieu de la sphérule de rebut en voie de bourgeonnement, comme cela se voit dans les divisions cellulaires même les plus inégales. Le centre de l'aster extérieur arrive lui-même à la surface du vitellus, et continue ensuite à occuper la partie la plus externe du globule polaire jusqu'à ce que ce dernier soit presque détaché. Le centre de cet aster n'est donc pas entouré de tous côtés par les rayons unipolaires divergents; ces rayons sont limités à l'espace circulaire compris entre la superficie et le fuseau des rayons bipolaires. Cette différence dans la disposition de l'un des asters doit répondre à une différence dans le mécanisme de la division et des forces qui y président. Il semble, dans le cas actuel, que l'amphiasster soit en quelque sorte expulsé, poussé par une vis à tergo, au lieu d'agir comme deux centres d'appel. Il serait inutile de chercher à expliquer les causes de ce désaccord tant que le mécanisme de la division ne sera pas mieux connu. Il me suffit d'avoir montré que la distinction est réelle et porte sur des points essentiels... Les globules polaires n'ont aucune utilité par eux-mêmes; c'est un fait assez universellement reconnu. Ce sont de petits amas d'une substance qui est devenue superflue ou plutôt nuisible à l'œuf, et que le vitellus expulse pour cette raison... »

Mark fait également observer que, « malgré la nature cellu-

laire du globule polaire, il y a, *en outre de ses faibles dimensions*, une particularité morphologique liée à son processus de formation, particularité qui a été déjà remarquée sans doute, mais à laquelle on n'a pas attaché *une importance suffisante*. Ce trait unique est la *coalescence du corpuscule aréal (areal corpuscle) de l'aster externe avec l'enveloppe de la cellule polaire à son extrémité distale*. Cette particularité peut avoir une importance à deux points de vue. Il est possible qu'elle serve un jour à une meilleure intelligence des forces mises en œuvre dans la division cellulaire ; et elle peut aussi permettre de déterminer quelle part a le *corpuscule aréal* de l'aster dans la formation des nouveaux noyaux... La relation du centre de l'aster externe avec l'enveloppe de la cellule polaire *diffère certainement* de sa relation avec l'enveloppe des segments de sphère dans la division cellulaire ordinaire ; pour cette dernière, il n'arrive *jamais*, quelque petit que soit l'un des produits de la segmentation, que le centre de l'aster soit voisin de la paroi externe de sa cellule. C'est là *une particularité* de la formation des cellules polaires *qui mérite plus d'attention qu'on ne lui en a donné*. Peut-être *y a-t-il là un indice que la production des globules polaires n'est point le résultat de la division cellulaire* ; mais il me semble pourtant que cela ne constitue pas un obstacle fondamental à cette conception. »

Les réflexions qui précèdent méritent fort de fixer notre attention, car il peut en ressortir une notion plus juste et plus vraie de la nature et de la signification des globules polaires ou de direction.

Il est un autre fait sur lequel on ne s'est pas arrêté et qui semble être passé presque inaperçu, parce qu'il ne se présente pas toujours. Il arrive parfois que l'archiamphiaster, c'est-à-dire l'amphiaster appelé à participer à la formation des globules polaires, se transporte jusqu'au voisinage de la surface du vitellus, en ayant son grand axe non perpendiculaire à cette surface, mais oblique et même assez souvent parallèle. De telle sorte que pour qu'il se produise une division cellulaire capable de donner un globule polaire, il faut que l'axe du fuseau bascule peu à peu de

manière à ce que l'un des asters devienne externe, l'autre restant interne.

Des exemples de ce fait ont été reproduits par Fol dans les *fig.* 2, 3, 4, 5, 6, 8, 9, 10, 11, 12, 13 (Pl. II), et dans les *fig.* 6, 7, 8, 9 (Pl. VIII)<sup>1</sup>; par Hertwig, dans les *fig.* 4, 5, (Pl. VI)<sup>2</sup>, et par Withman, *fig.* 62<sup>3</sup>. Ce fait m'a paru se présenter dans les cas où l'archiamphiasier a de petites dimensions, tandis qu'il se manifeste plus faiblement dans les œufs où le fuseau prend de grandes proportions. Mais, même dans ce dernier cas, il y a des phénomènes qui permettent de soupçonner cette tendance à un degré plus ou moins accentué d'obliquité dans le clivage. Il arrive en effet alors que les globules sortent souvent suivant une direction *oblique* évidente, et le clivage semble se faire suivant un plan oblique, de manière que les globules forment à la surface de l'œuf une sorte de court chapelet dont l'axe est oblique par rapport au diamètre de ce dernier. On peut consulter sous ce rapport les *fig.* 6, 7, 17, 18, 19, 21, 23, 50, 51, 57, 60, 66, de Mark<sup>4</sup>; les *fig.* 17, 19, 20, 22, 23 (Pl. I), les *fig.* 17, 18, 19 (Pl. II), les *fig.* 3, 12, 13, 16 (Pl. VIII), de Fol; les *fig.* 6, (Pl. I), *fig.* 1, 2, 3, 4, 5 (Pl. III), de Hertwig<sup>5</sup>, et les *fig.* 2, 4, (Pl. VII), 10, 11, 12 (Pl. VIII), *fig.* 4, 5, 7, 9, 12, 13, 15, 16, (Pl. XI), du même auteur<sup>6</sup>; les *fig.* 62, 63 (Pl. XIII), de Withman<sup>7</sup>; et les *fig.* 11, 18, 19, 26, 33, 34, 37, 38 (Pl. III), *fig.* 2, 3, 4, 5, 6, 9, 11, 13, 14, 16, 21, 24 (Pl. IV), de Robin<sup>8</sup>.

Il n'échappera à personne que ce sont là des dispositions extrêmement étonnantes et qui diffèrent considérablement des phénomènes *très généraux* de la segmentation cellulaire, et de la segmentation régulière de l'œuf en particulier.

---

<sup>1</sup> H. Fol; Recherches sur la Fécondation, etc., 1879.

<sup>2</sup> O. Hertwig; Beiträge, etc. (*Morph. Jahrb.*, 1878.)

<sup>3</sup> Withman; Embryol. of Clepsine. (*Quart. Journ. of micr. Scienc.* 1878.)

<sup>4</sup> Mark; Maturation, etc., 1881.

<sup>5</sup> O. Hertwig; Beiträge, etc. (*Morph. Jahrb.*, 1877.)

<sup>6</sup> O. Hertwig; Beiträge, etc. (*Morph. Jahrb.*, 1878.)

<sup>7</sup> Withman; *loc. cit.*

<sup>8</sup> Ch. Robin; Mémoire sur les globules polaires de l'ovule. (*Journ. de la Physiol. de l'homme et des animaux*, de Brown-Sequard, V, 1862.)

Dans ces derniers cas, en effet, l'axe du fuseau est *constamment*, d'une manière régulière et *dès le début*, perpendiculaire au plan du clivage, et l'on n'observe pas cette révolution dans la direction de cet axe, qui peut atteindre un angle de 90 degrés. Ce sont là des phénomènes qui établissent entre le processus de formation des globules polaires et le processus régulier et *simple* de la division cellulaire une différence qui ne permet pas d'assimiler entièrement ces deux processus.

En outre, il faut remarquer ce que présente de particulier le parallélisme des deux plans de clivage qui donnent naissance successivement aux deux globules polaires, comme dans *Asterias*, *Limax*, etc. Un tel parallélisme, qui se retrouve dans *tous les cas*, contraste singulièrement avec la direction généralement perpendiculaire des clivages du vitellus et, dans tous les cas, des *premiers* clivages qui se produisent après la fécondation. Il est en effet à remarquer que si parfois dans le cours de la segmentation, et notamment dans la gastrulation épibolique et centrolécithale, des plans de clivages successifs peuvent être parallèles, ce n'est *jamaïs* au début de la segmentation que cette disposition se remarque ; les premiers plans de segmentation, et par conséquent les axes des premiers fuseaux, sont toujours réciproquement perpendiculaires. Pourquoi ce processus si général est-il toujours précédé par un processus si exceptionnel, et pourquoi les segmentations réciproquement perpendiculaires du vitellus sont-elles précédées de deux clivages parallèles ? C'est là, on ne peut le nier, un phénomène digne de remarque et qui établit une différence de plus entre le processus qui préside à la formation des globules polaires et celui de la segmentation du vitellus qui suit immédiatement cette formation.

Après de pareilles remarques, on ne peut plus considérer les globules polaires comme résultant d'une *simple* segmentation inégale de l'œuf s'opérant dans les *conditions ordinaires*, et d'une simple division cellulaire. On comprend que du même coup toutes les interprétations de la signification des globules

polaires qui s'appuient sur l'opinion que je viens de combattre, doivent, par cela même, être considérées comme insuffisantes ou inexactes. Or nous avons vu que Fol et Mark, tout en considérant les globules polaires comme résultant d'une véritable division cellulaire, ont reconnu qu'il y avait dans le processus quelque chose d'inexplicable et qui laissait régner une notable obscurité sur la nature de ces globules. Il n'en est pas de même de Giard, qui a cru pouvoir préciser son opinion sur leur signification. Ses observations l'ont conduit en effet à considérer ces petits corps comme des *cellules rudimentaires* n'ayant plus qu'une signification atavique<sup>1</sup>. Giard explique comme il suit la manière dont ces cellules polaires sont devenues rudimentaires : « Lorsque deux ou plusieurs cellules libres se trouvent enfermées dans une enveloppe commune, la concurrence vitale s'exerce entre ces êtres cellulaires comme entre des organismes plus élevés. Les cellules polaires représentent donc une des premières sphères de segmentation de l'œuf, qui est devenue libre et est restée rudimentaire sous l'influence de la concurrence vitale. »

Je n'insiste pas sur ce que cette conception a de purement spéculatif, et sur le peu de lumière qu'elle peut jeter sur l'explication du processus de production de ces globules. Aussi bien Giard l'a-t-il senti lui-même, car à cette vue théorique il ajoute une courte appréciation des causes qui produisent ce phénomène.

« Mécaniquement et actuellement, dit le Compte rendu du Congrès, la formation de ces cellules rudimentaires, ou, si l'on veut, la division de la cellule ovulaire en cellules très inégales, s'explique par la position excentrique du noyau de l'œuf au moment où la division s'accomplit. Cette position excentrique tient elle-même à l'hétérogénéité des substances formant le vitellus formateur et le vitellus nutritif, et à leur différence de densité. »

Il convient de reconnaître que la première de ces deux pro-

---

<sup>1</sup> A. Giard ; Sur la signification morphologique des globules polaires. (*Association française pour l'avancement des sciences. Compte rendu de la 6<sup>e</sup> session.* Le Havre, 1877, pag. 624.)

positions est juste ; mais, quant à la seconde, elle est insuffisante, car elle ne saurait expliquer d'une manière satisfaisante la *saillie parfois considérable* que forme le cône du globule avant son étranglement. D'ailleurs l'interprétation phylogénétique de l'inégalité de volume et de destinée des deux premières sphères de segmentation (œuf, cellule polaire) ne fait que reculer la difficulté, car on peut se demander pourquoi la concurrence vitale, qui s'est *si violemment* exercée entre ces deux premiers sphères, a été si *inoffensive* et si *bénigne* dans les relations des sphères du clivage suivant. Nous verrons ultérieurement qu'une interprétation entièrement satisfaisante peut être donnée des diverses particularités du processus de formation des globules polaires.

Les réflexions qui précèdent, et qui résultent d'une analyse attentive des conditions de formation des globules polaires, m'avaient déjà conduit à penser que ce processus n'était pas un simple phénomène de division cellulaire, mais se compliquait d'un autre phénomène spécial et indépendant, la contraction du protoplasme de l'œuf pour l'expulsion d'une portion de ce protoplasme située au voisinage de la vésicule germinative. Mais j'ai été heureux de trouver cette opinion mise en avant par O. Hertwig<sup>1</sup> et appuyée sur d'autres considérations. Il signale trois causes qui ont jeté de l'obscurité dans l'interprétation des corpuscules directeurs : 1° Beaucoup d'observateurs qui se sont livrés à leur étude ont exagéré leur fréquence ; 2° On les a, déjà depuis Loven, identifiés avec des formations très différentes, puisque toute partie protoplasmique formée entre le vitellus et la membrane de l'œuf a été considérée comme corpuscule directeur ; 3° Enfin on s'est laissé entraîner à établir une connexion génétique directe entre la disparition de la vésicule germinative dans l'œuf mûr et la sortie de corpuscules hors du vitellus.

Quant à la preuve que cette relation génétique directe n'existe pas, Hertwig la rencontre aussi bien pour les globules directeurs proprement dits que pour les corps excrétés des Amphibiens et

---

<sup>1</sup> O. Hertwig ; Beiträge Z. K. (*Morph. Jahrb.*, III, 1877, pag. 68, 70, 71.)

autres. Quant aux premiers, il a apporté pour les Hirudinées la preuve que la disparition de la vésicule germinative et la transformation de la tache germinative en noyau fusiforme différencié de l'œuf se produisent déjà dans l'ovaire bien longtemps avant la ponte. Par suite, les corpuscules directeurs, qui ne se séparent du vitellus qu'après la ponte, ne peuvent avoir aucune relation avec les transformations de la vésicule germinative. Ce sont *deux processus* qui doivent être considérés comme *indépendants* l'un de l'autre.

« Tandis, ajoute Hertwig, que la transformation du noyau de l'œuf est un processus à formes variées répandu dans tout le règne animal, nous devons reconnaître que la formation des globules directeurs est limitée à quelques groupes... Il est vrai que la disparition de la vésicule germinative et la sortie des corpuscules excrétés manifestent des relations assez étroites ; mais cette relation n'est ni directe, ni surtout morphologique, puisque les corpuscules excrétés, tels qu'on les observe chez les Amphibiens, ne se forment que quelque temps après la dissolution de la vésicule germinative, aux dépens des substances, devenues inutiles, de cette dernière. »

Il me semble ressortir de toutes ces considérations que dans la formation des globules directeurs il y a deux processus distincts, associés par suite de conditions spéciales, mais qui n'ont pas l'un avec l'autre des relations nécessaires. L'un est la formation du fuseau de segmentation et la segmentation elle-même ; l'autre est l'expulsion d'une masse plus ou moins considérable de substance protoplasmique. Voici comment je comprends la signification de ces deux phénomènes superposés.

Je compare la substance protoplasmique éliminée, soit qu'elle appartienne à un globule directeur, soit qu'elle forme un corpuscule de rebut ou masse de rebut, je la compare, dis-je, aux globules dits *tardifs* qui constituent l'élimination terminale de certains œufs, celui de la plupart des Ascidiens <sup>1</sup> par exemple,

---

<sup>1</sup> Le lecteur trouvera dans la suite de ce travail quelques renseignements sur l'existence possible, chez les Ascidiens, de vraies cellules polaires ou de direction.

celui des Méduses phanérocarpes, celui de l'œuf d'hiver des Daphnoïdes ; c'est l'issue d'une masse de protoplasme plus ou moins différenciée, placée au voisinage et même au pourtour du noyau, et dont l'œuf tend à se débarrasser comme d'un reste d'élément de polarité mâle.

Quant à la transformation de la vésicule germinative ou d'une partie de celle-ci en un fuseau directeur, il est permis, je crois, de la considérer comme le résultat de l'influence de la portion d'élément mâle que possède encore l'œuf, et qui sera expulsée ultérieurement d'une manière plus ou moins complète.

C'est là un *phénomène de parthénogénèse* qui ne se distinguera de la segmentation normale que parce que le fuseau et l'amphiaster seront déplacés et poussés vers la périphérie de l'œuf par suite des contractions qui tendent à expulser la masse protoplasmique centrale, ou élément fécondateur.

Ces deux phénomènes coïncident assez souvent, mais peuvent se produire séparément. Ils correspondent à l'époque de la maturation de l'œuf. Cette dernière, en effet, dépend de deux conditions : 1° Acquisition d'une somme suffisante de substance, et peut-être aussi acquisition d'un état moléculaire et chimique particulier de cette substance ; 2° Expulsion définitive ou suffisante de l'élément mâle, afin que l'œuf, suffisamment différencié, puisse exercer sur le spermatozoïde une attraction assez grande et se trouver dans un état d'affinité convenable pour lui. On peut concevoir que ces deux conditions aient de la tendance à coïncider, et que l'œuf, arrivé à posséder la constitution moléculaire et la quantité de substance nécessaire, puisse manifester sa tendance à la division sous l'influence de l'élément mâle qu'il renferme. Si cet élément mâle était alors suffisamment représenté et s'il avait toute l'activité nécessaire, la segmentation de l'œuf pourrait être continuée et la parthénogénèse complète aurait lieu. Mais l'élément mâle, déjà amoindri par des éliminations antérieures, et d'ailleurs appelé à être éliminé et détruit par suite des phénomènes héréditaires qui ont établi la différenciation sexuelle, l'élément mâle, dis-je, devient probablement le point de départ

d'un stimulus d'excitation et de contraction du sarcode de l'œuf et est expulsé de celui-ci. Cette expulsion peut se faire suivant une direction unique, mais elle peut aussi tendre à s'effectuer suivant des directions variées. Ainsi s'expliquent les globules hyalins qui apparaissent sur des points différents de l'œuf en même temps que se produit le corpuscule de rebut. J'ai dessiné des œufs de *Lymnæus* qui en présentaient un ou plusieurs. Mais, même dans bien des cas où les globules ne sortent pas, il n'y en a pas moins des traces de cet effort d'expulsion qui tend à provoquer ainsi des saillies sur divers points de l'œuf, et plus particulièrement sur le pôle opposé à celui de la sortie du globule directeur. On dirait que la matière protoplasmique tend à sortir par les deux pôles opposés et que l'effort, aboutissant d'un côté se borne à produire sur le pôle opposé de l'œuf une accumulation protoplasmique. Peut-être faut-il ranger parmi ces cas le fait observé par Giard <sup>1</sup> sur l'*Echinus miliaris*, « en examinant sans réactifs un grand nombre d'œufs récemment pondus et non encore fécondés. L'œuf présente, dit l'auteur, deux petits cumulus d'un protoplasme plus clair que le reste de la masse vitelline. Ces deux cumulus peuvent être placés d'une façon variable l'un par rapport à l'autre, mais *très généralement* ils sont situés aux extrémités d'un même diamètre. L'un d'eux prend naissance aux dépens de l'aster frère du pronucléus femelle; cet aster devient le cumulus en question; ce cumulus produit enfin le premier globule polaire; le second naît ensuite du premier. »

On peut rapprocher de ce fait le cas dessiné par Mark dans la *fig. 39* de son beau travail déjà cité, et dans lequel un œuf de *Limax* possédant un premier archiamphiaster encore *central*, présente sur divers points de la surface des saillies lenticulaires de substance claire que Mark désigne sous le nom de *peripheral clear areal in the yolk*. C'est une explication semblable qu'il faut donner, je crois, aux cas observés par Weissmann sur *Chirono-*

---

<sup>1</sup> Giard : *Comptes rendus de l'Institut*, 9 avril 1877.

*mus*, où des globules de protoplasme clair s'observaient aux deux pôles de l'œuf.

On peut en outre trouver dans les figures puisées dans les travaux des Naturalistes qui se sont occupés de la formation des globules polaires, on peut, dis-je, trouver un très grand nombre de cas où l'expulsion des globules polaires proprement dits est accompagnée des traces manifestes d'une tendance à l'expulsion d'une masse protoplasmique, le plus souvent par le pôle opposé de l'œuf.

Je signale au lecteur les figures suivantes :

H. Fol<sup>1</sup>. Pl. VIII sur l'œuf de *Pterotrachæa*, *fig. 3, 12, 14, 15*, et particulièrement la *fig. 9*, où ce que l'auteur désigne sous le nom de *protubérance vitelline*, située au pôle opposé à celui par où sort le globule, a atteint un degré remarquable de saillie.

Mark<sup>2</sup>. Pl. I, *fig. 1, 2, 3, 4, 13, 17, 18, 19* et 27 ; Pl. II, *fig. 50* ; Pl. III, *fig. 53, 59, 63, 66*.

Hertwig<sup>3</sup>. Pl. IX, *fig. 4*, très remarquable à cet égard, et où l'on observe sur un œuf de *Pterotrachæa* la conjugaison du pronucleus mâle et du pronucleus femelle, sur le pôle animal les deux globules polaires qui viennent de sortir, et sur le pôle végétatif une grosse saillie protoplasmique, comparable à celle qu'a figurée H. Fol sur un œuf de la même espèce.

Sans multiplier outre mesure les exemples, je tiens à appeler l'attention du lecteur sur les figures que Withman<sup>4</sup> a données de l'œuf de *Clepsine marginata* dans son important Mémoire sur l'Embryologie de cet animal. Je signale dans la Pl. XII du journal anglais les *fig. 2, 3, 4, 5, 6*, qui démontrent à la surface de l'œuf une constriction péristaltique cheminant depuis l'équateur de l'œuf jusqu'au champ polaire, et qui aboutit à l'expulsion du premier globule polaire. Je signale en outre les *fig. 10, 11, 12* de la

---

<sup>1</sup> Fol ; Recherches sur la fécondation, 1879.

<sup>2</sup> Mark ; *loc. cit.*

<sup>3</sup> Hertwig ; Beiträge... (*Morph. Jahrb.*, 1878.)

<sup>4</sup> C.-O. Withman ; The embryology of *Clepsine*. (*Quarterly Journal of microsc. Scienc.*, 1878.)

même Planche, et les *fig.* 68, 69, 70, 71, qui présentent aux deux pôles opposés oral et aboral de l'œuf, des anneaux polaires ou zones de protoplasme épaissies sur leur circonférence et pouvant logiquement être considérées comme des portions que l'œuf cherche à éliminer suivant les deux extrémités de l'axe polaire. La zone orale reste à l'état d'anneau dont le rayon se réduit de plus en plus, tandis que l'anneau de la zone aborale finit par se concentrer à l'état de disque épais, la lumière centrale de l'anneau ayant disparu. A cet état, les deux masses claires forment pour ainsi dire deux globules aplatis repoussés vers la surface de l'œuf, et qui seraient sur le point d'être expulsés et éliminés. Il faut remarquer à ce sujet que les globules polaires de *Clepsine marginata* sont *extrêmement petits* et semblent ne correspondre qu'à l'*aire polaire* de l'amphiasier. La saillie protoplasmique ou cumulus qui accompagne la sortie du globule ne prend qu'une part insignifiante à la formation de ce dernier et rentre dans le sein du vitellus. Ce n'est qu'après la sortie des globules polaires que commencent à apparaître les *anneaux polaires* : l'anneau oral d'abord, l'anneau aboral ensuite. Des lignes disposées suivant les méridiens de l'œuf viennent sur chaque hémisphère converger sur l'anneau correspondant et révèlent le mouvement de concentration qui se fait vers chacun des pôles. Ces rayons, d'abord assez longs, se raccourcissent progressivement et viennent se noyer dans l'anneau correspondant. Enfin ces masses, d'abord très nettement circonscrites, acquièrent des limites diffuses quand va se former l'amphiasier du premier clivage, et se répandent vers les parties centrales de l'œuf ; quand le premier clivage est terminé, les restes des deux disques se trouvent dans la *plus grande* des deux sphères de segmentation, où ils finissent par se perdre et cessent d'être distincts. Ce sont là des phénomènes très remarquables qui avaient été déjà vus et décrits par Robin dans son Mémoire sur l'Œuf et le développement des Hirudinées, mais que Withman a mieux analysés par la méthode des coupes.

Je me borne à ajouter que sur l'œuf d'*Euaxes* fraîchement

pondu, Kowalewsky a trouvé à l'un des pôles, celui sur lequel commence le sillon de clivage, une tache elliptique claire que Withman tend à considérer comme un reste d'un anneau semblable à ceux de *Clepsine* (Withman, pag. 253), et qui, comme en *Clepsine*, passe dans la plus grosse des deux sphères de la première segmentation.

Ces faits de *Clepsine* et d'*Euaxes* peuvent, à mon avis, être invoqués comme exemples de la distinction à établir entre : 1° le clivage parthénogénétique produisant les globules polaires, et 2° l'élimination ou la *tendance* à l'élimination de cette portion différenciée du protoplasme qui représente l'élément mâle<sup>1</sup>. Ici les efforts d'expulsion sont suffisants pour donner à la segmentation parthénogénétique le caractère d'inégalité qui la caractérise, car l'aire polaire de l'amphiaster est très petite et d'une expulsion facile ; mais la force expultrice est incapable de rejeter le protoplasme hyalin de sexualité mâle et se borne à le repousser vers les deux pôles de l'œuf, où il forme les anneaux polaires. Cette faiblesse du pouvoir d'élimination est peut-être en relation avec l'état hermaphrodite de *Clepsine*, état qui est l'indice naturel d'une différenciation sexuelle plus ou moins incomplète.

