

ENCYCLOPÉDIE  
BIOLOGIQUE



XXVI

CYTOLOGIE VÉGÉTALE  
ET  
CYTOLOGIE GÉNÉRALE

par

Pierre DANGEARD

PAUL LECHEVALIER, ÉDITEUR  
PARIS-VI<sup>e</sup> — 12, RUE DE TOURNON, 12 — PARIS-VI<sup>e</sup>  
1947

Editions  
Paul LECHEVALIER

Prix actuel  
**1.500 fr.**



copy  
181

ENCYCLOPÉDIE  
BIOLOGIQUE

XXVI

# ENCYCLOPÉDIE BIOLOGIQUE

- I. LES PLANTES ALIMENTAIRES chez tous les peuples et à travers les âges.** — Histoire, Utilisation, Culture, Volume I : Phanérogames légumières, par D. BOIS, Professeur au Muséum National d'Histoire naturelle de Paris. — 1927, 570 pages, 255 figures.
- II. LES LICHENS.** — Morphologie, Biologie, Systématique, par F. MOREAU, Professeur à la Faculté des Sciences de Clermont Ferrand. — 1928, 148 pages, 65 figures, 2 planches.
- III. LES PLANTES ALIMENTAIRES chez tous les peuples et à travers les âges.** — Histoire, Utilisation, Culture, Volume II : Phanérogames fruitières, par D. BOIS. — 1929, 630 pages, 225 figures.
- IV. LES ANIMAUX INFECTIEUX,** par PAUL VUILLEMIN, Correspondant de l'Institut, Professeur à la Faculté de Médecine de Nancy. — 1929, 144 pages, 69 figures.
- V. LES CAFÉIERS DU GLOBE.** — Fasc. I. Généralités sur les Caféiers, par AUG. CHEVALIER, Professeur au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris. — 1929, 196 pages, 32 figures.
- VI. LES ANANAS.** — Culture, Utilisation, par A. KOPP, Ingénieur agronome, Directeur de la Station agronomique de la Réunion. — 1929, 283 pages, 77 figures.
- VII. LES PLANTES ALIMENTAIRES chez tous les peuples et à travers les âges.** — Histoire, Utilisation, Culture, Volume III : Plantes à épices, à aromates, à condiments, par D. BOIS. — 1934, 289 pages, 71 figures.
- VIII. INTRODUCTION A LA BIOLOGIE EXPÉRIMENTALE.** — Les êtres organisés, activités, instincts, structures, par P. VIGNON, Professeur à l'Institut Catholique de Paris. — 1930, 731 pages, 890 figures, 21 planches en noir, 3 planches en couleur.
- IX. RECHERCHES SUR LA BIOLOGIE ET LA SYSTÉMATIQUE DES DESMIDIÉS,** par L.-J. LAPORTE, Docteur de l'Université de Paris, ex-chargé de Cours à l'Université de Montréal. — 1931, 150 pages, 22 planches.
- X. CONTRIBUTION A L'HISTOIRE DES SCIENCES NATURELLES.** — Voyages et découvertes scientifiques des Missionnaires naturalistes français à travers le monde pendant cinq siècles (xv<sup>e</sup> à xx<sup>e</sup> siècles), par P. FOURNIER, Docteur ès lettres, Docteur ès sciences U. P. — 1932, 368 pages, 30 portraits, 2 figures.
- XI. TRAITÉ D'ALGOLOGIE,** par P. DANGEARD, Professeur à la Faculté des Sciences de Bordeaux. — 1933, 441 pages, 370 figures.
- XII. CATALOGUE SYSTÉMATIQUE DES MAMMIFÈRES DE FRANCE,** par le Dr R. DIDIER et P. RODE. — 1935, 94 pages.
- XIII. LES BASES SCIENTIFIQUES DE L'AMÉLIORATION DES PLANTES** (Biologie, Génétique, Ecologie, Biométrie, Statistique), par F. BOEUF, Professeur à l'Ecole coloniale d'agriculture de Tunis. — 1936, 543 pages, 51 figures.
- XIV. LE MILIEU ET LA VIE EN COMMUN DES PLANTES.** — Notions pratiques de phytosociologie, par M<sup>me</sup> A. REYNAUD-BEAUVERIE. — 1936, 235 pages, 50 figures.
- XV. FAUNE DU CENTRE AFRICAIN FRANÇAIS (MAMMIFÈRES ET OISEAUX),** par B. MALBRANT, Docteur-Vétérinaire, Chef du Service Zootechnique du Tchad. — 1936, 405 pages, 77 figures, 28 planches noires, 1 planche coloriée, 1 carte.
- XVI. LES MAMMIFÈRES SAUVAGES DU CAMEROUN,** par A. JEANNIN, Docteur-Vétérinaire, Service Zootechnique du Cameroun. — 1936, 250 p., 29 planches noires, 1 planche coloriée, 1 carte.
- XVII. LES PLANTES ALIMENTAIRES chez tous les peuples et à travers les âges.** — Histoire, Utilisation, Culture, Volume IV : Les plantes à boissons, par D. BOIS. — 1937, 600 pages, 111 figures.
- XVIII. DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE DES VÉGÉTAUX DANS LA RÉGION MÉDITERRANÉENNE,** par CH. FLAHAULT, Professeur à la Faculté des Sciences de Montpellier. — Œuvre posthume publiée par H. GAUSSEN, Professeur à la Faculté des Sciences de Toulouse. — 1937, 180 pages, 4 cartes.

(Voir suite verso du titre)



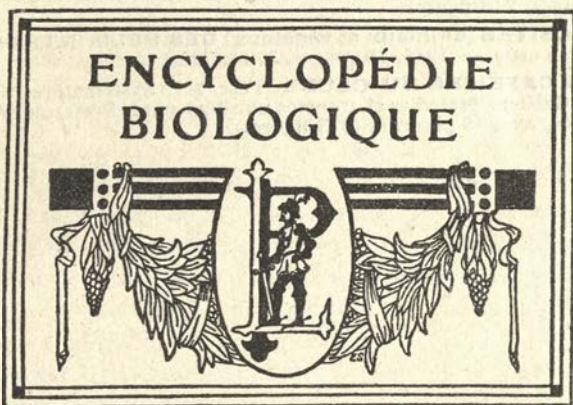
# CYTOLOGIE VÉGÉTALE ET CYTOLOGIE GÉNÉRALE

PAR

**Pierre DANGEARD**

Professeur à la Faculté des Sciences de Bordeaux  
Directeur du Jardin Botanique municipal

246 figures



**PAUL LECHEVALIER**

ÉDITEUR

12, RUE DE TOURNON, 12

PARIS (VI<sup>e</sup>)

1947

# ENCYCLOPÉDIE BIOLOGIQUE

(suite)

---

- XIX. **RECHERCHES EXPÉRIMENTALES SUR LE POLYMORPHISME ET LA TÉRATOLOGIE DES DESMIDIÉES**, par M. LEFEVRE. — 1939, 42 pages, 205 figures, 7 planches.
- XX. **LE CERF SIKA**, par F. VIDRON, Inspecteur des Eaux et Forêts, Chef du Service des Chasses présidentielles. — 1939, 60 pages, 16 planches.
- XXI. **RECHERCHES SUR LA MICROBIOLOGIE DES SOLS DÉSERTIQUES** (Résultats de la Mission Killian-Féher), par CH. KILLIAN, Professeur à la Faculté des Sciences d'Alger et D. FÉHER. — 1939, 127 pages, 38 tableaux, 52 figures.
- XXII. **LES CAFÉIERS DU GLOBE**. — Fasc. II. Iconographie des Caféiers sauvages et cultivés et des Rubiacées prises pour des Caféiers, par A. CHEVALIER. — 1942, 36 pages, 158 planches.
- XXIII. **LES MAMMIFÈRES SAUVAGES DE L'OUEST AFRICAIN et leur milieu**, par J. BIGOURDAN et R. PRUNIER. — 367 pages, 3 figures, 32 planches, 20 cartes.
- XXIV. **LES DOCTRINES DE GEORGES CUVIER dans leurs rapports avec le transformisme**, par E.-G. DEHAUT. — 1945, 40 pages, 10 figures.
- XXV. **LE LIVRE DES PLANTES MÉDICINALES ET VÉNÉNEUSES DE FRANCE**, par P. FOURNIER. Tome I : Abricot à Coloquinte. — 1947, 448 pages, 347 figures (L'ouvrage formera 3 volumes).
- XXVI. **CYTOLOGIE VÉGÉTALE et CYTOLOGIE GÉNÉRALE**, par Pierre DANGEARD, Professeur à la Faculté des Sciences de Bordeaux. — 1947, 603 pages, 246 figures.
- XXVII. **PARASITES (animaux et végétaux) DES HELMINTHES**, par Robert Ph. DÖLLFUS. — 1946, 480 pages, 373 figures.
- XXVIII. **LES CAFÉIERS DU GLOBE**. Fasc. III : Systématique des Caféiers et Faux Caféiers, Maladies et Insectes nuisibles, par le Professeur A. CHEVALIER. — 1946, avec 19 planches (273 figures).
- 



1281



*« Reconnaissons que les recherches cytologiques poursuivies durant ces dernières années nous entraînent dans une passionnante aventure » (FAURÉ-FRÉMIET, 1946).*

## AVANT-PROPOS

---

La Cytologie à l'heure actuelle a pris une importance capitale en Biologie et les développements qu'on en peut attendre semblent illimités : c'est en effet par la cellule, base d'organisation commune aux Animaux et aux Végétaux, que se réalise l'unité des Sciences biologiques et c'est dans les propriétés de ces parties élémentaires qu'il convient le mieux de rechercher les caractères les plus généraux des Etres vivants : aussi voit-on la plupart des ouvrages de Biologie débiter par un exposé sur la cellule et sur ses propriétés. La Cytologie tend ainsi à exercer son influence dans tous les domaines de la vie et elle intervient partout dans la mesure où l'activité des organismes les plus complexes dépend du fonctionnement individuel des cellules dont ils sont constitués.

La Cytologie a longtemps été et elle est encore aujourd'hui, dans une certaine mesure, une science d'observation qui décrit, figure et retrace les aspects divers des cellules suivant leur destination, leur place, leur activité propre et les circonstances de leur fonctionnement. Dans cette voie elle se relie à l'Histologie, et à l'Anatomie microscopique ; mais l'objet principal de la Cytologie c'est la cellule dans ce qu'elle a de plus général et c'est pourquoi son attention se concentre sur le protoplasme ou matière vivante dont sont faites toutes les cellules.

La cellule forme à elle seule un milieu nettement circonscrit et fort restreint, mais qui résume en lui-même les activités vitales de l'organisme tout entier et de même qu'il existe une Physiologie générale, une Biochimie et une Biophysique, il est possible de parler d'une Cytophysiologie, d'une Cytochimie et d'une Cytophysique à l'échelle cellulaire. Parce que certains de ces termes sont relativement récents, il ne faudrait pas croire que les sciences ainsi désignées datent seulement d'hier : la morphologie cellulaire s'est toujours accompagnée, chez les vrais cytologistes, d'un essai d'explication du mécanisme vital, à tel point même que beaucoup de ces tentatives, commencées de très bonne heure, se sont montrées clairement prématurées. D'autre part le progrès des techniques a permis de faire d'importantes découvertes, même d'ordre morphologique, jusqu'à des dates toutes récentes et la mor-



phologie du chromosome, par exemple, grâce à des circonstances exceptionnelles, a pu se révéler beaucoup plus complexe que les premiers observateurs ne le pouvaient imaginer.

Le point de vue du morphologiste est donc toujours de première importance en Cytologie, mais il s'accompagne nécessairement de toutes les préoccupations modernes qui le vivifient et qui cherchent à lui donner une valeur explicative. On va même très avant dans cette voie en Cytologie, puisqu'on n'est pas loin d'admettre que l'organisation, si elle était connue dans ses moindres détails, pourrait expliquer l'activité vitale : ainsi dit-on couramment que le protoplasme est une substance hétérogène organisée et que son emprise sur la matière n'est que la conséquence d'une structure très complexe et mouvante qui défie l'analyse. On pourrait d'ailleurs tout aussi bien envisager la structure comme le résultat des forces très variées mises en jeu dans le fonctionnement vital. Quoi qu'il en soit, il y a des raisons de penser que la structure, en Cytologie, est liée de très près à l'activité métabolique et qu'elle possède ainsi un rôle essentiel, ce qui en rehausse l'intérêt : c'est ainsi que l'on est bien près d'avoir pénétré le mystère des propriétés chromosomiques par les rapports reconnus entre les facteurs de l'hérédité et certains secteurs des chromosomes. L'étude du noyau et des chromosomes a pris ainsi une telle importance qu'elle semble résumer pour certains toute la Cytologie : elle constitue en réalité une branche notable de la Cytologie, sous le nom de Caryologie et l'étude des rapports entre la Cytologie et la Génétique a pris beaucoup d'extension aujourd'hui sous le nom de Cytogénétique. L'observation des structures microscopiques et même ultra-microscopiques devient parfois insuffisante et au moyen de méthodes indirectes (études en lumière polarisée, analyse par les spectres de diffraction des rayons X) ou directes (microscope électronique) le cytologiste cherche à élargir sa sphère d'action jusqu'aux micelles et aux molécules elles-mêmes. La cellule doit être envisagée en effet comme un « laboratoire moléculaire » (H. DEVAUX) et il est certain que nos connaissances sur les hauts polymères et sur les macromolécules ont amené des progrès considérables dans les conceptions figurées des constituants de la cellule : c'est ainsi que nous disposons maintenant de schémas vraisemblables pour certaines formations cellulaires composites comme les membranes, les fibrilles, les grains d'amidon, etc. ; mais pour le cytoplasme, le noyau et pour les chromosomes nous ne saurions être aussi avancés, bien que certains essais aient paru dernièrement sur la structure d'ordre moléculaire des chromosomes et même du cytoplasme.

La Cytologie, comme toute Science, a ses techniques particulières et pendant longtemps, elle s'est adonnée trop exclusivement à l'étude des cellules fixées et colorées par des moyens appropriés : cette étude est toujours nécessaire et même indispensable dans certains cas, mais elle doit être contrôlée, autant que possible, par l'observation vitale, qui seule, bien exécutée, peut nous garantir contre le danger des « artefacts », ou structures créées de toutes pièces par les agents fixateurs. Le cytologiste avisé dispose d'ailleurs de toute une gamme de fixateurs entre lesquels il peut faire son choix en vue du but à atteindre, mais il faut reconnaître que l'empirisme règne encore trop sou-



vent dans l'emploi des méthodes et des techniques cytologiques. La confection de « belles préparations » cytologiques exige souvent un art consommé, mais ces « belles préparations » ne sont pas toujours les plus véridiques, ni les plus instructives. De toutes façons, il faut les interpréter et cette tâche joue un rôle considérable dans le parti à tirer d'une préparation microscopique. Le cytologiste est donc loin d'être seulement un « contemplateur » comme on le croit trop souvent.

La Cytologie ne saurait se contenter d'examiner et de commenter des préparations si instructives soient-elles ; il lui faut se ménager un accès plus direct dans la vie cellulaire, en agissant sur elle par des moyens physiques ou chimiques, en étudiant ses réactions et ses modifications dans les conditions naturelles ou dans les limites de l'expérience. La Cytologie expérimentale, ainsi évoquée, ne se conçoit pas d'ailleurs comme une discipline autonome et elle trouve un appui toujours nécessaire dans la Cytologie descriptive et statique. Depuis la mérotomie et les greffes cellulaires jusqu'aux casures de chromatides par les projectiles minuscules des électrons, la liste est longue des expériences ayant pris la cellule comme sujet, champ minuscule qui exige un outillage adapté à sa taille comme le micromanipulateur ou l'appareil à micropuncture ultra-violette.

Nous avons essayé dans le présent ouvrage d'envisager la Cytologie sous ses différents aspects, ceux qui sont les plus classiques comme ceux qui ouvrent des horizons nouveaux. Il en résultera, nous l'espérons, des rapprochements fructueux entre des points de vue différents. Nous avons voulu tenir compte, dans toute la mesure du possible, du fait que la cellule, est essentiellement, comme la vie qui l'anime, un système en transformation continuelle. Montrer les lois de ces transformations doit être la tâche principale du cytologiste, mais il ne doit pas perdre de vue que cette activité même du métabolisme est conditionnée par une organisation précise sans laquelle il ne serait même pas possible de la concevoir.

Les progrès de la Cytologie sont tels et le nombre des travaux qui se rattachent à la cellule sont si nombreux que nous ne pouvons pas nous flatter d'avoir donné un aperçu de toute question d'intérêt majeur. Ce livre est donc plutôt une Introduction à la Cytologie qu'un Traité. De plus, pour rester dans le cadre d'un ouvrage de dimensions moyennes, il a fallu beaucoup élaguer et nous imposer des limites assez rigoureuses : d'une part en nous basant en majeure partie sur l'étude de la cellule végétale, d'autre part en excluant le côté purement physiologique de maints problèmes cellulaires et aussi en grande partie, les données spéciales relatives aux tissus, aux gamètes et à la fécondation (Sexualité), au développement embryonnaire (Embryologie), aux détails d'organisation des Êtres inférieurs (Protistologie). La partie historique, n'a pas été omise, car son intérêt est considérable dans l'évolution des idées, mais elle n'a pu bénéficier, le plus souvent, que d'un traitement restreint. La Cytologie a été ainsi ramenée par nous dans de justes limites, et nous nous excusons pour la part d'arbitraire que peuvent comporter ces restrictions. Cependant, on en conviendra, la Cytologie ne peut pas devenir toute la Biologie. Pour ceux qui recherchent une mise au point poussée dans



le détail, il sera facile de se reporter à des ouvrages plus particuliers dont nous avons donné l'énumération, ou de consulter les mémoires originaux que nous avons mis nous-même à contribution. A ce point de vue la bibliographie importante que nous avons groupée à la fin de chaque chapitre est appelée à rendre de grands services : cette bibliographie n'a pas la prétention d'être complète, mais nous avons cherché néanmoins à lui donner une certaine ampleur ; les circonstances nous ont parfois empêché malheureusement de prendre directement connaissance de certains travaux.

L'illustration d'un exposé de Cytologie ne saurait être trop soignée : le lecteur doit avoir à sa disposition un choix assez varié de figures, soit classiques, soit tirées des meilleurs auteurs récents, soit même inédites. Nous avons donc cherché, dans la mesure du possible, soit à innover, soit à faire copier ou à reproduire nous-même les figures indispensables, sans cependant tomber dans l'abus en multipliant les images qui dispersent l'attention et font oublier le texte.

Nous ne saurions omettre enfin de rendre hommage aux ouvrages de nos devanciers qui nous ont été si souvent, et parfois même à notre insu, d'un appui certain au cours de la rédaction de cet ouvrage, et surtout bien entendu les auteurs de Mémoires originaux auxquels nous avons fait parfois de larges emprunts. A ce point de vue, le traitement des divers chapitres présente à coup sûr des différences appréciables : lorsque le sujet touchait de près à nos recherches la rédaction a pu prendre un tour plus personnel qu'il n'est admis d'ordinaire dans un Traité. Faut-il nous en excuser et pouvions-nous parler du vacuome et du chondriome, voire de la structure nucléaire, comme nous avons fait de la Cytogénétique ou des centrosomes ? Si donc nous avons accordé plus de place qu'il n'aurait convenu en bonne justice à certaines matières nous y étions en quelque sorte obligé par nos travaux antérieurs.

Il serait enfin ingrat de notre part de ne pas mentionner les Traités et les ouvrages généraux de Cytologie dont les qualités sont appréciées à divers titres. Comme ces ouvrages ne seront pas cités ordinairement dans les bibliographies spécialisées, nous croyons bon de les signaler dès maintenant au lecteur pour qu'il en fasse son profit.

C'est un agréable devoir pour nous, en terminant, de remercier tous ceux qui nous ont aidé à des titres divers et particulièrement notre préparateur, M. EYMÉ, notre aide-technique M. C. TEMPÈRE auteurs d'une grande part des figures. M. EYMÉ, M. SÉCHET et M. MALVESIN, Chef des Travaux, ont bien voulu aussi relire les épreuves et nous faire part de leurs observations. Nous n'aurions garde d'oublier le dévoué REYNES qui nous a rendu un service signalé en tapant le manuscrit avec beaucoup d'attention.

Disons aussi combien nous avons été heureux de la parfaite compréhension rencontrée chez notre éditeur M. P. LECHEVALIER.