J'ai fait remarquer, en soulignant les mots, qu'après le premier clivage les restes des deux disques se trouvent dans la *plus grande* des deux sphères. C'est là un fait qui mérite quelque

---

<sup>1</sup> Un fait malheureusement trop brièvement rapporté pour être clair et précis, établirait encore mieux la différence qu'il y a lieu d'admettre entre la formation des globules polaires par voie de segmentation nucléaire et l'émission simple d'une portion du vitellus à l'état de globule. Hoffmann (*Zoolog. Anzeiger*, 13 et 22, 1880), s'occupant des premiers stades du développement de quelques Poissons osseux, dit qu'*un seul* globule polaire est produit par le processus normal d'une moitié externe d'un fuseau de maturation. Il affirme d'ailleurs que, de même que la moitié interne de ce fuseau est le *noyau de l'œuf* proprement dit, de même le noyau qui est constitué par la moitié externe est le *corpuscule directeur*. Mark, en rapportant le fait (*loc. cit.*, pag. 518), se demande s'il s'agit là d'un fait de transition entre le processus où la production du globule polaire n'entraîne que la séparation d'une certaine partie du vitellus et le processus qui consiste dans l'élimination *uniquement* de matériaux nucléaires (*only nuclear material*).

attention, car il se lie probablement à ce fait très remarquable que la plus grande des deux sphères se subdivise elle-même avant la plus petite; que, de ses deux filles, l'une plus grande renfermera les restes apparents des disques, et que cette dernière ou petite fille de l'œuf présentera dans toute la suite du développement une tendance à se segmenter *bien supérieure* à celles des autres sphères et produira une très grande partie de l'ectoderme, et en particulier tous les neuroblastes et tout le mésoderme. J'aurai d'ailleurs à revenir, à propos de la *segmentation inégale*, sur ce fait très remarquable, qui me semble un argument sérieux en faveur de cette idée, que les disques polaires accusent la tendance à l'élimination d'un élément désintégrant ou mâle.

Je pourrais encore accumuler les faits démontrant cette tendance de l'œuf à expulser non seulement les globules directeurs, mais encore des portions de protoplasme par différents points de la surface du vitellus et plus particulièrement par le pôle opposé à celui par où s'effectue la sortie des globules directeurs.

Je me borne encore à rappeler combien les faits décrits par moi chez *Buccinum undatum*, dans la première partie de ce Mémoire, sont de nature à démontrer l'existence de ce mouvement d'expulsion. Les dessins que j'ai donnés, et notamment les *fig. 3, 4, 5, 7, 8, 9, 9 bis, 11, 12, 13, 14, 15, 16*, démontrent suffisamment, à mon avis, que, même en admettant dans ces œufs la formation d'ailleurs probable de globules directeurs avec phénomènes kinétiques, on ne saurait méconnaître l'existence d'un effort d'expulsion qui est *hors de proportion* avec les phénomènes ordinaires de la simple formation de globules de direction, et qui s'adresse à bien d'autres parties qu'à un petit amas nucléaire entouré d'une mince couche de protoplasme.

Je considère donc comme suffisamment établi le fait de l'existence d'un effort d'expulsion indépendant de la formation de l'archiamphiaster, et je désire montrer maintenant combien la notion d'une superposition ou d'une coïncidence des deux processus : 1° élimination d'une portion du vitellus; 2° segmentation parthénogénétique de la cellule ovulaire, combien, dis-je, cette

notion jette de clarté dans l'explication des phénomènes observés et répond aux difficultés que j'ai signalées plus haut, et dont quelques-unes ont frappé les naturalistes qui, comme Fol et Mark, sont disposés à ne voir dans le globule polaire qu'une simple formation cellulaire. J'espère répondre ainsi d'une manière satisfaisante au desideratum nettement formulé par Mark (*loc. cit.*, 1881, pag. 555) en ces termes : « Aucune interprétation physiologique ne donne quelque explication du *trait* le plus caractéristique du globule polaire, à savoir : sa nature cellulaire. Évidemment *aucune théorie entièrement satisfaisante* ne peut éclairer la signification de ce fait. Même dans le cas où l'on viendrait à établir que la fonction actuelle du globule est de nature à pouvoir être remplie sans qu'il acquière la condition d'une cellule, il n'en serait pas moins inutile de tenter d'élucider sa complète signification sans reconnaître l'importance de ce *trait* particulier. La *constance* de ce caractère morphologique conduit à l'une des deux conclusions suivantes : Ou bien il y a dans la fonction actuelle du globule telle particularité à laquelle satisfait le mieux une structure cellulaire ; ou bien c'est simplement l'héritage d'un premier état dans lequel la cellule polaire avait pu avoir une signification fonctionnelle différente de celle à laquelle elle répond actuellement. »

Avec les données qui sont actuellement entre les mains du lecteur, une explication physiologique suffisante peut être donnée de la signification du globule polaire. Sous l'influence de l'élément mâle représenté par une portion du vitellus qui est en contact avec la vésicule germinative, celle-ci subit une première segmentation. Un fuseau et des asters se produisent. Mais en même temps le sarcode de l'œuf, stimulé par la présence de l'élément mâle, se contracte fortement pour éliminer ce dernier. Les parties centrales de l'œuf, comprimées, tendent à s'échapper, soit suivant une direction unique, soit suivant deux directions opposées correspondant au même diamètre, soit encore suivant plusieurs directions variées. Dans tous les cas, l'archiamphiaster,

entraîné comme portion centrale, est forcé de s'engager dans la direction où se trouve la moindre résistance ou qui est la plus conforme à la résultante générale des contractions du vitellus. L'amphiaster est ainsi vivement poussé vers la périphérie en même temps que la substance vitelline mâle, et vient produire avec elle ce cumulus parfois si accentué dont j'ai cité tant d'exemples. L'amphiaster, entraîné par cette force vive d'expulsion, s'enfonce même dans le cumulus, et c'est ainsi que le centre ou aire polaire de l'aster interne vient butter contre la surface du vitellus et occuper la partie la plus externe du globule polaire jusqu'à ce que ce dernier soit détaché. « Il semble, dit avec juste raison H. Fol, que l'amphiaster soit en quelque sorte expulsé, poussé par une *vis à tergo*, au lieu d'agir comme deux centres d'appel. »

Ainsi s'explique naturellement cette condition anormale de la division cellulaire, qui n'a pas peu embarrassé les embryologistes.

Mais, tandis que l'amphiaster est ainsi maintenu dans cette situation excentrique, le travail de division cellulaire se poursuit, et le plan de clivage s'établit naturellement et forcément sur l'équateur du fuseau de direction. De là, la division de l'œuf en deux sphères, dont l'une, très petite par rapport à l'autre, renferme à la fois l'aster externe et une portion de l'élément mâle ainsi éliminé. Telle est la première segmentation parthénogénétique. Dès que les deux sphères sont séparées, l'élément nucléaire, soustrait à cette expulsion, reprend la position centrale dans le globule polaire. Mais une quantité suffisante de l'élément mâle adhérente à l'archiamphiaster n'étant pas éliminée par cette première expulsion, une seconde se produit dans les mêmes conditions ; et ainsi se trouve formé le second globule polaire. L'élimination de l'élément mâle étant suffisante, l'œuf reprend son état statique normal, l'aster interne rentre dans le sein de l'œuf et gagne les régions centrales du vitellus.

Cet enchaînement de phénomènes et de causes tel que je le présente, répond, me semble-t-il, aux difficultés signalées plus haut. Elle permet de comprendre en effet comment l'archiamphiaster, formé normalement au centre de l'œuf et destiné à être suivi

d'une segmentation égale ou à peu près égale du vitellus, est brusquement déplacé vers les parties périphériques pour donner naissance à une segmentation extrêmement inégale. Cet enchaînement explique également comment l'archiamphiaster, poussé parfois par une force perpendiculaire à son axe longitudinal, peut être porté jusqu'au voisinage de la surface du vitellus dans une direction parallèle à cette surface. Saisi d'abord dans ce mouvement général qui tend à produire ce que j'ai appelé le *cône de soulèvement*, il peut conserver une direction perpendiculaire à celle qu'exige l'expulsion du globule. Mais arrivé près de la surface, dans ce point où la cheminée et le courant se rétrécissent pour former le *cône d'expulsion*, l'archiamphiaster, saisi par les contractions plus prochaines du sarcode, est forcé de *basculer* et de présenter un de ces asters à la surface, tandis que l'autre reste tourné vers le centre. La direction définitive devient ainsi perpendiculaire à sa direction primitive.

L'ensemble de ces faits permet également d'expliquer cette succession de deux premières segmentations faites suivant des plans parallèles, car la direction de l'axe des deux premiers amphiassters est forcément déterminée par les contractions expultrices du sarcode.

Le globule polaire, une fois expulsé, deviendra une cellule ovulaire dans laquelle les deux polarités sexuelles seront représentées et où même l'élément mâle ou diviseur pourra, dans bien des cas, être dans des proportions relativement grandes. Il devrait donc y avoir en lui tendance à la division, et c'est en effet ce qui a lieu. Dans bien des cas, le globule polaire expulsé perd rapidement sa signification, sa vitalité ; sa substance nucléaire reste diffuse, et il tend rapidement à se désagréger ou à se dissoudre. Mais dans d'autres cas où il sort plus volumineux, où il a peut-être entraîné une certaine dose de lécithé suffisante pour entretenir sa vie pendant quelque temps, il se produit des phénomènes remarquables de segmentation et le nombre des globules se multiplie. C'est en effet le cas des gros globules de certaines Hiru-

dinées (*Nephelis*<sup>1</sup>) et de certains Mollusques gastéropodes (*Buccinum*, *Lymnæus*), ainsi que j'en ai dessiné des exemples. Et ce qu'il y a de remarquable, c'est que cette segmentation, produite sous l'influence d'un élément diviseur en excès, donne lieu à des globules *entièrement isolés* les uns des autres, et incapables de constituer une vraie morula, un vrai blastoderme.

Mais, d'autre part, que se passe-t-il au contraire dans la grosse sphère de segmentation à laquelle est réservé le nom d'œuf? Privée d'une quantité suffisante de son élément diviseur, et malgré qu'elle ait en sa possession une masse considérable de protoplasme et de lécithe, elle reste une et indivise jusqu'à ce qu'une dose suffisante d'élément diviseur lui ait été fournie par un autre organisme.

Bien plus, si l'élément diviseur ne lui est pas apporté dans un délai assez court, cette masse, relativement si bien pourvue, va perdre son activité vitale spéciale, sa signification de cellule reproductrice, et va disparaître, soit par désagrégation et décomposition simple, soit en acquérant la signification inférieure d'élément de nutrition.

Il y a là un contraste vraiment remarquable, qui ne me paraît pas avoir attiré l'attention des observateurs, et qui mérite bien qu'on en cherche la signification et la portée. D'une part un petit globule appelé à être un organe inutile et à disparaître, mais qui malgré sa pauvreté en éléments nutritifs manifeste encore pendant quelque temps une vie active par l'acte le plus caractéristique et le plus puissant de la vie cellulaire, c'est-à-dire la segmentation; et d'autre part une sphère volumineuse appelée à un développement considérable, riche en substance nutritive, qui reste stationnaire, et ne manifeste qu'un état d'inactivité et de sommeil vital finissant par aboutir à *bref délai* à la désagrégation et à la mort.

Tel est le contraste, et nous devons en tirer quelques déductions.

1° Il y a, dans le globule polaire, présence et même souvent

---

<sup>1</sup> Robin; Mémoire sur les globules polaires de l'ovule. (*Journal de la Physiologie* de Brown-Sequard, tom. V, 1862.)

excès de l'élément mâle ou diviseur à côté de l'élément femelle ou unissant; 2° L'œuf, après l'expulsion des globules polaires, n'est pas une cellule complète, puisqu'elle n'est pas susceptible, comme *toutes* les cellules vraiment vivantes, de se multiplier par division; ce qui lui fait défaut, c'est une proportion suffisante d'élément diviseur; 3° Toute cellule capable de se diviser, c'est-à-dire toute cellule complète, renferme à la fois l'élément diviseur et l'élément unissant, dans des proportions convenables.

Avant de mettre fin à ces considérations sur le globule polaire, je tiens à énoncer ici un rapprochement qui s'est présenté naturellement à mon esprit et qui pourrait bien jeter quelque lumière sur les causes qui déterminent le type de la segmentation. Nous avons vu que les embryologistes qui se sont occupés du processus de formation du globule polaire n'ont pu s'empêcher d'y voir une segmentation inégale. Tout en insistant sur les différences qui séparent dans une certaine limite ces deux ordres de processus, je suis loin de me refuser à ce rapprochement, et je me trouve conduit par là même à me demander si les mêmes causes, ou du moins des causes analogues dans les deux cas, ne président pas à l'inégalité de volume et de composition des sphères.

Ne suffirait-il pas, pour expliquer cette singulière disposition dans les segmentations inégales, de supposer qu'elle est due à des degrés moins avancés de la sexuation de l'œuf, et qu'elle s'est d'abord produite dans des œufs chez lesquels l'élimination de l'élément mâle était encore incomplète, quoique suffisante pour déterminer un certain degré de polarité sexuelle et une affinité relative vis-à-vis de l'élément de polarité contraire, c'est-à-dire pour une fécondation? Ce dernier phénomène apportant à l'œuf une dose d'élément mâle qui peut dépasser d'une quantité très faible la proportion voulue pour la constitution normale et bien équilibrée de l'œuf fécondé, il peut en résulter des efforts d'expulsion de même nature que ceux qui provoquent la séparation des globules polaires, mais de moindre intensité. Par là serait produite l'inégalité des sphères des premiers stades. Cette inéga-

lité offre d'ailleurs des degrés très différents, que pourraient expliquer aussi les degrés variés de sexualisation de l'œuf résultant des différences dans la valeur des éliminations préalables.

Il est encore clair que la quantité relative d'élément mâle apportée à l'œuf par le spermatozoïde peut, de son côté, avoir une influence notable dans le phénomène, et qu'un spermatozoïde relativement gros et riche en substance active de polarité mâle peut placer l'œuf fécondé dans des conditions telles, qu'après la conjugaison des deux éléments un léger excès de l'élément mâle provoque des efforts d'élimination capables de causer une certaine inégalité dans la segmentation.

Cette dernière cause peut avoir son influence ; mais les phénomènes si généraux de segmentation inégale qui président à la formation des globules polaires sont de nature à faire penser que c'est *surtout* dans l'œuf lui-même qu'il faut rechercher la cause de la segmentation inégale. Si l'explication que j'essaie d'en donner ici avait quelque fondement, il en résulterait que les œufs chez lesquels on l'observe seraient dus à une élimination plus ou moins restreinte de l'élément mâle ou désintégrateur dans le processus de sexualisation. Ces œufs occuperaient donc des situations intermédiaires diverses entre les œufs à polarité sexuelle complète et les œufs encore neutres ou parthénogénétiques ; conséquemment, on pourrait trouver peut-être quelque appui pour la théorie dans l'examen des groupes à segmentation inégale ; car si ces groupes présentaient des tendances marquées à la parthénogenèse et à l'hermaphroditisme, nous serions bien obligés de reconnaître que chez eux le processus sexualisateur est loin d'avoir atteint toute son activité et tout son perfectionnement. Je ne puis me livrer ici à cet examen complet, mais il m'est possible de donner quelques indications propres à faire naître dans l'esprit des impressions assez favorables à la thèse ci-dessus.

Il y a peut-être lieu d'être frappé de ce que, pour ne parler que des segmentations totales, les Nématodes, les Némertiens, les Échinodermes, chez lesquels la différenciation sexuelle est si générale, offrent généralement aussi une segmentation presque

toujours égale ; tandis que les Cténophores, les Mollusques, les groupes de Vers, chez lesquels l'hermaphroditisme est la règle (Oligochètes, Hirudinées, Turbellariés) ou le cas très fréquent, sont remarquables aussi comme types de segmentation inégale. On peut y ajouter encore les Amphibiens, chez lesquels les traces d'hermaphroditisme sont loin d'être rares.

Il est remarquable aussi que les Arthropodes et les Rotifères, chez lesquels la parthénogénèse est si fréquente, possèdent des types de segmentations très inégales, car, tandis que chez les Rotifères la gastrulation se fait par le mode épibolique ordinaire, la segmentation centralécithale des Arthropodes me semble devoir être justement considérée comme une épibolie indirecte dans laquelle la segmentation de la petite sphère claire, rendue très précocce par l'importance relative de l'élément désintégrateur, a précédé même l'expulsion centrifuge de cette petite sphère.

Il est vrai que, si nous voulions entrer dans le détail des groupes, nous nous trouverions en présence de difficultés pour le moment insolubles. Les causes qui influent sur la régularité ou l'irrégularité de la segmentation sont peut-être multiples, et il est difficile dans ce cas de discerner dans l'ensemble l'influence de chacune d'entre elles. D'ailleurs l'étude de tous les œufs est loin d'être faite au point de vue auquel je me place ici. Il convient de se rendre compte d'une manière exacte des conditions dans lesquelles se trouvent les œufs de chaque groupe et même de chaque espèce au point de vue des éliminations qui précèdent ou accompagnent la maturation et la fécondation. Ce n'est que quand cette étude aura été bien faite que l'on pourra sérieusement juger de la justesse des vues que je mets en avant. Ces données, une fois acquises, permettront, sans aucun doute, d'expliquer bien des exceptions et d'apprécier la cause des faits anormaux. C'est ainsi, par exemple, que la segmentation égale de la plupart des Tuniciers, qui sont cependant hermaphrodites, et celle du Chiton, qui appartient au groupe des Mollusques, constituent des exceptions qu'il est possible d'expliquer par la richesse des éliminations dans les deux cas. On connaît en effet la double et

peut-être la triple élimination de l'œuf des Tuniciens ; et quant au Chiton, je viens de m'assurer, par des observations faites à la Station zoologique de Cette, que les singulières pointes qui recouvrent l'œuf, et décrites par Ihering, sont bien réellement des éléments éliminés du sein du vitellus. Je ne crois donc point téméraire d'avancer que la proportion d'élément désintégrant qui se trouve dans l'œuf, et dont celui-ci *aurait de la tendance* à se débarrasser par expulsion, peut avoir une influence réelle sur le caractère plus ou moins irrégulier de la segmentation.

Cette conception peut encore nous donner l'explication de certains faits, et de la gastrulation par épibolie par exemple. Elle permet de se rendre compte en effet de la segmentation plus rapide de la sphère claire qui sera appelée à fournir l'épiblaste ; cette sphère, comprenant la plus grande portion de l'élément désintégrant, sera naturellement le siège d'une segmentation plus rapide et d'une multiplication plus active.

On pourrait y trouver également une conception de l'œuf méroblastique, chez lequel la situation excentrique de l'élément désintégrant uni à l'élément intégrant, comme dans le cumulus du globule polaire, sera devenue l'état statique par suite d'une longue hérédité.

Enfin, quant aux variétés que l'on observe dans les types de la segmentation inégale, elles ne sont point en réalité la source de difficultés pour la théorie que j'expose, ainsi qu'il pourrait le paraître au premier abord. A cet égard, on peut dire qu'il y a deux types bien distincts : l'un qui s'observe chez le Lapin, chez les Mollusques gastéropodes et acéphales, etc., et dans lequel l'inégalité se manifeste dès le premier stade, l'une des sphères étant grosse et granuleuse et l'autre petite et claire ; l'autre type, qui se trouve chez *Rana*, chez les Cténophores, chez les Ptéropodes, etc., et dans lequel les sphères des premiers stades sont égales, l'inégalité ne survenant que dans la division de ces premières sphères c'est-à-dire au deuxième ou troisième stade.

Cette différence peut tenir simplement à ce que, dans le premier type, l'axe du premier fuseau de segmentation se confond avec

l'axe de direction des contractions destinées à repousser du centre l'élément désintégrant. Dans le second cas, au contraire, l'axe du premier fuseau ou les axes des 2<sup>e</sup> ou 3<sup>e</sup> premiers fuseaux sont dans un plan perpendiculaire à l'axe des contractions qui déplacent le même élément mâle ou désintégrateur.

Ces deux conditions ne sont point d'ailleurs de simples vues de l'esprit, car elles se trouvent réalisées l'une et l'autre dans les processus d'expulsion du globule polaire, que l'on peut rationnellement considérer comme une segmentation très inégale due à un puissant effort d'expulsion. Nous avons vu en effet que, tandis que l'axe du fuseau de l'archiamphiasier se confond le plus souvent avec la direction de la voie d'expulsion du globule polaire, il arrive assez souvent aussi que l'axe du premier ou même peut-être les axes des deux premiers fuseaux se trouvent d'abord dans une direction perpendiculaire à la ligne d'expulsion de ce globule. Mais, dans ce cas, les efforts d'expulsion plus énergiques et plus vifs parviennent à redresser la direction de l'axe des fuseaux, tandis que les faibles efforts de *décentration* de la segmentation inégale sont incapables d'atteindre le même résultat; et l'inégalité des sphères ne peut se manifester que lorsque, par suite de la variation normale et successive des plans de clivage, l'axe du fuseau directeur des sphères déjà formées se confond avec la direction des efforts destinés à déplacer, à chasser du centre l'élément désintégrateur ou protoplasmique. Les sphères de segmentation sont alors placées, chacune en particulier, dans la condition de l'œuf de Mollusque, ou œuf du premier type de segmentation inégale.

La segmentation inégale et la formation des cellules polaires seraient donc des phénomènes de même nature qui présenteraient ce caractère commun, que la formation du fuseau directeur serait accompagnée d'efforts produits par le sarcode de l'œuf, pour expulser une portion de l'élément désintégrant. Mais il y aurait entre les deux ordres de phénomènes la différence suivante: Dans l'expulsion du globule polaire, la proportion à rejeter de l'élément désintégrant étant plus importante, les efforts

éliminateurs sont assez énergiques, non seulement pour donner au fuseau une situation excentrique, mais encore pour appliquer violemment une des aires terminales du fuseau contre la surface du vitellus et pour en provoquer même la saillie. Dans la segmentation inégale, l'effort d'expulsion, déjà bien affaibli, se borne à porter le fuseau dans une situation excentrique dont le degré d'excentricité est probablement relatif à l'excès d'élément désintégrant qui provoque les efforts d'expulsion.

Dans la segmentation égale et régulière, l'élément désintégrant se trouvant dans une proportion rigoureusement exacte et convenable avec l'élément d'intégration, tout effort d'expulsion est supprimé et la segmentation revêt les caractères simples et généraux de la division des éléments cellulaires ordinaires. Mais on conçoit que cette proportion exacte et rigoureuse se réalise avec quelque difficulté dans l'œuf fécondé, parce que deux éléments d'origines différentes sont appelés à y concourir, et il n'est pas étonnant que les segmentations vitellines *parfaitement* égales soient au fond très rares et peut-être n'existent pas, tandis que les segmentations inégales sont en réalité très répandues, se rencontrent dans tous les groupes et s'y présentent avec des variations infinies dans le degré.

Dans la segmentation inégale, il est de règle très générale que les *grosses* sphères des premiers clivages soient constituées par une masse très riche en lécithé et aient une division tardive et lente, tandis que les *petites* sphères sont constituées par du protoplasme clair et se divisent promptement. Or il est un fait dont j'ai déjà parlé rapidement quand je me suis occupé de la signification des anneaux polaires de *Clepsine*, et sur lequel j'éprouve le besoin de revenir à propos de la segmentation inégale. Il est en effet remarquable que chez *Clepsine* le premier clivage après fécondation donne naissance aussi à deux sphères inégales. Mais cette inégalité ne porte que sur le *volume* des deux sphères et non sur leur *composition*, ce qui constitue une différence notable entre ces sphères et les sphères du premier clivage, dans l'immense

majorité des segmentations inégales. Or ce premier clivage inégal de *Clepsine* et les circonstances qui l'accompagnent sont extrêmement dignes d'attention, car elles sont de nature à jeter une vive lumière sur les causes qui président à la segmentation inégale et à la formation des globules polaires. Aussi demanderais-je au lecteur la permission d'analyser avec soin et d'interpréter les phénomènes observés et dessinés par Withman.

Je fais d'abord remarquer que l'émission du premier globule polaire est la conséquence de l'expulsion excentrique d'un archiamphiasier dont l'axe arrive près de la surface de l'œuf dans un état si prononcé d'obliquité qu'on peut en conclure que cet axe, primitivement perpendiculaire à la résultante des forces d'expulsion, a dû être redressé par celles-ci. Nous avons déjà vu des faits semblables, et je n'ai pas besoin d'insister. Je renvoie seulement à la *fig.* 62 de Withman.

On ne peut apprécier la direction du second archiamphiasier (*fig.* 63 et 66), car, étant resté sous l'influence des forces expulsives et n'ayant pu regagner le centre de l'œuf, il a conservé une direction peu différente de celle qu'avait le premier archiamphiasier au moment où le premier globule s'est détaché.

Les deux archiamphiasiers, ou *amphiasiers parthénogénétiques*, peuvent donc avoir eu primitivement deux axes perpendiculaires l'un à l'autre, et si les plans des deux clivages ont été parallèles, c'est que très probablement les forces d'expulsion ont ramené l'axe des deux fuseaux dans la même direction.

Les efforts d'expulsion qui continuent après la sortie des globules polaires achèvent d'amener à la surface des deux pôles de l'œuf les anneaux polaires formés de protoplasme clair, l'anneau oral d'abord, l'anneau aboral ensuite. Cet ordre d'apparition est entièrement rationnel, car la sortie des globules polaires par le pôle oral a déjà manifesté que vers ce pôle se trouvait la moindre résistance, ou bien encore la résultante des plus grands efforts d'expulsion.

Alors commence le premier clivage de l'œuf fécondé; l'axe du premier fuseau est d'abord parallèle à celui du premier fuseau par-

thénogénétique avant son mouvement de bascule, ce qui semblerait dénoter dans les trois premiers fuseaux une direction alternativement perpendiculaire qui se concilie bien avec les conditions des segmentations régulières. En outre, l'amphiaster est dans le centre de l'œuf, et tout semblerait devoir conduire à une première segmentation régulière en deux sphères égales par le volume aussi bien que par la composition ; mais ce premier amphiaster présente dès son origine une *obliquité de direction* très remarquable (*fig. 72, 73, 74* de Withman), ayant le même sens que celle du premier archiamphiaster, quoique beaucoup moins prononcée. Si, comme il est légitime de le penser, le mouvement de bascule du premier archiamphiaster est dû aux efforts d'expulsion qui le portent à la surface de l'œuf et le font saillir, on est en droit de penser que l'obliquité de l'amphiaster du premier clivage est due à la même cause, mais d'une intensité bien moindre. L'affaiblissement de cette cause expultrice est d'ailleurs démontré par la rentrée progressive des disques polaires dans l'intérieur du vitellus, d'où ils avaient été chassés. Les limites de ces disques deviennent en outre moins nettes et moins précises, et leur individualité, comme élément sexuel figuré et délimité, semble s'affaiblir progressivement (*fig. 72, 73, 74, 75, 76* de Withman). C'est probablement à l'expulsion préalable des globules polaires, ainsi qu'à cette *diminution* de signification sexuelle des disques, qu'il faut attribuer l'affaiblissement des efforts d'expulsion. Je dis *diminution* et non point *perte* et *anéantissement*, car les faits ultérieurs sont de nature à nous démontrer que l'influence des disques comme élément désintégrant persiste encore quelque temps d'une manière évidente.

Mais il est à remarquer que les forces d'expulsion, en faisant basculer l'axe de l'amphiaster sur une de ses aires polaires, rejettent l'équateur du fuseau un peu *en dehors* du centre de l'œuf, de telle sorte que le plan de clivage, qui passe forcément par cet équateur, se trouve dévié latéralement et tend à diviser l'œuf en deux parties inégales, dont l'une, plus grosse, renferme la plus grande partie, si ce n'est la totalité, des anneaux polaires, tandis

que l'autre, plus petite, n'en renferme que des portions peu importantes ou même pas du tout.

Eh bien ! il y a ceci de très remarquable dans ce cas que, contrairement à ce qui a lieu dans les segmentations inégales, la plus grosse des deux sphères, celle dans laquelle est restée la substance des anneaux polaires, se divise *avant* la plus petite. De plus, elle se divise à son tour comme l'œuf en deux sphères inégales, dont la plus volumineuse conserve les restes des anneaux polaires; et il est encore très remarquable que cette sphère fille se distinguera des trois autres sphères par une précocité remarquable de segmentation qui s'étendra, pendant une longue série de fractionnements, aux générations de cellules qui en proviendront et qui constitueront *tout le mésoderme* et une *grande étendue de l'ectoderme*.

Ces faits méritent d'autant plus notre attention qu'ils permettent de dégager la vraie cause de la segmentation inégale des causes qu'on lui a jusqu'ici attribuées. En présence de la segmentation plus rapide de la petite sphère claire et de la segmentation lente et tardive de la grosse sphère obscure et riche en lécithé des segmentations inégales, on a l'habitude d'expliquer le contraste par cette considération que la précocité et la rapidité de la segmentation est en raison inverse de la quantité de lécithé que renferment les sphères de segmentation. C'est là une explication superficielle et non satisfaisante, à laquelle on peut avantageusement substituer celle que j'expose ici.

Le fait de *Clepsine* en effet vient renverser cette explication, en montrant une segmentation très inégale, très caractérisée, et se reproduisant fidèlement, pendant une longue série de stades de clivage, avec des sphères de segmentation qui ne diffèrent pas entre elles par la richesse en lécithé, mais qui présentent ce fait très remarquable que les sphères où la segmentation présente la plus grande activité sont celles où l'on peut constater clairement la présence de petites masses de protoplasme (les anneaux polaires) dont l'œuf avait *tenté* de se débarrasser et qui sont rentrées dans son sein, tout en se localisant dans certaines sphères. Quant à la cause de cette localisation, nous la connaissons; elle

résulte même de ce que les efforts expulseurs de l'œuf sur cet élément protoplasmique ont déplacé le premier fuseau et le premier plan de clivage. Ajoutons enfin, comme conclusion dont il me paraît difficile de nier la justesse, que la signification d'élément désintégrant que j'attribue aux anneaux polaires ressort clairement des phénomènes très actifs de division qui se limitent d'une manière très distinctement exclusive aux sphères de segmentation où s'est localisée et confinée la substance de ces anneaux.

Il n'est pas inutile d'ajouter que, chez *Euaæes*, Kowalevsky a trouvé sur le pôle où *commence* le sillon de clivage une tache elliptique claire, que Withman regarde comme un reste d'un anneau semblable à ceux de *Clepsine*, et qui, comme ce dernier, passe dans la plus grosse des deux sphères de la première segmentation, et ainsi de suite.

Il ressort donc clairement de cette étude que les éléments lécithiques ne sont pas par eux-mêmes les causes du retard dans la segmentation ; mais cette circonstance, que les parties de l'œuf riches en lécithes se segmentent plus tardivement que les autres, est seulement propre à nous révéler une sorte d'antagonisme entre les portions protoplasmiques de signification mâle de l'œuf et les parties lécithiques de l'œuf ; aussi voyons-nous les éléments mâles se dégager sous forme de masses claires, hyalines et très pauvres en grains lécithiques. Ainsi en est-il des globules polaires, qui, riches en éléments désintégrants, emportent avec eux si peu d'éléments nutritifs qu'ils sont appelés à une mort rapide. C'est d'ailleurs là une simple remarque que je fais en passant, et qui n'a d'autre but que de me permettre de formuler cette conclusion : que si les parties de l'œuf riches en lécithes se segmentent tard et lentement, c'est qu'elles sont pauvres en éléments désintégrants, et que cette pauvreté pourrait bien provenir de ce que l'antagonisme entre les parties riches en lécithes et l'élément désintégrant *hâte* l'élimination de ce dernier.

Une dernière réflexion avant de clore cette étude de la segmentation inégale. Si mes vues ont quelque fond de vérité,

il en résulte que, dans la segmentation inégale, l'élément mâle de l'œuf prend *surtout* place dans l'ectoderme et l'élément femelle dans l'entoderme. On peut donc dire que les deux feuillet ont, à l'origine, deux sexualités différentes, ou tout au moins représentent la prédominance des deux sexualités. Mais est-ce à dire, comme l'a prétendu Éd. van Beneden, que l'élément mâle soit un produit ectodermique et l'élément femelle un produit entodermique ? Nullement. Ces deux polarités sexuelles des deux feuillets n'appartiennent qu'aux premières phases du développement blastodermique. Elles pourraient tout au plus être un indice que dans les premières phases du développement phylogénique du règne animal la loi de van Beneden a pu être une vérité ; et c'est peut-être là une explication de ce fait que, d'une manière assez générale, les éléments sexuels prennent naissance dans le mésoderme, c'est-à-dire dans un feuillet dont l'apparition a été et est postérieure à celles des deux feuillets primordiaux, et auquel les observations embryologiques semblent devoir de plus en plus faire attribuer, soit dans le passé, soit dans le présent, une origine mixte, c'est-à-dire puisée dans les deux feuillets primitifs avant ou après leur séparation.

Je clos là cet examen des forces qui président à la formation de la segmentation inégale et des globules polaires. Peut-être aurai-je répondu dans une certaine mesure, en m'y livrant, à l'attente exprimée par Mark dans un passage déjà cité de son étude sur l'œuf de *Limax campestris*, alors que, parlant de la coalescence du corpuscule aréal de l'aster externe avec l'enveloppe de la cellule polaire, il ajoutait : « Il est possible que cette particularité serve un jour à une meilleure intelligence des forces mises en œuvre dans la division cellulaire ».

Si nous recapitulons maintenant les divers groupes de globules qui sont éliminés de l'ovule depuis l'époque de sa vie de cellule asexuée jusqu'au moment où il atteint la dignité complète et la signification d'œuf, nous voyons qu'il peut y avoir :

1° Des *globules précoces* ou *du début* qui constituent générale-

ment les éléments du follicule et qui donnent, pour ainsi dire, la première impulsion à la marche de la cellule vers la sexualité.

2° Des globules plus ou moins *tardifs* qui se forment parfois bien avant l'époque de la maturité, mais qui s'éliminent seulement à une époque assez tardive et parfois très voisine de la maturité. Ils sont tous formés, comme les globules précoces, par simple différenciation au sein du protoplasme, et sans phénomènes de karyokinèse. Ce sont les globules *tardifs proprement dits*.

3° Des globules qui sont contemporains de la période de maturité complète et dont l'élimination accentue dans l'œuf une attraction très prononcée pour un élément mâle venu d'une autre cellule ou même d'un autre organisme. Ce sont les globules de *maturation parfaite*. La plupart de ces globules sont dus à des phénomènes de division cellulaire et forment les globules polaires proprement dits.

Il s'agit de considérer en quelques mots quelles sont les relations spéciales de ces trois sortes de globules avec les œufs des divers groupes d'animaux, et quels sont les rapports qu'affectent entre eux ces trois espèces de globules.

Il convient de dire d'abord que ces trois espèces de globules éliminés sont loin de se rencontrer toujours et même souvent dans un même œuf; les globules précoces sont généralement très répandus; ils constituent souvent de très bonne heure une enveloppe autour de l'œuf. On les a trouvés dans les œufs d'Ascidiens, dans les œufs de tous les Vertébrés, dans les œufs de quelques Mollusques, quelques Annélides, des Géphyriens, des Arthropodes, etc. Dans bien des cas, on ne les aperçoit pas, ou ils sont passés inaperçus, car ils ne constituent pas toujours une enveloppe complète, mais forment seulement à la surface de l'œuf des masses irrégulièrement disséminées de substance protoplasmique granuleuse qui peut revêtir même parfois une forme diffuse et irrégulière, assez comparable à celle de la substance excrétée ou voile de l'œuf mûr des Amphibiens et des Sauropsidés. Cette dernière

forme se trouve particulièrement chez les Aranéides et les Myriapodes.

Dans d'autres cas, ces globules disparaissent de très bonne heure, étant comprimés entre l'œuf et la capsule dans laquelle celui-ci est enfermé et étant dissociés et résorbés.

2° Les globules plus ou moins tardifs sont représentés par la couche des globules celluloïdes ou cellules granuleuses des Ascidiens, probablement par les globules de la Coque décrits par Weissmann <sup>1</sup> dans l'œuf d'hiver des Daphnoïdiens (Cladocères). On pourrait placer aussi dans ce groupe la couche si singulière décrite par Ihering <sup>2</sup> sur les œufs de *Chiton*, et à laquelle il donne le nom de chorion ; mais il est possible que cette couche doive être regardée comme appartenant plutôt aux éliminations précoces. Elle fait défaut chez l'œuf jeune entouré d'une membrane anhiste ou capsule qu'Ihering appelle follicule, et elle prend ultérieurement naissance entre le follicule et le vitellus. Plus tard, elle subit des modifications qui lui donnent des formes plus ou moins étranges. Ihering pense, il est vrai, que ce chorion est sécrété par le follicule. Mais l'analogie est bien plus favorable à l'idée qu'il est une élimination plus ou moins tardive du vitellus. Et d'ailleurs l'examen microscopique du chorion de *Chiton fascicularis* permet de soupçonner la formation de cette enveloppe par transformation de globules ou cellules qui ne sauraient être le produit d'une membrane ou capsule anhiste. Je répète que je viens de m'assurer, par l'examen microscopique, que les cellules coniques qui forment l'enveloppe si curieuse de l'œuf de *Chiton squamosus* ont réellement pour origine des éléments éliminés du sein du vitellus. Ihering pense que la coque épaisse, cartilagineuse et transparente des œufs des Trochides doit être comparée au chorion des Chitonides.

Dans ce groupe des globules *tardifs*, il faut comprendre les

<sup>1</sup> Weissmann ; Beiträge zur Naturgesch. d. Daphnoïden. (*Z. f. w. Z.*, 1877.)

<sup>2</sup> Ihering ; Beiträge zur Kenntniss der Anat. don Chiton. (*Morph. Jahrbuch*, IV, 1878.)

vésicules hyalines périphériques décrites par Giard <sup>1</sup> sur les œufs de Méduses phanérocarpes au moment de leur maturité.

Je crois devoir ranger dans ce même groupe les globules formés dans l'œuf de l'*Asellus aquaticus* et observés par Henneguy <sup>2</sup>. On sait en effet que cet observateur a vu deux ou quatre globules se détacher du vitellus, mais sans pouvoir constater leurs rapports avec la vésicule germinative.

Dans la troisième catégorie, ou globules de maturation parfaite, sont compris d'abord les globules polaires proprement dits, ou corpuscules directeurs, dont l'expulsion est accompagnée de phénomènes de clivage parthénogénétique. Mais il y a lieu de se demander quelle est la place à donner à d'autres éléments rejetés, dont l'élimination définitive est également contemporaine de la maturation, mais dont la formation n'est point accompagnée de phénomènes kinétiques. Je fais ici allusion aux globules polaires des Insectes, au voile des Amphibiens, au noyau vitellin des Aranéides et des Myriapodes, etc.

Il faut remarquer qu'il y a entre les globules ou masses éliminées des deux premières catégories (*précoces* et *tardifs*) et les globules polaires proprement dits, ou globules de *maturation parfaite*, une différence notable dans le processus d'expulsion ou d'élimination. Pour les premiers, la vésicule germinative reste au centre de l'œuf, et les globules ou masses éliminées s'éloignent d'elle suivant un mouvement centrifuge, de telle sorte que les deux éléments de polarités sexuelles opposées semblent avoir été séparés malgré leur attraction réciproque, comme le sont les deux fluides magnétiques d'un barreau de fer doux soumis à l'influence d'un courant circulaire. Dans le cas des globules polaires ou de direction proprement dits, l'attraction des deux éléments de polarités opposées est restée intacte, tout au moins partiellement, et les deux éléments se sont au contraire combinés

---

<sup>1</sup> Giard ; Sur les modifications que subit l'œuf des Méduses phanéroc. (*C. R. Ac. Sc.*, 19 mars 1877.)

<sup>2</sup> Henneguy ; Sur l'existence des globules polaires dans l'œuf des Crustacés. (*Bull. de la Soc. philomatique*, 7<sup>e</sup> série, IV, 1880.)

l'un avec l'autre pour opérer la karyokinèse, si bien que l'expulsion de l'un ne peut se faire sans l'expulsion de l'autre ; aussi l'élément femelle contenu dans les restes de la vésicule germinative est-il partiellement entraîné à la surface de l'œuf, à la remorque de l'élément mâle qui lui est combiné.

Il y a là une différence de processus que nous ne saurions négliger et dont il convient de rechercher la cause et le mécanisme. C'est là une question extrêmement délicate, qui ne saurait être encore traitée d'une manière satisfaisante, et pour laquelle je me borne à essayer l'explication suivante, que je me garde de donner comme irréfutable. Elle pourra peut-être donner lieu à d'autres recherches et à d'autres explications.

Les globules précoces, et même les globules tardifs, se forment dans le vitellus au voisinage de la vésicule germinative, alors que cette dernière a encore conservé son autonomie au centre de l'œuf ; les phénomènes d'expulsion ou de répulsion doivent donc avoir pour effet d'éloigner de la vésicule germinative les globules expulsés.

Si les globules à éliminer sont disposés en nombre autour de la vésicule germinative, celle-ci reste en équilibre au centre de l'œuf ; si le nombre des globules est restreint et s'ils sont particulièrement situés d'un côté de l'œuf, la vésicule pourra elle-même être déplacée et devenir excentrique dans une direction opposée à celle du globule expulsé. C'est ce qui a lieu notamment pour le noyau vitellin des Aranéides.

Quant à la nature de la force expultrice de ces globules, il serait certainement téméraire de vouloir actuellement se prononcer sur elle. Faut-il attribuer l'expulsion des globules à des courants ou à des contractions centrifuges qui s'établiraient dans le sarcode vitellin ? On pourrait invoquer, à l'appui de cette idée, l'aspect radiaire que l'on observe dans certains œufs à l'époque de l'élimination des cellules du follicule, et que H. Fol<sup>1</sup> a signalé dans

---

<sup>1</sup> H. Fol ; L'œuf et ses enveloppes chez les Tuniciers. (*Recueil zoologique Suisse*, I, n° 1, novembre 1883.)

les jeunes œufs d'Ascidiens traités par le réactif de Flemming, ou par l'acide acétique, ou par le perchlorure de fer. Flemming, van Bambeke, Henneguy, ont décrit et dessiné des dispositions semblables dans des œufs de divers animaux. J'ai moi-même observé cette structure radiaire dans des œufs d'Ascidiens et d'Arthropodes, mais je dois ajouter que les conditions de leur formation ne me permettent pas de considérer cette structure radiaire comméliee activement à l'expulsion des globules. Je m'expliquerai sur ce sujet dans une prochaine publication.

Quant à l'expulsion du globule polaire ou de direction, il convient de remarquer qu'elle a lieu à un moment où la personnalité, dirai-je, de la vésicule germinative a souffert de rudes atteintes, et où la plus grande partie de la substance de cette dernière s'est diffusée dans l'œuf et a pris, pour ainsi dire, possession de la masse du vitellus. Celui-ci, dépouillé d'une portion notable de l'élément mâle par suite de l'élimination préalable des globules précoces et des globules tardifs, a acquis une polarité générale femelle. L'influence répulsive qui résidait préalablement dans la vésicule germinative et qui pouvait exciter des contractions localisées au voisinage de celle-ci, cette influence, dis-je, se trouve répandue et disséminée dans la masse du sarcode vitellin et peut se manifester par des contractions en masse de celui-ci. Que peut-il résulter de cette contraction en masse ? C'est que, s'il se trouve dans l'œuf un diamètre où la résistance soit moindre, les portions centrales différenciées du sarcode général seront expulsées suivant ce diamètre. Mais ces portions centrales comprennent précisément, à ce moment-là, une portion de l'élément femelle (restes de la vésicule germinative) et l'élément mâle (protoplasme central) en état de vraie conjugaison, de combinaison pour constituer l'archiamphiaster, et formant par conséquent un tout dont les éléments sont inséparables. Leur expulsion devra donc être simultanée. Par une extrémité du diamètre fera donc saillie l'archiamphiaster constituant le globule directeur ; à l'autre extrémité pourra s'éliminer un globule de protoplasme hyalin, ou simplement se former une saillie de substance

claire qui témoignera tout au moins de la tendance expultrice qui se manifeste à cette extrémité du diamètre.

On voit donc qu'il y a entre le processus d'expulsion des globules précoces ou tardifs et des globules ou cellules polaires proprement dits, une différence très notable dans les conditions apparentes du phénomène, et très probablement aussi dans ses conditions intérieures. Dans le cas des premiers, il y a séparation simple des éléments de polarités différentes; dans le cas des seconds, la séparation a lieu également, mais après fécondation parthénogénétique, et l'élimination de l'élément de polarité mâle entraîne l'élimination, par division cellulaire inégale, d'une portion de l'élément femelle.

On pourrait être tenté de chercher dans ces conditions un critérium permettant de séparer les globules expulsés en deux groupes de nature très différente. Mais ce serait là une erreur, je crois, car toute la différence réside, au fond, dans une question de synchronisme ou de non-synchronisme, les uns étant formés et éliminés avant la formation de l'archiamphiasier, les autres étant éliminés pendant l'existence de ce dernier. Mais la distinction est d'autant moins digne d'être maintenue que, comme nous l'avons vu, il peut se former à la surface de l'œuf, simultanément, des globules directeurs et des globules purement hyalins. Je ne crois donc pas qu'il faille penser, avec Bütschli et Strasbürger, que la *principale signification* des globules polaires consiste dans l'expulsion d'une partie du noyau de l'œuf (*Eikern*, vésicule germinative). Cette signification est *accidentelle* et secondaire pour ainsi dire, et résulte d'une coïncidence assez fréquente dans certains groupes d'animaux.

En parlant de ces principes, qui ont plus de largueur, me semble-t-il, que ceux qui ont été émis jusqu'à présent, nous pouvons rechercher la signification des éléments éliminés dont j'ai fait plus haut l'énumération.

Parlons d'abord de cette formation si singulière du *voile* de l'œuf de certains Amphibiens, voile bien décrit pour la première

fois par Max Schulze<sup>1</sup>, qui lui a donné le nom de *fovea germinativa*; revu par Bambeke<sup>2</sup> sur les œufs d'Axolotl, et étudié de nouveau par O. Hertwig<sup>3</sup>. Cette formation est située à la surface du champ noir et supérieur de l'œuf de *Rana*, où elle a l'air d'une tache ou plaque jaune. Elle est composée d'une masse de substance finement granuleuse qui s'amincit vers ses bords. La surface est inégale. Elle n'est pas enveloppée ou limitée par une membrane, et un courant d'eau la désagrège facilement. Cette substance, étendue comme un voile, ressemble d'une manière frappante, dit Hertwig, à la masse granuleuse dans laquelle sont renfermés les nucléoles avant la dissolution de la vésicule germinative. Elle renferme seulement aussi entre les petites granulations réfringentes quelques globules lécithiques et de fins globules de pigment.

Ce voile, qui apparaît immédiatement après la ponte, se remarque encore après le premier clivage de l'œuf.

Hertwig voit dans le voile, d'accord avec Bambeke, les restes de la vésicule germinative, qui après la dissolution de cette dernière dans le vitellus sont expulsés par les contractions du protoplasme. Ce sont, dit-il, des substances qui n'ont plus aucune utilité dans l'économie de la cellule. Il base cette opinion sur la ressemblance entre les masses expulsées et la substance fondamentale propre de la vésicule germinative en voie de disparition. Les globules lécithiques et les grains de pigment qui y sont en outre contenus, ont été entraînés hors de l'œuf par le même effort d'expulsion.

Hertwig repousse toute assimilation entre le voile et les globules polaires des Mollusques et des Hirudinées, car leur processus de formation est tout à fait différent. Les derniers procèdent d'une division cellulaire, avec formation du fuseau aux dépens

---

<sup>1</sup> Max Schulze; *Observationes nonnullæ de ovorum ranarum segmentatione*. Bonnæ, 1863.

<sup>2</sup> V. Bambeke; Recherches sur l'embryologie des Batraciens. (*Bull. de l'Acad. roy. des Sciences de Belgique*, 2<sup>e</sup> série, tom. LXI, 1876.)

<sup>3</sup> O. Hertwig; Beiträge. (*Morph. Jahrb.*, III.)

du noyau, et avec étranglement du protoplasme, et il n'y a rien de semblable dans la formation du voile.

En me plaçant au point de vue des doctrines que j'ai exposées précédemment, on doit considérer le voile comme résultant d'une expulsion de certains éléments de l'œuf avant la formation parthénogénétique du premier archiamphiasier.

Il est légitime de présumer, d'après même la composition reconnue au voile par O. Hertwig, qu'il renferme à la fois une partie tout au moins des restes de la vésicule germinative qui ne doivent point participer à la formation du nucléus de l'œuf (*Eikern* de Hertwig), et des portions éliminées du protoplasme semblables à celles qui sont expulsées avec les vrais globules polaires ou de direction, c'est-à-dire des éléments de polarité mâle.

La formation des archiamphiasiers, c'est-à-dire la production du premier et du second clivage parthénogénétique, n'a pas lieu chez la Grenouille, parce que l'élimination de l'élément mâle ou diviseur, représenté par le voile, survient avant que la fécondation parthénogénétique ait pu se manifester par le clivage. Cela peut tenir à ce que l'œuf de *Rana* est relativement riche en sphérules vitellines et en éléments lécithiques, ce qui a toujours pour effet de retarder les phénomènes de segmentation, ou plutôt, ainsi que je l'ai exposé plus haut, de *hâter* les phénomènes d'expulsion de l'élément désintégrant. Ainsi s'explique chez *Rana* l'apparition et la nature du voile, et nous pouvons concevoir par là en quoi l'opinion de Hertwig nous paraît inexacte; car si le voile ne renferme pas tout ce que nous retrouvons dans le globule polaire, et en particulier une portion figurée du nucléus de l'œuf, il contient cependant ce qui, pour moi, est la portion la plus importante et la plus caractéristique de ce globule, c'est-à-dire l'élément protoplasmique mâle éliminé.

Quant à la présence dans le voile des *restes* de la vésicule germinative, rien ne s'oppose à ce qu'on l'admette. Ces restes, disséminés dans le vitellus central, ont été entraînés dans le mouvement d'expulsion de l'élément protoplasmique mâle.