## BIBLIOGRAPHIE GÉNÉRALE

- BAILEY. — Textbook of Histology, Baltimore, 1944, 11<sup>e</sup> éd.
- BELAR, K. — Die cytologischen Grundlagen der Vererbung, 1928.
- BOURNE, G. — Cytology and cell physiology. Oxford Univ. Press N.Y., 1942, 296 p.
- COMBES, R. — La vie de la cellule végétale. Paris, 3 vol., 1927-1937.
- COWDRY, E. V. — General Cytology, 1928.  
— Special Cytology, 1932.
- DARLINGTON, C. D. — Recent advance to Cytology, 2<sup>e</sup> éd., 1937.
- FAURÉ-FRÉMIET, E. — La cellule et son organisation. Ann. Biol., 1946, pp. 58-100. ✓
- FLEMMING, W. — Zellsubstanz, Kern und Zellteilung, Leipzig, 1882.
- FREY-WYSSLING, A. — Submikroskopische Morphologie des Protoplasmas und seiner derivate. Berlin, 1938.
- GEITLER, L. — Grundriss der Cytologie, Berlin, 1934.
- GUILLIERMOND, MANGENOT et PLANTEFOL. — Traité de Cytologie, Paris, 1933.
- HEIDENHAIN, M. — Plasma und Zelle, Iéna, 1911.
- HENNEGUY, F. — Leçons sur la cellule, Paris, 1896.
- HERTWIG, O. — Die Zelle und die Gewebe, Iéna.
- KÜSTER, E. — Die Pflanzenzelle, Iéna, 1935.
- MAXIMOW et BLOOM. — Textbook of Histology, 5<sup>e</sup> éd., 1944, Saund. Comp. Philad. et Londres.
- PFEIFFER, H. — Experimentelle Zytologie, Leiden, 1940.
- PRENANT, BOUIN et MAILLARD. — Traité d'Histologie, Paris, 1904.
- SEIFRIZ, W. — Protoplasm. N. Y, et Londres, 1936.
- SHARP, L. W. — Introduction to cytology, 1934.  
— Fundamentals of cytology. Mcgraw. Hill Book Co, N. Y, 1943, 261 p.
- STRUGGER, S. — Praktikum der Zelle-und Gewebephysiologie der Pflanze, Berlin, 1935.
- TISCHLER, G. — Allgemeine Pflanzenkaryologie, I et II, 1934-1942.
- WHITE, M. J. D. — The chromosomes. Methuen and Co, Londres, 1937, 128 p. et 2<sup>e</sup> édit. Londres, 1942.  
— Animal cytology and evolution. Cambr. Univ. Press, 1945, 375 p.
- WILSON, E. B. — The cell in development and heredity, 1928.





## INTRODUCTION

### a) Le protoplasme et la théorie cellulaire.

Les Etres vivants sont composés de parties élémentaires appelées cellules, dont la taille est ordinairement microscopique et dont l'existence n'a pu être révélée qu'après l'invention du microscope. C'est un physicien anglais

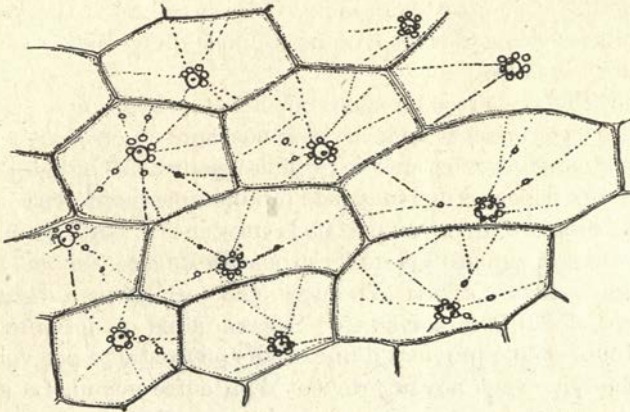


FIG.1. — Tissu cellulaire végétal : cellules épidermiques de la feuille de *Serapias Lingua* (Orchidacées) montrant les noyaux entourés par des leucoplastes et d'où partent des travées cytoplasmiques traversant la grande vacuole centrale  $\times 120$ .

HOOKE (1667) qui, examinant des coupes minces faites dans du liège découvrit l'organisation cellulaire : il observa dans cet objet une multitude de petites cases rectangulaires qu'il nomma *cellules*.

Le liège est un tissu mort et les cellules dont il est composé ne sont qu'un squelette dont la substance vivante a disparu et se trouve remplacée par de l'air. L'exemple du liège était donc assez mal choisi pour y définir l'unité de matière vivante. Plus tard il fut reconnu que la substance douée de vie était en réalité une matière hyaline, transparente, un peu gélatineuse, élastique, contractile. On peut l'observer le plus facilement chez des Infusoires ou des Amibes, organismes unicellulaires dont la matière vivante est dépourvue de squelette résistant. DUJARDIN qui étudia les propriétés de cette matière vivante l'avait appelée *sarcode* (1835), mais le nom de *protoplasme* créé indé-



pendamment par le physiologiste PURKINJE (1838-1840) et par le botaniste H. VON MOHL (1846) a prévalu (1).

Le protoplasme présente une certaine organisation ; souvent il a une apparence granuleuse, alvéolaire ou réticulée ; on y trouve d'une manière assez générale une vésicule, le *noyau*, découvert par Robert BROWN (1831) dans l'épiderme des Orchidacées (fig. 1). Les histologistes ont réussi à démontrer l'existence du noyau cellulaire chez la plupart des êtres vivants. Il n'y a pas encore très longtemps la présence d'un noyau était encore un sujet de discussion chez certains Champignons comme les Levures. Aujourd'hui, seules les Bactéries et les Algues bleues apparaissent dépourvues de noyau x.

En même temps que se précisaient les idées sur la constitution de la cellule, on arrivait à penser que tous les êtres vivants sont formés par des cellules ou par des produits engendrés par les cellules. C'est ainsi que vit le jour la *théorie cellulaire* dont DUTROCHET (1824) peut être considéré comme l'initiateur (2) et qui s'impose aujourd'hui encore à tous les biologistes. Il ne peut en effet y avoir, en dehors de l'organisation cellulaire, que certaines Bactéries très petites et pour cette raison invisibles au microscope et par exemple les *virus* dont les éléments sont trop petits pour qu'on puisse leur assigner une structure cellulaire.

La théorie cellulaire a reçu un appui important de la découverte de la division cellulaire (*cytocinèse*) et de la division nucléaire ou *caryocinèse*. On a cru pendant longtemps en effet que les cellules pouvaient prendre naissance directement aux dépens d'une masse de protoplasme indifférenciée par condensation successive d'un noyau puis de la substance vivante entourée d'une membrane. On sait aujourd'hui qu'il est possible de dire, suivant les adages connus, *omnis cellula e cellula* (VIRCHOW, 1855) et *omnis nucleus e nucleo* (O. HERTWIG, 1888). Les travaux de STRASBURGER et de GUIGNARD ont établi que toute cellule provient d'une cellule préexistante par voie de division, de même que tout noyau provient d'un autre noyau. La génération spontanée des cellules et des noyaux n'existe pas. Cette notion a même été étendue à d'autres éléments de la cellule que le noyau.

La théorie cellulaire consiste dans le fait reconnu et peu à peu devenu une sorte d'axiome que tout être vivant est formé de cellules ou de produits élaborés par des cellules.

En réalité, il n'est pas tellement aisé de ramener à l'organisation cellulaire la constitution de tout ce qui vit sur notre globe. Une cellule typique c'est un peu de matière vivante séparée du milieu extérieur ou des éléments voisins par une membrane et contenant une vésicule particulière, le noyau (fig. 2). Il y a pourtant de nombreux Végétaux qui ne possèdent pas de cellules de

(1) D'après MÖBIUS (Ber. d. d. bot. Gesell., 1934, 52, p. 161) il n'y aurait pas trace du mot de protoplasma dans l'ouvrage de PURKINJE et H. von MOHL serait l'unique créateur de ce terme. Cependant SEIFRIZ (1936) cite encore PURKINJE comme l'auteur du terme de protoplasma, qu'il aurait employé pour la première fois en 1838 (et non en 1840). N'ayant pu nous procurer l'ouvrage de PURKINJE, nous n'avons pu nous former une opinion à ce sujet.

(2) D'après l'Américain KARLING, DUTROCHET peut être appelé « the forgotten man of the cell theory » ; il avait en effet vu, dès 1824, que la cellule était l'élément fondamental de l'organisation.



ce genre : ce sont toutes les Algues dites Siphonées et tous les Champignons Siphomycètes, sans compter qu'il existe aussi des éléments entrant dans la constitution des tissus Végétaux et qui n'ont pas l'apparence cellulaire (laticifères en particulier). Chez les Animaux les tissus sont parfois composés de cellules peu distinctes les unes des autres, soit que les limites des cellules s'effacent, soit qu'il existe de volumineux éléments plurinucléés dont l'interprétation est délicate (fibres musculaires). Cependant au moyen d'une hypothèse due à SACHS, celle de l'énergide, il est possible de considérer, avec vrai-

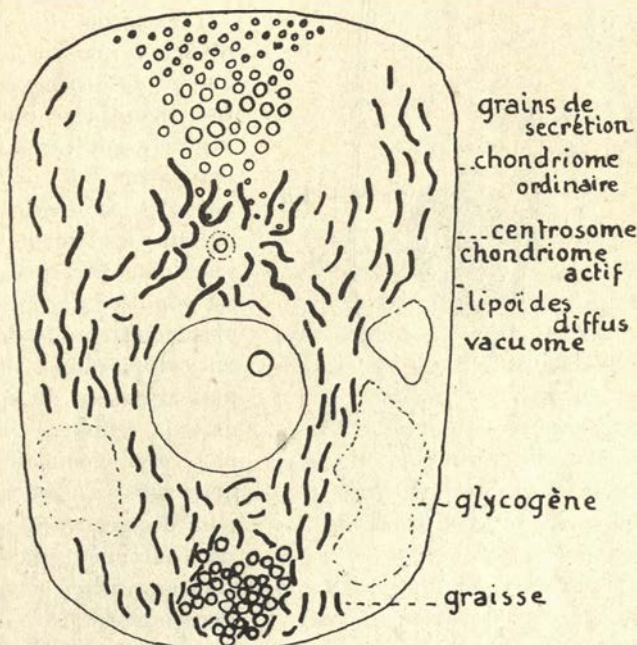


FIG. 2. — Schéma d'une cellule animale suivant l'interprétation de Parat.

semblance, les structures siphonées ou continues (encore appelées céno-cytiques) comme étant constituées de territoires spéciaux (les énergides) non délimités d'avec leurs voisins et correspondant chacun à un noyau avec la matière vivante qui l'entoure et sur laquelle son influence s'exerce. Quelques exemples feront mieux comprendre ces divers types d'organisation pouvant être ramenés à la constitution cellulaire au moyen de l'hypothèse de SACHS.

Tout d'abord des cellules particulièrement faciles à examiner sont celles des écailles du bulbe d'Oignon (*Allium Cepa*) (fig. 3). On y distingue une membrane rigide, le cytoplasme formant une couche pariétale appliquée contre la membrane, des travées en nombre variable et une région périnucléaire, enfin le noyau ; des sortes de poches remplies d'un liquide clair, le suc cellulaire, constituent les vacuoles ici très développées. Les diverses régions ainsi distinguées dans la cellule d'Oignon ne sont pas toujours repré-



sentées dans d'autres objets : c'est ainsi que, dans une amibe, le cytoplasme est dépourvu de membrane rigide, d'où une déformation facile ; mais cependant il existe une *membrane cytoplasmique* assez résistante qui suffit à empêcher le cytoplasme de se mélanger avec l'eau. Chez les Végétaux certaines spores ont ce caractère (*Bangia*) et les Myxomycètes que l'on trouve sur le

bois pourri dans les forêts ont une masse de protoplasme sans membrane rigide qu'on appelle un *plasmode* (fig. 7, p. 13).

L'exemple de la cellule d'Oignon nous a permis facilement de distinguer trois parties essentielles d'une cellule végétale adulte, à savoir : le cytoplasme, le noyau et les vacuoles ; la membrane rigide, présente également, peut manquer dans certains cas où elle est suppléée par la membrane plasmique, simple dépendance du cytoplasme. L'observation plus attentive du cytoplasme dans la cellule d'Oignon permet d'y reconnaître encore deux sortes d'éléments : d'une part des grains minuscules et des bâtonnets incolores qui sont des *chondriosomes* et dont l'ensemble forme le *chondriome* et d'autre part des filaments nettement plus gros, mais incolores également : ce sont les *leucoplastes* dont l'ensemble forme le *plastidome*. Si au lieu d'examiner une cellule incolore comme celle de l'épiderme des écailles bulbaires d'*Allium Cepa* nous analysons une cellule chlorophyllienne comme celle

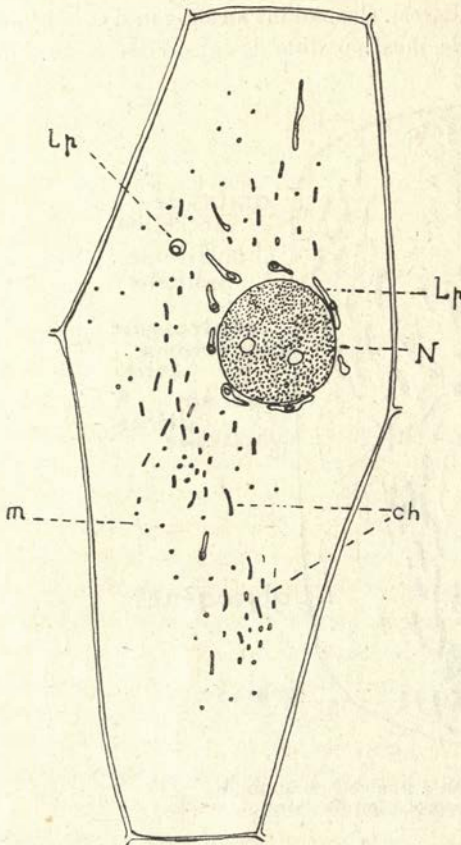


FIG. 3. — Cellule épidermique externe d'une écaille bulbaire de l'*Allium Cepa* observée vivante, montrant le détail de la couche pariétale du cytoplasme (la structure du noyau est en réalité moins accentuée et plus délicate) : N, noyau ; Lp, leucoplastes ; ch, chondriosomes ; m, microsomes.  $\times 1.500$ .

de la feuille d'*Elodea* ou d'un poil épidermique de Courge nous rencontrons exactement les mêmes formations, c'est-à-dire cytoplasme, noyau vacuoles, avec de plus, à l'intérieur du cytoplasme, des plastes colorés en vert ou *chloroplastes* (fig. 4). Nous pourrions étendre encore ces observations et conclure que les cellules, quelle que soit leur situation et leur fonction, sont construites sur un plan assez uniforme dans lequel se retrouvent constamment les mêmes éléments fondamentaux.



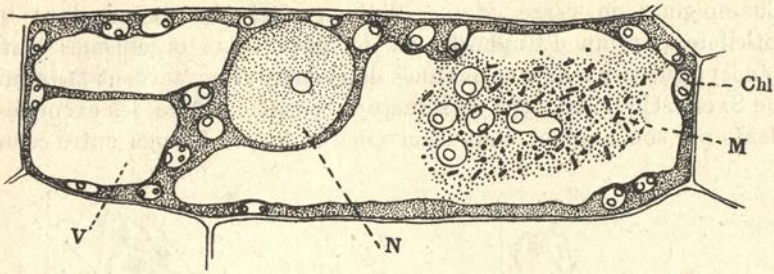
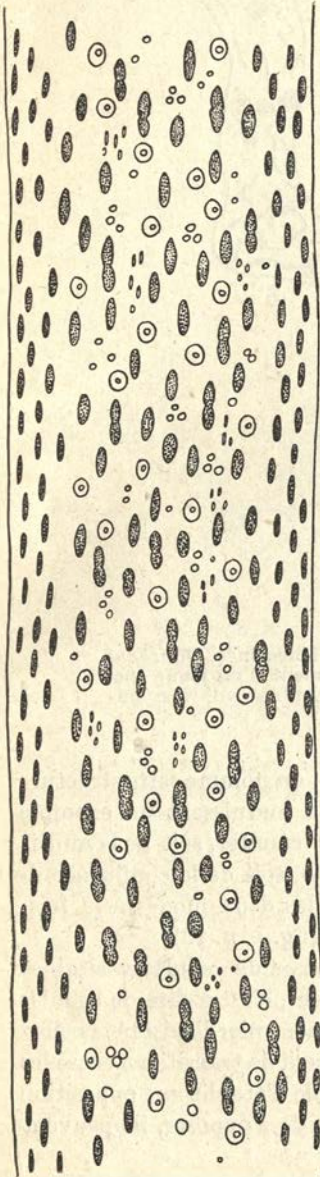


FIG. 4. — Cellule d'une feuille d'*Elodea canadensis* observée vivante : N, noyau ; V, vacuole ; Chl, chloroplastes avec grains d'amidon ; M, chondriosomes, on a représenté à droite une portion de cytoplasme pariétal avec ses mitochondries.



P

Dans le bulbe d'Oignon, lorsqu'une cellule s'est accrue, elle se divise en deux, après que son noyau s'est lui-même divisé. Chez d'autres plantes comme l'Algue *Griffithsia*, ou un *Callithamnion*, les noyaux se multiplient un certain temps sans qu'intervienne de division du corps cellulaire : il en résulte un article, ou *apocyste*, que, dans la pratique, l'on désigne encore souvent sous le nom de cellule plurinucléée. Certains Champignons ont des articles régulièrement binucléés (1).

N

H

La structure cénoctique ou continue est bien apparente chez les Algues du genre *Vaucheria* dont le thalle est formé de tubes allongés et ramifiés renfermant des centaines de noyaux entre lesquels il n'existe aucune sorte de cloison ni de séparation (fig. 5). Il en est de même dans un

CH

(1) Chez les Plantes supérieures on observe souvent des éléments plurinucléés dans le plérome des racines, particulièrement chez les Euphorbiacées et BOWEN (1928) en a décrit des exemples dans les racines du Ricin. Les cellules du tapis de l'anthere présentent aussi fréquemment plusieurs noyaux.

FIG. 5. — Fragment d'un filament de *Vaucheria* montrant la structure cénoctique : N, noyaux ; CH, chloroplastes ; P, physodes ; H, globules d'huile.



Champignon du genre *Mucor* (Siphomycète) (fig. 6) ou dans un tube laticifère continu d'Euphorbe ou de Mûrier. Les organismes à structure cénocytique peuvent être qualifiés de *polyénergides*, suivant la terminologie de SACHS. Un autre type de structure continue diffère des exemples précédents par son origine; c'est celui qui résulte de fusions entre cellules voi-



FIG. 6. — Structure cénocytique chez une Mucorinée, *Rhizopus nigricans*. 1-3, filaments végétatifs; 4, fragment d'un jeune sporange (méthode de REAUD, d'après GUILLIERMOND) (Le nucléome et le chondriome sont représentés).

sines, ou entre cellules placées bout à bout en file; on nomme cette structure un *syncytium* et les laticifères des Chicoracées en fournissent un exemple typique. Le plasmode des Myxomycètes qui peut résulter, soit de la multiplication des noyaux dans un protoplasme indivis, soit de la confluence de plusieurs masses plasmodiales élémentaires, soit des deux modes à la fois, est souvent rangé également dans les syncytiums (fig. 7, p. 13).

Les Végétaux ne sont donc pas toujours composés de cellules véritables juxtaposées: ils peuvent être constitués d'énergides, c'est-à-dire de cellules non limitées et mal définies. On pourrait évidemment nier l'existence cellulaire dans des cas semblables; mais il existe tellement de transitions entre les cellules typiques et les cénocytes qu'il est impossible d'établir une opposition entre ces deux types de structure. En outre, loin de s'opposer, ils peuvent



passer de l'un à l'autre très facilement comme on le voit dans certains albumens et dans l'embryon des Cycadées ou un cloisonnement simultané sépare, à un moment donné, ce qui n'était jusque-là que des énérgides sans individualité apparente. Les fusions cellulaires syncytiales représentent le phénomène inverse.

Le cas des Siphonales est d'une interprétation plus délicate étant donné qu'on n'assiste jamais à une division du thalle en cellules distinctes et que la concep-

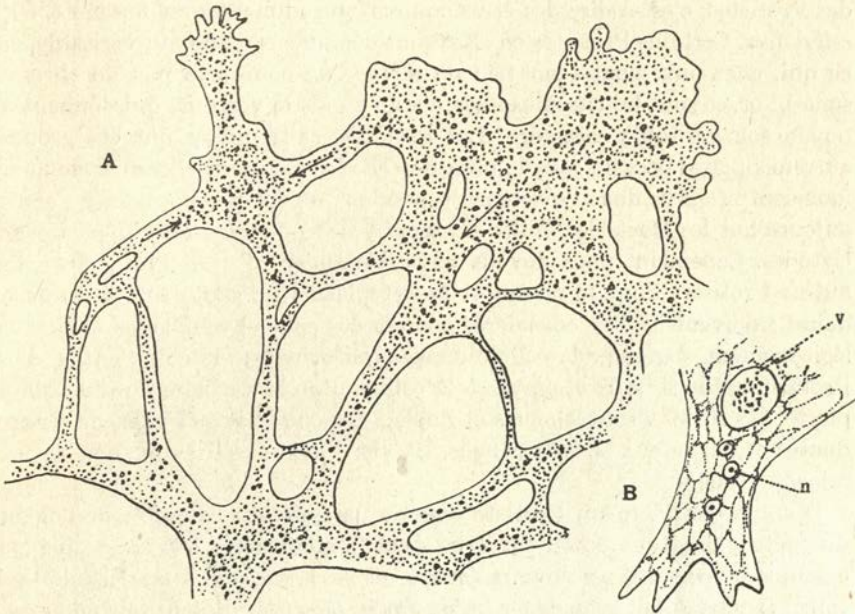


FIG. 7. — A. — Région périphérique dun plasmode de *Didymium clavus* formant un réseau : la direction des courants protoplasmiques est marquée par des flèches  $\times 120$ , B. — Protubérance ramifiée (pseudopode) du plasmode montrant trois noyaux (n), une vacuole contenant des Bactéries agglutinées (v) et l'état spumeux de cytoplasme coagulé (fix. Bouin, color. hématox.);  $\times 1.200$ .

tion de l'énergide y apparaît largement artificielle. Comment imaginer en effet que chaque noyau contrôle un territoire cytoplasmique particulier ? sans doute ne peut-il s'agir que d'une région de cytoplasme sans cesse modifiée et changeante. Cependant, comme il existe de nombreux passages entre les Siphonales à structure continue, et les Siphonocladales pourvues d'articles plurinucléés ou de cellules, il ne peut être question d'établir une distinction fondamentale entre la structure d'une algue à thalle continu ou à thalle cloisonné.