L'absence d'archiamphaster et de globule à forme de cellule chez *Rana* et d'autres Amphibiens me fournit l'occasion de donner une portée plus générale aux réflexions qui précèdent, et de fournir une explication, conformë à ma théorie, de ce fait très remarquable, que ce sont les œufs possédant une grande proportion de substances nutritive ou lécithes qui font exception à la formation typique des globules polaires par division cellulaire. Mark <sup>1</sup>, qui insiste sur ce fait, en induit que cette accumulation de matériaux nutritifs est incompatible avec le processus normal et plus primitif de maturation de l'œuf, et s'oppose à la formation des corps polaires de nature cellulaire. Il pense que l'élimination de portions de la substance de la *vésicule germinative*, décrite par Balfour pour les Élasmobranches, par Oellacher pour les Poissons osseux et les Oiseaux, et par van Bambeke et Hertwig pour les Amphibiens, représente, *d'une manière jusqu'à présent inexplicquée*, la formation de globules polaires. « Il y a peut-être lieu d'espérer, dit-il, que quelque représentant de ces groupes nous fournira enfin le moyen de concilier ces deux processus différents de formation ; mais, *pour le présent*, il ne semble pas possible de présenter une hypothèse satisfaisante de leurs relations mutuelles. On peut seulement dire, ajoute-t-il, que dans tous les cas il s'agit d'une *élimination* d'une portion, et seulement d'une *portion de la substance de la vésicule germinative* avec une *petite portion du vitellus*. »

Je ne sais si je m'abuse ; mais il me semble que l'hypothèse satisfaisante réclamée par Mak ressort clairement de ce que je viens d'exposer à propos du voile des Amphibiens. Si les globules polaires à forme cellulaire font défaut dans les œufs riches en principes nutritifs, c'est que le globule polaire est le résultat d'un premier clivage parthénogénétique, et que, le clivage étant retardé, ou (selon moi) l'élimination de l'élément mâle étant plus précoce dans les œufs riches en principes lécithiques, cette élimination se fait sous forme non cellulaire, avant que la fécondation parthé-

---

<sup>1</sup> Mark ; *loc. cit.*, pag. 548, 1881.

nogénétique et le clivage qui en résulte aient pu se produire.

L'erreur où sont tombés Hertwig, Bütschli, Bambeke, Strasbürger, van Beneden, Fol, Mark et tous les autres embryogénistes dans l'appréciation des relations des globules polaires à forme cellulaire, avec les globules ou masses éliminées sans phénomènes kinétiques, a eu constamment pour point de départ une fausse appréciation de la valeur du globule polaire proprement dit. Sa nature cellulaire, c'est-à-dire son origine par division d'un amphiaster, leur a toujours paru le point capital dans la signification de cet élément, et ils ont considéré par suite comme étant *absolument* ou *presque absolument* différente de lui toute substance éliminée qui ne l'était point avec formation de fuseau et d'aster. Par suite aussi la présence d'une portion de la substance de la vésicule germinative a constitué le critérium de la valeur d'une formation comme globule polaire. Ce sont là des points de vue que je considère comme erronés. Ce qu'il y a de *principal*, de *nécessaire*, ce qui occupe le premier rang dans la formation et dans la composition du globule polaire, c'est l'expulsion d'une masse de substance protoplasmique représentant l'élément mâle. Ce qu'il y a d'*accidentel*, de *contingent* dans le globule polaire, c'est la présence d'éléments provenant de la vésicule germinative par voie de segmentation cellulaire. La présence de ces derniers éléments tient à des circonstances qui n'ont rien d'essentiel, de nécessaire, et qui peuvent accidentellement accompagner la maturation sexuelle de l'œuf. En d'autres termes, la fécondation parthénogénétique peut se produire ou ne pas se produire avant que se soit perfectionnée et complétée la polarité femelle de l'œuf. Le fait essentiel, c'est le perfectionnement de cette polarité, et le processus de ce perfectionnement est l'élimination d'une portion physiologiquement ou même parfois histologiquement différenciée du protoplasme central de l'ovule. En se plaçant à ce point de vue, il ne sera pas difficile, je crois, de juger sainement des relations qu'il y a entre les globules ou éliminations à forme cellulaire et celles qui n'ont pas cette forme.

Si nous portons maintenant les yeux sur les globules polaires des Insectes, nous devons reconnaître qu'il y a dans ces globules l'élément essentiel du globule, c'est-à-dire le protoplasme éliminé et parfois même dans quelques-uns, selon la remarque de Weismann, des granulations plus grosses qui pourraient bien provenir des éléments de la vésicule germinative qui ont été éparpillés dans l'œuf. Ici, aucune figure kinétique n'a été observée, et dans tous les cas, en supposant son existence, elle ne saurait s'appliquer à la formation de globules sur des points assez différents de la surface de l'œuf.

Ces globules me paraissent devoir être comparés au voile des Amphibiens, et je suis disposé à leur reconnaître la même signification. Ils ont été expulsés d'un œuf riche en principes lécithiques avant que la fécondation et le clivage parthénogénétiques aient pu avoir lieu. Et quant à cette circonstance que les globules des Insectes rentrent dans le sein du vitellus après la formation du blastoderme, je ne puis dire si elle se rencontre également dans le voile des Amphibiens. Il est possible en effet que ce voile soit résorbé ultérieurement et rentre dans l'œuf comme substance nutritive. Hertwig ne s'explique pas catégoriquement à cet égard ; il se borne à dire que cette coiffe en forme de voile est conservée quelque temps après la fécondation, et qu'elle se voit encore sur les œufs segmentés en deux sphères, qui en ont chacune une part. Mais, dans tous les cas, la pénétration des globules des Insectes dans le sein de l'œuf n'est pas un fait sans analogues et tout à fait étrange. Les vrais globules polaires des Mollusques et des Vers sont eux-mêmes plus ou moins désagrégés ou dissous et leur substance rentre très probablement dans l'œuf pour aider à sa nutrition. En outre, je démontrerai dans un prochain Mémoire que le noyau vitellin des Aranéides est aussi un élément qui, formé par différenciation du protoplasme au pourtour de la vésicule germinative, est expulsé progressivement vers la surface du vitellus, où il se désagrège pour entrer dans la composition du protoplasme périphérique qui ne renferme pas de noyaux <sup>1</sup>.

---

<sup>1</sup> A. Sabatier ; Sur le noyau vitellin des Aranéides. (*C. R. Ac. Sc.*, 31 déc. 1883.)

Entre les globules polaires des Mollusques, qui sortent de l'œuf pour n'y rentrer qu'à l'état de substance désagrégée, et les globules vitellins des Aranéides, qui se désagrègent dans l'œuf à mesure qu'ils approchent de sa périphérie mais qui n'en sortent pas, on trouve donc, comme intermédiaire intéressant, les globules polaires des Insectes, qui sortent de l'œuf pour y rentrer ostensiblement.

Enfin, à côté du noyau vitellin des Aranéides, il convient de placer les disques polaires des Hirudinées (*Clepsine*) et des Oligochètes (*Euaxes*), qui, après être venus faire saillie à la surface du vitellus, rentrent dans le sein de ce dernier, mais tout en conservant quelque temps encore leur autonomie relative et leur rôle désintégrant.

Je ne veux point prolonger cet examen outre mesure et passer en revue tous les cas où des formations intra-vitellines ont été vues sur des œufs à l'époque de leur maturation. Je signale seulement le fait observé par Grobben <sup>1</sup> sur les Cladocères (*Moina*), par Leydig <sup>2</sup> sur *Daphnia longispina*, et je clos cette longue discussion par cette affirmation, que tous ces faits ont un caractère commun, très général et, par suite, de première valeur: c'est qu'ils représentent tous une élimination ou une tendance à l'élimination d'une portion différenciée ou non différenciée du protoplasme central, et que les phénomènes concomitants sont dus à des circonstances secondaires qui n'ont pas une importance capitale pour la vraie signification des globules et des substances expulsées de l'œuf ou dénaturées au voisinage de sa périphérie.

Nous avons vu qu'il pouvait y avoir des éliminations précoces, d'autres tardives, d'autres enfin contemporaines de la maturation parfaite de l'œuf. J'ajoute que tous les œufs sont loin de présenter ces trois ordres d'élimination, et qu'il y a du reste entre ces catégories des formes intermédiaires que l'on ne saurait rigou-

---

<sup>1</sup> Grobben Carl; Die Entwicklungsgesch. der *Moina rectoris*. (*Arbeit. a. d. Zool. Instit. zu Wien*, Bd. II, 1879.

<sup>2</sup> Leydig Franz; *Naturgeschichte der Daphniden*. Tübingen, 1860.

reusement classer dans l'un ou dans l'autre de ces compartiments.

Généralement les œufs présentent deux éliminations : une première, précoce, qui fait plus rarement défaut que les deux autres et constitue les éléments figurés *ou non* du follicule.

Les éliminations de maturation viennent ensuite, comme très fréquentes également. Nous avons vu qu'Hertwig pensait qu'on en avait exagéré la fréquence en confondant avec elles des corps qui avaient une tout autre nature. Nous avons déjà dit ce que cette assertion nous paraissait avoir d'erronné, et quelle était la source de cette peu juste appréciation.

Quant aux éliminations tardives qui sont particulièrement représentées par les globules celluloïdes des Ascidiens, par les sphères hyalines des Méduses phanérocarpes et par les globules périphériques de l'œuf d'hiver des Daphnoïdes, nous serions assez disposé à les considérer comme correspondant dans ces groupes aux globules de maturation. L'absence générale de globules polaires proprement dits chez les Méduses, chez les Crustacés et les Ascidiens serait d'un grand poids pour une semblable assimilation. Les globules tardifs constitueraient des éléments mâles éliminés avant la fécondation et la segmentation parthénogénétiques. Mais il convient d'être encore réservé sur cette question. J'ai déjà fait allusion aux faits de Grobben, de Leydig et d'Henneguy pour ce qui a trait aux Crustacés ; et pour ce qui regarde les Ascidiens, l'opinion de Semper, qui assimile les globules du testa aux globules polaires des Mollusques, ne saurait, d'après H. Fol<sup>1</sup>, être soutenue, attendu que ce Savant distingué affirme avoir vu dans les œufs d'Ascidiens des amphiasters de rebut et des globules polaires. « Ces globules polaires sont au nombre de deux et se distinguent facilement des globules du testa, d'abord par la présence d'un noyau, puis par les dimensions, enfin par la position, car ils sont logés sous le testa larvaire, dans un espace lenticulaire compris entre ce dernier et la surface du vitellus. »

---

<sup>1</sup> H. Fol ; Recherches sur la fécondation, *loc. cit.*, pag. 280. Sur l'œuf et ses enveloppes chez les Tuniciers. (*Recueil zool. Suisse*, tom. I, n° 1, nov. 1883.)

Mark <sup>1</sup> pense aussi de son côté que certaines figures vues et dessinées par Strasbürger sur *Phallusia intestinalis* et désignées par lui comme nucléus de l'œuf (*Eikern* de Hertwig) se rapportent à la phase qui précède la formation des globules polaires.

Le fait étant très intéressant, il est à désirer que de nouvelles observations viennent dissiper tous les doutes à cet égard.

Il serait possible que cette élimination n'eût pas lieu chez tous les Tuniciers et peut-être même pas d'une manière constante chez la même espèce. H. Fol dit avoir rencontré, *de loin en loin*, des objets qui ne lui laissent aucun doute sur le point de la formation de ces globules. Il resterait donc à examiner quel est le degré de généralité de ce processus.

Il n'y aurait d'ailleurs rien d'incompréhensible à ce que dans certains cas, chez quelques Ascidiens, et peut-être chez tous, une troisième élimination fût nécessaire et qu'elle coïncidât avec le clivage parthénogénétique de l'œuf.

Je laisse cette question en suspens et me borne à répéter que généralement deux éliminations sont nécessaires ; mais j'ajoute que parfois aussi une seule semble suffire, ce qui pourrait tenir, soit à l'importance de l'élément éliminé, soit à une différenciation héréditaire qui a progressivement atténué l'élément de polarité mâle dans les œufs de tel ou tel groupe.

Une démonstration catégorique, ou tout au moins un appui considérable, pourra résulter, pour la théorie que je propose, de l'étude comparative de l'ovogénèse chez les animaux qui présentent à la fois la reproduction sexuée et la reproduction parthénogénétique.

Si la théorie est conforme aux faits, on devrait observer dans les œufs parthénogénétiques l'absence ou tout au moins un nombre relativement restreint d'éléments éliminés, tandis que dans les œufs sexués appartenant aux mêmes espèces, le nombre de ces éléments devrait être d'une supériorité très évidente et ne laissant subsister aucun doute.

---

<sup>1</sup> Mark ; *loc. cit.*, pag. 420.

Balfour est frappé de ce fait, que l'ensemble des Rotifères et des Arthropodes, où, avec *quelques exceptions douteuses*, les cellules polaires ne se forment pas, et où par conséquent une *portion essentielle du nucléus* n'est point rejetée, sont les seuls où la parthénogénèse se produit d'une manière normale. « C'est certainement une coïncidence remarquable que ce sont les deux seuls groupes dans lesquels des globules polaires n'ont pas jusqu'ici été observés d'une manière satisfaisante <sup>1</sup>. »

J'ai, dans le but de m'éclairer, entrepris sur les Aphidiens une étude comparative de la genèse des œufs d'été et des œufs d'hiver; je n'ai encore recueilli qu'un petit nombre d'observations, et j'attends d'en avoir accru le nombre pour en publier le résultat.

Je fais seulement remarquer pour le moment que, tandis que chez l'œuf d'été des Aphidiens la segmentation commence dès que l'œuf vient de sortir de l'ovaire et s'accomplit rapidement dans le parcours de l'oviducte, cette même segmentation ne se produit dans l'œuf d'hiver que lorsque l'œuf est déjà hors de l'organisme maternel. Ces différences, qui établissent que l'œuf d'été est dès le début en possession de l'élément désintégrant et que l'œuf d'hiver l'attend de la fécondation sexuée, me semblent tenir à ce que l'œuf d'hiver s'est sexué par des éliminations précoces. Le petit nombre d'observations que j'ai pu recueillir sont déjà favorables à cette manière de voir.

Mais il est un fait très remarquable appartenant au domaine scientifique, et qui vient apporter à ma théorie un appui d'une valeur d'autant plus grande qu'il émane d'un observateur d'une très grande compétence. Il s'agit de la constitution des œufs de Daphnoïdiens, telle que l'a démontrée Weissmann<sup>2</sup>. Il résulte en effet des travaux de cet Observateur que sur les œufs d'hiver ou sexués d'un certain nombre de Daphnoïdiens on voit apparaître

---

<sup>1</sup> Balfour; *loc. cit.* (*Quarterly Journal*, 1878), et *Traité d'embryologie comparée*, trad. Robin, 1883.

<sup>2</sup> A. Weissmann; *Beiträge zur Naturgesch. d. Daphnoiden*, Theil, II, III et IV. (*Zeitschr. f. wiss. Zool.*, tom. 28, 1877.)

sous la membrane vitelline une *couche* très épaisse dont la *formation est le résultat de la séparation* des parties constituantes de l'œuf précédemment mêlées : le *protoplasma se porte à la périphérie* et le deutoplasma pénètre dans la profondeur de l'œuf. Cette couche de protoplasma, qui est, soit continue, soit sous forme de taches claires séparées (globules), se transforme plus tard en *coque*, et ne prend pas part à la formation de l'embryon. Les *fig. 4 (A, B), 8, 31 et 33, 34 (A, B, C, D, E)*, du Mémoire de Weissmann ne permettent pas de repousser l'assimilation de cette formation périphérique avec les globules protoplasmiques éliminés que nous avons rencontrés dans tant d'œufs appartenant à des groupes différents.

Quoique Weissmann n'ait observé cette formation que dans les œufs d'hiver d'un certain nombre de genres de Daphnoïdes, il n'est pas téméraire d'avancer qu'un processus si remarquable et si caractérisé ne saurait être un accident et doit avoir son analogue dans les œufs d'hiver des autres Daphnoïdes. C'est là ce qui ressort d'ailleurs des observations mêmes de Weissmann, qui signale dans d'autres Daphnoïdiens des épaisissements considérables de la coque, ou une couche continue de protoplasme clair à la surface du vitellus.

En opposition avec cette disposition remarquable des œufs d'hiver doit être mise la constitution générale des œufs d'été ou parthénogénétiques. Chez tous, en effet, l'œuf d'été possède une enveloppe mince et délicate et remplie par un vitellus riche en deutoplasme, à la surface duquel il ne se produit ni élimination, ni séparation de globules clairs ou d'une zone claire.

C'est là un fait remarquable qui me semble trouver une interprétation heureuse dans les théories que je soutiens. S'il est prouvé ultérieurement que les trois cellules nutritives de l'œuf des Daphnoïdiens soient le résultat d'une élimination précoce qui a imprimé à l'œvule une direction déterminée, mais insuffisante, vers la sexualité femelle, on peut considérer l'élimination protoplasmique des œufs d'hiver comme complétant et perfectionnant cette sexualité. Le défaut, au contraire, de cette élimination

laisse subsister dans les œufs d'été une quantité d'élément mâle ou de désintégration qui suffit à une fécondation parthénogénétique précoce et à un développement rapide.

Encore quelques faits de cet ordre bien observés et bien établis, et la *Théorie des polarités sexuelles de la cellule* me semblera devoir s'imposer à l'attention des Biologistes.

HISTORIQUE. — Quelques mots d'historique sont nécessaires. Non point que je veuille passer ici en revue toutes les idées émises sur la nature et la signification de la sexualité : ce travail m'entraînerait beaucoup trop loin ; je désire seulement me borner à une courte analyse des idées antérieurement émises et qui ont quelque degré de parenté avec celles que je viens d'exposer comme résultant de mes propres études. Quoique je puisse dire avec une entière bonne foi que mes observations et réflexions personnelles m'ont conduit aux idées qui constituent les grands traits de ce travail, je ne méconnais pas les droits de la priorité, et je tiens, autant que mes ressources bibliographiques et mes connaissances me le permettront, à exposer ce que d'autres ont fait avant moi dans cette direction. En quelques mots, je me permettrai, quand je le jugerai utile, de faire ressortir en quoi les idées de mes devanciers et les miennes concordent ou diffèrent.

Minot <sup>1</sup> me paraît avoir le premier exprimé *clairement* et nettement une hypothèse qui se rapproche de celle que je viens d'émettre, tout en en différant à bien des égards. Voici la traduction exacte du procès-verbal de la séance du 18 avril 1877 de la Société d'Histoire naturelle de Boston, où est analysée la communication de Minot. Après avoir comparé l'œuf à un Protozoaire, et plus particulièrement à un Infusoire, il ajoute. « Engelman et Bütschli, en complétant les observations l'un de l'autre, ont mis en évidence la nature réelle du processus de reproduction chez les Infusoires, montrant que le prétendu nucléole agit comme

---

<sup>1</sup> Minot ; *Proceedings of the Boston Society of Natural History*, tom. XIX, 1876-78, séance générale du 18 avril 1877.

élément mâle, et passe avec une petite portion du protoplasme, à l'époque de la conjugaison, dans le corps d'un autre Infusoire, pour qui il y a réciprocité. Après la conjugaison, les Infusoires se divisent asexuellement pendant plusieurs générations, apparemment jusqu'à ce qu'ils soient si épuisés qu'une nouvelle conjugaison soit devenue nécessaire. Pour l'œuf, l'imprégnation, ainsi que cela a été abondamment établi par les récentes observations de Hertwig, Éd. van Beneden et Fol, est effectuée par la pénétration d'un spermatozoïde dans l'œuf, où il s'unit avec le nucléus (pronucléus femelle); de là résulte la division de l'œuf en nombreuses cellules, exactement comme chez les Infusoires, avec cette différence seulement que ces cellules restent adhérentes au lieu de se séparer en autant d'individus indépendants. De plus, dans le cas des Infusoires, l'animal se prépare à l'imprégnation en rejetant son propre élément mâle ou un nucléus avec un peu de protoplasme; comme l'œuf se prépare à recevoir le spermatozoïde en rejetant comme cellules de direction (*Richtungsbläschen*, globules polaires) un nucléus avec une petite portion de protoplasme. *Les cellules de direction sont comparables aux nucléoli des Infusoires*<sup>1</sup>. Une confirmation de cette homologie se trouve en outre dans la formation du *fuscaru nucléaire*, comme prélude aussi bien du rejet des cellules de direction que de l'expulsion des nucléoli (Bütschli, Hertwig, Fol, Flemming). Nous distinguons dans les deux cas la *formation d'une génération dans laquelle les deux sexes sont des cellules séparées, et par conséquent l'union de deux individus uni-cellulaires sexués d'origine différente, pour former une cellule asexuée, qui se divise asexuellement pendant plusieurs générations*<sup>2</sup> jusqu'à ce que l'énergie originelle soit épuisée. Les générations sexuées peuvent être appelées *génoblastes*, les femelles *arsénoblastes*, les mâles *thélyblastes* (cellules de direction, nucléoli des Infusoires, et spermatozoïdes). Il semble donc qu'une réelle alternance de générations domine dans le règne animal, comme cela est d'ailleurs établi pour les plantes.

---

<sup>1</sup> Souligné par Minot.

<sup>2</sup> Souligné par Minot.

» Il résulte de ces vues que l'œuf ne devient réellement femelle qu'après le rejet des cellules de direction mâles ; jusque-là, il contient les éléments des deux sexes. De même, toutes les cellules du corps peuvent être à la fois mâle et femelle, puisqu'elles proviennent de la division sexuelle d'un œuf fécondé, c'est-à-dire d'une cellule dans laquelle les deux sexes sont réunis. Il est important, en se plaçant à ce point de vue, de savoir si dans le développement des spermatozoïdes la cellule mère se divise en deux portions, dont l'une constitue la part mâle, tandis que l'autre en est séparée. Il y a encore peu d'observations qui puissent être utilisées pour cela ; mais celles qui existent répondent à nos vues, car il y est question d'un noyau mère, *Mutterkern* (élément femelle ?) qui reste en arrière et qui avorte, tandis que les nombreux nucléus spermatozoaires (*Spermatozoa-nuclei*) continuent leur vie indépendante.

» Il est curieux que les éléments mâles soient toujours plus nombreux que l'élément femelle ; dans les Infusoires, les nucléoli dépassent en nombre les nucléi ; dans les œufs, il y a ordinairement trois cellules de direction, et d'un noyau mère (*Mutterkern*), naissent toujours de nombreuses têtes de spermatozoïdes.

» Il faut remarquer en outre que la théorie ci-dessus permet une nouvelle hypothèse de la parthénogénèse, à savoir : que c'est une forme spéciale de la reproduction asexuelle ou division. »

Depuis lors, Minot a publié une exposition plus détaillée de sa théorie dans l'*American Naturalist*<sup>1</sup>.

Malheureusement je n'ai pu avoir sous la main ce périodique, et j'ai dû me borner aux documents que je viens de citer. Il est possible que les vues de Minot aient pris dans cette rédaction ultérieure à la fois plus de précision et plus d'étendue ; mais j'ai lieu de croire, d'après quelques citations recueillies dans des publications récentes, que le fond n'en a pas été modifié.

---

<sup>1</sup> Minot, Ch. S. A. Sketsch of comparative Embryology. (*American Naturalist.*, vol. XIV. 1880.

J'ai à peine besoin de faire ressortir en quoi les idées de Minot se rapprochent des miennes, et quelle est la différence capitale qui les en sépare.

Minot a pensé, comme je le pense aussi, que la cellule complète renferme en elle les deux sexualités, et que la sexualité est le résultat de l'élimination, du rejet de l'un des deux éléments ; mais, pour lui, c'est dans la division du noyau que réside la séparation des deux éléments sexuels, et les globules polaires, aussi bien que les têtes des spermatozoïdes, sont des éléments mâles, parce qu'ils proviennent d'une division du noyau de la cellule.

De cette différence résulte naturellement une différence dans la conception du processus intime de la parthénogénèse, quoique la conception du processus général soit la même, c'est-à-dire réunion originelle dans la cellule de l'élément fécondant et de l'élément fécondé.

Quant à la formation de la sexualité mâle, Minot est, on le voit, hésitant et accuse un manque de matériaux suffisants pour conclure à l'élimination d'un élément femelle. Je crois avoir comblé cette lacune, car mes observations, portant sur l'étude de la spermatogénèse d'animaux pris dans tous les principaux groupes, m'ont permis de formuler la loi générale de cette histogénèse spéciale. La publication de Mémoires qui vont se succéder à bref délai donneront les résultats de mes recherches et apporteront des preuves à l'appui de mes vues.

Les vues de Minot, pour être plus nettement formulées que celles d'autres naturalistes, ne sont cependant pas des vues isolées, et l'on retrouve dans les conceptions émises spécialement sur le globule polaire une tendance à le considérer comme un élément, sinon de nature sexuée, du moins d'une nature telle que sa présence embarrassait ou neutralisait l'affinité sexuelle entre le nucléus de l'œuf et le spermatozoïde. De là à considérer le globule polaire comme un élément ayant quelque parenté avec l'élément mâle, il n'y a qu'un pas, et ce pas a été parfois presque franchi.

Bütschli a émis cette opinion que la signification physiologique principale des globules polaires consiste dans l'expulsion d'une partie de la vésicule germinative; Strasbürger, adoptant la même idée, dit que le nucléus se débarrasse lui-même de certaines parties et devient ainsi prêt pour la fécondation, qui est prochaine.