D'ailleurs, même dans le cas de structure cellulaire typique, les éléments qui composent l'individu ne sont pas isolés complètement ; même si l'on refuse d'admettre qu'entre les membranes s'établissent des communications directes entre protoplasmes voisins, il faut bien que d'une manière ou d'une autre chaque cellule participe à la vie de l'ensemble et reçoive ses impulsions des éléments voisins. De quelle manière s'établissent ces corrélations



encore souvent mystérieuses ? L'action des hormones et des messagers chimiques nous permet de l'imaginer dans certaines circonstances.

### b) La cellule des Protistes.

La théorie cellulaire qui peut être sauvée, comme nous venons de le voir chez les Métaphytes et chez les Métazoaires, au moyen de la notion d'énergide, rencontre, semble-t-il, des difficultés insurmontables dans le groupe des Protistes, c'est-à-dire des êtres connus couramment sous le nom d'*Unicellulaires*. Certains Protistes en effet sont dépourvus de noyau véritable, car ce qui, chez eux, peut tenir lieu de noyau, ne comporte pas de chromosomes : or, ce sont les chromosomes, comme nous le verrons, qui donnent au noyau son véritable caractère. Les Protistes sans noyau ont été groupés autrefois par HÆCKEL sous le nom de *Cytodes*, et parmi elles figuraient les fameuses *Monères* dont l'existence cependant ne fut pas confirmée ; seules aujourd'hui les Bactéries et les Cyanophycées pourraient faire partie des Cytodes. Cependant nous devons nous demander ce qu'il faut penser des autres Protistes dont le noyau et le cytoplasme ne sauraient être mis en doute : doivent-ils être considérés comme des cellules véritables et doit-on légitimement comparer la cellule unique qui constitue le corps entier d'un Protozoaire ou d'un Protophyte à la cellule d'un Métazoaire ou d'un Métaphyte ? Certains Protistologues et Zoologistes ont émis à ce sujet de sérieux doutes et parmi eux se sont rangés, HUXLEY, HÆCKEL, DOBELL et dernièrement DUBOSCQ.

DOBELL considère un Protiste comme un individu complet, homologue du Métazoaire tout entier et il ne peut assimiler un Infusoire cilié par exemple, avec ses deux noyaux (*macro-* et *micronucleus*) à une cellule véritable. DUBOSCQ fait remarquer qu'un *Polykrikos* (Péridinien) se compose de plusieurs segments ou *zoïdes* avec plusieurs *cinétides* (systèmes bi-flagellaires avec leurs connexions), mais que le nombre des noyaux est comparativement réduit : ainsi un *Polykrikos* à 4 zoïdes ne possède qu'un ou deux noyaux ; un *Polykrikos* à 8 zoïdes n'a que 4 noyaux (fig. 8). On se trouve en présence d'un être, « dont la segmentation externe est toujours plus avancée que la segmentation interne ». Ce n'est pas un ensemble d'énergides et ce n'est pas une colonie de cellules. « Le *Polykrikos*, écrit DUBOSCQ, nous montre que la théorie cellulaire n'est pas adéquate aux faits ». Les Hypermastigines comme les *Calonympha* ou les *Trichonympha* (fig. 9) dont la structure comporte un certain nombre d'éléments qui se répètent, les *mastigontes*, paraissent dépourvues de véritables unités cellulaires et, d'après DUBOSCQ, il n'y a « pas moins de difficultés à appliquer la notion de cellule et surtout sa définition aux Infusoires ciliés ». Cependant DUBOSCQ accorde qu'il y a des Protistes dont la structure cellulaire est incontestable et en cela il a parfaitement raison : une Amibe, un Phytflagellé comme un *Chlamydomonas*, sont bien des cellules, et si l'on voulait refuser à un Flagellé ordinaire l'organisation cellulaire, il faudrait aussi la dénier aux Choanocytes des Spongiaires et aux éléments qui entrent dans la constitution d'un *Volvox* ou d'une Chlorophycée



filamenteuse. Le fait qu'une seule cellule, dans un *Chlamydomonas* par exemple, peut constituer un individu, ne va pas, à notre avis, à l'encontre de la théorie cellulaire : la notion de cellule se base avant tout sur la morphologie. D'autre part, il est impossible d'établir une démarcation, particulièrement chez les Algues, entre la structure cénobiale (Volvocacées par exemple), la structure filamenteuse et la constitution unicellulaire. Il y a véritablement des Protistes qui sont tout simplement des Algues ou des Champignons

unicellulaires. Il n'est donc pas souhaitable, comme le propose DUBOSCQ, de reprendre l'idée de HAECKEL et de répartir les êtres vivants en 4 règnes : les Monères, les Protistes, les Animaux et les Végétaux.

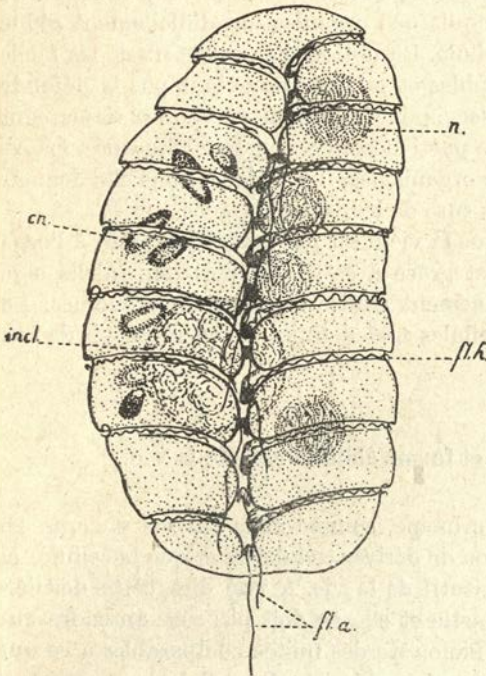


FIG. 8. — Vue d'ensemble d'un *Polykrikos Schwartzi* Bütschli (Péridinien) montrant les huit zoïdes avec les 4 noyaux (*n*), une inclusion alimentaire (*incl.*) et la silhouette des cnidocystes (*cn*). On note extérieurement un flagelle axial (*fl. a.*) et un flagelle hélicoïdal (*fl. h.*) par zoïde (D'après CHATTON).

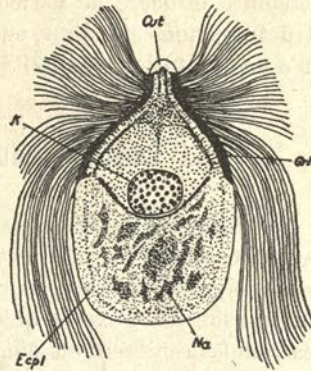


FIG. 9. — Schéma d'un *Trichonympha* sp (Flagellé parasite) *Etpl.*, ectoplasme ; *K*, noyau ; *Na*, vacuole digestive ; *grl*, racines flagellaires ; *cut*, rostre ou extrémité antérieure de la cellule.

La majorité des Protistes peut donc sans doute se rattacher assez facilement à l'organisation cellulaire, mais l'on doit noter que la cellule unique d'un Protozoaire ou d'un Protophyte, par le fait qu'elle assume toutes les fonctions, est, en général, beaucoup plus complexe qu'une cellule de Métazoaire ou de Métaphyte. La présence fréquente de flagelles ou de cils introduit un premier élément de complexité que nous aurons à étudier dans ses relations avec le centrosome (chap. VIII). Les vacuoles des Protistes (chap. XII), leurs produits de réserve et de métabolisme sont aussi étonnamment divers (chap. XIV). Les constituants cytoplasmiques des Protistes, chondriome, plastes, appareil de Golgi, semblent pourtant de même nature que dans la



cellule des organismes pluricellulaires, mais nous ne sommes pas prêts cependant d'en saisir toutes les homologies : alors que les formations golgiennes sont chez les Protistes, d'un type simple et apparemment primitif, le chondriome et le plastidome révèlent au contraire une complexité supérieure.

La plupart des Protistes n'étant pas dépourvus d'une structure cellulaire assez évidente, il n'en reste pas moins qu'un certain nombre d'entre eux, les Ciliés, les Hypermastigines, les *Polykrikos*, semblent avoir « dépassé le stade cellulaire » et qu'ils ont acquis une organisation difficilement réductible au schéma courant de la cellule. La notion d'énergide n'est pas facilement applicable à des cas semblables et nous ne pourrions pas la défendre avec les arguments qui nous ont servi pour les organismes ou les tissus céno-cytiques. Il faut en prendre notre parti et confesser notre ignorance. La cellule n'explique pas tout dans les organismes, il s'en faut, mais elle demeure cependant comme la base la plus sûre de leur connaissance.

Nous pouvons donc conclure que la vie n'est pas liée absolument à l'organisation cellulaire, mais que c'est grâce à cette organisation qu'elle a pu atteindre le degré de perfectionnement réalisé chez les êtres évolués. Les structures non cellulaires, ou à cellules mal définies, n'ont pu servir de base qu'à une évolution très limitée.

### c) Théorie cellulaire et forme élémentaire de la vie.

La théorie cellulaire pose en principe, comme nous l'avons vu, que les organismes sont faits de cellules ou de dérivés cellulaires et que la cellule, en conséquence, est l'élément constitutif de la vie. A vrai dire, cette dernière proposition n'est exacte qu'en partie et elle ne doit pas sous-entendre que les cellules représentent pour le biologiste des unités comparables à ce que sont les atomes ou les molécules pour un chimiste. La cellule ne saurait être évidemment l'unité ultime de matière vivante : elle est elle-même trop complexe pour ce rôle. On connaît des cellules très diverses, les unes d'apparence simple, les autres très différenciées ; les unes sont des cellules embryonnaires, les autres des cellules à fonction spécialisée. Certaines d'entre elles peuvent être spécialisées au point de constituer à elles seules des organes complexes (Fig. 10). Cependant l'organisme n'est jamais une somme de cellules d'un type simple et uniforme, ni même un groupement ou une colonie de cellules différenciées histologiquement, une « république cellulaire » hiérarchisée, comme on l'a dit quelquefois. Malgré son mode de construction à partir d'une cellule unique, la cellule-œuf, il garde toujours son individualité à tous les états du développement. La cellule comprise comme unité interchangeable de matière vivante n'a pas d'existence réelle : deux cellules appartenant à deux espèces différentes peuvent paraître identiques, mais elles sont en réalité, bien distinctes spécifiquement et irréductibles l'une à l'autre. Disons-nous, pour pallier à cette difficulté de la théorie cellulaire, que le protoplasme, quant à lui, représente une base suffisamment générale pour ser-



vir d'élément vital essentiel : le résultat ne sera pas meilleur, car les protoplasmés, comme nous le verrons, sont aussi divers que les êtres vivants eux-mêmes.

Les considérations précédentes expliquent pourquoi nombre de biologistes ont recherché l'unité de matière vivante dans une particule bien plus petite que n'est la cellule, c'est-à-dire dans un constituant élémentaire sub-

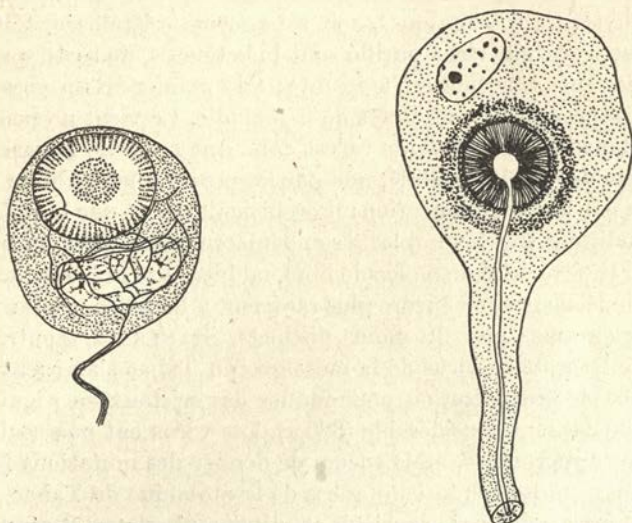


FIG. 10. — A gauche, œil unicellulaire, avec cristallin et fibrilles nerveuses, de *Pseudobranchellion torpedinis* (Hirudinée) d'après APATHY, in LAMEERE. A droite, glande unicellulaire d'un Insecte du groupe des Carabiques d'après DIERKS in FAURÉ-FRÉMIET (1943).

microscopique et hypothétique. De toutes les suppositions auxquelles a donné lieu cette recherche, et dont il reste surtout les noms encore cités de *gemmales*, de *pangènes*, d'*ides* ou d'*idantes*, nous ne voyons subsister aujourd'hui bien vivant que le terme et la notion de *gène*. Le gène, particule élémentaire en relation avec les propriétés héréditaires des organismes, ne serait pas, peut-être, la forme élémentaire tant cherchée de la vie : en effet, pour la plupart des biologistes, il serait localisé dans les chromosomes des noyaux ; or, la vie existe également dans le cytoplasme, même privé de noyau, bien que cette vie soit essentiellement précaire et provisoire en l'absence de l'élément nucléaire.

Les gènes sont des particules encore hypothétiques et siégeant au delà de la visibilité microscopique. D'aucuns supposent qu'ils seraient de nature moléculaire. Or, certains corpuscules découverts récemment comme étant les agents actifs des *maladies à virus* semblent apporter un terme de comparaison suggestif. Les corpuscules des virus, dont on ne sait exactement s'ils sont vivants ou non, ne sont pas certainement de constitution cellulaire :



leur extrême petitesse s'y oppose (1), et certains d'entre eux d'ailleurs ont été obtenus à l'état cristallisé, telle la *protéine-virus* de STANLEY (1935) provenant de la mosaïque du Tabac et qui est constituée par de très grosses molécules d'un *nucléoprotéide*. Certains pensent que les virus pourraient être classés dans une situation intermédiaire entre la matière vivante et non vivante.

Les virus peuvent être retirés à l'état de pureté à partir du suc des plantes malades (mosaïque du Tabac, maladies de la Pomme de terre) par des méthodes physiques et chimiques, soit sous forme cristallisée, soit à l'état amorphe. Des traces du virus purifié sont infectieuses, de sorte que, probablement, une seule molécule est agissante; à la manière d'un germe, elle se multiplie et reproduit les caractères de la maladie. Le virus ne peut se multiplier que dans les tissus vivants: c'est donc une sorte de parasite obligatoire; il passe de cellule à cellule, non par les membranes qu'il ne peut traverser, mais par les communications protoplasmiques et par le phloème qui offre des conditions très favorables à son déplacement. L'état du virus dans la cellule paraît être celui de molécule libre, ou bien il se présente sous forme d'agrégats moléculaires, ou encore plus rarement à l'état de cristaux microscopiques ou en amas plus ou moins distincts. STANLEY a montré que les molécules de la protéine-virus de la mosaïque du Tabac s'agrègent pendant le phénomène de cristallisation pour former des cristaux en aiguille d'une longueur relativement considérable (300  $\mu$ ). Les virus ont non seulement la propriété de se reproduire, mais encore de donner des mutations (2): c'est ainsi que l'on a pu isoler plusieurs races de la mosaïque du Tabac différant les unes des autres par leurs propriétés chimiques, physiques et sérologiques.

Leur forme a pu être étudiée dans certains cas au moyen du microscope électronique: les corpuscules du virus de la mosaïque du tabac se présentent alors sous l'aspect de filaments ayant 280  $m\mu$  de longueur et 15  $m\mu$  de largeur que l'on considère comme des molécules géantes. Les bactériophages qui sont encore rattachés au groupe des virus, ont la forme, dans certains cas, de minuscules bâtonnets terminés d'un côté par une tête arrondie, ce qui leur donne l'apparence d'un bacille tétanique. Enfin il est très remarquable de constater que les virus les plus petits sont reliés aux plus gros d'entre eux et finalement aux Bactéries les plus petites par toute une série d'intermédiaires (Inframicrobes comme les *Rickettsia*, ou Virus bactériens comme les virus quadrangulaires) sans qu'il soit vraiment possible d'établir une démarcation absolue. Ainsi, par de nombreuses propriétés, les virus montrent des traits communs avec les Êtres vivants et ils se rattachent à eux.

(1) On peut trouver il est vrai une structure cellulaire dans des conditions de petitesse assez étonnantes: ainsi, d'après ARON et GRASSÉ les spores de quelques Microsporidies renferment 5 noyaux bien que leur diamètre n'excède pas 1 micron.

(2) Les cristaux découverts par STANLEY dans la mosaïque du Tabac ont été soumis à une analyse de leurs propriétés au moyen des rayons X par J. D. BERNAL et FANKUCHEN (1937). Or ces savants ont conclu que les formations cristallines de STANLEY n'étaient pas de véritables cristaux, mais en réalité des para-cristaux liquides, constitués par des macro-molécules filiformes dont la longueur dépassait au moins dix fois la largeur. Depuis lors, d'ailleurs, on a obtenu, de ce même virus, de véritables cristaux et ceux-ci sont connus également pour d'autres virus, comme celui du *Bushy stunt* de la Tomate et celui de la Nécrose du Tabac (BAWDEN et PIRIE, 1938).



Leur connaissance permet d'entrevoir un lien, jusqu'ici insoupçonné, entre les organismes vivants et la matière inanimée.

#### d) Différenciation cellulaire.

La cellule peut présenter des degrés divers de complication en raison de sa place et de son rôle dans l'organisme et les types cellulaires ainsi réalisés correspondent aux différents tissus dont se compose l'être adulte qu'il s'agisse d'un Métaphyte ou d'un Métazoaire. L'étude des tissus et des diverses catégories cellulaires rentre dans le domaine de l'Histologie plutôt que dans celui de la Cytologie proprement dite, aussi serons-nous très bref au sujet de la différenciation cellulaire.

Chez les Végétaux, les cellules spécialisées sont engendrées par des massifs de cellules à caractères sensiblement uniformes, les méristèmes, qui dérivent eux-mêmes des cellules embryonnaires et de l'œuf lui-même. Les cellules de méristèmes ont un grand pouvoir de multiplication ; leur noyau tient une place importante par rapport à leur cytoplasme et leurs vacuoles sont ordinairement petites ; les membranes sont minces et presque entièrement cellulo-pectiques ; les méats ou espaces intercellulaires sont réduits ou absents ; le chondriome est abondant et les plastes représentés par des *primordia* (petits leucoplastes) ; les produits intracellulaires de réserve ou de déchets sont réduits au minimum (ainsi fréquemment l'amidon fait défaut). La forme des cellules est généralement isodiamétrique et le corps cellulaire se trouve limité par des faces planes, de telle sorte qu'une coupe transversale dans un méristème figure une sorte de mosaïque à éléments plus ou moins hexagonaux et réguliers.

La différenciation à partir des cellules méristématiques peut affecter tous les constituants du protoplasme, noyau, cytoplasme, vacuoles, membrane, etc., etc... Elle se manifeste cependant avec le plus d'évidence, d'une part pour les vacuoles et leur contenu (évolution vacuolaire), d'autre part pour la membrane (évolution dans les tissus de soutien et dans les tissus conducteurs), enfin pour les produits cytoplasmiques (évolution dans les tissus de réserve et dans les tissus chlorophylliens). La différenciation affecte également le noyau d'une manière que nous connaissons d'ailleurs assez mal (ségrégation somatique, polyploidie, variation dans les proportions des divers constituants nucléaires, etc.). On pense de plus en plus que la cause principale des différenciations réside dans le noyau et dans des substances élaborées par le noyau.

En se plaçant au point de vue de la composition chimique, les catégories cellulaires et les tissus semblent pouvoir se définir, dans certains cas, par des rapports établis entre les constituants cellulaires : c'est ainsi qu'il existe de véritables *constantes cellulaires* relatives aux proportions existant, par exemple dans certains tissus ou organes, entre le cholestérol et les acides gras (*rapport lipocytique*), ou concernant la teneur en certaines substances (phosphore lipodique, composés nucléiques, etc.), ou encore le taux d'hydratation.