Balfour<sup>1</sup> dit en parlant des globules polaires : « Quel que puisse être le résultat d'investigations plus étendues, il est évident que la formation des cellules polaires suivant le type décrit plus haut est un fait très constant..... Deux questions relatives à ce phénomène se posent et demandent à être résolues : 1° Quelles sont les conditions de son occurrence par rapport à la fécondation ? 2° Quelle signification a-t-il dans le développement de l'œuf ou de l'embryon ? »

Quant à la première question, Balfour constate que la formation des globules polaires est indépendante de la fécondation et est l'acte final de l'accroissement normal de l'œuf.

« A la seconde des deux questions, ajoute Balfour, il ne semble malheureusement pas possible à présent de donner une réponse qui puisse être regardée comme satisfaisante. »

L'expulsion d'une partie de la vésicule germinative pour former les globules polaires a été comparée par Bütschli à l'expulsion d'une partie du noyau primitif des Infusoires pendant la conjugaison, comme prélude à la formation d'un nouveau noyau. « Cette comparaison, dit Balfour, ferait regarder la formation des globules polaires comme aidant d'une manière quelconque, bien qu'inconnue, le phénomène de la régénération de la vésicule germinative. Des vues analogues sont émises par Strasbürger et par Hertwig, qui considèrent la formation des globules polaires comme un phénomène d'excrétion ou de rejet de matériaux inutiles. *De telles hypothèses, malheureusement, ne nous conduisent pas très loin.*

---

<sup>1</sup> Balfour ; *Quarterly Journal of microscopical Science*, avril 1878. Cet article a été reproduit textuellement dans le *Traité d'Embryologie* du même Auteur, et j'emprunte ce passage à l'excellente traduction que nous en a donnée le regretté H.-A. Robin.

» Je suggérerais que, dans la formation des globules polaires, une portion des parties constituantes de la vésicule germinative, indispensable pour qu'elle fonctionne comme un *noyau complet et indépendant*, est rejetée pour faire place à l'accès des parties nécessaires qui lui seraient rendues par le *noyau spermatique*.

» Mon opinion implique qu'après la formation des cellules polaires, ce qui reste de la vésicule germinative (pronucléus femelle) est incapable de se développer davantage sans l'addition de la *partie nucléaire* de l'élément mâle (spermatozoïde), et que, s'il ne se formait pas de globule polaire, la parthénogénèse pourrait normalement exister.

» Il est peut-être possible que la partie expulsée dans la formation des globules polaires ne soit pas absolument essentielle, et cela semble, à première vue, résulter du fait que la parthénogénèse est possible dans des formes où la fécondation a lieu normalement. » . . . .

« A la suggestion déjà faite sur la fonction des cellules polaires, je me hasarderai à ajouter la suivante : *que la faculté de former des cellules polaires a été acquise par l'œuf dans le but exprès de prévenir la parthénogénèse.* »

. . . . « On ne peut guère douter que l'œuf n'ait en puissance la faculté de se développer *par lui-même* en un nouvel individu, et par conséquent, si l'*absence* de différenciation sexuelle n'était pas très préjudiciable à la vigueur du produit, la parthénogénèse se présenterait sûrement d'une manière très constante ; et par analogie avec les dispositions qui chez les plantes préviennent l'auto-fécondation, nous devons nous attendre à trouver à la fois chez les animaux et chez les plantes quelque artifice qui empêche l'œuf de se développer par lui-même sans fécondation. Si mon hypothèse sur les cellules polaires est exacte, la formation de ces corps jouent ce rôle.

» Dans mon hypothèse, la possibilité de la parthénogénèse ou tout au moins sa fréquence chez les Arthropodes et les Rotifères, peut être due à l'absence de cellules polaires. »

On voit que Balfour, comme Minot, attribue au *globule polaire*,

en tant que *portion éliminée de la vésicule germinative*, le rôle d'élément fécondant, et qu'il le considère, à ce titre, comme correspondant au spermatozoïde. Pour Balfour, la signification sexuelle du globule polaire réside tout entière dans la portion de vésicule germinative qu'il renferme.

En me plaçant au point de vue de cette théorie, le globule polaire est *au fond et essentiellement* un élément *rejeté*. Mais je ferai remarquer que cette conception se concilie assez difficilement avec l'idée que le globule polaire est le simple résultat d'une division cellulaire. Or Balfour, comme Minot, considère le rejet de l'élément fécondant comme essentiellement produit par la division cellulaire, ce qui fait jouer au processus de karyokinèse un rôle qui me semble assez étranger à celui qu'il joue dans les autres circonstances biologiques.

La kariokinèse fait des éléments de la cellule deux parts égales, dans lesquelles tous les éléments sont également représentés, et je ne sache pas que les phénomènes d'excrétion, d'expulsion de substances nuisibles ou inutiles empruntent dans l'économie animale la forme de la division cellulaire. Or on n'a le droit d'invoquer l'assistance de processus exceptionnels que lorsque les processus généraux paraissent impuissants pour l'explication d'un phénomène. Aussi, pour concevoir d'une manière rationnelle la segmentation inégale et la formation des globules polaires, qui n'en est qu'un cas particulier, aussi, dis-je, faut-il qu'au processus *ordinaire et général* de karyokinèse s'ajoute accidentellement un processus *ordinaire et général* d'une tout autre nature, et susceptible, dans certains cas, d'agir d'une manière tout à fait indépendante de la karyokinèse.

Ce processus, qui n'a rien d'exceptionnel et d'étonnant, consiste dans des contractions du sarcode, dans des efforts d'expulsion qui s'adressent, d'après moi, non pas aux éléments du noyau, mais à la zone de protoplasme qui entoure celui-ci et qui représente l'élément fécondant. Aussi les divisions inégales s'observent-elles non point dans les cellules composantes des tissus d'où les phénomènes de polarisation sexuelle sont absents, mais dans les

premières segmentations de l'œuf (globules polaires et sphères de segmentation), c'est-à-dire dans des cellules où les différenciations sexuelles ne se sont pas encore effacées.

Sans revenir sur ce que j'ai longuement développé dans ce Mémoire, je me borne à faire remarquer combien les obscurités et les indécisions des idées de Balfour peuvent être facilement dissipées par les données que mes idées introduisent dans le problème,

Balbiani a émis sur la formation des éléments sexuels une théorie ingénieuse que je ne puis passer sous silence. Elle offre en effet ceci de particulier qu'elle est l'inverse de celle que j'ai proposée. Pour le Professeur du Collège de France, tout élément sexué est toujours le produit de la copulation de deux éléments, l'un mâle primordial périphérique (*cellules épithéliales primitives*, ou cellules du follicule), et l'autre central femelle (*ovules primordiaux*).

La formation de l'élément mâle proprement dit, ou spermatozoïde, est le résultat de la fécondation de l'élément périphérique par l'élément central, qui s'atrophie et s'élimine ensuite. La formation de l'élément femelle, ou œuf, est le résultat de la fécondation de l'élément central, ou ovule primordial, par l'élément périphérique. Pour cela, une des cellules du follicule, ou élément mâle, forme un bourgeon, *androblaste* ou *cellule embryogène* ou élément mâle primordial, qui pénètre dans l'ovule femelle pour le féconder et donner naissance au germe.

« La cellule embryogène étant un élément mâle primordial, on comprend que, chez certains êtres et dans certains cas, son action ne se bornera pas à déterminer la formation du germe. Elle pourra suffire à déterminer d'une manière plus ou moins complète, soit seulement les premières phases du développement de l'œuf, soit même le développement tout entier, et produire un animal parfait, ce qui constitue la parthénogénèse <sup>1</sup>. »

Balbiani attribue donc la sexualisation des éléments sexuels à

---

<sup>1</sup> Balbiani : *Leçons sur la Génération des Vertébrés*, 1879.

la réunion, à la copulation de deux éléments primordiaux dans lesquels le lecteur aura facilement reconnu les éléments *centrifuge* et *centripète*, que j'ai longuement étudiés dans le cours de ce Mémoire, et à la *séparation* desquels j'attribue la sexualisation des éléments reproducteurs.

On voit quelle est la distance qui sépare la théorie de Balbiani de la mienne. Toutefois il faut rendre à Balbiani cette justice, qu'il a lancé dans la science l'idée d'une *dualité* dans la constitution de l'élément sexuel, qu'il a fortement attiré l'attention sur l'importance et la constance des éléments figurés qui cheminent dans le vitellus (cellule embryogène, androblastes), et qu'il a par là même contribué à l'édification des théories qui ont été émises après la sienne.

Je dois ajouter que dans une publication récente<sup>1</sup> Balbiani vient de reconnaître qu'il s'était mépris sur le sens de la marche des éléments tels que cellules du follicule et vésicule embryogène, et que ces éléments sont d'origine centrale. Il les fait provenir en effet de la vésicule germinative. Mes observations sur les *Aranéides*, sur *Lithobius*, sur *Geophilus*, ne me permettent pas de douter qu'ils se forment au contraire au sein du vitellus sans participation visible de la vésicule germinative. Mais, ce point spécial mis de côté, on est autorisé à conclure qu'il n'est plus permis de soutenir la préfécondation de l'ovule par un élément venant du dehors. Dans la sexualisation des éléments, il ne peut être question d'une fusion de deux éléments étrangers l'un à l'autre ; c'est d'une séparation, d'une élimination qu'il s'agit en réalité.

Fol<sup>2</sup> a, de son côté, recherché quelle pouvait être la signification du globule polaire.

« Si nous cherchons, dit-il, à pénétrer plus avant dans la signification des corpuscules de rebut, nous devons prendre garde de

---

<sup>1</sup> Balbiani ; Sur l'origine des cellules du follicule et du noyau vitellin de l'œuf chez les Géophiles. (*Zoolog. Anzeiger*, 1883.)

<sup>2</sup> H. Fol ; *Recherches sur la Fécondation*, 1879, pag. 245, 246.

confondre, comme on l'a fait, le point de vue physiologique avec le point de vue phylogénique. Il est clair en effet que la *fonction première* de ces sphérules peut avoir été très différente de celle qu'ils remplissent actuellement.

» Physiologiquement, les globules polaires sont le résultat de l'*expulsion de matières contenues dans le noyau de l'ovule*. Cela est si vrai que cette expulsion est générale et se produit même dans les cas exceptionnels où les sphérules de rebut fond défaut : tels sont les œufs des Amphibiens et des Sauropsides (Reptiles ou Oiseaux), d'après tout ce que rapportent les auteurs qui ont traité ce sujet jusqu'à ce jour. Cette expulsion est donc un fait général, mais un fait qui *demande lui-même à être expliqué*.

» Il semble, d'après toutes les observations que l'on a recueillies jusqu'à présent, que l'expulsion d'une partie du noyau de l'ovule soit une condition indispensable pour la fécondation interne, pour la soudure des pronucléus mâle et femelle. S'il en est ainsi, l'on est naturellement amené à se demander s'il n'y a pas dans la *vésicule germinative* des matières d'*affinités ou de polarités différentes*. La combinaison de ces matières donnerait un tout qui n'aurait aucune affinité, aucune attraction pour l'élément mâle. Nous avons vu en effet que les zoospermes ne marchent pas vers l'intérieur de l'ovule tant que la vésicule germinative reste intacte. Les substances éliminées sous forme de globules polaires devraient, dans cette hypothèse, avoir une polarité de même nom que celle du zoosperme, ou les mêmes affinités chimiques. On comprendrait dès lors comment il se fait que la présence d'un zoosperme dans le vitellus hâte la sortie des globules polaires. En revanche, la pénétration d'un zoosperme dans un globule polaire, fait qui a été vu une ou deux fois, resterait *inexplicable*. On pourrait aussi voir dans la grosseur de la vésicule germinative et dans son inactivité relative la cause de l'obstacle qu'elle semble opposer à la fécondation intime ; dans ce cas, les matières expulsées seraient la partie la plus passive de la vésicule, et le pronucléus femelle représenterait son principe actif. Il serait important de connaître la série des phénomènes qui servent de prélude au développement

d'un œuf par la parthénogénèse avant de se lancer dans des considérations générales auxquelles je ne puis attacher actuellement une grande importance. Ce n'est pas que le sujet ne soit du plus haut intérêt, mais nous n'avons pas encore de données suffisantes, et la discussion des hypothèses serait prématurée.

» Au point de vue phylogénique, nous sommes encore bien plus mal renseignés. Faut-il supposer que l'ovule se divisait, à l'origine, en deux parties égales, également susceptibles de se développer, puis que l'une de ces parties devint plus grosse et plus propre au développement, tandis que l'autre, se chargeant des matières superflues, se réduisit petit à petit à de petits corpuscules ? Cette supposition *expliquerait* comment cette expulsion emprunte encore les procédés de division cellulaire. »

Les idées de Fol, qui se rapprochent à un si haut degré de celles de Minot et de Balfour, méritent les mêmes objections. C'est dans l'obligation d'expulser une portion de la vésicule germinative que Fol trouve, comme les deux auteurs cités, la raison de la formation des globules polaires. Toutefois on voit que Fol s'est préoccupé de ce qu'il y avait de peu rationnel à faire d'un procédé de division cellulaire un processus d'expulsion et d'excrétion. Sa réponse à cette difficulté, semblable d'ailleurs à celle de Giard que j'ai citée dans le cours de ce travail, mérite les mêmes reproches que celle-ci. C'est une simple vue de l'esprit qui ne repose sur aucun fait et qui n'explique rien. Car il resterait toujours à dire quelle a été la cause des différences de volume, de composition et de signification physiologique des deux sphères. Or toute la question est là.

Quant à la pénétration d'un zoosperme dans un globule polaire, il n'y a rien d'*inexplicable* à ce qu'elle ait pu être observée dans un très petit nombre de cas. On peut, sans être téméraire, supposer la production, dans de très rares circonstances, d'un globule polaire dans lequel l'élément mâle n'est pas en proportion si considérable qu'il s'oppose absolument à la pénétration d'un zoosperme. On peut encore penser que dans les cas, qui ne sont pas rares, où le globule polaire s'est séparé précocement, il a eu le

temps de perdre sa polarité sexuelle avant l'arrivée des zoospermes. Et dans ce cas il n'y aurait rien d'impossible à ce qu'un zoosperme animé de mouvements rapides et saccadés pénétrât dans cette sphère protoplasmique inerte en voie de ramollissement et de désagrégation.

Nussbaum <sup>1</sup> a publié, en 1880, un important travail sur la différenciation des sexes dans le règne animal. Sa théorie de la sexualité se résume dans les propositions suivantes :

Les éléments sexuels mâles et femelles proviennent de cellules homologues d'une origine tout à fait spéciale et étrangère aux trois feuilletts blastodermiques, qu'il désigne sous le nom de *cellules sexuelles (Geschlechtszellen)*.

L'œuf est le résultat de la segmentation mûriforme (*maulbeerförmiger Kerntheilung*) du noyau d'une cellule sexuelle. Des noyaux multiples résultant de cette segmentation, l'un reste central et constitue la vésicule germinative ; les autres deviennent périphériques et forment les éléments du follicule.

Quant à la constitution de l'élément mâle, elle est due à une succession de segmentations mûriformes du noyau, succession dans laquelle la première segmentation donne naissance à des parties homologues à celles qui ont été produites pour l'ovogénèse (ovule et follicule). Mais les segmentations suivantes produisent des éléments nouveaux plus petits qui ne sont pas représentés dans l'œuf et qui aboutissent à la formation des spermatozoïdes.

Résumant ses vues à cet égard, Nussbaum s'exprime ainsi : « La différenciation sexuelle n'est pas la transmission de deux fonctions, préalablement réunies, à deux rejetons différents d'un rudiment originel <sup>2</sup> ; elle est plutôt la variation de cellules homologues pour le meilleur accomplissement de la conjugation.

---

<sup>1</sup> Nussbaum Moritz ; Zur Differenzirung des Geschlechts in Thierreich. (*Arch. für mikrosk. Anat.*, 1880.

<sup>2</sup> Ceci est une allusion à la théorie de Waldeyer, dont je dirai quelques mots plus loin.

L'œuf et le spermatozoïde sont produits par des développements différents de cellules d'égale valeur, et la première différence des sexes consiste simplement dans une division plus prononcée des cellules sexuelles mâles.... Ainsi se produit la transformation des éléments mâles et femelles : la cellule ovulaire reste passive, et la cellule séminale échange ses mouvements amœboïdes pour des mouvements vibratiles. Ce n'est qu'avec une organisation bien plus élevée que se produit la différence dans la manière d'emmagasiner les éléments reproducteurs, les développements variés du tissu conjonctif dans les glandes sexuelles, le développement et les modifications des conduits excréteurs. Appendices, forme extérieure du corps, instinct, intelligence, varient également pour le meilleur accomplissement des fonctions qui, par suite des transformations des éléments reproducteurs, sont dévolues à l'*Homme* et à la *Femme*.»

« Dans la fécondation, dit encore Nussbaum, il n'y a pas réunion de deux éléments hétérogènes qui se complètent (*die einander ergänzen*) et qui forment ainsi un tout complet. Il y a plutôt rencontre de deux cellules homologues, dont l'une s'est transformée en une forme mobile pour rendre la conjugation possible, et dont l'autre est chargée de substances nutritives et est pourvue de dispositions protectrices.

» Dans l'acte fécondateur des animaux supérieurs, deux cellules homologues se réunissent, comme dans la conjugation de deux organismes inférieurs. »

La théorie de la sexualité de Nussbaum se fonde sur des faits dont les uns sont conformes à la vérité, et dont les autres constituent, à mon avis, des erreurs.

Nussbaum a eu raison de considérer comme homologues les cellules primordiales qui pouvaient donner naissance à l'un ou l'autre des éléments sexuels. Il a eu raison également de faire provenir les cellules du follicule de l'œuf des parties centrales de ce dernier et de les faire cheminer du centre vers la périphérie ; mais il a eu le tort de croire que les cellules du follicule avaient pour origine une division du noyau de l'ovule.

Nussbaum a remarqué, avec raison, que dans le processus de formation de l'élément mâle les divisions cellulaires se multipliaient plus que dans la formation de l'élément femelle ; mais il a eu le tort d'attribuer à ces divisions un mode et une signification qu'elles n'ont pas.

Nussbaum a méconnu la signification relative des éléments éliminés et des éléments centraux, la double polarité de l'élément cellulaire primitif et l'importance des éliminations pour la différenciation sexuelle de l'élément.

Il a eu le tort encore d'attribuer aux cellules sexuelles primitives une spécialité excessive et, pour ainsi dire, une différence absolue ou tout au moins très accentuée d'avec les autres cellules qui constituent l'ensemble des tissus.

Enfin, les idées de Nussbaum, en le conduisant à une conception erronée de la fécondation, l'ont conduit aussi à méconnaître la mesure des différences et des ressemblances qu'il y avait entre la fécondation et la conjugaison.

Si donc la théorie que j'analyse a mis en lumière quelques points intéressants, elle me paraît s'être portée dans une direction qui n'est point la bonne, et où les phénomènes si remarquables d'attraction, de répulsion, d'élimination, si répandus dans les phénomènes reproducteurs, ne trouvent en aucune manière une explication tant soit peu satisfaisante.

Je clos là l'examen historique que j'ai tenu à joindre à mon Mémoire. Ce n'est pas que d'autres que les Auteurs que je viens de citer ne se soient aussi préoccupés de la question de la nature et de l'origine des éléments sexués. Mais j'ai tenu à réunir ici seulement les théories dans lesquelles l'élément sexuel provenait d'une même source, d'une même origine, d'un même rudiment (simple ou double) et résultait de modifications ultérieures de ce rudiment. A ce titre, je me suis abstenu d'exposer les idées de Waldeyer<sup>4</sup>, qui attribuent l'origine des deux éléments sexués,

---

<sup>4</sup> Waldeyer W.: *Eierstock und Ei*. Leipzig, 1870, pag. 159.

à deux blastèmes différents, quoique si étroitement unis l'un à l'autre dans les premières phases du développement embryonnaire, que nos moyens d'investigation ne peuvent les distinguer.

Je ne puis aussi que signaler en passant les idées émises par Semper <sup>1</sup> dans son travail sur le système urogénital des Plagiostomes, quoique cet auteur ait émis des idées remarquables, basées il est vrai sur des faits mal observés, relatifs à la formation de ce qu'il appelle les ampoules primitives du testicule des Sélaciens.

Considérant une ampoule mâle ou femelle comme constituée par une réunion de cellules de l'épithélium germinatif, dont l'une devient centrale et les autres périphériques (cellules du follicule), Semper s'exprime ainsi, pag. 392: « Ici, la cellule centrale devient un œuf et les cellules du follicule qui l'entourent lui servent de cellules nutritives (Ludwig); là, la cellule centrale est résorbée et entièrement consommée, et la formation des spermatozoïdes est exclusivement liée à la transformation de cellules de l'épithélium folliculaire. »

On voit que cette formule, qui exprime un fait vrai dans sa *généralité* seulement <sup>1</sup>, est pourtant très imparfaite. Elle ignore le lien génétique qui relie la cellule mâle ou femelle et les cellules du follicule; elle méconnaît les polarités dynamiques et le rôle (autre que celui d'élément nutritif) que ces deux éléments jouent vis-à-vis l'un de l'autre. Par là, l'essence même du processus de la sexualisation est ignoré, et aucune lumière n'est jetée sur les phénomènes de fécondation.

---

<sup>1</sup> Semper; *Das Urogenitalsystem der Plagiostomen*. Würzburg, 1875.

<sup>2</sup> Je dois dire en effet que, pour ce qui a trait à la spermatogénèse, Semper a commis une méprise qui a été renouvelée par Balbiani, et que j'ai commise plus tard à mon tour dans l'appréciation des ampoules primitives. Il n'y a en réalité, dans ces jeunes ampoules ou ampoules primitives, ni cellule centrale ni cellules périphériques appelées à des destinées différentes, mais des cellules de même valeur à des degrés différents de développement. Ce n'est qu'ultérieurement que se développeront par voie endogène, dans le protoplasme de ces protospermoblastes, les deutospemblastes, qui par multiplication formeront les spermatozoïdes. Mais les ampoules primitives ne sont que des nids d'ovules mâles. C'est ce que m'ont démontré de nouvelles recherches qui seront prochainement publiées.

Cette indépendance des deux éléments, depuis leur origine jusqu'à leur destinée ultérieure, sépare essentiellement cette théorie, soit de celle de Balbiani, qui suppose une préfécondation réciproque des deux éléments, soit de celle que j'ai moi-même développée.

Les éléments sexués de Semper sont distincts dès l'origine, et je n'avais pas ici à étudier plus longuement ses conceptions.

Ici se termine ma tâche. Je me suis appliqué à porter à la fois l'analyse et la synthèse dans l'étude des faits si complexes de la sexualisation.

On pourrait aborder encore bien des questions pleines d'intérêt, et examiner par exemple si les avantages et parfois même la nécessité de la fécondation croisée, que Darwin a si bien mis en relief, ne sont pas susceptibles de trouver une explication satisfaisante dans la théorie de la polarité sexuelle telle que je l'ai exposée. S'il n'est pas contestable que l'hermaphroditisme représente un terme de transition entre la parthénogénèse et l'unisexualité, on peut fermement présumer que tout individu hermaphrodite manifeste des tendances plus ou moins prononcées à la prédominance de l'une des deux sexualités. Il résulte de là, entre individus hermaphrodites, des degrés variés de développement et de polarisation sexuelle de l'un des éléments. Un individu porteur d'éléments femelles bien développés et bien polarisés sera moins favorisé quant aux éléments mâles, et *vice versa*<sup>1</sup>. Si donc, comme les faits semblent l'établir, une certaine proportion de développement et de polarité entre les éléments sexuels est nécessaire pour qu'une fécondation se produise et soit suivie d'une segmentation utile, il est évident que les deux éléments sexuels puisés dans le même individu se trouveront dans des conditions très défavorables. Si c'est l'élément désintégrant qui l'emporte, l'œuf est exposé à une vraie désagrégation ; si c'est l'élément intégrant qui prédomine, il y a danger que la segmentation n'ait pas lieu ou s'arrête trop tôt. Mais par la fécon-

---

<sup>1</sup> C'est là ce qu'a fort bien établi Metschnikoff pour *Prostomum lineare*.

dation croisée, les chances se multiplient considérablement pour que des éléments d'égal développement et de polarités sexuelles équivalentes soient appelés à se rencontrer et à se combiner, de manière à produire une segmentation normale. Toutes les combinaisons ne seront pas heureuses et fertiles (et c'est ce qui se passe en effet dans la nature), mais un *bien plus grand nombre* pourront donner des résultats utiles et des descendants chez lesquels un équilibre convenable des influences dynamiques héréditaires assurera la vigueur et la force.

D'autres questions encore, telles que celles de l'hérédité de la *forme* des qualités vitales et même des qualités morales pourraient être examinées au point de vue de la théorie de la *polarisation sexuelle des éléments*. Je me réserve d'y revenir dans une future publication, et je m'arrête ici dans la discussion de ces questions pleines d'intérêt.

Qu'ai-je eu la prétention de faire en exposant les idées renfermées dans ce Mémoire? Ai-je prétendu trouver la formule adéquate des processus de la formation des sexes et de la fécondation? Non; je n'ai pas eu une visée si haute, et je suis loin de donner mes idées comme l'expression exacte de la réalité.

Poussé par les résultats de mes observations personnelles, j'ai été insensiblement conduit à trouver dans les phénomènes d'ovogénèse et de spermatogénèse des processus qui représentaient une sorte d'emboîtement; et de réflexions en réflexions, en comparant les observations des naturalistes les plus autorisés, j'ai essayé de trouver les lois qui semblent relier les principaux faits se rattachant à l'essence de la reproduction. Mon unique prétention a été de formuler une *hypothèse* capable d'embrasser ces faits et d'en permettre une explication rationnelle, *acceptable pour le présent*. C'est là d'ailleurs le seul but et la seule visée aux quels puisse prétendre tout Homme de science qui cherche des causes et des lois.

Le 21 mars 1884.

---

---

Extrait de la **Revue des Sciences Naturelles**. (septembre 1883 et mars 1884).

---

Montpellier. -- Typogr. BOEHM et FILS.

SUR LES

# CELLULES DU FOLLICULE

ET LES CELLULES GRANULEUSES CHEZ LES TUNICIERS<sup>1</sup>

---

Dans un Mémoire sur l'OEuf et ses enveloppes, chez les Tuniciers, Mémoire publié dans le premier numéro du *Recueil zoologique suisse*, H. Fol analyse et critique les idées émises par moi dans mes Recherches sur l'œuf des Ascidiens (1). Cette publication de mon éminent Collègue de Genève m'a paru demander une réponse ; et je dois le remercier de la gracieuse hospitalité qu'il a bien voulu me donner comme directeur de ce Recueil.

Avant d'aborder la question purement scientifique, je dois une explication aux lecteurs du Mémoire de Fol. Quelques mots suffiront.

Quand j'ai publié mes *Recherches* (1), je n'avais aucune connaissance directe des travaux de Fol, et j'ignorais qu'il se fût occupé de l'origine des cellules du follicule. Ce n'est que quand mon Mémoire était presque complètement imprimé que j'ai reçu la Note de Fol du 28 mai 1883 (2). Je m'empressais aussitôt de citer l'opinion de l'auteur, que je n'avais pas mentionnée dans la partie déjà imprimée de mon travail. C'était là une question de loyauté. Ainsi s'explique la contradiction qu'il y a entre la première et la dernière partie de celui-ci. Mes opinions avaient été le résultat de mes recherches personnelles, et je les croyais entièrement originales quand je les ai publiées.

Elles l'étaient d'ailleurs à certains égards, ainsi que cela ressortira de la suite du présent Mémoire.

---

<sup>1</sup> Les recherches et observations qui constituent la base de ce Mémoire ont été faites à la Station zoologique de Cette.

Si en outre j'ai prêté à Fol, sur les cellules du Testa, une opinion qu'il n'a pas émise, c'est que cette opinion lui est attribuée dans le Compte rendu du Congrès de Montpellier (1879) de l'Association française pour l'avancement des Sciences (pag. 768). Fol n'ayant pas, à ma connaissance, rectifié cette assertion, j'étais autorisé à la considérer comme exacte.

Voilà l'explication des contradictions qui ont pu légitimement étonner H. Fol, explication dont il s'est d'ailleurs empressé de reconnaître le bien fondé dans une Note courtoise insérée dans le n° 2 de ce Recueil.

La question personnelle étant ainsi vidée, je me hâte d'aborder la question scientifique, et je désire la traiter avec une entière franchise, qui n'exclut ni le bon ton ni la courtoisie que se doivent des hommes également amis de la vérité.

Je remercie sincèrement H. Fol de m'avoir, par ses critiques, fourni l'occasion de reprendre la question de l'origine des cellules du follicule et des cellules du testa chez les Tuniciers. Il m'a ainsi conduit à examiner de plus près cette question très délicate, et à me rendre un compte plus exact de l'intimité des phénomènes.

Je n'ai point à revenir sur les idées émises à ce sujet par les nombreux Zoologistes qui s'en sont occupés. Il suffira au lecteur, pour être édifié à cet égard, de lire mon Mémoire (1) et le Mémoire de H. Fol (4). Le débat doit être actuellement circonscrit entre H. Fol, Roule et moi.

Tous les trois, nous pensons que les cellules du follicule prennent naissance dans l'intérieur de l'œuf, au voisinage du noyau, et qu'elles se transportent ensuite à la surface du vitellus. La question qui nous divise a seulement trait au mode de formation de ces éléments.

C'est donc sur ce point que je vais d'abord insister. Je m'occuperai ensuite de l'origine des cellules dites du testa.

Pour Fol et Roule, les cellules du follicule ont pour point de départ essentiel un élément figuré provenant de la vésicule germinative. Pour moi, les cellules du follicule ont pour origine

essentielle des éléments du vitellus qui se différencient dans la couche qui entoure la vésicule germinative. La participation de cette dernière n'est nullement essentielle, et n'est qu'un cas accidentel, si elle a réellement lieu.

Je ne puis songer à abuser de l'aimable hospitalité que je reçois dans ce Recueil, et je dois par conséquent renoncer à une discussion étendue des idées de Fol et de Roule et du Mémoire auquel je répons aujourd'hui.

Je ne puis cependant passer sous silence les points qui me semblent devoir donner lieu à une juste critique.

Les idées émises par Fol, dans son premier Mémoire en 1877 (3), diffèrent notablement de celles qui sont formulées, soit dans sa Note à l'Institut (2), soit dans le Mémoire du premier numéro de ce Recueil (1).

Renvoyant le lecteur au texte lui-même, je me borne à résumer ainsi la première opinion de Fol : Les cellules du follicule sont d'abord une *petite accumulation de substance granuleuse* touchant la paroi de la vésicule germinative. Quand elles sont plus grosses, c'est-à-dire plus tard, l'on voit une *petite excroissance creuse de la vésicule* pénétrant au milieu de la cellule. *Plus tard* encore elles ont atteint leur volume normal et on distingue dans leur intérieur un *petit noyau*. En somme, « les cellules folliculaires ont leur origine dans les *accumulations de protoplasma* qui se forment aux dépens du vitellus, à la limite de la vésicule germinative. Le noyau de ces cellules paraît dériver de la vésicule ».

Quant à l'opinion soutenue aujourd'hui par Fol, j'avoue qu'elle présente encore pour moi quelques obscurités et qu'elle me semble manquer de netteté et de précision. Dans sa Note à l'Institut (2), Fol dit que chez *Ciona intestinalis* la production endogène commence par un *épaississement local* de l'enveloppe nucléaire avec *extroflexion* de la partie épaissie. Le nucléole se trouve généralement dans le voisinage immédiat de ce petit diverticule et *semble céder* un petit fragment de sa substance qui se placerait au *fond de la cavité* du diverticule. Puis le diverticule

devient un *bourgeon solide* qui croît sans perdre sa connexion avec l'enveloppe du noyau. Le *pédoncule* qui le relie à cette membrane ne se divise que lorsque la grosseur définitive est atteinte.

Dans le Mémoire de ce Recueil (4), les phénomènes du processus diffèrent notablement, quoiqu'il s'agisse également de *Ciona intestinalis*.

Il y a d'abord (comme dans le premier cas) épaissement localisé de l'enveloppe de la vésicule ou paroi formée de substance chromatique. C'est un *petit bouton arrondi*, faisant saillie du côté de la cavité de la vésicule. Bientôt après il fait aussi saillie du côté externe de la paroi nucléaire, donnant un peu l'idée d'un *bouton de chemise*.

Puis il se trouve entièrement en dehors de la paroi, et c'est alors que le *vitellus environnant* commence à se différencier pour lui fournir son *protoplasme cellulaire*. Quant à l'*extroflexion*, à l'*évagination*, elle n'est pas constante, et n'a rien d'essentiel. « Les véritables images de bourgeonnement sont assez rares, et il faut passer en revue un très grand nombre d'œufs pour avoir la chance d'en rencontrer quelques-uns » (4, pag. 116). Le seul fait invariable, c'est la sortie d'une parcelle de chromatine qui se détache du noyau de l'ovule et devient le centre d'un petit *amas de protoplasme* dérivé du *vitellus*.

La sagacité du lecteur me dispensera de mettre plus en relief ce qu'il y a d'indécis et de variable dans cet ensemble de conceptions du phénomène.

Quant à Roule (5), il n'a vu ni épaissement local de la paroi de la vésicule, ni extroflexion, ni bouton de chemise, ni participation du nucléole. Pour Roule, la vésicule germinative renferme, outre le nucléole principal, de 2 à 6 nucléoles adventifs plus petits. Certains d'entre eux sont placés sur la *limite externe*, alors assez confuse, de la vésicule germinative et pénètrent même dans le vitellus. Les œufs, un peu plus développés, renferment quelques-uns de ces nucléoles dans leurs vitellus, et de plus en plus près de la membrane vitelline que l'ovule est plus avancé. « Autant

*qu'il est possible d'en juger d'après cet aspect, ceci correspond sans doute à une migration vers l'extérieur des noyaux formés dans la vésicule germinative. »*

*« Les nucléoles parvenus dans le vitellus sont entourés plus ou moins rapidement par une zone claire, d'abord assez confuse, puis nettement délimitée ; il est permis dès lors de les considérer comme les noyaux de cellules, d'origine endogène, dont le protoplasme serait la zone claire. »*

Si l'on considère que Roule n'a vu ni épaissement local de la paroi de la vésicule, ni extroflexion de cette paroi, ni participation du nucléole principal, ni forme de bouton de chemise ; et si l'on ajoute que Fol n'a pas vu les nucléoles adventifs dont parle Roule, quoique ses recherches aient porté sur la même espèce de Tuniciers et qu'il ait employé des méthodes de recherches très variées, on comprendra difficilement que le Professeur distingué de Genève puisse trouver qu'un *accord semble possible* entre ses opinions et celle de Roule

Ces deux théories, *loin de concorder sur plusieurs points importants*, n'ont qu'un point de contact, c'est que les cellules du follicule ont pour origine des parties sorties de la vésicule. Mais ici encore il y a des différences frappantes ; car non seulement les éléments expulsés sont d'origine très différente, mais, tandis que Fol a saisi pour ainsi dire les grains de chromatine en train d'opérer leur sortie (bouton de chemise, extroflexion de la paroi), Roule est loin de donner semblable assurance et d'être aussi affirmatif. Il a vu de petits nucléoles dans la vésicule germinative ; il en a vu au dehors dans le vitellus, et il en a conclu tout simplement que ceux du dehors provenaient de ceux du dedans. Il ne signale aucune preuve, aucune trace, aucun signe de cette migration. Il n'a rien constaté à cet égard, ni sur le frais, ni après l'emploi des réactifs tels que l'acide osmique.

Il me semble que les nombreuses divergences que je viens de signaler et qui portent sur des points importants du processus, ne sont pas de nature à faire considérer le très faible point de contact des deux théories comme équivalent à un fait acquis et à

une solide démonstration scientifique. J'y trouverais déjà une présomption qu'il doit y avoir dans les conceptions que je viens d'analyser des défauts de précision, et des confusions ; et c'est là d'ailleurs le résultat auquel m'ont conduit les recherches que je viens de poursuivre d'une manière continue pendant quelques mois. Je vais exposer les résultats que j'en ai retirés, et c'est avec leur aide que je pourrai faire avec quelque fruit, je l'espère, la critique des opinions que je viens d'examiner.

Mes recherches ont porté plus spécialement sur *Ciona intestinalis*, qui abonde à Cette, mais aussi sur *Phallusia mamillata*, *Phallusia cristata* et sur *Diazona violacea*.

J'ai observé les œufs de *Ciona* à l'état frais dans le sang de l'animal ; mais j'ai en outre traité les œufs par des réactifs très divers, et par des procédés de coloration très variés.

Voici, pour abrégér, la série de ces manipulations diverses :

1° Préparations au perchlorure de fer et à l'acide gallique, suivant le procédé de Fol.

2° Traitement par l'acide acétique à 5 %, puis par l'alcool, et coloration par des procédés divers qui seront indiqués ci-après.

3° Préparation par le liquide chromo-acéto-osmique de Flemming et coloration ultérieure.

4° Préparation par le liquide chromo-acétique de Flemming.

5° Préparation par l'acide chromique à 0,5 %, ou à 1 ou 2 et jusqu'à 5 %.

6° Traitement par l'alcool absolu.

7° Traitement par l'acide osmique à 1 %.

J'ai employé tantôt la dissociation, tantôt la méthode des coupes après durcissement final dans l'alcool absolu.

Quant aux méthodes de coloration, j'ai fait tantôt usage du carmin de Beale, tantôt du carmin aluné acétique avec décoloration dans l'alcool, tantôt du carmin boraté avec décoloration par la méthode de Grenacher, tantôt l'éosine, tantôt la safranine, suivant la méthode de décoloration de Flemming et Hermann par l'alcool et l'alcool absolu.

Les ovaires dissociés ont été observés dans la glycérine formique ; les coupes ont été montées dans le baume.

Mes observations ont été faites avec un grand microscope de Zeiss, pourvu du concentrateur d'Abbe, avec un excellent objectif à immersion homogène  $\frac{1}{12}$  de pouce de Zeiss et avec un objectif à immersion ordinaire L du même constructeur.

J'ai renouvelé mes observations sans relâche et d'une manière très continue pendant plusieurs mois, et je me base sur un très grand nombre d'examen très sérieusement faits. En voici les résultats constants.

Si l'on observe des œufs très jeunes de *Ciona* au moment où pour ainsi dire les premières cellules du follicule vont se montrer (Pl. I, *fig.* 1, 2), on remarque que la vésicule germinative nettement délimitée ne possède qu'*un seul* nucléole très réfringent, très sensible aux colorants nucléaires et plongé dans un liquide hyalin ou suc nucléaire qui se colore peu et au sein duquel se trouvent des grains colorés plus ou moins épars, ne constituant pas un réseau continu et que l'on est convenu de désigner comme grains de chromatine (Flemming).

Ces grains plus ou moins nombreux sont très différemment distribués suivant les œufs, et ont des volumes très variables, depuis celui de fines granulations jusqu'à celui de petits grains ou rarement de petits nucléoles (*fig.* 29, 30). Mais il est à remarquer que sur les œufs frais observés dans le sang de l'animal, on n'aperçoit que le nucléole qui est très rarement double, et que les grains chromatinés n'apparaissent qu'après l'emploi des réactifs tels que les acides et les colorants.

Cette circonstance permet de penser, avec Flemming, que la substance du nucléole n'est pas exactement de même nature que celle des grains ; et d'ailleurs on voit clairement par les méthodes de décoloration, soit de Grenacher avec le carmin boraté, soit de Flemming et Hermann avec l'éosine, la safranine, etc., que le nucléole manifeste pour les colorants une affinité bien plus grande que celle des grains de chromatine.

La vésicule germinative est limitée par une paroi à double con-

tour, très nette, très visible, dont la nature semble, d'après les réactions, être semblable à celle des grains internes. Avec de forts grossissements, on peut voir que cette membrane paraît percée de pores très fins, très rapprochés, et qu'elle est peut-être formée de grains égaux très pressés les uns contre les autres.

Il est remarquable d'ailleurs (*fig. 15, 16*) que la limite interne de l'enveloppe est bien plus nette, bien plus tranchée que la limite externe, la première se séparant du contenu de la vésicule par un trait net, pur et régulier, tandis que la limite externe semble présenter des saillies et une ligne onduleuse, correspondant à une surface mamelonnée dont les saillies correspondraient aux grains qui la composent.

Enfin, en dehors de cette membrane et de la couche profonde du protoplasma transparent qui compose le vitellus de l'œuf, se trouvent des granulations en nombre parfois considérable, présentant exactement le même aspect, les mêmes formes et les mêmes réactions que les grains internes (*fig. 1, 2, 6*). Ces grains sont généralement assez nombreux, parfois accumulés surtout vers un des côtés de la vésicule. On ne saurait les considérer comme des grains lécithiques, car ils se trouvent chez les œufs encore très jeunes, et l'identité de leurs réactions avec celles des grains internes autorise à leur attribuer une composition identique.

Si maintenant on examine des œufs chez lesquels les cellules folliculaires sont en voie de formation, voici ce que l'on observe.

On voit d'abord, sur un point au voisinage de la vésicule, les grains de chromatine du vitellus se multiplier et s'agglomérer (*fig. 3, 4, 8, 9, 21, 23, 25, 28*). Ces grains se réunissent bientôt les uns aux autres pour se souder et se confondre en une masse assez réfringente et colorée. Au début, ces masses ont des formes irrégulières, inégales, à surface mamelonnée mûriforme (*fig. 8, 12, 14, 15, 16, 28*), qui sont en relation avec leur formation par agrégation successive de grains préexistants. Mais d'ailleurs ce processus est mis hors de doute par la présence, au voisinage et à la surface même du corpuscule, de grains non encore incor-

porés et dont quelques-uns sont même appliqués à la surface du corpuscule sous forme de petites lentilles plan-convexes (*fig. 14, 15*).

Quand l'agglomération commence à se former, on n'aperçoit entre les grains d'autre différence que des inégalités de volume, et même, quand la fusion des premiers grains a produit un corpuscule encore irrégulier, la masse représente le plus souvent un aspect homogène, et aucune des réactions employées ne peut révéler la présence d'un grain central plus réfringent.

Mais à mesure que le corpuscule atteint par de nouvelles acquisitions ses dimensions et sa forme normales, c'est-à-dire à mesure qu'il s'organise, on voit se dessiner dans son intérieur le plus souvent un, parfois deux (*fig. 18, 22*), et parfois un plus grand nombre de grains plus réfringents (*fig. 16*).

La nature intime de ces processus de formation est d'ailleurs révélée par des apparences remarquables que décèlent les réactifs dans la constitution du protoplasma vitellin de la région qui entoure le corpuscule en voie de formation. Avec de bons objectifs on aperçoit en effet, sur les œufs convenablement colorés, une zone claire, moins colorée, moins riche en granulations (*fig. 13, 14, 15, 16, 17, 19, 20, 21, 22, 23, 24, 25, 25 bis*). Cette zone, d'abord peu étendue et à limites très indécises quand l'agglomération des granulations commence à se faire, s'étend et s'accroît à mesure que les grains se multiplient. On y distingue alors d'ailleurs des striations rayonnantes qui, ordinairement très fines et très délicates, sont bien indiquées par places par des grains orientés suivant la direction des rayons, grains dont le volume diminue du centre à la périphérie (*fig. 14, 15, 16, 17, 19, 24*). Ces apparences, qui se présentent très souvent à l'œil de l'observateur attentif, sont de nature à éclairer considérablement le processus de formation et la nature des corpuscules intravitellins qui constitueront plus tard les cellules du follicule. Il n'y a en effet qu'une interprétation possible. C'est que les corpuscules sont le résultat de la formation et de la concentration progressive au sein du vitellus, sur un point voisin de la vésicule, de grains

protoplasmiques différenciés, devenus réfringents, et susceptibles de coloration assez vive. La zone claire, moins colorée, qui s'étend autour du point de concentration, correspond à la sphère d'action de ce mouvement centripète, et il est remarquable que le rayon de cette sphère s'accroît à mesure que le corpuscule chromatisé s'accroît par des additions successives de granules, ce qui me paraît indiquer d'une manière non douteuse que la masse de protoplasma perd sa substance chromatinée qui se condense en granules, et que ceux-ci, à leur tour, se concentrent et se fusionnent dans le corpuscule. La disposition rayonnante des grains et cette circonstance que le volume des grains augmente de la périphérie au centre, sont des témoins de cette condensation progressive de la substance chromatinée diffuse dans le protoplasme de l'œuf.

Les corpuscules, étant constitués par l'agglomération de grains de protoplasme chromatinés, ont généralement une forme sphérique, mais cette forme peut être irrégulière et à axes inégaux. On remarque assez souvent les formes ovalaire, elliptique, triangulaire (*fig. 14, 15, 16*); on rencontre parfois des corpuscules à forme allongée dont le grand axe est dirigé suivant un des rayons de l'œuf (*fig. 6, 7, 11, 12, 15, 16, 24, 27, 28*), et qui ne touchent à la paroi de la vésicule germinative que par une de leurs extrémités et parfois même la plus petite, la plus étroite. Mais il est très clair que ces corpuscules sont tout à fait en dehors de la vésicule et n'ont aucune relation avec son contenu. La paroi de la vésicule est intacte et son double contour, très net, n'offre aucune inflexion, aucune extroflexion et aucune continuité avec la périphérie du corpuscule. Il ne peut y avoir aucun doute à cet égard.

Je suis convaincu que ce sont ces aspects que Fol a considérés comme des traces d'extroflexion de la paroi de la vésicule. Ses figures sont très démonstratives à cet égard; elles sont la représentation fidèle de ce que j'ai observé moi-même, et il est facile de s'en assurer en comparant les *fig. 1, 4, 5* de la Pl. VII de son Mémoire (4) avec les dessins qui accompagnent le mien, et no-

tamment les *fig.* 11, 12, 27, 31. Tout observateur sera frappé, comme moi, de ce que dans les dessins de Fol, dont je reconnais la parfaite exactitude, la prétendue extroflexion, ou évagination creuse, conique, non seulement est d'une tout autre nuance (*fig.* 1, 4, de Fol) que le suc nucléaire qui est censé en remplir la cavité, mais est surtout remarquable par l'absence absolue de cette *couche enveloppante formée de substance chromatique qui constitue la paroi de la vésicule* (Fol, 4, pag. 125), paroi, à *double contour*, très évidente, et qui, très nettement dessinée sur les *fig.* 2, 3, 4, 6, 7, 8 de Fol, fait complètement défaut sur les prétendues évaginations des *fig.* 1 et 4. Il est remarquable aussi que sur ces deux figures et sur la *fig.* 5 le prétendu pédoncule de l'évagination soit nettement séparé et coupé de la cavité de la vésicule par la paroi de la vésicule, de telle sorte que l'on n'aperçoit pas la lumière du goulot de l'évagination, au point d'abouchement avec la cavité de la vésicule. Aussi suis-je disposé à trouver dans ces figures des arguments en faveur de la non-existence des extroflexions plutôt qu'en faveur de leur réalité.

Quand le corpuscule intravitellin a acquis un certain volume d'ailleurs assez variable, et même souvent avant d'avoir acquis la masse qu'il atteindra plus tard, il tend à s'éloigner de la vésicule germinative et à se porter vers la périphérie de l'œuf. Il opère alors sa migration à travers le vitellus, migration qui s'accomplit très vraisemblablement d'une manière rapide, car on rencontre un nombre relativement faible de corpuscules situés entre la vésicule et la membrane vitelline. Mais, pour être petit, ce nombre n'en est pas moins notable (*fig.* 5, 6, 14, 15, 16, 17, 21, 29) et suffisant pour établir que les corpuscules subissent une migration, attendu qu'ultérieurement on n'en rencontre plus dans le sein du vitellus.

Il est un point sur lequel je tiens à faire quelques réflexions. Je veux parler de l'épaississement de la paroi de la vésicule et du passage de la petite masse de substance nucléaire de l'intérieur à l'extérieur de la vésicule, au travers de cette paroi.

Où Fol voit-il la preuve que ce petit bouton arrondi, faisant saillie du côté de la cavité de la vésicule (4, pag. 125), est réellement le résultat de l'épaississement de la paroi de cette dernière ? Sur quoi s'appuie-t-il pour affirmer que ce grain coloré et réfringent n'est point un des grains, presque toujours nombreux, qui sont contenus dans la cavité de la vésicule et très souvent même au voisinage de la paroi ? Comment peut-on l'en distinguer ? Par aucun caractère : ce sont choses identiques, absolument identiques comme aspect, comme situation, comme réaction. C'est là en effet ce que pense, avec moi, Roule, puisqu'il considère ces grains comme un des petits nucléoles *préformés* dans la vésicule. Je regrette vivement que Fol ne nous ait pas donné un dessin de *l'épaississement local* de la paroi vésiculaire, tel qu'il l'a observé. C'est là un trait assez important de sa théorie pour qu'il valût la peine de le dessiner. Fol, au contraire, ne nous représente qu'un grain de substance chromatinée placé auprès de la face interne de la paroi. C'est là le cas d'un très grand nombre de grains intra-vésiculaires, sans qu'il y ait lieu de les considérer comme résultant d'un épaississement localisé de la paroi.

Pour moi, je le déclare d'une manière très catégorique, je n'ai *jamais* observé cet épaississement local, quoique je me sois appliqué à le découvrir chez plusieurs milliers d'œufs. Une seule fois j'ai observé quelque chose de semblable, mais dans de tout autres conditions, et j'ai représenté le cas *fig. 20*. J'en donnerai l'explication ultérieurement. Mais en admettant même cette origine par épaississement local, on a quelque peine à comprendre que cette portion épaissie, destinée à sortir de la vésicule immédiatement après sa formation, fasse d'abord saillie en dedans, du côté de la cavité de la vésicule. Je conviens qu'il n'y a là rien d'impossible ; mais j'espère qu'on conviendra aussi qu'il en résulte une complication singulière dans le processus, qui est de nature à faire réfléchir et qui exige un redoublement de preuves.

Une fois le bouton interne formé, Fol a-t-il réellement observé sa sortie et son passage à travers la paroi de la vésicule ? a-t-il vu le bouton engagé dans son trajet à travers la paroi ? a-t-il vu

*des images qui donnent la preuve irrécusable de ce passage ?* Le texte me paraît dire oui, mais les figures me semblent dire clairement le contraire.