### e) Les potentialités des cellules différenciées et la dédifférenciation.

Parmi les cellules animales il en existe qui atteignent un haut degré de spécialisation : telles sont les cellules nerveuses et les cellules musculaires ; comme elles sont en rapport avec des fonctions qui sont inexistantes chez les Végétaux, elles n'ont pas d'équivalent dans la série végétale ; si le protoplasme végétal, comme tout protoplasme, possède la propriété d'être irritable, cette propriété reste étroitement localisée au point où elle a eu l'occasion de se manifester : elle n'est pas transmise au loin à d'autres éléments histologiques et c'est dans ce sens que les Végétaux manquent, peut-on dire, des fonctions de relation (sauf exception très particulière et assez mal expliquée d'ailleurs de la Sensitive).

La cellule végétale, qui n'est pas différenciée dans le sens des fonctions de relation, se spécialise, par ailleurs, en rapport avec le rôle conducteur pour l'eau et les substances de la nutrition, qui est essentiel dans les Végétaux vasculaires. Là nous voyons intervenir deux sortes d'éléments différenciés : ceux du bois (vaisseaux, trachéides) et ceux du liber (tubes criblés) ; mais ce sont, au moins en ce qui concerne les vaisseaux du bois et les trachéides, des cellules mortes, placées bout à bout, qui assument cette fonction du transport des liquides par leurs cavités vides de tout protoplasme et unies ensemble en de longs tuyaux. La fonction de soutien est, d'autre part, remplie chez les Végétaux, à l'exclusion du collenchyme, par des éléments morts ou à vitalité réduite comme les fibres de sclérenchyme et les cellules scléreuses. Finalement il apparaît que, chez les Végétaux, les cellules différenciées essentiellement vivantes sont les cellules épidermiques, les cellules de parenchyme avec leurs diverses variétés (assimilateur, amylicifère, aquifère, etc.), les cellules glandulaires (ou excrétrices). Ces éléments, mises à part certaines cellules épidermiques, sont en général relativement peu différenciés. Il leur sera donc facile, la plupart du temps, de retourner à l'état de cellules méristématiques, c'est-à-dire de se dédifférencier et il en résultera, pour les Végétaux en général, de grandes possibilités de régénération ou de réparation.

Les cellules parenchymateuses végétales et les cellules épidermiques ont non seulement la faculté, dans certains cas, de retourner à l'état de cellules indifférenciées, mais encore la propriété, dans certaines circonstances, de subir une évolution plus poussée et de se transformer par exemple en cellules subéreuses ou en cellules conductrices. La possibilité pour un parenchyme de différencier certains de ses éléments en vaisseaux du bois se manifeste particulièrement, à la suite d'un traumatisme, dans la formation d'un *pont* assurant la remise en communication des portions d'un cordon vasculaire sectionné. On pense que cette différenciation pourrait se faire suivant la direction d'un courant hormonal traversant les cellules du parenchyme et les influençant.

Un caractère important des cellules végétales est donc la faible spécialisation de la majorité des éléments vivants, ce qui leur laisse des possibilités



étendues d'évoluer dans un sens ou dans un autre. Dans la cellule animale, par contre, les cellules des individus élevés en organisation ont perdu cette faculté évolutive et les transformations qu'elles ont subies sont en général irréversibles. Seules persistent, dans les différents groupes de Métazoaires, des cellules jeunes à potentialités multiples auxquelles est dévolu le rôle régénérateur ou réparateur : ces éléments indifférenciés sont comparables aux îlots de méristème des Végétaux supérieurs et ils ont reçu des noms divers (*archæocytes*, cellules interstitielles, cellules-souches, etc.). Chez les Végétaux la preuve cytologique que l'épiderme et le mésophylle chlorophyllien peuvent subir un retour complet à l'état méristématique a été fournie récemment dans les travaux de BUVAT (1944) sur la *dédifférenciation* au cours des expériences de bouturage (formation de bulbilles et de racicules à la base des feuilles sectionnées de *Brimeura amethystina*). La dédifférenciation s'exerce sur ces éléments à la suite de la rupture des corrélations normales existant dans l'organisme à l'état d'intégrité. La dédifférenciation s'accompagne de remaniements complexes portant sur l'ensemble des constituants cellulaires.

L'étude que nous consacrerons dans les prochains chapitres aux divers constituants cellulaires nous permettra précisément de dégager, pour chaque appareil dont se compose la cellule, les lois de son évolution. Nous ne nous limiterons pas d'ailleurs bien entendu à l'étude cellulaire des organismes les plus complexes qui sont les seuls à posséder de vrais tissus, mais nous ferons entrer en ligne de compte les Cryptogames et les Protistes dont la connaissance est indispensable dans l'histoire de la cellule.

#### f) Culture cellulaire et culture des tissus.

La Cytologie expérimentale a besoin de pouvoir disposer de cellules faciles à observer et à manipuler sous diverses conditions et seuls un petit nombre de tissus ou de catégories cellulaires remplissent les conditions recherchées. L'introduction des méthodes de culture pour les tissus animaux, à la suite des travaux de HARRISON, de CARREL, de CHAMPY, a permis de disposer d'un matériel plus accessible et plus contrôlable en vue de l'étude vitale des cellules. Cette circonstance a été largement mise à profit en vue d'élucider certains mécanismes fondamentaux de la biologie cellulaire. Il est certain que la culture des tissus et surtout la culture cellulaire doivent permettre de résoudre, ou tout au moins d'aborder fructueusement, certains problèmes cellulaires, principalement d'ordre physiologique. De même que la culture pure des Protistes permet de reconnaître leurs besoins nutritifs, et d'évaluer leur pouvoir d'assimilation et de synthèse, de même la culture d'une espèce cellulaire déterminée devrait permettre d'analyser ses propriétés caractéristiques. Nous sommes loin cependant de pouvoir réaliser la culture de cellules quelconques, car nous ne sommes pas en mesure de réaliser de toutes pièces les conditions favorables à la survie indéfiniment prolongée et à la multiplication de n'importe quel tissu de l'organisme.



Chez les Animaux, des fragments de tissus très divers ont pu servir de points de départ pour des cultures indéfiniment prolongées. Il en est résulté ce qu'on peut appeler des cultures mixtes renfermant plusieurs types cellulaires et dans lesquelles certains éléments conjonctifs, les *fibroblastes*, se multiplient souvent de préférence. Par contre on a observé que les cellules nerveuses, en culture, se maintiennent vivantes, mais ne se divisent jamais. On a pu d'ailleurs parfois trier certaines sortes de cellules et les propager isolément : le résultat obtenu est alors une véritable culture cellulaire, puisqu'un seul type de cellules peut être ainsi isolé et cultivé *in vitro*.

En dehors des résultats pratiques qu'elle peut fournir et des connaissances qu'elle apporte sur la vie cellulaire, la culture des tissus et la culture des cellules offre un intérêt spéculatif indéniable : elle montre que des cellules isolées et de petits groupes de cellules, mis dans des conditions spéciales de nutrition aseptique, semblent pouvoir continuer à vivre indéfiniment. Les cellules ou plus exactement certaines cellules, en elles-mêmes, semblent posséder la faculté d'une vie indéfiniment prolongée. Leur mort ou leur vieillissement ne seraient ainsi qu'une conséquence de la modification des conditions du milieu où elles évoluent normalement.

Chez les Végétaux, la culture cellulaire a échoué jusqu'à présent et l'on n'a pas rencontré encore de catégories de cellules végétales susceptibles d'être propagées indéfiniment en dehors de l'organisme : la survie pendant de semaines, voire des mois, peut être obtenue parfois, mais il n'y a pas multiplication en général et la culture finit par succomber. Il semblerait donc que les cellules végétales ont besoin, pour proliférer, d'être insérées à une certaine place dans un ensemble dont elles reçoivent certaines excitations. La présence d'une membrane rigide et l'inexistence d'un milieu intérieur chez les Végétaux sont également des conditions défavorables à l'obtention de cultures cellulaires.

La culture des tissus végétaux (ou du moins de certains d'entre eux) peut, par contre, être considérée aujourd'hui comme réalisée. Contrairement à ce, qui s'est passé pour les Animaux, elle a été précédée par la culture d'organes entiers, tels que des extrémités de racines (KOTTE, ROBBINS, WHITE). Quant aux premiers essais de culture des tissus et des cellules végétales ils remontent, comme l'on sait, aux travaux d'HABERLANDT (1897). C'est seulement beaucoup plus tard que vinrent les premiers succès avec GAUTHERET (1935) qui obtint la survie prolongée et la prolifération de certaines zones cambiales prélevées sur divers arbres. L'américain BAILEY (1920) avait déjà signalé la longue survie de ces méristèmes cambiaux dans un milieu approprié. Cependant la condition essentielle d'une véritable culture, la multiplication indéfinie, n'avait pas été obtenue et la prolifération observée pouvait être due à une sorte de croissance résiduelle des volumineux fragments explantés : ce n'était donc qu'un premier pas.

Une deuxième étape, décisive celle-là, fut l'œuvre de NOBÉCOURT (1937) qui soumit à la culture des tranches de carotte dans un milieu dont l'originalité consistait surtout dans un apport minime d'hétéro-auxine et de divers métaux sous une forme oligodynamique. Le maintien de ces tissus en acti-



vité, leur accroissement et leur prolifération indéfinie caractérisent ces cultures, les premières en date. La question cependant était dans l'air, car presque simultanément parurent les résultats de WHITE sur la culture des tissus de Tabac (1939) et ceux de GAUTHERET (1939) sur la culture illimitée des tissus de Carotte. Ce dernier auteur a multiplié les essais avec des Végétaux variés (Chou-navet, Chou-rave, Endive, etc.). Il n'est pas sans intérêt de noter que les tissus ainsi cultivés sont des parenchymes ligneux ou libériens déjà aptes à s'hypertrophier naturellement dans les racines renflées et dans les tubercules où ils ont été prélevés : la culture ne fait donc en somme que maintenir ou renforcer une propriété inhérente à ces tissus.

La culture des tissus et surtout la culture des cellules, comme toute technique nouvelle, peut amener d'importantes découvertes au sujet de la biologie cellulaire et elle permet, d'ores et déjà, d'analyser dans des conditions uniformes, ou variées à volonté, l'activité de certaines catégories cellulaires.

#### g) Disposition générale des matières.

Nous sommes conduit inévitablement dans un exposé de Cytologie à diviser celle-ci en systèmes particuliers dont nous ferons successivement l'examen, en un mot nous emploierons une méthode analytique. Cette méthode est indispensable, mais elle ne nous empêchera pas, chemin faisant, d'envisager les rapports entre les différents appareils, c'est-à-dire d'étudier les corrélations intracellulaires. Or, au moment où il s'agit d'aborder chacun des chapitres de la Cytologie, la question se pose de savoir ce qu'ils seront et dans quel ordre nous devons les placer. Ainsi nous pouvons nous demander s'il y a une hiérarchie des valeurs dans la cellule. Souvent on a cherché à établir un classement parmi les constituants cellulaires en se basant sur le caractère qu'on leur attribuait d'être vivants ou non vivants, mais cette distinction est délicate, car il n'y a pas toujours une limite nette entre la substance vivante et les matériaux qu'elle assimile ou qu'elle rejette. Un meilleur critérium est celui de la permanence que l'on doit reconnaître comme un attribut de certaines formations cellulaires, d'où découle pour elles une certaine autonomie ou individualité permettant de les reconnaître à travers toutes les transformations dont elles peuvent être le siège : ainsi le noyau est le type d'un constituant cellulaire permanent et bien individualisé, tandis qu'on peut discuter au contraire de l'individualité du vacuome ou du chondriome. Par contre le caractère transitoire de certaines inclusions (gouttelettes d'huile, glycogène, amidon), est bien connu : ce sont comme des corps étrangers au sein du protoplasme.

SCHMIDT, W. J. (1937) reconnaissant qu'il n'existe aucune limite tranchée entre les substances vivantes proprement dites de la cellule et les formations dérivées du protoplasma établit parmi ces dernières une série graduée qui comporte quatre termes : a) les formations *euplasmatiques* comprenant des structures très proches du protoplasme lui-même et totalement réversibles



comme les fibres fusoriales, les pseudopodes ; *b*) les formations *mésoplasmatiques* qui s'éloignent déjà un peu plus de la substance vivante fondamentale : ce sont des différenciations durables et en général irréversibles, ayant un métabolisme actif à la fois substantiel et énergétique telles que les cils, les flagelles, la queue des spermatozoïdes, les myofibrilles ; *c*) les formations *métaplasmatiques* groupent les différenciations durables et ordinairement irréversibles qui ont d'autre part un faible métabolisme, comme les fibrilles de soutien (*tonofibrilles*) et peut-être aussi les *neurofibrilles* ; *d*) enfin les formations *alloplasmatiques* sont des produits du cytoplasme bien différents de ce dernier par les caractères chimiques et par leur métabolisme très faible ou presque nul dans leur état final, comme c'est le cas pour les sécrétions, les *excreta*, les substances intercellulaires et cuticulaires, les membranes cellulaires végétales. Cette classification a l'avantage de mettre en valeur le passage progressif du protoplasme aux produits cellulaires les plus différenciés et les plus étrangers par leur nature et par leur participation au métabolisme. Elle a l'inconvénient de ne pas faire une distinction suffisante entre les produits du métabolisme (*paraplasme*) et les différenciations ectoplasmiques (membranes rigides, substances intercellulaires). C'est pourquoi nous continuerons, comme la plupart des auteurs, à utiliser l'expression de paraplasme.

Finalement, nous adopterons le classement suivant : comme le font la plupart des cytologistes nous désignerons sous le nom de *protoplasma*, l'ensemble de la matière vivante d'une cellule, constituée en grande partie par le noyau et le cytoplasme. Le cytoplasme se compose lui-même d'une partie fondamentale et d'enclaves de natures diverses ; les unes plus ou moins permanentes et parfois douées de continuité comme les plastes, les chondriosomes et certaines vacuoles, l'appareil de Golgi ; les autres, accidentelles ou temporaires, en relation avec le métabolisme variable des cellules considérées, comme les gouttelettes de corps gras (*lipidosomes*), les matériaux de réserve ou de sécrétion d'une manière générale (glycogène, vitellus, grains de sécrétion, etc.) ; on peut désigner ces inclusions cytoplasmiques sous le nom de *produits du métabolisme* ou de *paraplasme* ; ils correspondent aux « substances ergastiques » de A. MEYER, à l'*ergastome* de P.-A. DANGEARD et au *deutoplasme* de Van BENEDEN (1870). Il y a lieu enfin de mettre à part les régions différenciées du cytoplasme en relation avec une fonction déterminée, comme les *myofibrilles*, les *neuro-* et les *tonofibrilles*, les cils et les flagelles. Ces formations ont été parfois distinguées sous le nom de *métaplasme* ou d'*alloplasme* ; mais ces termes, surtout le premier, ont donné lieu à tant d'acceptions différentes, qu'il est préférable, sinon de les éviter, du moins d'étudier les différenciations fonctionnelles avec le cytoplasme dont elles sont inséparables. Il reste un point embarrassant, celui de savoir quelle place attribuer à la membrane des cellules végétales dont on peut trouver l'analogue dans les formations cuticulaires et dans les formations interstitielles de certains tissus animaux. Or la membrane rigide de la plupart des cellules végétales, résultant évidemment d'une sécrétion par le cytoplasme pourrait être classée dans le paraplasme ou dans l'*ergastome* ; mais c'est une sécrétion extérieure et sa situation aussi bien que son rôle comme revêtement du pro-



toplasme conduisent à lui conférer en quelque sorte un rang particulier. La plupart des auteurs ont souligné la difficulté d'un classement des membranes squelettiques parmi les formations cellulaires (1). Sans vouloir créer de mots nouveaux, il semble qu'on pourrait retenir pour la membrane végétale et pour les substances intercellulaires le terme d'*alloplasma*.

En résumé les constituants cellulaires pourraient être ordonnés suivant la terminologie suivante :

1 <sup>o</sup> protoplasme	{	noyau (nucléoplasme) cytoplasme
2 <sup>o</sup> paraplasme	{	produits du métabolisme, ergastoplasme substances de réserve <i>excreta</i>
3 <sup>o</sup> métaplasme	{	régions différenciées du cytoplasme en relation avec une fonction déterminée : myo, neuro, tonofibrilles cils et flagelles (cinétide)
4 <sup>o</sup> alloplasma	{	membrane de la cellule végétale formations cuticulaires et intercellulaires de la cellule animale (collagènes)

## BIBLIOGRAPHIE

- ANDERSON, T. F., DELBRÜCK et DEMEREC, M. — Types of morphology found in Bacterial viruses. Electr. Microsc. Soc. of Amer., Chicago, 1944.
- ASTBURY, W. T. — Protein and virus studies in relation to the problem of the gene. Proc. 7th. Int. Congr. Genet. Edinburgh, 1939.
- BERNAL, J. D. et FANKUCHEN. — Structure types of protein « crystall » from virus-infected plants. Nature, 1937.
- BOIVIN, A. — Les nucléoprotéides et la constitution chimique des microorganismes. Bull. Soc. Chim. Biol., avril-juin 1942, **24**, 135.
- Les virus. Act. scient. et ind., N° 931, Hermann Paris, 1942.
- Les Microbes. Presses Univ. de France, Paris, 1942.
- BUVAT, R. — Recherches sur la dédifférenciation des cellules végétales. Ann. Sc. Nat. Bot., 1944, **5**, 1-130.
- CONKLIN, E. G. — Predecessors of Schleiden and Schwann. Amer. Natur., 1939, **73**, 538.
- DUBOSCQ, O. — Discours prononcé à l'Assemblée générale de la Société Zoologique de France. Bull. Soc. Zool. Fr., 1939, **64**, 83.

(1) GUILLIERMOND, MANGENOT et PLANTEFOL (1931), qui suivent la terminologie de BOTAZZI, classent la membrane des cellules végétales dans le métaplasme, ce terme s'appliquant, d'après eux, aux produits de l'élaboration cellulaire qui sont permanents ; mais la membrane rigide des cellules végétales peut naître, se transformer et disparaître : elle n'a donc pas un caractère vraiment permanent ; d'autre part le métaplasme est ainsi détourné de son sens d'autrefois le plus courant qui s'appliquait à des différenciations de la substance vivante fondamentale telles que les fibrilles musculaires ou nerveuses, les fibres conjonctives et la substance intercellulaire (HEIDENHAIN, 1902 ; RHODE, 1923) en tant que ces formations étaient envisagées comme des états moins actifs et spécialisés du protoplasme lui-même.



- DUJARDIN, F. — Sur les Organismes inférieurs. Ann. Sc. Nat., 2<sup>e</sup> S. Zool., 1835, **4**, 343.
- GAUTHERET, R. J. — La culture des tissus végétaux. Son état actuel, comparaison avec la culture des tissus animaux. Act. Sc. et industr. Hermann et C<sup>ie</sup>, Paris, 1937.
- Recherches sur le développement de fragments de tissus végétaux cultivés *in vitro*. Rev. de cytol. et de cytoph., 1942-1943, **6**, 85.
- KARLING, J. S. — Schleidens contribution to the Cell theory. Amer. Natur., 1939, **73**, 517.
- KLEIN. — Histoire des origines de la théorie cellulaire. Act. scient. et ind., 1936, N<sup>o</sup> 328.
- LEVADITI, C. et BONET-MAURY. — Les ultra-virus considérés à travers le microscope électronique. Presse méd., 1942, n<sup>os</sup> 17, 203-207.
- LUYET, B. J. — The case against the cell theory. Science, 1940, **91**, 252.
- NOBÉCOURT, P. — Culture en série de tissus végétaux sur milieu artificiel. C. R. Ac. Sc., 1937, **205**, 523.
- SCHMIDT, W. J. — Die doppelbrechung von Karyoplasma, Zytoplasma und metaplasma. *Protoplasma* Monogr. Bd 11, 1937.
- SCHEFFIELD, F. M. L. — Some effects of plant virus diseases on the cells of their hosts. Journ. Roy. Micr. Soc., 1939, **59**, 149.
- SINNOTT, E. W. — The cell and the problem of organization. Science, 1939, **89**, 51-46.
- SOUÈGES, R. — La différenciation. Act. scient. et industr., n<sup>os</sup> 375 et 381, Paris, 1936.
- STANLEY, W. M. — Isolation of a crystalline protein possessing properties of Tobacco-mosaic virus. Science, 1935, **81**, 644.
- Crystalline tobacco-mosaic virus protein. Amer. J. Bot., 1937, **24**, 59.
- The reproduction of virus proteins. Amer. Natur., 1938, **72**, 110.
- The architecture of viruses. Physiol. Rev., 1939, **19**, 524-556.
- TURNER, J. P. — The question of the cell theory. Science, 1940, **91**, 404.
- VERNE, J. — La vie cellulaire en dehors de l'organisme. La culture des tissus. Encyclopéd. Scient. Doin éd., Paris.
- WADDINGTON, C. H. — Organisers and Genes. Cambridge Univers. Press, 1940.
- WHITE, P. R. — Plant tissue culture, Bot. Rev., 1936, **2**, 419-436.
- Plant tissue culture, Biol. Rev., 1941, **16**, 34.
- WOODS, M. W. — Intracellular inclusions in tobacco mosaic-infected *Nicotiana glutinosa* and its hybrids. Phytopathology, 1944, **34**, 694-696.



## CHAPITRE I

# Le protoplasme.

### I. — LA MATIÈRE VIVANTE

L'analyse chimique nous fait connaître les éléments et même les principaux matériaux dont est constitué le protoplasme ; mais il est beaucoup plus difficile de se faire une idée tant soit peu approchée de la manière dont ces éléments sont associés dans la matière vivante, car celle-ci échappe, par sa nature même, aux investigations du chimiste ; elle est un domaine trop mouvant, trop variable d'un instant à l'autre, pour relever des méthodes relativement grossières de ce dernier. En effet, pour analyser le protoplasme, il faut le traiter par des réactifs et lui faire subir diverses opérations incompatibles avec la vie : on ne peut donc analyser que du protoplasme mort, c'est-à-dire ramené à un état stable sous l'effet de la fixation. Au cours de cette opération, s'il n'y a pas altération dans la composition globale, il est certain qu'il se produit de profonds changements d'états physico-chimiques (dont la dénaturation ou la coagulation sont les phénomènes les plus frappants) de sorte que les assemblages complexes caractéristiques de la vie aboutissent à des liaisons plus banales équilibrées dans l'inertie.

Les résultats de l'analyse chimique du protoplasme, bien que très importants à connaître, ne nous fournissent donc qu'une composition approximative consistant surtout, en des matériaux de démolition qu'il nous est permis de ressouder entre eux d'une manière aussi vraisemblable que possible. Pour prendre une comparaison, le chimiste qui analyse le protoplasme se trouve dans la situation d'un architecte qui essaierait de se représenter un édifice détruit de fond en comble, d'après la masse et la nature des matériaux rencontrés : avec cette différence que l'édifice vivant appartient plutôt au domaine de la cinétique qu'à celui de la statique, car il est dans un état de perpétuelle transformation. Cela veut dire qu'il n'est pas possible de donner au sujet de la constitution du protoplasme vivant une réponse comparable à celle qu'un chimiste donnerait pour une masse de matière inanimée. Ce que nous pouvons affirmer c'est que cette constitution représente un état supérieur de l'organisation de la matière et d'une complexité prodigieuse : c'est surtout en effet par la direction imprimée aux éléments plutôt que par la nature des matériaux mis en œuvre que la vie manifeste son caractère



original. Les éléments obéissent aux mêmes lois que dans la matière inanimée mais ils y sont canalisés et orientés dans un sens déterminé (1).

D'autre part il est très difficile de séparer le protoplasme des inclusions inertes ou étrangères qu'il renferme (2) ; c'est ainsi que l'analyse peut difficilement distinguer ce qui revient au cytoplasme, au noyau, à la membrane, au suc vacuolaire. Les analyses portent donc sur un ensemble comprenant non seulement le protoplasme mais encore tout ce qui lui est associé. Il est évident toutefois qu'on cherchera à réduire autant que possible cet inconvénient en choisissant, pour les analyser, des tissus pauvres en inclusions étrangères et dépourvus de formations tégumentaires (un plasmode de *Myxomycète* répond par exemple à la deuxième condition, mais non à la première). Néanmoins le protoplasme est en relation tellement étroite avec la matière non vivante sous la forme d'aliments, de réserves ou de déchets qu'aucune frontière n'existe et que le protoplasme pur ne peut être qu'un mythe.

Par une méthode de centrifugation différentielle, CLAUDE (1942-43), à l'Institut Rockefeller, a isolé des particules appartenant à différents tissus afin de les analyser. Ce savant signale, parmi les éléments ainsi isolés : les noyaux des cellules du foie de cobaye, les filaments de chromatine des tumeurs lymphoïdes et du foie, les granules de zymogène du foie et du pancréas, les granules de mélanine du foie des Amphibiens, des particules submicroscopiques provenant de différents types de cellules et désignées tout d'abord comme des mitochondries, puis comme des microsomes. Les particules submicroscopiques isolées semblent représenter une partie importante de la substance fondamentale du cytoplasme. Elles sont composées essentiellement de nucléoprotéines à ribose. D'autres particules plus grosses, isolées sous le nom de grains de sécrétion, pourraient représenter les mitochondries véritables. Dans d'autres laboratoires (BENSLEY) ont été isolées, à partir du protoplasme, des protéines insolubles, ou peu solubles (protéines de structure) (ellipsine, plasmosine) et des particules microscopiques (mitochondries) qui ont été soumises à l'analyse (cf. p. 55).

### a) Composition chimique.

L'analyse d'un organisme ou d'un tissu formé en grande partie par du protoplasma (plasmode de *Myxomycète*, glande mâle de poisson, thymus) nous

(1) Comme le savant répugne à faire appel à un principe vital supra-matériel il en arrive à attribuer parfois à la matière elle-même un rôle directeur ou informateur (d'où les noms d'organiseurs, de messagers chimiques, etc.). L'expression souvent employée que le noyau et les chromosomes sont le réceptacle d'une sorte de conseil d'administration constitué par l'ensemble des gènes et qui « gouvernent » les activités cellulaires peint très bien cette tendance à une explication qui voudrait être purement matérialiste.

(2) Cependant la centrifugation et certains traitements chimiques ont permis, dans certains cas, d'obtenir du cytoplasme dépourvu des inclusions les plus grossières. Appliquées aux tissus verts des feuilles ces méthodes ont permis (NOACK, 1927 ; MENKE, 1938 ; GRANICK, 1938) de séparer plus ou moins rigoureusement le cytoplasme, d'avec la substance des chloroplastes et d'avec les membranes et les noyaux. Le résultat obtenu est intéressant car il montre une différence très sensible entre la composition chimique du cytoplasme et celle des chloroplastes : alors que le cytoplasme serait riche en albuminoïdes (91,9 %) et pauvre en lipoides (0,5 %), la substance plastidaire renfermerait 53,4 % des premières et 32,7 % des secondes. Sans doute faut-il être très prudent dans l'acceptation des résultats précédents, étant donné qu'il n'existe pas de méthode parfaite pour séparer les chloroplastes du cytoplasme proprement dit. Il faut également souligner que, dans ces analyses, la substance plastidaire se trouve évidemment mélangée avec celle des mitochondries et des microsomes (C. f. p. 61).



apprend que la matière vivante est constituée surtout par des albuminoïdes, des lipoides et des glucides auxquels s'ajoutent les produits de désintégration des substances azotées (acides aminés, etc.) et des sels minéraux. L'eau, d'autre part, entre toujours pour une forte proportion dans la composition du protoplasme vivant.

Voici à titre d'exemple quelle est la composition d'un plasmode de *Fuligo varians* (Myxomycète) d'après W. LEPESCHKIN.

Eau : 82,6 %.

A. — Substance solubles dans l'eau en % de la substance sèche : 40,7 %

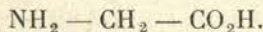
Monosaccharides .....	14,2
albuminoïdes .....	2,2
acides aminés, bases puriques, asparagine, etc.	24,3

B. — Substances insolubles dans l'eau constituant la partie fondamentale, du protoplasme : 59,3 %

Nucléoprotéides .....	32,3
acides nucléiques libres .....	2,5
globuline .....	0,5
lipoprotéides .....	4,8
graisses neutres .....	6,8
phytostérols .....	3,2
phosphatides .....	1,3
autres substances organiques .....	3,5
substances minérales .....	3,4
	100 %

Dans cet ensemble, cependant, ce sont les albuminoïdes qui, sous le nom général de protéides, tiennent le principal rôle comme on l'a constaté depuis longtemps : les éléments principaux de ces substances organiques complexes sont au nombre de quatre : C, H, O, N, auxquels s'ajoute pour les protéides du protoplasma, le phosphore et souvent le soufre. Les protéides peuvent être relativement simples comme l'albumine, ou très complexes comme dans beaucoup d'*hétéroprotéides*. Parmi ces derniers, les *nucléoprotéides*, combinaisons d'un holoprotéide et d'acide nucléique, composé organique phosphoré, tiennent une place importante dans la substance des noyaux, mais se rencontrent également dans le cytoplasme, particulièrement dans les cellules qui sont le siège d'importantes synthèses de substances protéiques (J. BRACHET, 1942).

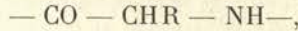
L'élément fondamental entrant dans la construction des protéides est l'amino-acide  $\text{NH}_2\text{-R-CO}_2\text{H}$ , dont il existe de nombreux types, et dont le plus simple des représentants est le glyco-colle, de formule



Leur agencement dans les molécules des protéides peut donner lieu pratiquement à une infinité de combinaisons ; aussi la constitution chimique



des molécules des diverses protéides est-elle encore très mal connue. En revanche, nous avons des données assez certaines sur leur poids moléculaire qui est considérable (1) et sur la forme de la molécule qui est le plus souvent celle de longues chaînes d'acides aminés réunis par la liaison peptidique —CO — NH — (chaînes polypeptidiques de formule générale



dans laquelle R est une chaîne latérale de nature variable) mais, malgré ce dispositif linéaire (fig. 11), qui prédispose à une structure fibreuse, beaucoup

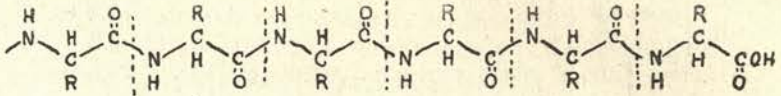


FIG. 11. — Schéma d'une chaîne polypeptidique où R désigne les restes d'acides aminés. L'intervalle entre les lignes ponctuées correspondant au territoire de chaque acide aminé est de 3,5 Å. L'intervalle entre les atomes de la chaîne en zig-zag est de 1,43 Å. D'après GULICK, 1941.

de protéines (insuline, pepsine, albumine d'œuf) peuvent former des couches monomoléculaires, ce qui suggère l'existence d'un réseau à deux dimensions. D'autre part, dans certaines protéines, dites globulaires, l'union des résidus d'acides aminés pourrait se faire par le moyen d'un groupement particulier qui a reçu le nom de *cyclol* (hypothèse de Miss WRINCH d'Oxford). La molécule protéidique pourrait prendre alors la forme d'une sorte de cage, ce qui rendrait compte de certaines de ses propriétés. D'après SVEDBERG (1939) les molécules protéiques sont probablement construites par des agrégations successives d'unités définies, parmi lesquelles seuls quelques agrégats sont stables. La dissociation de ces grosses molécules dépend beaucoup de la concentration des solutions, du pH, de l'addition de certains autres composés.

Les protéines fibreuses, formées par le groupement côte à côte de longues molécules en chaînes, caractérisent surtout les éléments à fonction de soutien ou à fonction motrice, telles que les fibrilles (kératine, myosine, etc.), les poils, la soie, tandis que les protéines globulaires sont représentées par les albuminoïdes de réserve, solubles et susceptibles de cristalliser à partir de leur solution-mère (cristalloïdes des grains d'aleurone, hémoglobine, sérum-albumine, etc.).

Certains protéides sont composés uniquement d'acides aminés (holoprotéides) ; d'autres renferment en outre un groupement différent appelé groupement prosthétique (hétéroprotéides). L'activité de la molécule dépend souvent de ce groupement, comme dans beaucoup de ferments.

Enfin le protoplasma contient toujours une certaine proportion de corps

(1) Pour fixer les idées, les macromolécules des protéides peuvent avoir un poids moléculaire allant de 17.500 (lactalbumine) à 500.000 ou même plusieurs millions (hémocyanines ou pigments respiratoires de certains Mollusques). Ces dernières ont un diamètre d'environ 160 Å et elles ont pu être photographiées au microscope électronique par WILLIAMS et WYCKOFF (1945).



appelés lipoïdes ou lipides complexes, lesquels sont associés aux protéïdes formant des *lipoprotéïdes*. Ces lipoïdes sont ainsi nommés parce qu'ils ont certains caractères des corps gras. Alors qu'une partie des lipoïdes cellulaires peut être extraite par des solvants appropriés, une autre partie ne peut pas être détachée ainsi de la substance du protoplasme : on pense qu'elle est combinée aux protéïdes (masquée) formant précisément avec celles-ci des lipo-protéïdes.

L'idée qu'il existe des lipo-protéïdes dans la constitution du protoplasme est due, pour une large part, à des histologistes ou à des cyto-physiologistes. Les chimistes et les biochimistes ignorent en général cette catégorie de protéïdes qui, pour beaucoup d'entre eux, ne seraient pas des corps chimiques définis, mais des « complexes d'adsorption ». Le lien pouvant exister entre les lipoïdes et les protéïdes dans le protoplasme est inconnu, car ces substances sont trop labiles pour être isolées à partir de la cellule elle-même. Par contre on peut isoler à partir des albumines du sérum sanguin, comme l'a montré MACHEBŒUF (1927-1936), des lipoïdes unis à des protéïdes, par des liaisons inconnues « mais suffisamment énergiques pour modifier profondément toutes les propriétés de tous les constituants ». A ces liaisons, dont il ne préjuge pas le mode, MACHEBŒUF a donné le nom de *cénapses*. Elles peuvent nous donner une idée de certaines associations qui seraient caractéristiques du protoplasme, les *biocénapses*.

Nous pouvons rapprocher de cette idée de MACHEBŒUF une hypothèse formulée par LEPESCHKIN : d'après ce savant le protoplasme vivant serait constitué par des substances lipoïdo-protéïdiques complexes et très labiles, les *Vita-protéïdes*, ou plus simplement *Vitaïdes* ; la simple action mécanique pourrait les désintégrer en libérant des produits intermédiaires comme des lipo-protéïdes, ainsi que de l'énergie sous forme de chaleur ou de rayonnement (*rayons nécrobiotiques* appartenant au spectre U. V.). Ces substances, par leur instabilité, présenteraient ainsi des analogies avec les corps explosifs. Le même savant a cherché à déterminer le poids moléculaire de ces *vitaïdes*, par l'emploi des rayons infra-rouges. Il a obtenu des chiffres variés suivant la nature des protoplasmes (107 millions pour la Levure, 43.000 pour le globule rouge de l'Homme). D'autres auteurs ont encore admis l'existence dans la matière vivante d'une substance hypothétique dont la décomposition serait cause de la mort du protoplasme (*biogène* de VERWORN).

La teneur relativement élevée du protoplasme en lipoïdes, pourrait expliquer que le protoplasme, bien que très riche lui-même en eau, ne se mélange pas avec l'eau, même s'il est mis en contact avec ce liquide à la suite d'une blessure. La *lipophanérose*, qui consiste dans l'apparition de fines gouttelettes lipoïdiques à l'intérieur du protoplasme dans certaines conditions pathologiques, met bien aussi en évidence l'importance des constituants lipo-protéïdiques dans la matière vivante.

Les glucides qui se rencontrent dans la composition du protoplasme représentent sans doute, la plupart du temps, des produits du métabolisme et il ne saurait être question de leur attribuer un rôle comparable à celui des albuminoïdes ou des lipoïdes : ce sont tantôt des aliments, tantôt des substances de réserve ou de désassimilation.



Les éléments minéraux du protoplasme sont nombreux et variés : certains sont probablement accidentels, mais d'autres sont indispensables et jouent sans doute un rôle important dans la constitution des enzymes ou des hormones nécessaires au fonctionnement vital. Le fait que le protoplasme mort est rapidement décomposé par des ferments propres, inactifs auparavant, (*autolyse*) semble indiquer que les enzymes sont liées normalement à la substance vivante, ou que celle-ci, dans son intégrité, n'est pas attaquable par ces ferments.

La composition chimique du protoplasme peut donc vraisemblablement se représenter comme une association de corps complexes parmi lesquels dominant des protéides variés, des nucléoprotéides et des lipoprotéides. L'union entre les substances complexes présentes dans le protoplasme serait du type des biocénapses ou des symplexes, comme celle qui peut résulter de l'utilisation des valences résiduelles des chaînes de polypeptides ou des forces de cohésion ; il pourrait s'agir, dans certains cas, de liaisons labiles de simple adsorption ou de solvatation, d'où leur mobilité caractéristique. Ces substances albuminoïdes complexes sont imbibées d'eau et elles sont accompagnées dans la cellule de solutions étendues de protéides plus simples (protéines) de substances minérales ou de glucides.

#### b) Etat physique du protoplasme.

Le protoplasme, comme nous l'avons vu, se dérobe en grande partie aux méthodes d'étude du chimiste et c'est plutôt à la physicochimie qu'il nous faut recourir pour avoir d'utiles renseignements sur sa nature et sur son activité. C'est pourquoi nous allons nous demander maintenant quel est l'état physique du protoplasme. Pour répondre à cette question diverses méthodes peuvent être employées. Tout d'abord l'observation des mouvements protoplasmiques d'ensemble et particulièrement de la cyclose, là où elle existe, est très instructive ; l'étude d'un organisme très simple, comme une Amibe, en train d'émettre des pseudopodes autour d'elle, l'observation aussi du déplacement des particules incluses dans le protoplasme, nous renseignent sur l'état plus ou moins fluide, plus ou moins consistant, ou plus ou moins visqueux du protoplasme. L'emploi de la force centrifuge peut également apporter d'utiles indications au sujet de la viscosité, suivant la vitesse plus ou moins grande avec laquelle se fait la sédimentation des particules plus lourdes contenues à l'intérieur du protoplasme. Le microscope à microdissection et l'ultra-microscope seront mis également à contribution.

Voici quelques-uns des résultats auxquels on est arrivé dans cette direction : le protoplasme semble se comporter parfois à la manière d'un véritable liquide, surtout lorsque nous le voyons entraîné dans un mouvement de rotation rapide à l'intérieur d'une cellule pourvue de membrane. C'est encore les propriétés d'un liquide que manifeste le protoplasme mis brusquement en contact avec l'eau comme dans l'expérience classique du siphon



sectionné de *Vaucheria* (1) : à la suite du traumatisme le protoplasme s'écoule dans l'eau où il prend la forme de masses sphériques sous l'effet de la tension superficielle qui tend à lui faire occuper le volume de surface minima.

L'expérience réussit également chez d'autres Siphonées comme les *Bryopsis*. Par contre, avec un siphon d'une Mucorinée comme un *Rhizopus* (SEIFRIZ, 1921), il est nécessaire d'exercer une certaine pression sur l'hyphe sectionnée pour en faire écouler le protoplasme à la manière dont la couleur sort d'un tube pressé entre les doigts d'un peintre. Ces expériences et d'autres encore montrent que le protoplasme n'est pas miscible à l'eau et que son degré de consistance est essentiellement variable.

### c) La cyclose ou circulation protoplasmique.

Le mouvement généralisé du protoplasme dans les cellules entourées d'une membrane, ce qu'on appelle la *cyclose*, est un phénomène connu depuis longtemps (CORTI, 1773 ; DUTROCHET, 1838) et qui a suscité de nombreuses recherches : on l'observe avec une intensité particulière dans les veines liquides du plasmode des Myxomycètes, dans les grandes cellules internodales des Nitelles, dans les siphons des Champignons (*Mucor*, *Phycomyces*, etc.), dans les tubes polliniques et dans les poils absorbants des radicules, dans les cellules chlorophylliennes des Monocotylédones aquatiques comme l'*Elodea canadensis* ou le *Vallisneria spiralis*. C'est un mouvement en général très complexe lorsque le protoplasme constitue non seulement une couche pariétale tapissant la paroi cellulaire, mais encore des veines anastomosées et constamment déplacées qui traversent la vacuole centrale, ou des travées découpant cette vacuole en compartiments séparés. Dans les grands articles des Nitelles le protoplasme est uniquement pariétal et la cyclose consiste véritablement dans une rotation de la matière vivante qui entraîne avec elle tous les éléments figurés comme les noyaux et les chloroplastes ; cependant il reste une région extérieure, adjacente à la membrane, qui possède une fixité relative, et qui ne participe pas au mouvement général. Il existe donc dans le protoplasme des régions plus fluides que les autres et c'est là, semble-t-il, un fait général.

Dans les cellules à travées multiples de cytoplasme le mouvement est surtout rendu visible par le déplacement des plastes, des mitochondries et surtout par celui des gouttelettes brillantes connues sous le nom de *microsomes*. Ceux-ci, en raison de leur petite taille, sont doués des mouvements les plus rapides le long des filaments cytoplasmiques de réunion où ils circulent sans trêve, tout en étant animés parfois d'une légère agitation

(1) Cette expérience, due à HOFMEISTER, BERTHOLD et reproduite depuis dans tous les ouvrages élémentaires, n'est pas d'une réussite aussi facile qu'on pourrait le croire : bien souvent, à la suite d'une blessure, le protoplasme des *Vaucheria*, une fois au contact de l'eau, se désagrège presque aussitôt, sans donner lieu à la formation de boules sarcodiques ; cela tient sans doute à la destruction du mince film protecteur qui se forme instantanément autour de tout protoplasme en contact avec le milieu extérieur ; il se peut aussi que, dans certains cas, ce film protecteur, n'ait pas le temps de se former.



brownienne. Le déplacement des particules à l'intérieur du protoplasme, qui est le signe le plus apparent de sa vitalité, ne doit pas faire oublier leurs mouvements d'ensemble traduits par les changements perpétuels dans l'architecture des fils et des travées du cytoplasme, dans la formation aussi d'expansions et de rétractions de la masse vivante vers l'intérieur de la vacuole. Il résulte de ces changements que la surface du protoplasme en contact avec la vacuole centrale est, non pas unie, mais le plus souvent bosselée et continuellement modifiée. Réciproquement le contour vacuolaire accuse des déformations incessantes et variées.