D'après Fol (4, pag. 125), le petit bouton arrondi fait *d'abord saillie du côté de la cavité* de la vésicule ; *bientôt après*, on le voit *saillir aussi* du côté *externe* de la paroi nucléaire, donnant un peu l'idée d'un *bouton de chemise* qu'on regarderait de profil ; *puis il finit* par se trouver entièrement *en dehors de la paroi*. Cette description s'applique sans aucun doute à deux renflements, l'un interne et l'autre externe, reliés par une tige (bouton de chemise).

Il est regrettable qu'une disposition si caractéristique et si démonstrative n'ait pas été représentée par Fol, car je ne puis considérer comme telle la *fig. 2*, Pl. VII de son Mémoire (4), à laquelle il renvoie le lecteur, et qui ne représente en réalité qu'un corpuscule déjà gros en dehors de la paroi, et des grains chromatinés en dedans, mais *très nettement* séparés par la paroi, et sans la moindre trace de la tige intermédiaire qui est la disposition essentielle et indispensable pour la démonstration.

J'ai assez souvent observé des dispositions semblables, et j'en donne deux figures (*fig. 27* et *29*) ; mais je n'ai jamais vu la tige, et ces dispositions ne m'ont paru présenter rien de bien particulier, attendu que rien ne s'oppose à ce que les grains chromatinés internes et externes soient placés vis-à-vis l'un de l'autre de chaque côté de la paroi de la vésicule. Bien plus, je donnerai plus tard des raisons pour que ce fait se produise assez souvent.

Le corpuscule intravitellin, formé par la concentration de grains chromatinés, se porte vers la périphérie et y arrive dans des conditions que je vais examiner.

La zone claire qui l'entoure se circonscrit et s'amincit (*fig. 18*) ; le corpuscule arrive à la surface du vitellus, et s'applique, en s'aplatissant sous forme de lentille, contre la face interne de la membrane folliculaire. On s'aperçoit alors clairement que le corpuscule constitue le noyau massif de cette cellule, noyau formé par agglomération de grains chromatinés, et au sein duquel se sont

différenciés un ou quelquefois plusieurs grains plus réfringents, qui constituent des nucléoles. Le protoplasme clair, achronatiné quand il est parvenu à la surface, provient de la zone claire.

Mais dans d'autres cas plus fréquents, la zone claire périphérique se réduit tellement que les noyaux vitellins pourvus de leur nucléole arrivent contre la membrane du follicule à l'état nu ou presque nu, et n'acquièrent qu'ultérieurement une atmosphère de protoplasme incolore. On peut voir ces diverses formes et les formes intermédiaires, soit dans les dessins de Fol (4), soit dans les miens.

Cette observation me conduit à préciser un point sur lequel Fol et Roule me paraissent avoir commis une certaine confusion.

Pour Fol (4, pag. 125 et 126), le noyau de la cellule folliculaire est d'abord un petit bourgeon de chromatine détaché du noyau de l'ovule, et qui devient le centre d'un petit amas de protoplasme dérivé du vitellus. « Pendant *tout le temps* que dure la croissance de la cellule folliculaire, pendant l'émigration vers la surface, et même encore un certain temps après qu'elle a émergé, l'amas interne de substance chromatique conserve la forme compacte; il se creuse ensuite petit à petit et prend la forme vésiculaire, habituelle pour la grande majorité des noyaux. »

Il ressort clairement de là que Fol considère le grain réfringent que j'ai décrit dans le sein du corpuscule, comme représentant le futur noyau de la cellule, tandis que la masse du corpuscule lui-même ne serait que le protoplasme de la cellule folliculaire.

Cela résulte également, et d'une manière positive, des lignes suivantes de la page 122 (4) : « Quelques-unes des cellules qui se voient à la surface de l'ovule semblent, à première vue, être dépourvues de noyau. Les réactifs colorants qui s'adressent spécialement aux noyaux y font apparaître une petite masse centrale de substance chromatique ».

Je ne crains pas d'affirmer que si cette petite masse centrale se colore vivement, la masse qui l'enveloppe se colore aussi, quoique à un moindre degré, et qu'elle a surtout un moindre de-

gré de réfringence. La petite masse centrale est le nucléole et non le noyau, et la masse périphérique est un vrai nucléus compact un peu déchromatiné<sup>1</sup> et autour duquel se dessinera une atmosphère de protoplasme incolore. Il y a certainement là une confusion. Le noyau de la future cellule est bien cette agglomération de grains qui se fusionnent et forment un corpuscule volumineux et compact au voisinage de la cellule, et le grain réfringent central n'en est que le nucléole. Pour élever ce dernier à la dignité de noyau et lui octroyer le volume qu'il devrait atteindre plus tard lorsqu'il est devenu périphérique, Fol pense qu'il se creuse et devient vésiculaire. Mais c'est là une supposition gratuite, car les noyaux des cellules folliculaires restent compacts, ainsi que l'a bien vu Kupffer et ainsi que je l'ai constaté moi-même. Fol, d'ailleurs, a dû certainement se convaincre lui-même de la nature nucléaire de ces corpuscules volumineux situés près de la vésicule germinative, car il en dessine dans plusieurs de ces figures, notamment *fig.* 4 et 6, Pl. VII (4) ; et il y a lieu de se demander pourquoi ces gros noyaux, encore en contact avec la vésicule germinative, ont été représentés avec une forme vésiculaire non douteuse, avec paroi très distincte, et granulations internes et disséminées de chromatine. Cela est en contradiction évidente avec l'assertion si nettement formulée par Fol dans le passage de son Mémoire (4) que je viens de citer textuellement. Je ne puis m'expliquer cette opposition entre les idées de l'auteur et ses figures que par ces circonstances, qu'il n'a pas dû remarquer que certains noyaux folliculaires arrivés à la périphérie avaient une atmosphère de protoplasme et d'autres étaient à l'état nu, ou presque nu ; qu'il a dès lors considéré le nucléole de ces derniers comme le nucléus, non encore devenu vésiculaire, des premières ; et ainsi de suite pour le nucléus et le protoplasme.

J'ajoute en outre que si Fol a été porté à attribuer dans ses

---

<sup>1</sup> Les noyaux des cellules folliculaires manifestent une affinité modérée pour les colorants, ce que l'on peut rationnellement attribuer à la diminution de l'activité nutritive d'éléments appelés à s'éliminer et à ne jouer qu'un rôle très secondaire.

dessins aux gros corpuscules intravitellins une structure vésiculaire qu'il leur a refusée formellement dans le texte, c'est qu'il n'a pu s'empêcher de reconnaître la nature nucléaire de ces corps volumineux, et qu'il lui a paru difficile de trouver une relation génétique directe entre ces masses volumineuses si elles étaient compactes, et le petit bouton qu'il considérait comme leur ayant donné naissance.

J'ajoute que Roule (5) a commis la même confusion, car il considère les petits nucléoles parvenus dans le vitellus comme constituant les noyaux des cellules folliculaires.

Si donc, comme je ne crains pas de l'affirmer, Fol a pris dans les cellules folliculaires le nucléole pour le noyau, que devient le reproche qu'il m'adresse pag. 113 et 123 (4), de n'avoir pas vu le noyau de ces cellules au début de leur existence ?

Ce reproche change d'objet : ce qui m'aurait échappé ne serait pas la substance nucléaire renfermée dans la cellule et formant son noyau, mais simplement la petite granulation qui constitue le nucléole. Or ce reproche, qui perd ainsi presque toute sa portée, je ne l'accepte encore que dans de faibles limites. Ce nucléole n'est pas toujours différencié, et même avec les colorants nucléaires spéciaux, tels que l'éosine, la safranine, suivis de décoloration par l'alcool absolu, je ne l'ai pas toujours observé dans les corpuscules centraux en voie de formation (*fig.* 14, 15, 16, 23) et même dans quelques-uns de ceux qui ont atteint la surface. Il ne se montre souvent que plus tard. Quand le corpuscule est central, il est généralement moins différencié et moins évident, et il s'accroît à mesure que le corpuscule nucléaire devient périphérique.

Ce fait de l'absence primitive de nucléole a d'ailleurs été observé par Fol lui-même, car dans son premier Mémoire (3) il dit expressément que dans l'état *le moins avancé* les cellules se présentent sous forme d'une petite accumulation de substance granuleuse touchant la paroi de la vésicule germinative, et que ce n'est que *plus tard* que l'on voit une petite excroissance creuse de la paroi de la vésicule pénétrant au milieu de la cellule. Si je

ne me trompe, il s'agit bien ici de l'apparition tardive de ce que Fol considère comme le noyau, et de ce que je regarde comme le nucléole.

Si ce nucléole n'apparaît pas dès le début, s'il ne se différencie que progressivement; si en outre, comme les nucléoles en général, il est susceptible de paraître et de disparaître pour reparaître encore, il n'est donc pas étonnant qu'il n'ait pas toujours suffisamment attiré mon attention.

Je n'y attachais pas d'ailleurs, et je continue à ne pas y attacher l'importance que lui attribuent Fol et Roule; et néanmoins je l'ai dessiné dans plusieurs figures de mon Mémoire (1), et notamment dans les *fig. 7e, 11, 12, 13b, 17, 20, 29a* et bien d'autres pour les noyaux périphériques, et dans les *fig. 60, 61, 64, 55a, 63, 67*, pour les noyaux encore intravitellins. Je ne saurais donc souscrire à la proposition de Fol, que cette parcelle de substance nucléaire m'a *complètement échappé*.

Il y a cependant un détail important sur lequel mon attention a été en défaut. Si je ne mérite point le reproche de n'avoir pas su découvrir le noyau dans le sens qu'y attache Fol, je le mérite à d'autres égards. En effet, n'ayant pas reconnu que les corpuscules intravitellins parviennent parfois nus à la surface du vitellus pour y acquérir ensuite une atmosphère de protoplasme achromatiné, j'ai pris ces corpuscules aplatis contre la face interne de la capsule, je les ai pris, dis-je, pour les masses protoplasmiques au sein desquelles se formait ultérieurement un noyau. C'est là une erreur que je dois loyalement reconnaître.

Que faut-il penser du rôle que Fol prête au nucléole principal de l'ovule dans la formation des cellules du follicule? A cet égard, les idées de mon savant Collègue ont subi plusieurs modifications. Il faut d'ailleurs reconnaître que Fol n'a jamais été très affirmatif sur ce point. Dans son premier Mémoire (3, pag. 284), Fol se borne à dire que la participation de la vésicule et surtout de la tache germinative à la formation des noyaux des cellules des follicules n'est pas complètement élucidée par ses recherches.

Dans sa Note à l'Institut (2), le Professeur de Genève devient

plus affirmatif : « Le nucléole se trouve généralement dans le voisinage immédiat de ce petit diverticule et *semble céder* un petit fragment de sa substance qui se placerait au fond de la cavité du diverticule. Ensuite le nucléole se transporte dans une autre région du noyau. Chez *Ascidia mamillata*, le bourgeonnement de l'enveloppe nucléaire a lieu simultanément en une foule de points, et il est *tout au moins admissible* que la *substance de la tache germinative dispersée participe* à la formation de ces bourgeons. »

Dans son dernier Mémoire (4), mon savant Collègue fait remarquer que chez *Ciona intestinalis* le fait du voisinage du nucléole et des noyaux folliculaires en voie de formation *n'est pas constant*, mais *est trop fréquent* pour n'avoir pas quelque raison d'être. Toutefois il avoue n'avoir pas de preuves positives et directes à donner pour démontrer que la substance de la tache germinative *cède réellement* une parcelle au jeune noyau. Néanmoins il considère cette participation du nucléole comme possible et *même comme probable*, en vertu de considérations dont la valeur me paraît très contestable, et que le lecteur trouvera à la page 133 du Mémoire de Fol. Je n'ai ni le temps ni l'espace nécessaires pour les discuter, et je reviendrai seulement un peu plus tard sur le second de ces considérants. Mais, en attendant, je prends la liberté de faire remarquer encore ici qu'il me semble y avoir entre l'aveu sincère de l'absence de preuves et d'observation directe du phénomène, et la *fig. 1, Pl. VII* du Mémoire (4), une véritable contradiction. Sur cette figure, en effet, l'évagination se continue clairement dans l'intérieur de la vésicule jusqu'au nucléole, et représente par conséquent une communication directe entre le contenu de l'évagination et la substance de ce dernier. Si l'observation est suffisamment rigoureuse, je comprends à peine les doutes de Fol ; si elle est douteuse, peut-être eût-il mieux valu ne la produire que quand d'autres faits seraient venus lui prêter leur appui et leur confirmation.

Pour moi, jusqu'à plus ample démonstration, je considère cette tige de jonction entre le bourgeon et le nucléole comme résultant d'un phénomène de dispersion des rayons lumineux dont

j'ai été souvent témoin dans les cas analogues, mais contre lequel les variations de la mise au point permettent le plus souvent de se garder.

Je sais bien que Balbiani (6) a dernièrement représenté dans l'œuf des Géophiles des phénomènes de même ordre et plus accentués encore. Je n'ai encore réuni qu'une portion des matériaux qui me permettront de me rendre compte de ces résultats très surprenants, et je garde le silence jusqu'à plus ample informé. Mais pour ce qui regarde les Aranéides (7), qui appartiennent à un groupe voisin des Myriapodes, je déclare n'avoir rien observé de semblable et avoir toujours vu le noyau vitellin se former par différenciation dans le sein du vitellus, au voisinage de la vésicule germinative, et sans participation directe des diverses parties de cette dernière. Quant aux Tuniciers et à *Ciona intestinalis* en particulier, je ne puis avoir aucun doute sur la non-participation directe du nucléole à la formation des corpuscules. Il subsiste toujours entre les corpuscules naissants et le nucléole la paroi à double contour de la vésicule, et aucune saillie, aucune protubérance de celle-ci ne se trouve en continuité immédiate avec le corpuscule. Je déclare tout au moins ne l'avoir *jamais* vu.

Je n'en reconnais pas moins ce qu'il y a de juste dans l'observation de Fol : le nucléole est très souvent dans le voisinage des jeunes corpuscules ; le fait est très fréquent en effet, mais Fol a raison d'ajouter qu'il n'est pas constant. Seulement mon éminent Collègue se trompe quand il avance que ce voisinage si fréquent est inexplicable en dehors de son hypothèse. J'en donnerai plus loin une explication qui n'exigera point l'admission de ce lien génétique entre le nucléole et le corpuscule que l'observation directe n'a pu encore démontrer. La discussion à laquelle je viens de me livrer de l'opinion de Fol sur l'origine et la nature des corpuscules vitellins a suffisamment mis en lumière, je le pense, ce que je considère comme purement hypothétique dans ces conceptions, quelque ingénieuses qu'elles soient.

Dans ses recherches, Fol paraît clairement s'être laissé dominer et diriger par la pensée que chacun des éléments de la cellule

folliculaire, protoplasme, nucléus et nucléole, devait provenir directement de l'élément correspondant de l'ovule. Cette préoccupation se montre dès la première publication de l'auteur (3) et s'accroît nettement dans la dernière (4). Roule (5) a partagé évidemment la même préoccupation.

Une autre opinion qui est venue s'ajouter à cette première, c'est que la chromatine ne pouvait se trouver à l'état ordinaire que dans le noyau, et que celle que l'on observait au dehors dans le vitellus ne pouvait être qu'une portion de la première qui avait pénétré du noyau dans le vitellus.

Ce sont là des idées théoriques auxquelles les faits actuels me semblent donner un démenti.

Est-il vrai que la chromatine n'ait son siège normal que dans le noyau et que toute partie chromatinée trouvée dans le protoplasme doive provenir de portions échappées au noyau ? Je ne le pense pas, et je ne suis pas seul à partager cette idée. Sait-on d'abord ce qu'est au fond la chromatine ? Tout ce qu'on peut en dire, c'est qu'elle représente un état du protoplasme qui possède une affinité plus prononcée pour certaines substances colorantes, et parfois aussi un peu plus de réfringence. Cette substance peut se présenter à l'état figuré, formant des grains, de petits amas, des réseaux ; mais elle peut aussi se trouver dans un état de division très prononcé, et atteindre même l'état diffus. Elle est probablement un élément d'assimilation ou de désassimilation, car elle se rencontre surtout dans les éléments cellulaires qui ont une grande activité nutritive.

Brass (8) considère la substance chromatique comme une matière nutritive déposée secondairement dans la cellule dans certaines circonstances, mais n'étant pas absolument nécessaire à la vie de celle-ci. D'après lui, elle joue dans la cellule le rôle que jouent le chyle et le contenu de l'intestin dans un animal vertébré. Ni sa *quantité* ni sa *qualité* ne sont constantes. Elle joue un rôle passif, servant à la vie, mais n'étant pas elle-même une partie à vie active. Le protoplasme incolore est le substratum de toutes les fonctions de la cellule, et il convient, d'après Brass, de lui attri-

buer plus d'importance qu'on ne l'a fait jusqu'à présent. Telles sont les idées de Brass, à l'appui desquelles il apporte des arguments sérieux.

Tout en accueillant avec une certaine réserve ces idées, qui pourraient bien être vraies, on peut sans témérité considérer la chromatine comme le résultat d'une modification introduite dans la constitution de la cellule, et qui se trouve en relation avec l'activité nutritive des éléments de celle-ci. Il n'y aurait par conséquent rien d'étonnant à ce que dans certains cas la chromatine se rencontrât, se produisît en quantité notable, non seulement dans le noyau, mais aussi dans le protoplasme cellulaire. Cette condition doit nécessairement se réaliser surtout dans les cellules où l'activité nutritive se manifeste comme très grande.

C'est probablement à la présence dans le protoplasme de certaines cellules de substance plus ou moins chromatique qu'il faut rapporter les *réseaux intracellulaires* décrits par Klein (9), et dont les filaments se continuent avec les filaments du réseau intranucléaire.

Mais, s'il est un ordre d'éléments cellulaires où la chromatine doit se présenter abondamment dans toutes les parties de la cellule, ce sont les éléments embryonnaires en pleine activité de développement, et les éléments sexuels, qui ont avec les premiers tant d'analogie et qui sont dans tous les cas le siège de phénomènes d'activité nutritive intense.

Pour les éléments embryonnaires, Henneguy (10) a fait des observations dignes d'intérêt. « Lorsqu'on traite par les réactifs colorants le germe segmenté de la truite, au premier et au deuxième jour après la fécondation, on remarque que les cellules prennent une *teinte uniforme et très foncée*; les éléments du noyau sont à peine plus colorés que le protoplasma. Au fur et à mesure que les cellules augmentent de nombre et diminuent de volume, l'action des matières colorantes se localise de plus en plus sur le noyau dont le réseau seul finit par se colorer. Il me semble donc probable que la substance chromatique (chromatine) de Flemming est *d'abord uniformément répandue dans le proto-*

*plasma cellulaire*, et qu'elle s'en sépare petit à petit, par une sorte de cristallisation, pour former les *éléments figurés des noyaux*. »

Pour ma part, non seulement je puis confirmer les observations d'Henneguy, mais j'ajouterai que dans l'étude, que je poursuis depuis plusieurs années, des éléments reproducteurs, j'ai été souvent frappé par la difficulté de bien délimiter par la coloration les noyaux dans les ovules mâles ou femelles pendant leur première période de grande activité, c'est-à-dire alors que vont se produire les éliminations destinées à déterminer la sexualité de l'élément. J'ajoute même que dans certains cas la limite devient plus tranchée, parce que l'aptitude à se colorer est plus grande et par suite la quantité de substance chromatinée plus considérable dans le vitellus que dans la vésicule germinative. C'est le cas notamment pour les jeunes œufs de *Ciona* que l'on a traités par les colorants nucléaires les plus prônés et par les méthodes de décoloration les plus rigoureuses.

Il est donc fermement établi pour moi que les œufs jeunes de Tuniciers possèdent dans leur vitellus une quantité notable de substance chromatinée, quantité qui va en croissant de la périphérie au centre, et qui atteint par conséquent son maximum au voisinage de la vésicule germinative.

J'ai à peine besoin de faire observer que Flemming me paraît par conséquent avoir attribué à ce qu'il appelle la chromatine une importance exagérée et à la fois un caractère et un rôle trop spéciaux.

Si donc il y a normalement dans le vitellus de la substance chromatinée, est-il dès lors difficile de comprendre que cette *sorte de cristallisation* dont parle Henneguy, ou, si l'on veut, une concentration en grains qui se réunissent et se concentrent à leur tour, vienne former au voisinage de la vésicule germinative les noyaux des cellules folliculaires, comme elle a formé, dans les cellules de segmentation de l'œuf, les éléments figurés des noyaux? Je ne vois, pour ma part, aucune objection sérieuse à faire à ces vues, et je les adopte d'autant plus volontiers que les phénomènes

nes observés par moi y trouvent l'interprétation à la fois la plus rationnelle et la plus simple.

Mais ces phénomènes de formation localisée par concentration révèlent des centres spéciaux d'attraction, placés au pourtour de la vésicule germinative, centres qui peuvent bien exercer leur action, non seulement sur les grains de chromatine du vitellus, mais aussi sur les éléments renfermés dans la cavité de la vésicule germinative. C'est à cette action qu'il convient, je crois, d'attribuer la présence si fréquente du nucléole, c'est-à-dire de la partie probablement la plus dense du contenu vésiculaire, au voisinage du point de formation d'un corpuscule intravitellin. Certaines formes orientées du réseau nucléaire (*fig. 4, 5, 30*) m'ont paru se rapporter à ce phénomène d'attraction, ainsi que l'aplatissement parfois marqué du nucléole contre la paroi nucléaire (*fig. 19*).

Il est d'ailleurs remarquable que, même chez *Ciona*, dans les œufs, où les noyaux folliculaires prennent simultanément naissance sur plusieurs points à la fois, le nucléole a le plus souvent une situation centrale (*fig. 11, 12, 15, 27, 28, 29*). Enfin, dans d'autres cas le nucléole se trouve placé au voisinage d'un centre déjà ancien de formation (*fig. 8, 24*), tandis qu'il est éloigné d'un centre bien plus jeune, ce qui s'expliquerait difficilement dans l'hypothèse de Fol. Les *fig. 8* et *24* sont au contraire favorables à la conception d'une attraction exercée sur le nucléole par le centre de formation le plus actif.

Une autre interprétation du phénomène est encore possible, et je me borne à l'indiquer ici. N'y aurait-il pas, dans les relations du nucléole et du corpuscule vitellin, quelque chose de tout à fait comparable à l'attraction qui porte l'un vers l'autre le pronucléus mâle (corpuscule éliminé) et le pronucléus femelle (portion de la vésicule germinative)? Ces deux éléments de sexualités contraires s'éloigneraient, par suite d'une séparation des deux polarités sexuelles opposées, en vertu d'un mécanisme dont nous ignorons la nature. Je suis très disposé à accepter ces vues, qui se rattachent aux idées particulières sur la sexualité que j'ai eu l'occasion

de formuler (11) et que j'ai longuement développées dans un Mémoire étendu qui est actuellement sous presse dans la *Revue des Sciences naturelles de Montpellier*.

Il me reste bien peu de place à donner aux questions que je voudrais encore examiner. Je me bornerai à deux.

Les corpuscules intravitellins se multiplient-ils par division? Fol dit non, parce qu'il n'a pas vu des phénomènes kinétiques. Roule dit oui. Je partage cette dernière opinion. Il est vrai que les figures kinétiques m'ont fait défaut. Mais je suis obligé de reconnaître qu'il y a des divisions et des multiplications par division, mais dans l'intérieur du vitellus, et avant que le corpuscule ait acquis la dignité de cellule. On peut se demander en effet si ces masses protoplasmiques homogènes volumineuses, plus volumineuses souvent que les futurs noyaux des cellules folliculaires, ont réellement besoin des phénomènes complexes de la karyokinèse pour se diviser.

En vertu des observations précédentes, je maintiens mes conclusions antérieures, et je considère les cellules folliculaires comme de petites masses formées au sein du vitellus par voie de concentration, masses d'abord claires et homogènes, et qui s'individualisent plus tard comme cellules. Elles se forment au voisinage de la vésicule germinative, en dehors de toute participation directe et visible de celle-ci.

*Des cellules du testa ou globules celluloides.* — Sur ce sujet, l'opinion de Fol a été très catégorique. Elle se résume ainsi : « Ce sont des différenciations de la *partie superficielle du vitellus, sans participation aucune* de la vésicule germinative, et formées d'une substance dont la nature me paraît encore très douteuse » (4, pag. 148)... Ce sont des globules homogènes qui prennent naissance *à peu près au milieu* de l'épaisseur de la couche vitelline (2)... Elles n'ont rien de commun avec les cellules du follicule (3)... Il n'y a pas le *moindre rapport* entre les éléments du follicule et ceux du testa larvaire, ni quant à l'époque de production, ni quant à la constitution histologique (4, pag. 158).