Le mouvement cytoplasmique est un des signes que l'on invoque le plus souvent pour reconnaître si une cellule est morte ou vivante. Une cellule où s'observe encore la cyclose, ou certains déplacements normaux des granulations cytoplasmiques, est encore vivante; mais l'absence de tout mouvement appréciable ne prouve nullement qu'une cellule est morte. Certaines expériences montrent en effet, que sous diverses influences, comme par exemple le dessèchement, la cyclose peut cesser complètement, sans entraîner la mort cellulaire et, si l'on fait arriver de nouveau de l'eau au contact de la cellule, la circulation cytoplasmique reprend et l'on assiste à un véritable réveil de l'activité cellulaire.

L'étude de la circulation protoplasmique dans diverses conditions expérimentales, montre que le protoplasme dépend étroitement du milieu extérieur qui conditionne son activité (action de la chaleur, d'un choc électrique, de la composition chimique du milieu, etc.).

Dans les années récentes le rôle de la pression hydrostatique a été particulièrement étudié : or l'on a établi que la pression avait une action profonde sur les manifestations vitales en relation avec la viscosité du protoplasme et avec les changements de gel à sol et réciproquement. Il n'est donc pas surprenant que la pression hydrostatique influence la circulation du protoplasme et qu'elle puisse, à un certain degré, ralentir et même arrêter complètement le mouvement cytoplasmique.

De nombreux travaux se sont proposés d'autre part, l'étude de ces mouvements en fonction de divers facteurs chimiques : ils ont montré que la cyclose pouvait être, par exemple, momentanément suspendue par l'action de certaines substances chimiques, en particulier par les narcotiques (chloroforme, éther, etc.). Sans vouloir envisager la question dans son ensemble, nous donnerons une idée de ces expériences en étudiant l'action d'un acide (acide acétique), à une dilution convenable, sur la cyclose dans les poils aériens de la Courge (fig. 12) qui constituent un objet très favorable à ce genre de recherches. Or, le réactif agissant sous une concentration suffisamment faible, on constate que le ralentissement de l'activité du protoplasme est progressif et que, tout d'abord, les goutelettes lipidiques brillantes connues sous le nom de microsomes continuent à se mouvoir assez longtemps après que les plastes et les mitochondries ne manifestent plus aucun déplacement appréciable dans la cellule. Ces microsomes, un peu plus tard, ralentissent leur mouvement qui devient d'autre part irrégulier et s'accompagne d'agitation brownienne de plus en plus marquée; lorsque les micro-



somes ne possèdent plus qu'une trépidation brownienne sur place, on doit admettre que la cyclose est totalement abolie ; cette trépidation brownienne est intense et son amplitude est telle qu'elle pourrait faire croire à l'existence de vacuoles creusées dans le cytoplasme et contenant les microsomes. Cependant aucun autre fait, aucun indice ne vient appuyer cette hypothèse, et il est nécessaire d'admettre que les microsomes, dans une cellule ainsi modifiée, sont animés de mouvements browniens par suite d'une forte diminution de la viscosité cytoplasmique dans la région qu'ils occupent et qui paraît constituée par la région la plus profonde du cytoplasme, celle qui avoisine la vacuole centrale. Finalement l'agitation brownienne, elle-même, cesse tout à fait et le protoplasme a l'apparence d'être figé.

La reprise de la cyclose peut avoir lieu dans une cellule, comme nous l'avons montré, même si ce dernier stade d'immobilité complète et exclusif de tout déplacement brownien a été atteint par le protoplasme. Les cellules une fois soustraites à l'action de l'eau acétique et placées dans l'eau, reprennent peu à peu leur pleine vitalité attestée par la cyclose ; cette reprise a lieu suivant une série d'étapes correspondant, mais en sens inverse, à celles de la période précédente. On arrive ainsi à établir, fait un peu paradoxal, que le mouvement brownien sur place des microsomes est le premier indice du retour de la vitalité dans une cellule à cyclose complètement bloquée (P. DANGEARD, 1942).

La circulation protoplasmique a fait l'objet de diverses tentatives d'explication dont aucune n'est satisfaisante. Certaines sont basées sur la tension de surface ou sur l'hydratation ; d'autres font appel à l'osmose électrique. SEIFRIZ a suggéré que la cyclose chez les Myxomycètes pouvait être due à des pulsations rythmiques du plasmode : avec une accélération convenable, il est possible en effet de cinématographier ces mouvements rythmiques et de les révéler. On pourrait envisager que ces mouvements seraient dus à la contraction de molécules plissées. La contractilité de la matière vivante, qui est une de ses propriétés fondamentales, pourrait ainsi dépendre du raccourcissement de fibres protéidiques par plissement moléculaire ou contraction hélicoïdale.

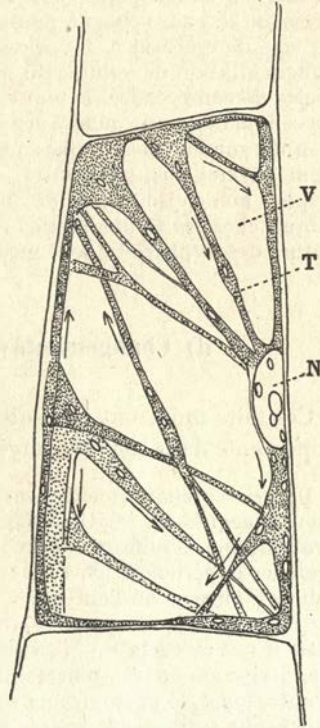


FIG. 12. — Cellule d'un poil épidermique de *Bryonia dioica* (Cucurbitacée) observée vivante montrant, dans les travées cytoplasmiques, la cyclose, dont la direction est indiquée par des flèches ; sur le côté le noyau hyalin, avec des nucléoles et des chromocentres ; dans les travées il existe des plastes globuleux entraînés par les courants.  $\times 500$ .



Chez les Champignons, dont la circulation protoplasmique dans les hyphes non cloisonnées et même dans les filaments cloisonnés a été observée depuis longtemps, la cause du mouvement a été attribuée principalement à deux facteurs : la pression vacuolaire et l'augmentation de la masse protoplasmique (BULLER, 1933). Ainsi, dans un mycélium cloisonné de *Pyronema confluens*, les vacuoles des régions âgées du thalle, en augmentant de volume sous l'effet d'une pression accrue, peuvent pousser la masse du protoplasme vers les extrémités en voie de croissance. La pression développée dans les vacuoles, combinée avec l'augmentation de volume du protoplasme, permet ainsi d'expliquer, ou tout au moins de comprendre, le mouvement général de déplacement qui a lieu dans un mycélium cloisonné, mais à septums perforés, comme celui du *Pyronema*, en direction du sommet des hyphes jeunes à protoplasma dense et à vacuoles petites. Il ne permet pas, par contre, d'expliquer le double courant constaté dans les hyphes non cloisonnées d'un *Rhizopus* ou d'un *Mucor*. La circulation protoplasmique chez les Champignons a donc des caractères un peu spéciaux dus à la nature des hyphes et à leur mode de croissance.

#### d) Changements d'états physiques du protoplasme.

Ces faits montrent bien que le protoplasme peut subir des changements importants dans son état physique sans perdre sa vitalité.

Parmi ces changements, ceux qui concernent la viscosité sont particulièrement marqués en relation avec la teneur en eau. Enfin, même dans le cas où le protoplasme manifeste les propriétés d'un liquide, il ne s'agirait pas, si l'on en croit les expériences de PFEIFFER (1937) d'un véritable liquide ni d'une vraie solution au sens où l'entendent les physiciens, car l'écoulement du protoplasme est anormal : il n'a pas une valeur unique de la viscosité, mais plusieurs et il n'obéit pas aux lois de NEWTON, de POISEUILLE et de STOKES. C'est en ce sens que PFEIFFER a pu affirmer la nature, non newtonienne, du protoplasme. D'autre part, le protoplasme s'écoulant à travers un tube capillaire se montre anisotrope entre nicols croisés, exactement comme se montre biréfringent le protoplasme qui s'écoule dans un pseudopode (SCHMIDT, 1937).

Le protoplasme dans son état de pleine activité, n'est pas d'ailleurs toujours comparable à un liquide, et de nombreuses cellules sont dépourvues de cyclose appréciable. Bien souvent le protoplasme se présente plutôt comme une matière de consistance épaisse, plus ou moins visqueuse et dont l'état peut varier d'ailleurs, comme on l'a montré, suivant l'état du développement.

Nous avons vu d'autre part que dans une même cellule (Nitelle, Courge) certaines parties du protoplasme sont plus fluides que d'autres et sans doute le fait doit être général, sans compter que la viscosité peut subir de grandes variations d'un moment à l'autre. L'étude des Amibes et du plasmode des Myxomycètes conduit à la même constatation. Ainsi, d'après SEIFRIZ (1934), dans un Myxomycète, il y a des régions dont la viscosité est comparable à celle de l'huile : ce sont celles qui progressent sur la marge du plasmode en voie d'extension ; d'autres ont une consistance plus ferme, ce sont les intervalles entre les veines à circulation active ; leur viscosité est comparable à celle de la pâte de pain. Enfin la région extérieure du plasmode forme un



revêtement résistant comparable à une sorte de croûte ou d'écorce à viscosité très élevée.

Les expériences de microdissection semblent indiquer par ailleurs que le protoplasme est doué d'élasticité (caractère de solide) : ainsi dans une expérience de SCARTH (1927) sur les *Spirogyra*, le noyau peut être déplacé d'un bout à l'autre de la cellule, au moyen du micromanipulateur ; mais il reprend immédiatement son emplacement primitif dès qu'il est relâché. Cette propriété paraît tout d'abord en contradiction avec l'état fluide qui permet le

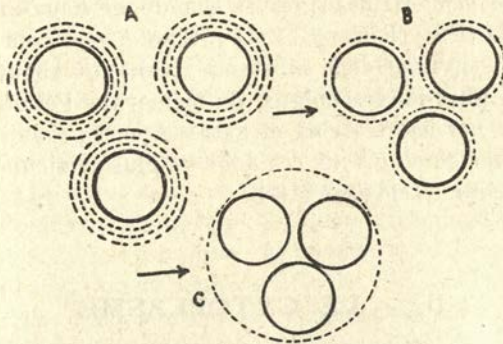


FIG. 13. — Schéma de la formation d'un coacervat à partir d'une solution colloïdale (A). Les cercles à ligne brisée correspondent à des enveloppes d'eau autour des particules (d'après BOURNE, 1941).

déplacement facile des molécules les unes par rapport aux autres, mais elle s'explique cependant par la nature colloïdale du protoplasme. L'état physique du protoplasme participe en effet nécessairement de la nature des colloïdes, étant donné le poids moléculaire très élevé de ses constituants fondamentaux, les protéides et nucléoprotéides. Comme cela est connu pour certains milieux colloïdaux non vivants, désignés sous le nom de *gels*, ou de *gelées*, et qui possèdent une sorte de trame, le protoplasme pourrait être dans un état intermédiaire entre les liquides et les solides. Son armature protéinique caractéristique a été désignée parfois sous le nom de *cytosquelette* : elle est formée par les *protéines de structure* qui ont les caractères de fibres.

On connaît d'autre part, en chimie colloïdale, certains états de la matière qui rappellent les particularités du protoplasme : de ce nombre sont la *coacervation* et la *thixotropie*. La coacervation consiste dans une séparation, au sein d'un sol colloïdal, de particules liées au milieu de dispersion et qui s'agglomèrent en amas plus ou moins volumineux (fig. 13). Cet état est réversible. D'après J. DUCLAUX (1934) il existe une très grande analogie entre le protoplasme et un système coacervé : c'est en effet une solution aqueuse et il n'est pas miscible à l'eau : sa zone de stabilité est peu étendue et il est dans un état qu'on peut qualifier de critique. Cette description s'applique plus particulièrement à une gouttelette de protoplasme isolée dans l'eau, mais il est possible également de comparer diverses inclusions cellulaires à des coacervats :



ainsi le noyau dans le protoplasme, le nucléole dans le noyau, des enclaves nucléolaires dans le nucléole, l'appareil de Golgi, peuvent être envisagés comme des masses coacervées avec plus ou moins de réalité.

On a pu également comparer aux phénomènes de *thixotropie*, la propriété du cytoplasme de passer facilement de l'état rigide à l'état mobile, ou, ce qui revient au même, de la forme quiescente à la forme active. Par cette propriété de modifier sa fluidité suivant les circonstances, le gel protoplasmique « se rapproche de certains composés colloïdaux qui, au repos, forment une gelée assez rigide et qui, quand on les agite, deviennent de plus en plus fluides, pour redevenir rigides si on les abandonne à eux-mêmes (composés thixotropiques) » (Encycl. franç., t. IV). C'est à une conclusion analogue concernant l'état physique de la substance vivante qu'aboutissent les observations d'ordre ultra-microscopique, de même que l'étude des modifications introduites par les fixateurs et autres agents produisant la mort du protoplasme. Nous envisagerons ces données plus particulièrement en rapport avec l'étude du cytoplasme (1).

## II. — LE CYTOPLASME

Le cytoplasme se présente, dans la cellule vivante, comme une matière d'apparence homogène et hyaline, légèrement plus réfringente que l'eau. Il est limité du côté extérieur par une région différenciée de sa surface, la membrane cytoplasmique, encore distinguée sous le nom de couche limitante, membrane plasmique, ou *plasmalemma*. Pour certains il s'agirait d'une véritable membrane distincte, pour d'autres, d'une simple couche monomoléculaire orientée. Les expériences de H. DEVAUX ont démontré l'existence de ces films très minces, souvent monomoléculaires, par étalement à la surface des liquides de diverses substances (huile, albumine) ; elles fournissent une image suggestive des conditions qui se trouvent réalisées au contact du cytoplasme et d'un milieu différent. Les membranes plasmiques pourraient être ainsi de très minces films de nature probablement lipoprotéidique et jouissant des propriétés d'hémi-perméabilité par suite de leur structure différenciée (orientation des molécules au niveau des interfaces). CHAMBERS (1938) qui a particulièrement étudié la membrane protoplasmique des œufs, appelle film de surface cytoplasmique la très mince couche qui revêt le cytoplasme et dont sa vitalité dépend. Pour FREY-WYSSLING (1938) il s'agirait d'une *couche limitante* (*grenzschicht*) dans laquelle se rassembleraient les lipoïdes par suite de leur propriété d'abaisser la tension superficielle. Au moyen du microscope polarisant on a pu constater le caractère biréfringent de certaines membranes plasmiques ce qui a permis de leur attribuer une structure lamellaire : la

(1) D'après HOLLANDE (1944-45) le protoplasme renfermerait des formations tubulées caractéristiques qu'il appelle des *solénosomes* et le noyau cellulaire serait constitué également des mêmes formations, mais plus différenciées et imprégnées de nucléines, les *spirémérides* (voir à ce sujet p. 219, en note).



mince pellicule qui revêt les globules rouges aurait cette constitution feuilletée (1).

### a) Les problèmes de la structure du cytoplasme.

Les problèmes de la structure du cytoplasme se sont posés tout d'abord à l'échelle des dimensions microscopiques et plus récemment sous l'aspect ultra-microscopique et infra-visible, pour aboutir finalement sur le plan des dimensions moléculaires.

Autrefois on avait considéré le cytoplasme comme ayant une structure particulière d'ordre microscopique, parce que l'on décrivait surtout les aspects obtenus après fixation, c'est-à-dire après avoir tué la cellule au moyen de liquides fixateurs. Or la fixation détermine l'apparition dans le cytoplasme, précédemment homogène, de granulations ou d'un réticulum. Suivant les cas, suivant les fixateurs employés, les cytologistes avaient décrit le cytoplasme comme ayant une structure *granulaire* (ALTMANN), fibrillaire (FLEMMING), réticulaire (CARNOY), alvéolaire (BÜTSCHLI), sphérolaire (KÜNSTLER). La description de toutes ces structures, d'ailleurs, n'était pas due toujours à l'observation de détails artificiels : il y a de bonnes raisons de croire que les granules d'ALTMANN ou les filaments vus par FLEMMING représentaient des éléments réels, comme les mitochondries, dont l'abondance à l'intérieur du cytoplasme peut donner l'impression que ce dernier possède une structure propre granuleuse ou fibrillaire. De même l'interprétation d'une structure, dite alvéolaire, a pu résulter de la confusion entre la disposition du cytoplasme autour de certaines inclusions (ce qu'on peut appeler l'architecture du cytoplasme) et la structure proprement dite : c'est ainsi que du cytoplasme contenant de nombreuses gouttelettes associées d'une manière très dense, donnera l'impression d'être alvéolaire après la dissolution de ces gouttelettes ; des exemples de cette architecture alvéolaire s'observent pour les œufs bourrés de vitellus, ou dans les cellules d'albumen riches en huile. La structure sphérolaire peut être due, en grande partie, à l'observation d'un cytoplasme bourré de mitochondries altérées. La structure fibrillaire peut enfin être une apparence causée par des courants cytoplasmiques rapides qui déterminent la formation de minces travées cytoplasmiques orientées (*Vaucheria*, P. DANGEARD, 1940). Elle peut être due aussi à l'existence de véritables fibrilles cytoplasmiques, comme dans beaucoup de cellules épithéliales (*tonofibrilles*). Il est plus difficile de savoir ce que représentent les fibrilles, longues et minces, décrites dans les amibocytes des Invertébrés et qui ressemblent à de longs chondriocotes (*linome* de A. DEHORNE, FAURÉ-FRÉMIET, 1927).

Il résulte aujourd'hui des travaux de MAYER et SCHAEFFER (1908), de FAURÉ-FRÉMIET sur la cellule animale, de P. BECQUEREL, LAPICQUE, GUIL-

(1) On a isolé du stroma, ou résidu posthémolytique des globules rouges, une protéine, la *stromatine*, qui a des propriétés voisines de celles de la Kératine. Cette substance serait un constituant important de la membrane des globules rouges et sans doute des membranes plasmiques en général, où elle serait associée à des lipides (JORGES E., 1932 ; BALLENTINE, 1944).



LIERMOND, sur la cellule végétale, que le cytoplasme vivant, observé sur fond noir, est optiquement vide. Seules les particules étrangères à la substance vivante (particulièrement les microsomes ou gouttelettes lipidiques de la cellule végétale) peuvent apparaître comme des points lumineux ou brillants avec l'éclairage latéral. Les plastes et les chondriosomes ne se manifestent, dans les mêmes conditions d'observation, qu'exceptionnellement par leur contour qui forme un liseré à peine visible. On sait d'ailleurs que les chondriosomes sont déjà difficiles à voir, la plupart du temps, dans une cellule vivante. Les travaux que nous venons de citer s'opposent par leurs conclusions aux résultats d'autres auteurs (GAÏDUKOV, BAYLISS, etc.) qui avaient cru reconnaître dans le cytoplasme des éléments visibles à l'ultra-microscope et de la nature des micelles colloïdales. C'est seulement dans des circonstances pathologiques, ou après la mort, que le cytoplasme prend une apparence d'abord trouble, nuageuse, puis l'aspect grossièrement et irrégulièrement granuleux par suite de la floculation du système colloïdal.

La plupart des auteurs admettent que cette floculation est toujours irréversible (1) et que l'apparition d'une structure granuleuse, dans le cytoplasme vivant précédemment homogène, est toujours le signe d'une altération évoluant vers la mort d'une façon irrémédiable. C'est là l'idée classique, telle qu'elle est exposée notamment par GUILLIERMOND (Traité p. 422); mais il semble que cette opinion soit trop absolue, car l'apparition de granules dans le cytoplasme sous l'action d'un acide dilué et le retour à l'état homogène après l'élimination de ce toxique, ont été signalés par M. R. LEWISS (1923) sous le nom de « reversible gelation » et nous avons décrit un phénomène comparable récemment (1942). Rappelons aussi que FAURÉ-FRÉMIET a décrit autrefois (1910) la transformation du cytoplasme d'un gel en un sol et réciproquement chez les Infusoires Ciliés : sous l'action de l'acide acétique dilué le cytoplasme peut prendre un aspect trouble et, si l'on ne dépasse pas ce stade, l'altération est réversible. Il semble donc établi que le cytoplasme peut partiellement floculer, puis revenir à la condition normale.

#### b) Comparaison avec un gel colloïdal.

Aujourd'hui, l'observation vitale microscopique et ultra-microscopique du cytoplasme, conduit donc à considérer cette substance complexe comme une sorte de gel ou de gelée colloïdale, dont la phase dispersée serait formée de particules, molécules ou micelles, soit trop petites pour être révélées à l'examen, même sur fond noir, soit trop peu différentes optiquement du milieu de dispersion pour être distinguées à l'ultra-microscope. D'autre part le cytoplasme étant très riche en eau appartient évidemment à la catégorie des *hydrogels* (2), c'est-à-dire qu'il se trouve à l'état colloïdal et imbibé d'eau,

(1) Il est bien connu que le noyau, comme nous le verrons (p. 143) peut présenter facilement des changements de structure réversibles. Il est vrai qu'il peut s'agir assez souvent, dans ce dernier cas, non d'une précipitation, mais de la révélation d'une structure préexistante invisible auparavant.

(2) LAPICQUE (1929) a critiqué l'emploi du mot gel pour le cytoplasme dont l'état physique n'est pas comparable à une gelée, mais plutôt à un liquide. A. MAYER (1929) a défendu au contraire le terme de gel qu'il a proposé pour le protoplasme en se fondant sur les caractères d'homogénéité optique, l'aspect amicronique et la viscosité. Pour SEIFRIZ (1938) il s'agit d'une gelée (*the living jellies*).



avec absence de particules visibles à l'ultra-microscope. D'après GUILLIER-MOND (1931), la seule structure à considérer dans le cytoplasme serait celle due à sa constitution physique, mais cette définition laisse le champ libre pour beaucoup d'hypothèses et il ne faudrait pas en tirer la conclusion que le cytoplasme est une simple émulsion. Il est bien certain en effet que l'homogénéité optique du cytoplasme recouvre en réalité une hétérogénéité extrême dans le domaine micellaire ou moléculaire. Aussi, pour rendre compte de l'élasticité du protoplasme, SEIFRIZ (1934) considère-t-il sa structure comme un enchevêtrement ou un lacs de fibres, longues, ténues, cristallines, de dimensions moléculaires ou colloïdales : ceci donnerait au protoplasma « une structure en treillis » qui est la condition mécanique de ses propriétés d'élasticité. C'est également à une configuration de ce type que se rapporte le schéma donné par FREY-WYSSLING de la structure moléculaire du cytoplasme (1938, p. 138) et celui de SCHMIDT (1939) s'inspire des mêmes principes, tandis que D. WRINCH (1941) conçoit l'existence d'un réseau de macromolécules globulaires. Notons par ailleurs que certains auteurs expliquent l'élasticité du cytoplasme par sa structure spirale (W. D. FRANCIS, 1939).

Le cytoplasme formerait donc un système colloïdal particulier dans lequel les particules ne seraient pas libres, mais réunies entre elles de façon à constituer une trame complexe, et d'une ordonnance régulière. Certains auteurs vont même plus loin en admettant que l'état cristallin, que l'on étend assez facilement aujourd'hui aux protéines non vivantes, pourrait être le fait du cytoplasme lui-même (BAITSELL, 1940); mais, ainsi que l'écrit SEIFRIZ (1938) « comme le protoplasme est souvent fluide, sa nature cristalline doit être celle des cristaux liquides ». Ainsi la différence entre la matière vivante et non vivante résiderait surtout dans une complexité beaucoup plus grande de la première et non dans un mode différent de construction. Le biologiste doit donc renoncer, pour bien des raisons, à l'idée qu'il se faisait jusqu'ici d'un cytoplasme essentiellement amorphe. Comme l'écrit J. DUCLAUX (1942) « le protoplasma mort peut être isotrope ; il ne l'est pas dans la cellule vivante. Là, il a une structure, et nous ne savons pas réduire cette structure en termes physico-chimiques. »

Toutes les comparaisons que l'on peut établir entre le cytoplasme et les milieux colloïdaux non vivants sont donc certainement très approximatives. Il en est de même de toute représentation schématique de la structure moléculaire. En effet le cytoplasme, nous le savons, élabore des membranes ou des parois squelettiques d'une organisation très définie et souvent très régulière géométriquement (membrane cellulosique, carapace des Diatomées). Comment le cytoplasme qui est à l'origine de ces constructions complexes et ordonnées, pourrait-il être lui-même sans structure définie et sans arrangement ordonné de ses molécules ? Il est difficile de le supposer (1), mais le cytoplasme n'en échappe pas moins à toute conception de structure rigide.

(1) MENKE (1940) a fait un essai d'étude directe de la structure fine du cytoplasme au moyen du microscope électronique. On n'observe évidemment ainsi que des matériaux de démolition du cytoplasme : ceux-ci seraient des particules en forme de bâtonnets ayant 35 à 45  $\mu$  de long sur 8 à 10  $\mu$  de large, qui peuvent s'ordonner en chaînes ; on trouve en outre des particules constituantes sphériques (8-10  $\mu$ ) ; les dimensions des éléments en bâtonnets apparaissent de l'ordre de grosseur des macromolécules d'albuminoïdes.



Les données au sujet d'une structure fine, ultramicroscopique du cytoplasme (leptonique) sont encore bien vagues et si l'on fait état des travaux en lumière polarisée, il semble difficile d'accorder au cytoplasme un certain degré d'orientation de ses particules, au moins en règle générale. C'est pourquoi, dans les différents schémas que l'on a établis pour la structure moléculaire du cytoplasme, figurent des macromolécules disposées dans un ordre absolument quelconque. Cependant on doit admettre que la structure du cytoplasme est telle que certaines dispositions prédominantes peuvent s'établir, au moins temporairement et dans des cas particuliers. Le cytoplasme a certainement la possibilité de réaliser, en lui ou en dehors de lui, certains assemblages réguliers dans certaines circonstances : on se trouve ainsi conduit à supposer, dans certains cytoplasmes, l'existence d'une structure orientée infra-visible. CHADEFAUD (1933) qui a soulevé cette question a cru observer des phénomènes de « torsion » cytoplasmique chez l'Algue *Draparnaldia*; il observe également une relation entre la structure cytoplasmique et celle de la membrane cellulaire dans les cellules allongées de *Chorda filum*. D'après lui le cytoplasme, au moins en partie, aurait ses micelles orientées selon des lignes directrices un peu à la façon des éléments d'un cristal. Cela n'a rien d'in vraisemblable; toutefois, en ce qui concerne les relations entre la structure supposée du cytoplasme et celle de la membrane, nous ferons remarquer que MARTENS (1940) n'a pas trouvé de relation directe, dans les poils staminaux de *Tradescantia*, entre la direction des courants cytoplasmiques et les ornements cuticulaires de la membrane. Signalons d'autre part l'observation de KÜSTER (1939), montrant que la centrifugation d'une cellule de *Spirogyra* produit des effets différents suivant qu'elle est effectuée dans le sens de la longueur ou dans le sens de la largeur sur un filament. Il en déduit que le cytoplasme de la cellule possède une orientation générale de son organisation dans le sens longitudinal. Ce cytoplasme pourrait être constitué par une charpente protéidique submicroscopique et polarisée (1).

Certaines expériences de MOORE (1934) sur les plasmodes d'un Myxomycète le *Physarum polycephalum* sont également très suggestives. Elles semblent prouver que le cytoplasme ne peut pas être indéfiniment fragmenté tout en conservant sa vitalité, car, au delà d'une certaine limite la mort est inévitable, comme si un certain assemblage minimum était indispensable au maintien de ses propriétés essentielles. Déjà LISTER (1888) avait montré qu'on peut filtrer en quelque sorte sur du coton le plasmode d'un Myxomycète comme un *Badhamia utricularis*. Il avait observé qu'un plasmode de cette espèce, encombré par les spores colorées d'un Champignon dont il s'était nourri et qui lui conféraient une teinte brune différente de sa coloration jaune habituelle reprend entièrement sa teinte naturelle après avoir passé au travers d'une bourre de coton humide que l'on a mis sur sa route. Les expériences de MOORE, un peu analogue aux

(1) La présence simultanée de fluidité et de continuité structurale exige pour le protoplasme une configuration modifiable à tout instant. Les chaînes latérales qui unissent les molécules entre elles doivent pouvoir se déplacer. Cela serait possible, d'après SEIFRIZ (1945), en admettant une sorte de lien dont l'attache serait solide d'un côté et faible de l'autre. L'« hydrogen bond », c'est-à-dire la liaison par un atome d'H, aurait ce caractère. Des démolitions ou des reconstructions de la structure protoplasmique pourraient ainsi se produire sous l'influence de ce qu'on appelle une excitation et l'irritabilité du protoplasme s'expliquerait par des changements rapides dans l'architecture de ce dernier.



précédentes, consistaient à filtrer, si l'on peut dire, le protoplasme du plasmode au travers de tamis aux pores plus ou moins étroits ; or le plasmode peut traverser de lui-même, impunément, un filtre de papier parchemin dont les pores sont très étroits ( $5 \times 10^{-5}$  mm.), tandis qu'il meurt si on l'oblige à franchir sous une certaine pression un filtre en tissu de soie à mailles beaucoup plus larges ( $5 \times 10^{-2}$  mm.) ; il semble donc que le protoplasme vivant renferme des particules ayant une longueur et une largeur définie et dont l'intégrité est indispensable au maintien de la vie.

### c) Différenciation à l'intérieur du cytoplasme.

Le cytoplasme, comme nous venons de le voir, apparaît dépourvu de structure microscopique visible et la conception du cytoplasme comme une

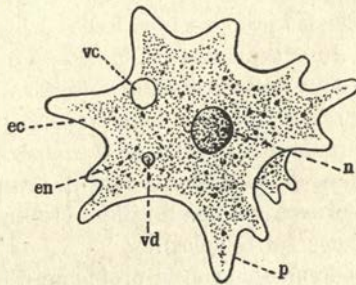


FIG. 14. — Une Amibe (*Amœba* sp. ) : *n*, noyau ; *en*, endoplasme ; *ec*, ectoplasme ; *vc*, vacuole contractile ; *vd*, vacuole digestive ; *p*, pseudopode.

substance microscopiquement homogène a fini par s'imposer. Il ne faudrait pas en déduire, cependant, qu'il n'existe aucune différenciation soit à l'extérieur, soit à l'intérieur du cytoplasme et certaines distinctions faites autrefois entre diverses sortes de cytoplasme semblent encore valables : telles sont les distinctions entre *ectoplasma* et *endoplasma*, entre *kinoplasma* et *trophoplasma* (STRASBURGER, 1892). Les premières s'appliquent surtout aux Protozoaires, où elles sont particulièrement évidentes et méritent sans doute d'être conservées. C'est ainsi qu'une Amibe possède une région périphérique de son cytoplasme qui est hyaline et qui se distingue facilement de la partie plus interne remplie de granulations (*endoplasma*) (fig. 14) ; en outre l'ectoplasme chez les Amibes (*A. verrucosa*) présente une double réfringence variable selon l'activité de formation des pseudopodes et la vacuole contractile est entourée d'une mince couche de protoplasme à biréfringence très faiblement marquée (W. J. SCHMIDT, 1939). Chez les Infusoires, la substance fondamentale du cytoplasme est souvent constituée par deux portions non miscibles l'une avec l'autre dans les conditions normales et qui se distinguent à première vue par leur indice de réfraction et leur viscosité.

La distinction d'un kinoplasme et d'un trophoplasme est plus délicate, car elle repose sur la conception, en grande partie artificielle, d'une dualité de structure et de fonction à l'intérieur du cytoplasme : il y aurait, dans cette hypothèse,



deux sortes de cytoplasme : l'un, auquel seraient dévolues les activités cinétiques de la cellule (kinoplasme), l'autre qui assumerait surtout des fonctions trophiques (trophoplasme). Peut-être pourrait-on encore aujourd'hui ranger dans le kinoplasme les fibrilles astériennes irradiées autour d'un centre et aussi les fibrilles préfusoriales (voir p. 184, en note) différenciées préalablement à la mitose et qui sont nettement d'origine cytoplasmique. Depuis STRASBURGER, enfin, l'idée d'un kinoplasme a été encore défendue par SCARTH (*Protoplasma*, 1927).

Chez les *Vaucheria* l'orientation générale du cytoplasme dans le sens longitudinal se traduit par des courants orientés et surtout par la présence de filaments cytoplasmiques très fins le long desquels circulent plastes et inclusions diverses. Ces fils peuvent être suivis sur une assez grande distance et, bien que leur individualité ne soit nullement comparable à celle de filaments mitochondriaux, ils représentent un élément cytoplasmique différencié, pouvant être reconnu sur les préparations fixées à leur caractère plus chromatique que le restant du cytoplasme (P. DANGEARD, 1940). Ce fait semble indiquer l'existence de deux phases dans le cytoplasme et nous rappellerons que FAURÉ-FRÉMIET (1905-1910), il y a longtemps, distinguait chez les Infusoires une phase plus liquide du cytoplasme (*hyaloplasme*) et une phase plus rigide. Des différenciations de ce genre ne sont pas rares dans la cellule animale où l'on observe fréquemment des fibrilles cytoplasmiques (par exemple les *tonofibrilles* des cellules épithéliales).

Nous avons vu précédemment que le problème d'une structure définie, d'une orientation des micelles ou des molécules dans le cytoplasme non différencié était particulièrement délicat : en effet toutes ses propriétés s'opposent à l'existence en son sein d'un squelette permanent ; par contre les régions différenciées du cytoplasme, comme les fibrilles, les fins pseudopodes filiformes (*filopodes*) de plusieurs Rhizopodes (Radiolaires, Foraminifères, Héliozoaires) (W. J. SCHMIDT (1937), les cils, sont nettement caractérisées au contraire par leur structure orientée bien mise en évidence par l'examen en lumière polarisée.

#### d) La question du cytoplasme homogène.

Nous avons admis, dans les pages précédentes, conformément aux données aujourd'hui classiques, que le cytoplasme fondamental était microscopiquement homogène, c'est-à-dire qu'en faisant abstraction des mitochondries, microsomes, plastes et autres inclusions définies contenues à son intérieur, le cytoplasme se montrait dépourvu de structure visible. Cette manière de voir n'est peut-être pas cependant aussi bien établie qu'on le pense généralement, ce qui veut dire que le caractère hétérogène du cytoplasme pourrait être dû à quelque constituant jusqu'ici méconnu et différent de ceux que nous venons d'énumérer plus haut. Déjà la notion d'une différenciation (par exemple en ectoplasme et endoplasme) semble contredire cette conception : l'endoplasme de certains Protozoaires ne doit peut-être pas son caractère granuleux uniquement à la présence d'éléments bien caractérisés



comme les mitochondries, ou à l'accumulation de produits du métabolisme plus ou moins disparates.

L'exemple des Algues Desmidiées, du genre *Closterium* nous paraît typique à cet égard : chez ces Algues nous avons toujours été frappé par le caractère finement granuleux du cytoplasme circulant dans la cellule vivante. Cette apparence ne paraît pas due à la présence de mitochondries, car les granules en question sont nettement plus petits que la dimension

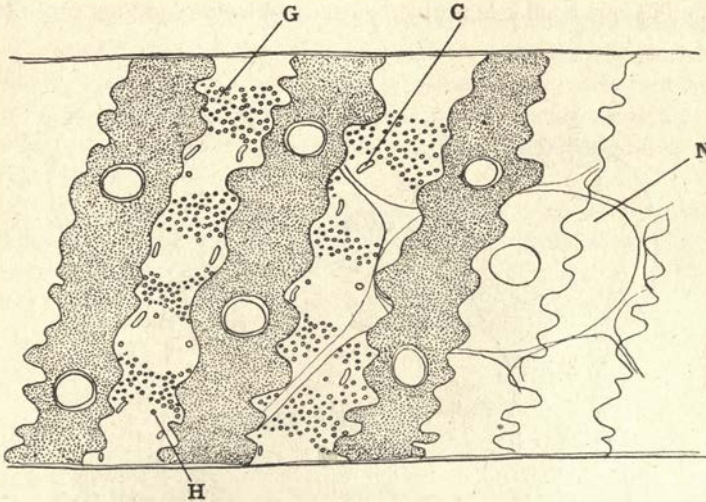


FIG. 15. — Région médiane fortement grossie d'une cellule de *Spirogyra* : N, noyau ; G, granula ; C, chondriosomes ; H, microsomes.  $\times 1.500$ .

moyenne des mitochondries et d'autre part leur répartition est extrêmement dense de sorte qu'on ne distingue pas entre eux d'intervalle notable. La recherche des chondriosomes par les méthodes classiques semble montrer que les granules du cytoplasme, visibles sur le vivant, n'appartiennent pas au chondriome : on ne les retrouve pas en effet après fixation mitochondriale. Ces éléments pourraient donc représenter une particularité nouvelle du cytoplasme fondamental qui contiendrait, chez les *Closterium*, des particules accessibles à l'observation microscopique. On pourrait appliquer à ces très fines granulations l'ancien terme, demeuré aujourd'hui sans emploi, de *cytomicrosomes* (1).

Nous serions d'autre part enclin à ranger dans la même catégorie des cytomicrosomes, les *granula* que nous avons décrits autrefois chez les *Spirogyra* (1925-1930) (fig. 15). Nous montrions alors que ces *granula* avaient des ca-

(1) Nous proposerions volontiers, mieux encore, d'appeler *cytogramula* les très fins granules du cytoplasme, distincts à la fois des mitochondries granuleuses et des microsomes et dont certains sont sans doute au-dessous de la visibilité microscopique. Les méthodes d'extraction des tissus appliquées en Amérique dans les laboratoires de BENSLEY et de CLAUDE semblent confirmer l'existence, au sein du cytoplasme, de particules submicroscopiques. CLAUDE appelle microsomes ces petites particules qui sont composées essentiellement de nucléoprotéines à ribose.



ractères différents de ceux des mitochondries : ils sont juste à la limite de la visibilité et, dans certaines espèces de *Spirogyra*, leur taille est tellement faible qu'on les aperçoit seulement d'une manière très fugitive ; ils paraissent manquer dans quelques espèces, ce qui peut être dû, non à leur absence réelle, mais à leur taille trop réduite. Rappelons que MANGENOT et plus récemment CHADEFAUD (1945) ont opté pour le rattachement des *granula* au chondriome.

Bien entendu l'existence, dans certains cas, de *granula* ou de cytomicrosomes ne fait que reculer le problème du cytoplasme fondamental : la partie

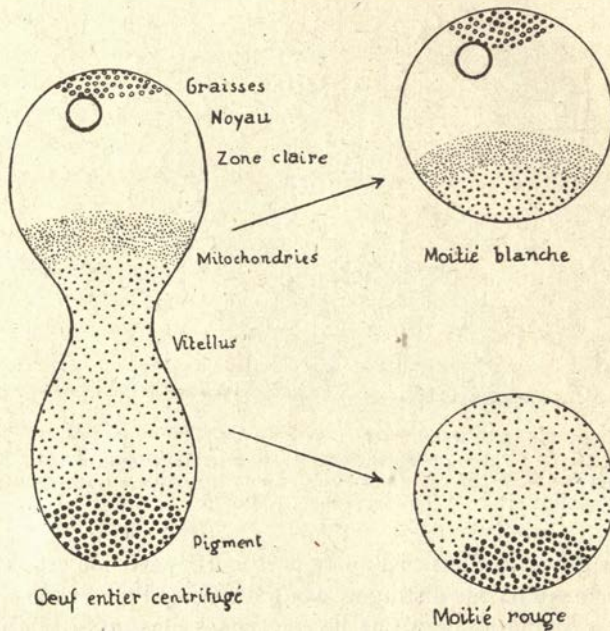


FIG. 16.— Ultracentrifugation de l'œuf vierge d'*Arbacia punctulata*. L'œuf s'est scindé en deux parties dont l'une est anucléée et pigmentée (d'après E. B. HARVEY).

homogène de ce cytoplasme pourra finalement être atteinte en éliminant, si cela se peut, cet ultime constituant. Les expériences poursuivies au moyen de la centrifugation ont permis d'obtenir du cytoplasme dépourvu ainsi de toutes les inclusions figurées, qu'elles lui soient étrangères ou qu'elles fassent partie de sa constitution. Ce sont, dans la cellule végétale, et par ordre de densité, les grains d'amidon, les chloroplastes et les leucoplastes, les mitochondries qui sont entraînés progressivement vers le pôle centrifuge où ils se disposent sous forme de bandes stratifiées. Cette méthode a souvent été appliquée à des œufs (œufs de *Fucus*, œufs d'Oursins, etc.) (fig. 16) et elle a montré qu'un fragment d'un œuf d'Oursin, par exemple, privé des inclusions les plus lourdes du cytoplasme était capable de se développer à peu près normalement après fécondation HARVEY, 1945. Ces expériences tendent



à montrer que certains éléments inclus dans le cytoplasme et regardés comme faisant partie intégrante de ce dernier, ne sont pas ut-être pas, en réalité, indispensables à la vie, pendant une certaine période tout au moins. La partie hyaline et apparemment sans structure du cytoplasme serait la région essentielle douée de l'activité vitale (*hyaloplasma*).