Roule (5) pense au contraire que les globules du testa sont

formés par le même processus que les cellules du follicule. La coque folliculaire une fois formée, la production des noyaux continue, quoique ralentie. « Ces éléments gardent toujours *le même aspect* et constituent la couche du testa. » J'ai résumé mon opinion (1, pag. 399) de la façon suivante : « Les cellules dites improprement du testa, ou cellules granuleuses, ont pour point de départ le vitellus de l'œuf, dont elles représentent un élément éliminé. Ce sont des *cellules encore imparfaites*, en voie de se constituer, mais entachées de décadence et de dégénérescence avant d'avoir atteint ce but : ce sont des *globules celluloides* » . . . . « Il est probable (1, pag. 397) qu'après l'organisation complète de la couche des cellules folliculaires, et pendant que les dépôts de vitellus nutritif se font dans le sein du protoplasma, la ségrégation de corpuscules intravitellins subit un temps de ralentissement, ou même d'arrêt, pour reprendre son activité un peu avant l'époque de la maturation de l'œuf. Cette nouvelle séparation de substance claire, granuleuse, *semble se faire alors plus près de la surface*. Mais, *néanmoins*, il n'existe *probablement pas* une *différence radicale* entre ces deux ordres de production. — Les cellules folliculaires et les cellules granuleuses sont, les unes et les autres, des *éléments éliminés* du sein du vitellus à des époques différentes de l'ovogénèse. »

On voit que l'opinion émise par moi a des points communs avec celles des deux zoologistes cités. Comme Fol, je pense que les globules du testa naissent dans le sein du vitellus sans participation de la vésicule germinative. Comme Roule, je pense qu'ils sont de même nature que les cellules folliculaires et qu'ils n'en diffèrent que par l'époque d'apparition et par quelques modifications de structure. — Mais des recherches récentes me permettent de préciser mon opinion ; je puis établir aujourd'hui que les cellules granuleuses se forment à la *même place* et de la *même manière* que les cellules du follicule et que, si histologiquement elles en diffèrent à certains égards, elles présentent parfois des structures *remarquablement semblables* à celles des cellules du follicule.

Les conditions qui ont masqué aux observateurs la formation des

cellules du testa sont les mêmes qui masquent la formation des cellules du follicule chez certains Tuniciers et chez beaucoup d'autres animaux. C'est-à-dire, la richesse du protoplasme en grains lécithiques et son opacité au moment de la formation des corpuscules. En outre, la proportion de substance chromatinée contenue dans le vitellus à l'époque où se forment les cellules granuleuses étant relativement moindre que dans le jeune âge, les corpuscules intravitellins n'acquièrent pas ce degré de coloration et surtout de réfringence que l'on observe pour les corpuscules de l'œuf jeune. En outre, l'activité condensatrice et éliminatrice de l'œuf paraît partiellement épuisée par la première élimination (cellules du follicule) qui s'est produite avec une grande activité, et les phénomènes d'individualisation des éléments et leur expulsion présentent des caractères de lenteur et d'infériorité marqués.

Ce sont là des conditions qui suffisent à expliquer bien des phénomènes obscurs et les caractères peu tranchés parfois des globules celluloïdes.

Néanmoins j'ai pu me rendre un compte exact de leur point et de leur mode de formation. Les coupes minces d'ovaires fixés, durcis et colorés par les méthodes les plus sûres et les plus électives (carmin aluné, carmin boraté avec décoloration par la méthode de Grenacher, éosine, safranine, avec décoloration par l'alcool absolu) m'ont donné à cet égard des résultats positifs.

Chez *Ciona*, on aperçoit sur des œufs chez lesquels la couche folliculaire est complète depuis quelque temps déjà, et ayant atteint sur les coupes un diamètre à peu près égal à celui des œufs où la couche du testa est déjà formée, on aperçoit, dis-je, au voisinage de la vésicule germinative et en dehors de sa paroi, des agglomérations ayant des formes d'abord irrégulières et une étendue variable (*fig. 34, 35, 36*), ou bien des globules plus ou moins volumineux, de structure granuleuse, à peine plus colorés que le vitellus environnant, et que l'on ne distingue qu'avec une très grande attention, car leur pouvoir réfringent est identique à celui du vitellus. D'abord rares, ils deviennent ensuite plus nom-

breux (*fig. 37*) et se remarquent à des distances différentes de la vésicule, les uns, centraux, étant en voie de formation, les autres se portant vers l'extérieur. Ces corpuscules n'acquièrent la coloration jaune qu'en arrivant à la surface du vitellus, et je ferai remarquer que la coloration jaune, d'abord diffuse dans le vitellus lui-même, ne se condense et ne se concrète qu'ultérieurement dans les cellules du testa. C'est ce que l'on voit bien dans les œufs observés vivants.

Chez *Diazona violacea*, on observe des phénomènes remarquables, rendus plus évidents par une condensation plus accentuée de la chromatine. Mêmes phénomènes centraux qu'en *Ciona* (*fig. 39a*); mais les corpuscules en voie de formation au voisinage de la vésicule présentent des grains chromatinés qui se colorent bien et se groupent généralement au centre du corpuscule.

Ces corpuscules se portent vers la périphérie et viennent s'aplatir contre la face profonde de la couche folliculaire. Puis ils semblent grandir en acquérant une masse albumineuse claire, hyaline, réfringente, ne se colorant pas et renfermant quelques fines granulations colorées. Plus tard, on distingue dans le corpuscule, au sein du protoplasme, un petit noyau assez bien circonscrit, massif, au centre duquel se distingue bien un petit nucléole très réfringent et très coloré. Ce grain nucléolaire fait parfois son apparition, alors que les corpuscules sont encore centraux. Dans un stade plus avancé, la substance hyaline se réunit en gros globules (*fig. 40*), dans l'intervalle desquels se rangent en traînées les grains chromatinés autrefois irrégulièrement disséminés. Plus tard les globules hyalins se subdivisent et les traînées de grains chromatinés se multiplient (*fig. 41, 42*). Elles partent généralement d'un point central renfermant un grain chromatiné plus gros, peut-être le nucléole.

Il y a parfois deux de ces grains (*fig. 43*). Enfin, dans un stade plus avancé, les globules hyalins incolores grossissent, les grains chromatinés se disséminent et s'atrophient : leur coloration diminue beaucoup et les cellules du testa ont acquis une forme

spumeuse tout à fait comparable à celles des cellules folliculaires de *Ciona intestinalis*, de *Phallusia cristata*, *Ph. mamillata*, etc.

Fol (4) a décrit chez *Molgula impura* des cellules du testa assez semblables à celles de *Diazona*. Il y a reconnu un noyau assez petit, mais vésiculeux, et retenant bien les colorations nucléaires. Il a vu quelques-uns de ces globules *renfoncés assez profondément* dans le vitellus ; mais, n'en ayant pas rencontré qui fussent en contact avec la vésicule germinative, il n'a pu se prononcer sur leur lieu d'origine, pas plus que sur les premières phases de leur formation. Mais, d'après Fol, la structure suffit à elle seule à établir une *différence profonde* entre ces globules et ceux du testa larvaire des *Ciona* ; et il lui semble que l'on a affaire ici à une formation *sui generis* qui tient *le milieu* entre les cellules du follicule et les globules granuleux des ascidies proprement dites.

Cette dernière appréciation de Fol me paraît tout à fait inacceptable, et je vais dire ce qu'il faut penser du cas de *Diazona* en particulier.

Les cellules du testa de *Diazona* offrent une identité remarquable avec les cellules du follicule de *Ciona intestinalis*, de *Phallusia mamillata*, de *Phallusia cristata*. Il y a identité d'origine au sein du vitellus dans le voisinage de la vésicule germinative ; identité de structure, puisque les éléments qui caractérisent la cellule (noyau, nucléole) se distinguent dans les deux cas ; identité enfin de transformations ultérieures, puisque dans les deux cas aussi il y a transformation spumeuse ou réticulée avec pénétration de la substance du noyau dans la trame même du réseau <sup>1</sup> (*fig* 42, 43, 44, 45). Mais, d'autre part, on ne peut douter que ces cellules spumeuses de *Diazona* soient *réellement* des cellules du testa. La couche folliculaire est complète quand elles font leur apparition, et cette apparition est tardive et voisine de l'époque de la maturation de l'œuf.

---

<sup>1</sup> J'appelle l'attention sur cette particularité, qui n'a pas été remarquée, et qui est cependant très réelle.

Les cellules spumeuses de *Diazona* sont donc réellement des cellules du testa, mais présentant des particularités remarquables, en ce sens que leur structure cellulaire n'est pas douteuse et que leur identité avec certaines cellules folliculaires ne l'est pas moins quant à l'origine et à la structure. L'époque seule de la formation est différente.

La conclusion à tirer de ces faits me paraît s'imposer. Mais elle n'est point telle que le pense Fol. Il n'y a aucune nécessité à faire de ces cellules du testa de *Diazona* (qui sont si semblables à celles du *Molgula impura*), à en faire, dis-je, une formation *sui generis*. Ce sont bien des cellules du testa, nous démontrant d'une manière remarquable que les cellules du testa sont de vrais éléments cellulaires plus ou moins caractérisés, plus ou moins imparfaits, et ayant même origine et même nature que les cellules du follicule.

Les cellules du testa de *Ciona intestinalis*, de *Phallusia mammillata* et de beaucoup de Molgulides permettent d'ailleurs de reconnaître, à l'aide des colorants nucléaires, une accumulation centrale de grains plus ou moins chromatinés qui semblent révéler une tendance à l'individualisation d'un noyau. A cet égard, elles correspondent à la première phase des cellules du testa de *Diazona*.

Je maintiens donc sur les cellules du testa ou globules celluloides l'appréciation que j'ai précédemment émise (1) et que j'ai rapportée dans ce Mémoire. C'est dire que je ne puis souscrire à la proposition de Fol (4, pag. 144), que la *genèse de ces deux éléments* (cellules du follicule et cellules du testa) présente *des différences profondes*.

Je ne veux pas terminer sans relever l'opinion émise par Roule<sup>4</sup>, que les cellules du testa, arrivées sous le follicule, gardent *toujours le même aspect*. Nous venons de voir le contraire.

Je n'ai pas vu également sans surprise que Roule refuse aux Molgulides la formation d'une couche du testa : « La production des noyaux est arrêtée, en général, lorsque l'enveloppe folliculaire est complète ». Ou bien Roule n'a pas vu la couche que Fol

a décrite et que j'ai plusieurs fois observée moi-même, ou bien il l'a attribuée à l'enveloppe folliculaire parce qu'elle lui ressemblait. Mais l'époque tardive de sa formation ne permet pas d'accueillir une appréciation aussi contraire à tout ce que l'on sait de l'œuf des Tuniciers.

Pour ne pas abuser d'une hospitalité dont je reconnais toute la valeur, je limite là l'étendue de ce Mémoire, en émettant le désir qu'il contribue à jeter quelque lumière sur les points délicats que j'ai été conduit à étudier.

(Extrait du *Recueil zoologique Suisse*, 1<sup>re</sup> année 1884 n<sup>o</sup> 3.)

23 février 1884.

(Remis à la Rédaction le 6 avril 1884.)

---

#### INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.

1. A. SABATIER. Recherches sur l'œuf des Ascidiens (*Revue des Sciences naturelles de Montpellier*, 3<sup>e</sup> sér., tom. II, n<sup>o</sup> 3, 1883).
2. H. FOL. Sur l'origine des cellules du follicule et de l'ovule chez les Ascidies et chez d'autres animaux (*Comptes rendus de l'Acad. des Sciences de Paris*, 28 mai 1883).
3. H. FOL. Sur la formation des œufs chez les Ascidies (*Journal de Micrographie*, novembre 1877).
4. H. FOL. Sur l'œuf et ses enveloppes chez les Tuniciers (*Recueil zoologique suisse*, tom. I, n<sup>o</sup> 1, 1883).
5. L. ROULE. La structure de l'ovaire et la formation des œufs chez les Phallusiades (*Comptes rendus de l'Acad. des Sciences de Paris*, 7 avril 1883).
6. G. BALBIANI. Sur l'origine des cellules du follicule et du noyau vitellin de l'œuf chez les Géophiles (*Zoolog. Anzeiger*, 1883, 10 et 24 décembre).
7. A. SABATIER. Sur le noyau vitellin des Aranéides (*Comptes rendus de l'Acad. des Sciences*, 31 décembre 1883).
8. A. BRASS. Die chromatische Substanz in der thierischen Zelle (*Zool. Anzeiger*, 24 décembre 1883).
9. E. KLEIN. Observations on the structure of Cells and Nuclei (*Quart. Journal of microsc. Science*, 1878).
10. F. HENNEGUY. Note sur la division cellulaire ou cytotidièrese

(Association franç. pour l'avancement des Sciences. Congrès de la Rochelle, 1883).

11. A. SABATIER. Sur les cellules du follicule de l'œuf et sur la nature de la sexualité (*Comptes rendus de l'Acad. des Sciences de Paris*, 18 juin 1883).

12. W. FLEMMING. Zellsubstanz, Kern and Zelltheilung.

---

EXPLICATION DE LA PLANCHE XIV.

1. — Œuf de *Ciona intestinalis* très jeune, n'ayant pas encore de cellules folliculaires. Dépôt commençant de grains réfringents dans le protoplasme au voisinage de la vésicule germinative. Préparation au perchlorure de fer et au tannin suivant la méthode de Fol. Gross. 745 en diamètre. Monté dans la glycérine.

2. — Œuf un peu plus âgé, sans cellules folliculaires. Mêmes phénomènes qu'en fig. 1. Même préparation. Cellule, diamètre 3<sup>mm</sup>,03. Nocléus 0<sup>mm</sup>,015. Nucléole 0<sup>mm</sup>,006. Immersion homogène  $\frac{1}{12}$  de Zeiss. Grossissement 695.

3. — Œuf de *Ciona intestinalis* ayant déjà quelques cellules folliculaires, grains réfringents très colorés à la périphérie de la vésicule. Préparation à l'acide chromique 0,5 %. Coloration par la safranine. Décoloration à l'alcool absolu. Dissociation dans la glycérine. Grossissement 745.

4. — Œuf de *Ciona intestinalis*. Traitement par le liquide chromo-acéto-osmique de Flemming. Coloration par l'éosine. Décoloration par l'alcool absolu. Dissociation dans la glycérine. Diamètre 0,048. Nocléus 0,025 ; nucléole 0,012. Grossissement 745.

5. — Œuf du même animal. Même traitement. Mêmes dimensions. Gros corpuscule de 0<sup>mm</sup>,009 de diamètre.

6. — Œuf de *Ciona intestinalis*. Alcool, carmin aluné, décoloration dans l'alcool. Coupe montée dans le baume de Canada. Immersion homogène  $\frac{1}{12}$  de Zeiss. Grossissement 695.

7. — Œuf du même animal. Même préparation. Même grossissement. Corpuscule pédonculé.

8. — Vésicule germinative dessinée avec le protoplasme qui l'entoure pendant la période de formation des corpuscules vitellins. Traitement à l'acide acétique 5 %, puis par l'alcool. Carmin de Beale. Glycérine. Dissociation. Grossissement 745 en diamètre.

9. — Vésicule germinative d'un œuf jeune de *Ciona*, isolée avec une

portion de protoplasme par la pression du couvre-objet. Préparation au liquide de Flemming. Coloration par le carmin de Beale. Immersion homogène  $\frac{1}{12}$  de Zeiss. Ocul. 3.

10. — Vésicule germinative d'un œuf jeune de *Ciona* dessinée seule. Corpuscule paraissant avoir subi une division, avec zone claire de protoplasme. Préparation au perchlorure de fer suivant la méthode de Fol. Dissociation dans la glycérine. Grossissement 745 en diamètre.

11. — Œuf jeune de *Ciona intestinalis* avec deux corpuscules dont l'un est ovalaire et sans nucléole, et dont l'autre ressemble à une invagination et contient un nucléole. Traitement par le liquide de Flemming. Coloration au carmin de Beale. Dissociation. Immersion homogène  $\frac{1}{12}$  de Zeiss. Ocul. 3. Grossissement 695.

12. — Œuf jeune du même animal et de la même préparation. Corpuscule ayant la forme d'une extroflexion pédiculée. Autres corpuscules plus petits.

13. — Portion centrale d'un œuf jeune de *Ciona intestinalis*, avec agglomération de grains chromatinés du vitellus et zone claire rayonnante. Traitement par l'alcool absolu, le carmin aluné. Coupes montées dans le baume de Canada. Immersion homogène  $\frac{1}{12}$  de Zeiss. Grossissement 695.

14. — Œuf jeune de *Ciona intestinalis*. Traitement par l'acide acétique à 5 %, puis par l'alcool. Coloration par le carmin de Beale. Dissociation dans la glycérine. Immersion homogène  $\frac{1}{12}$  de Zeiss. Ocul. 3. Grossissement 695.

15. — Œuf jeune du même animal; vésicule germinative dessinée très grosse, de manière à montrer la constitution de sa paroi et trois corpuscules en voie de formation. Traitement par l'acide acétique à 5 %, puis par l'alcool, et coloration par le carmin de Beale. Décoloration dans la glycérine. Immersion homogène  $\frac{1}{12}$  de Zeiss. Ocul. 4. Grossissement 950.

16. — Vésicule germinative d'un œuf jeune du même animal avec corpuscule en voie de formation par agrégation. Même traitement. Même grossissement. Dissociation.

17. — Ovule de *Ciona intestinalis*, possédant déjà un nombre considérable de cellules folliculaires. Grand corpuscule vitellin se formant par agrégation. A la surface de la vésicule, un certain nombre de masses dont quelques-unes pourraient bien représenter les rudiments des premières cellules granuleuses ou du testa. Alcool absolu, carmin aluné avec décoloration, coupes, baume de Canada. Immersion homogène  $\frac{1}{12}$  de Zeiss. Oc. 3. Grossissement 695. Ovule, diamètre  $0^{\text{mm}},1$ . Vésicule germinative  $0^{\text{mm}},05$ . Tache germinative  $0^{\text{mm}},012$ . Corpuscule vitellin  $0^{\text{mm}},018$ .

18. — Ovule du même animal. Même préparation, même grossissement.

19. — Ovule de *Ciona*, avec corpuscule en voie de formation par agrégation et concentration. Alcool absolu. Carmin aluné avec décoloration. Coupes dans le baume de Canada. Immersion homogène  $\frac{1}{12}$  de Zeiss. Oc. 4. Grossissement diamètre, 950. Ovule  $0^{\text{mm}},06$ . Vésicule germinative  $0,03$ . Nucléole  $0,01$ .

20. — Ovule du même animal, montrant un cas exceptionnel d'épaississement de la paroi de la vésicule, produit probablement par l'agrégation de grains contenus dans le vitellus ou par excitation résultant du voisinage du corpuscule. Même préparation, même grossissement.

21. — Ovules du même animal. Même préparation. Immersion homogène  $\frac{1}{12}$  de Zeiss.

#### EXPLICATION DE LA PLANCHE XV.

22. — Ovule jeune de *Ciona intestinalis*. Acide chromique 0,5 %. Coloration par la safranine. Décoloration par l'alcool absolu. Coupe dans le baume de Canada. Grossissement en diamètre 745.

23. — Ovule du même animal. Corpuscule se formant par condensation et agrégation; n'ayant pas de nucléole ou grain chromatiné plus réfringent. Même préparation. Immersion homogène  $\frac{1}{12}$  de Zeiss. Oc. 3.

24. — Portion d'ovule de *Ciona intestinalis* avec deux corpuscules en voie de formation par agrégation de grains chromatins provenant du protoplasme. Acide acétique à 5 %, puis alcool. Coloration par le carmin de Beale. Dissociation. Grossissement en diamètre 745.

25. — Ovule jeune du même animal. Même préparation, même grossissement.

25 bis. — Ovule de *Ciona intestinalis*. Acide acétique 5 %, puis alcool. Coloration par le carmin de Beale. Dissociation dans la glycérine. Grossissement 745.

26. — Ovule jeune de *Ciona intestinalis*. Corpuscules avec nucléole réfringent. Acide chromique 0,5 %. Éosine. Décoloration par l'alcool absolu. Dissociation dans la glycérine. Grossissement 745. Ovule  $0^{\text{mm}},064$ . Vésicule germinative  $0^{\text{mm}},032$ . Nucléole  $0,01$ .

27. Ovule jeune de *Ciona intestinalis*. Corpuscules sans nucléole. En a, apparence de bouton de chemise, mais sans tige entre les deux têtes. Liquide chromo-acéto-osmique de Flemming. Carmin de Beale. Dissociation dans la glycérine. Immersion homogène  $\frac{1}{12}$  de Zeiss. Oc. 3. Grossissement linéaire 695. Ovule, diamètre  $0,060$ .

28. — Ovule jeune du même animal. Même préparation, même grossissement.

29. — Ovule jeune de 0<sup>mm</sup>,05 de diamètre. Nucléoles aplatis dont l'un semble avoir un petit corpuscule externe formant un bouton de chemise, mais la paroi de la vésicule les sépare entièrement. Préparation au perchlorure de fer et au tannin. Dissociation dans la glycérine. Grossissement linéaire 745.

30. Ovule de *Ciona intestinalis*. Liquide de Flemming. Carmin de Beale. Dissociation de la glycérine. Immersion homogène de Zeiss. Oc. 3. Grossissement 695.

31. Ovule du même animal. Même préparation, même grossissement. Apparences d'évagination.

32. Ovule de *Ciona intestinalis*. Diamètre 0<sup>mm</sup>,04. Apparence de bouton de chemise. Striation rayonnante d'une partie du protoplasme. Liquide de Flemming. Coloration à l'éosine avec décoloration à l'alcool absolu. Dissociation dans la glycérine. Grossissement linéaire 745.

33. — Ovule de *Diazona violacea*. Protoplasme peu abondant, très chromatiné; corpuscules multiples naissant autour de la vésicule germinative, et masqués par les granulations colorées du protoplasme. Acide acétique 5 %, puis alcool. Coloration par le carmin boraté. Décoloration par la méthode de Grenacher. Coupes dans le baume de Canada. Diamètre 0<sup>mm</sup>,03. Immersion homogène  $\frac{1}{12}$ . Oc. 3. Grossissement 695.

34. Ovule de *Ciona intestinalis* de 0<sup>mm</sup>,09. Alcool absolu. Carmin aluné acétique. Coupes dans le baume de Canada. Couche folliculaire aplatie. Commencement de production autour de la vésicule des cellules granuleuses. Des œufs voisins et de même dimension ont déjà éliminé leur couche granuleuse. Immersion homogène  $\frac{1}{12}$  de Zeiss. Oc. 3. Grossissement 695.

35. Ovule du même animal. Même préparation, même grossissement. Dimensions à peu près semblables. Deux cellules granuleuses.

36. — Ovule de *Ciona intestinalis* de 0<sup>mm</sup>,09 de diamètre. Liquide chromo-acétique de Flemming. Carmin boraté, avec décoloration par la méthode de Grenacher. Coupe dans le baume. Cet ovule touche à la zone des ovules, chez lesquels la couche granuleuse est bien formée. Quelques cellules granuleuses se forment au voisinage de la vésicule germinative.

37. — Ovule de *Ciona intestinalis* déjà gros, de 0<sup>mm</sup>,2 de diamètre, pris dans l'ovaire. Alcool absolu. Coloration par le carmin aluné acétique. Coupe très mince dans le baume de Canada. Vitellus aussi coloré que la vésicule germinative. Cellules granuleuses se forment en grand

nombre au voisinage de la vésicule. Immersion homogène  $\frac{1}{12}$  de Zeiss. Oc. 3.

38. Ovule de *Ciona* plus avancé que le précédent. Quelques cellules granuleuses sont déjà à la périphérie. Vésicule germinative flétrie, décolorée et près de disparaître. Vitellus plus coloré que la vésicule. Acide chromique 0,5 %. Coloration par l'éosine avec décoloration par l'alcool absolu. Coupe fine montée dans le baume de Canada. Grossissement 745.

39. — Ovule de *Diazona violacea* montrant l'origine centrale et les transformations progressives des cellules granuleuses. Acide acétique 5 %. Carmin boraté. Décoloration par la méthode de Grenacher. Coupe fine dans le baume de Canada. Grossissement 745.

40. — Une cellule granuleuse du même animal transformée en globules albumineux, hyalins, réfringents, incolores, séparés par un réseau simple de grains de chromatine. Même préparation, même grossissement.

41. — Portion de la périphérie d'un ovule déjà gros de *Diazona violacea*. Cellules folliculaires sclérosées. Trois cellules granuleuses avec réseau de chromatine plus compliqué qu'en *fig. 40*. État plus avancé. Liquide chromo-acéto-osmique de Flemming. Carmin de Beale. Dissociation dans la glycérine. Grossissement 745.

42. — Cellule granuleuse du même, pour mieux montrer la constitution du réseau de chromatine. Même préparation. Grossissement 1010.

43. — Deux cellules granuleuses du même animal dans une période plus avancée, ayant acquis la forme spumeuse. Le réseau de grains chromatinés diminue et est moins coloré. Acide acétique 5 %, puis alcool. Coloration par le carmin boraté et décoloré par la méthode de Grenacher. Alcool absolu. Coupe fine dans le baume de Canada. Grossissement 1010.

44. — Cellule folliculaire de *Ciona intestinalis* avec son réseau qui lui donne la structure spumeuse. Perchlorure de fer et tannin. Glycérine. Grossissement 745.

45. Partie centrale de la cellule précédente pour montrer les relations du réseau avec le noyau de la cellule qui semble en être le point de départ. Grains chromatinés très petits dans le réseau. Grossissement 1350.

46. Cellules granuleuses de *Phallusia mamillata*. Acide acétique 5 %. Coloration par la safranine, avec décoloration par l'alcool absolu. Les plus petites forment une masse globuleuse assez colorée renfermant des grains réfringents très colorés. Les plus grosses semblent s'entourer d'une couche mince de protoplasme incolore.