La portion hyaline du cytoplasme, a supporté, dans certaines expériences, l'action de forces centrifuges très élevées, allant de 100.000 fois à un million de fois la pesanteur. Ces forces considérables qui, lorsqu'on les applique à des milieux colloïdaux non vivants comme des solutions de protéines ou de virus, les stratifient plus ou moins vite, semblent respecter l'organisation du cytoplasme. Les molécules du cytoplasme seraient donc très fermement liées les unes aux autres. Cependant il arrive que l'ultra-centrifugation entraîne la mort de la cellule, surtout lorsque celle-ci n'est pas protégée par une coque ou une membrane résistante.

La centrifugation appliquée au cytoplasme vivant peut donc priver ce dernier de beaucoup de ses inclusions et de ses constituants, sans pour cela lui retirer certaines de ses propriétés essentielles. Avec d'autres méthodes elle concourt à montrer l'importance du cytoplasme fondamental.

## BIBLIOGRAPHIE

- ASTBURY, W. T. et BEL, F. O. — X, ray studies on thymonucleic acid. *Nature*, 1938, **141**, 747-748.
- BAITSELL, G. A. — A modern concept of the cell as a Structural unit. *The Americ. Natur.*, 1940, **74**, 5.
- BALLENTINE, R. — Stromatin. *Journ. of cellul. and comp. physiol.*, 1944, **23**, 21.
- BAYLISS, W. M. — The properties of colloïdal systems. IV. — Reversible gelation in living Protoplasm. *Proc. of the Roy. Soc. B.*, 1919, **91**.
- BECQUEREL, P. — Notice sur les travaux scientifiques. Paris, 1932.
- BENSLEY, R. R. — Chemical structure of cytoplasm. *Biol. Symp.*, vol. X, 1943.
- BENSLEY et HOERR. — Studies of cell structure by the freezing-drying method. *Anat. Rec.*, 1944, **60**, 251.
- BERNAL, J. D. — Structure of proteins. *Nature*, 1939, **143**, 663.
- BRACHET, J. — La localisation des acides pentoses-nucléiques dans les Levures. *Arch. de Biol.*, 1942, **53**, 207.
- BRAGG, Sir W. — Crystals of the living body. *Nature*, 1933, **132**, 11 et 50.
- BOUTARIC, A. — Etat actuel de nos connaissances sur les nucléoprotéides. *Rev. Scient.*, 1942, **80**, 441.
- CHADEFAUD, M. — Existence d'une structure infravisible orientée du cytoplasme chez les Algues. *C. R. Ac. Sc.*, 1933, **196**, 423.
- Caractères cytologiques remarquables d'une Spirogyre. *C. R. Ac. Sc.* 1945, **220**
- CHAMBERS, R. — The physical state of protoplasm with special reference to its surface. *The Amer. Natur.*, 1938, **72**, 141.
- CLAUDE, A. — Distribution of nucleic acids in the cell and the morphological constitution of cytoplasm. *Biol. Symp.*, 1943, vol. X.



- DANG EARD, P. — Le genre *Vaucheria* spécialement dans la région du Sud-Ouest de la France. Le Botariste, 1939, **29**, 183-254.
- Sur les changements de structure réversibles des noyaux et du cytoplasme dans les poils aériens de la Courge. C. R. Ac. Sc., 1941, **212**, 713.
  - Sur les changements de structure réversibles dans le noyau et le cytoplasme des cellules de *Bryonia dioica*. C. R., Soc. Biol. 1941, **135**, 766.
  - Recherches sur les modifications du protoplasme dans les conditions permettant la survie de la cellule. Le Botaniste, 1942, **31**, 189-266.
- DEVAUX, H. — Membrane de coagulation par simple contact de l'albumine avec l'eau ; application au protoplasma. Proc. verb. Soc. linn., Bordeaux, 1904.
- La structure moléculaire de la cellule végétale. Bull. Soc. bot. France 1928, **75**, 5<sup>e</sup> S. t. IV.
  - La nature des particules essentielles de la cellule, micelles ou molécules. Proc. verb. Soc. Sc. phys. et natur. de Bordeaux, 1931-1932.
  - Les lames monomoléculaires et la structure moléculaire des êtres vivants. Ass. fr. Avanc. des Sc., Congrès d'Arcachon, 1939.
- DOBROVGLSKAJA-ZAVADSKAJA, N. — La vie organisatrice de la matière. Rev. de philos., 1944, 233.
- DUCLAUX, J. — Leçons de chimie physique appliquée à la Biologie. III. Act. biol. Hermann édit., Paris, 1934.
- Chimie colloïdale et biologie. Hermann, Paris, 1942, n° 929.
  - Physique colloïdale et biologie. Hermann, Paris, 1942, n° 928.
- DUJARDIN. — Recherches sur les Organismes inférieurs. Ann. Sc. Nat. Zool., S. II, 1835, **4**.
- FITTING, H. — Beiträge zur Physiologie der Protoplasmaströmung in den Blättern von *Vallisneria spiralis*. Ber. d. d. bot. Gesell., 1937, **55**, 255.
- FAURÉ-FRÉMIET, E. — Sur l'étude ultra-microscopique de quelques Protozoaires. C. R. Soc. Biol., 1908, **64**, 582.
- Le problème de l'organisation et ses aspects physico-chimiques. Rev. Scient., 1943, **31**, 433.
- FRANCIS, W. D. — The spiral structure of protoplasma. Science, 1939, **89**, 127.
- Spiral systems in the organization of living matter. Plant Physiol. 1940, **15**, 301.
- FREY-WYSSLING, A. — Submikroskopische Morphologie des Protoplasmas und seiner Derivate. Bornträger, Berlin, 1938.
- Pathological changes in protopla. m. *Protoplasma*, 1939, **11**, 538-550.
  - The submicroscopic structure of the cytoplasm. Journ. R. Microsc. Soc., 1940, **60**, 128-139.
- GAÏDUKOV, N. — Über die ultramikroskopischen Eigenschaften der Protoplasten. Ber. d. d. bot. Gesell., 1906, **24**, 192.
- GUILLIERMOND, A. — Nouvelles observations ultramicroscopiques sur les cellules végétales et quelques vues sur la constitution physique du protoplasma. C. R. Soc. Biol., 1929, **101**, 619.
- Recherches ultramicroscopiques sur les cellules végétales. Rev. génér. de Bot., 1930, **42**, 129.
- GUILLIERMOND, MANGENOT, PLANTEFOL. — Traité de Cytologie, 1933.
- HARVEY, E. B. — Development of granule-free fractions of *Arbacia* eggs. Biol. Bull., 1945, **89**, 187.



- HOLLANDE, Ch. — Observations sur l'organisation du protoplasme. Arch. Zool. exp. et gén., 1943, **83**, 269-412.
- JUST, E. — The biology of the cell surface. Nature, 1939, **144**, 879.
- JONES, R. — The nature and relative specific gravities of the inclusions in ultracentrifuged cells of *Elodea* and *Triticum*. La Cellule, 1938, **47**, 61-77.
- KOPACZEWSKI, W. — La couche limitante cellulaire. *Protoplasma*, 1934, **20**, 407.
- KOHLER, E. — Über die Variabilität und Mutabilität pflanzenpathogener Virus arten. Biolog. Centralbl., 1941, **61**, 298.
- KOSSEL, A. — « Protamines et histones ». Longmann Green et Co, 1928.
- LANGMUIR, J. — Overturning and anchoring of monolayers. Science, 1938, **87**, 493.
- LAPICQUE, L. — Sur l'état physique des constituants cellulaires C. R. Soc. Biol., 1929, **101**, 623.
- LEPESCHKIN, W. W. — Zur Kenntnis des Hitzetodes der Protoplasmas. *Protoplasma*, 1935, **23**, 349.
- Ultrarote Strahlen im Dienste der Erforschung des molekularen Baues des Protoplasmas. IV. Molekulargewicht der Vitaide. *Protoplasma*, 1942, **36**, 52-76.
- LILLIE, R. S. — The nature of organizing action. The Amer. Natur., 1938, **72**, 389.
- MACHEBOEUF. — Etat des lipides dans la matière vivante. Act. sc. et industr., Hermann, Paris, 1936, n° 448.
- MAYER, A. — Remarques à propos de la note de L. Lapique. C. R. Soc. Biol., 1929, **101**, 625.
- MAYER, A. et SCHAEFFER, J. — Sur la structure des gels. C. R. Soc. Biol., 1908, **64**, 681.
- MENKE, W. — Untersuchung der einzelnen Zellorgane in spinatblättern auf grund präparativ-chemischer methodik. Zeitschr. f. Bot., 1938, **32** 273.
- MONNÉ, L. — Schichtung und feinstruktur des grundzytoplasmas. Zeitschr. f. Zellf. 1940, **31**.
- MOORE, A. R. — On the cytoplasmic framework of the plasmodium, *Physarum polycephalum*. Sc. Rep. Tōhōk. Imp. Univ., 1933, 4 th. sér. **8**, 189 192.
- PICKEN, L. E. R. — The fine structure of biological systems. Biol. Rev., 1940-**15**, 133.
- SCARTH, G. W. — The structural organization of plant protoplasma in the light of micurgy. *Protoplasma*, 1927, **2**, 189.
- SCHMIDT, W. J. — Über den feinaufbau der filipoden, insbesondere ihre doppelbrechung bei *Miliola*. *Protoplasma*, 1937, **27**, 587-598.
- Der molekulare bau der zelle. *Nov. act. Leopoldina*, 1939, **7**, 1-24.
- Die doppelbrechung des protoplasmas und ihre bedeutung für die erforschung seines submikroskopischen Baues. *Ergebn. d. Physiol.*, 1941, **44**, 77-95.
- Neuere polarisations optische Arbeiten auf dem Gebiete der Biologie. *Protoplasma*, 1942, **37**, 86-153.
- SCHMITT, F. O. — The ultrastructure of protoplasmic constituents. *Physiol. Rev.*, 1939, **19**, 270-302.
- SCHMITT, F. O., HALL, C. E. et SAKUS, M. A. — The ultrastructure of protoplasmic fibrills. *Biol. Symp.*, 1943, vol. X, 261.



- SEIFRIZ, W. — Observations on some physical properties of protoplasma by aid of microdissection. *Ann. of Bot.*, 1921, **35**, 260-296.
- The alveolar structure of protoplasm. *Protoplasma*, 1930, **9**, 177.
  - Propriétés physiques du protoplasma des Myxomycètes. *Rev. gén. de Bot.*, 1934, **46**, 200.
  - The structure of protoplasm. *The Bot. Rev.*, 1935, **1**, 18.
  - *Protoplasm*. Mc graw Hill, N. Y. et Londres, 1936.
  - Recent contributions to the theory of protoplasmic structure. *Science*, 1938, **88**, 21.
  - Pathological changes in protoplasm. *Protoplasma*, 1939, **32**, 538-550.
  - A symposium of the structure of protoplasm. Iowa State Coll. Press, Amer., 1942, 283 p.
  - Protoplasmic streaming. *Bot. Rev.*, 1943, **9**, 49-123.
  - The structure of protoplasm. II. *Bot. Rev.*, 1945, **11**, 231.
- SVEDBERG, Th. — Les molécules protéiques. *Act. Scient. et ind.*, 1939, n° **783**.
- A discussion on the protein molecule. *Proc. of the Roy. Soc. of London*, sér. B, 1939, **127**.
- TAYLOR, C. V. — The cell and protoplasm. *Nature*, 1939, **144**, 884.
- WRINCH, D. M. — The structure of proteins and its biological significance. *Actual. sc. et industr.* n° **729**, 1938, 395, Hermann, Paris.
- The cyclol hypothesis. *Nature*, 1940, **145**, 669.
- ZACHARIAS, E. — Die chemische Beschaffenheit von Protoplasma und Zellkern. *Progress. rei botan.*, 1910, **3**, 67.



## CHAPITRE II

### Les mitochondries et les plastes.

Le cytoplasme, dont nous venons d'étudier les propriétés et dont la substance est dépourvue en général de structure visible, est toujours accompagné de particules variées dont certaines ont des caractères définis permettant de les reconnaître en toute occasion. Ces corps figurés, présents à l'intérieur du cytoplasme, sont de nature bien diverse : certains, comme les gouttelettes de corps gras ou les produits de sécrétion constituent des enclaves dont la formation et la disparition dépendent étroitement du développement et des conditions du métabolisme. Leur ensemble est désigné sous le nom de *paraplasma*, ou de produits du métabolisme. D'autres éléments sont présents constamment dans le cytoplasme ; leur nature chimique les rapproche du cytoplasme lui-même et d'autre part certains d'entre eux ne prennent pas naissance autrement que par division d'éléments préexistants : ces éléments importants du cytoplasme sont les *mitochondries* ou *chondriosomes*, dont l'ensemble forme le *chondriome* et les plastes dont l'ensemble a été désigné sous le nom de *plastidome*. Enfin une autre sorte d'enclaves joue un rôle important, surtout dans la cellule végétale : ce sont les vacuoles de suc cellulaire dont la présence semble constante, au moins dans la cellule végétale et qui dérivent de vacuoles préexistantes, mais dont la nature est évidemment très différente de celle du cytoplasme ; leur ensemble est désigné sous le nom de *système vacuolaire* ou de *vacuome*. Le vacuome végétal, bien qu'il accumule à son intérieur de nombreux produits paraplasmiques, n'appartient pas lui-même au paraplasme.

Malgré les différences que présentent entre eux le chondriome et le plastidome nous associerons leur étude de façon à pouvoir établir une comparaison entre ces deux formations. Il a semblé préférable ensuite de placer l'étude du vacuome, de l'appareil de Golgi et des produits du métabolisme, après celle du noyau et des formations qui s'y rattachent.

#### I. — LE CHONDRIOME

##### a) Caractères généraux.

Les chondriosomes sont des éléments très petits du cytoplasme qui se présentent sous forme de grains, de bâtonnets ou de filaments plus ou moins



allongés ; parfois même les filaments allongés (chondriocotes) peuvent se ramifier plus ou moins (*Saprolegnia*, etc.), ou même constituer dans certains cas des réseaux (fig. 17).

Les éléments du chondriome furent observés dès 1886 par V. LA VALETTE-SAINTE-GEORGES dans la spermatide animale sous forme de granulations qui se groupaient ultérieurement en un corps particulier le *nebenkern* annexé au spermatozoïde. ALTMANN (1890) décrivit ensuite dans les cellules animales de petits granules auxquels il attribua une grande importance et qu'il nomma *bioblastes* ; c'étaient là sans doute les mêmes éléments que BENDA (1897-99) un peu plus tard désigna sous le nom de *mitochondries* et MEVES (1908) sous celui de *chondriosomes*.

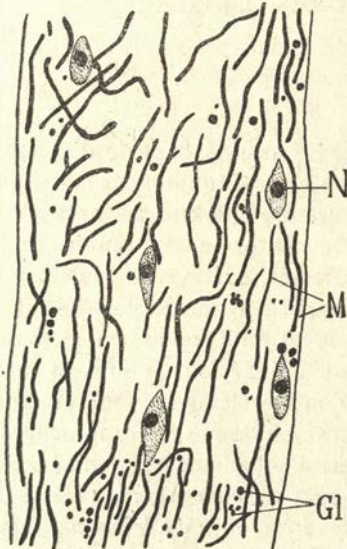


FIG. 17. — Partie d'un siphon de *Saprolegnia* fixé par la méthode de Meves et coloré par la fuchsine acide. N, noyau ; M, chondriosomes ; Gl, granulations lipidiques (d'après GUILLIERMOND).

Dans les travaux anciens, antérieurs à BENDA et à MEVES, les mitochondries n'étaient pas d'ailleurs totalement ignorées, mais, en les désignant sous des termes divers (*cytomicrosomes*, *plastidules*, *granula*, *fila*) on n'avait pas reconnu leur valeur comme constituant cellulaire universel et leur importance était restée méconnue. L'ergastoplasme des anciens auteurs (GARNIER 1897) paraît également avoir été formé plus ou moins par le chondriome. C'est en 1904 que l'existence des mitochondries a été démontrée pour la première fois dans la cellule végétale par MEVES lui-même et c'est seulement à partir de 1910 (LEWITZKY) et en 1912 (GUILLIERMOND) que l'on reconnaît leur présence générale dans les tissus végétaux (1).

Le chondriome de la cellule végétale a encore reçu le nom de *cytome* (formé par des *cytosomes*) (P. A. DANGEARD) et celui de *pseudochondriome* (BOWEN) pour le distinguer du chondriome animal.

(1) On distinguait encore autrefois un autre aspect des mitochondries connu, depuis BENDA (1903), sous le nom de *chondriomites*. Il s'agissait de filaments granuleux constitués par l'alignement en série de mitochondries, comme les avait décrits BENDA dans les cellules des épithéliums de revêtement du canalicule urinaire des Vertébrés. Plus tard MEVES (1907) proposa le terme de *chondriocote* pour désigner les mitochondries filamenteuses. Les chondriomites paraissent représenter une simple modification pathologique des chondriocotes ; cependant certains auteurs (SOKOLSKA, 1931) admettent encore que les chondriocotes peuvent se transformer en chondriomites, lesquels donnent ensuite naissance aux mitochondries granuleuses. Enfin, d'après MEITES (1944) la forme chondriomite préexisterait dans le chondriocote normal, ce qui paraît bien douteux.

La forme des chondriosomes, leur aspect faiblement réfringent, le caractère demi-fluide qu'ils présentent dans la cellule vivante ont pu autoriser une comparaison de ces éléments avec les figures dites « myéliniques », produites au contact de l'eau par



Quelques exemples choisis dans différents groupes de Végétaux nous montreront les caractères morphologiques des chondriosomes dans la cellule vivante. Ainsi dans l'*Elodea canadensis* ce sont de petits bâtonnets mats, peu réfringents et par conséquent assez difficiles à distinguer, ayant 2 ou 3  $\mu$  de longueur sur quelques dixième de  $\mu$  d'épaisseur ; parmi les bâtonnets s'observent également des mitochondries granuleuses et des formes en hâtere qui sont probablement des états de division. Dans l'*Allium Cepa* les cellules épidermiques des écailles bulbaires renferment des chondriosomes granuleux et surtout de petits bâtonnets et des filaments. Dans ces deux exemples il est facile de s'assurer que les chondriosomes participent aux mouvements généraux du cytoplasme et que leurs déplacements sont fréquents ; en même temps les chondriocontes se courbent ou s'infléchissent de façon variée, modifiant constamment leur forme dans la cellule vivante.

Partout où l'observation vitale a pu être réalisée chez les Phanérogames on a observé les mêmes caractères morphologiques des mitochondries. Dans les Végétaux Cryptogames il en est de même et les groupes les plus favorables à cette démonstration sont les Champignons (*Saprolegnia*, *Achlya*, *Mucor*), des Algues comme les Diatomées, les Floridées (*Callithamnion*, *Ceramium*), les Phéophycées (*Ectocarpus*), les Mousses, les Sélaginelles, etc. Seuls des Organismes inférieurs très particuliers (Bactériacées, Cyanophycées) apparaissent dépourvus de tout chondriome. Dans les cellules animales, le chondriome est souvent formé de filaments très allongés et flexueux (fig. 18).

Toutes les observations dans les cellules végétales variées concourent à montrer que les mitochondries sont des éléments le plus souvent en forme de petits bâtonnets, de grains ou de filaments plus ou moins allongés. Les formes ramifiées sont exceptionnelles, mais cependant incontestables et elles s'observent dans des cellules parfaitement vivantes. L'existence d'un chondriome réticulé est au contraire plus douteuse, tout au moins dans les cellules végétales (voir p. 91 et 98). On les observe surtout chez les Protistes (fig. 32, p. 92) (1).

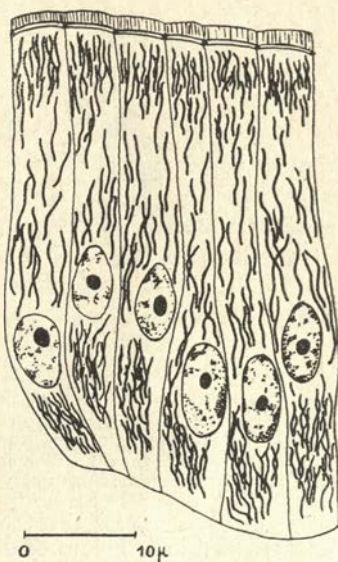


FIG. 18. — Chondriocontes dans l'épithélium intestinal adulte du poulet (d'après ARGESSEAU et MAY, 1938).

certaines lipides complexes (lécithines). Cependant les chondriosomes ne sont pas biréfringents en règle générale, bien que GIROUD (1928) en ait cité un exemple dans les cellules intestinales d'*Ascaris megalocephala*, et ils n'ont pas les caractères de cristaux liquides offerts par les figures myéliniques.

(1) Les éléments parfois ramifiés décrits par GUILLIERMOND dans l'épiderme des



Les mitochondries sont formées d'une substance assez malléable, de sorte que leur forme est susceptible de se modifier facilement dans la cellule vivante. On peut voir des bâtonnets s'étirer en longueur et devenir des chondriocotes, ou bien la transformation inverse peut se produire. Les longs filaments mitochondriaux se montrent d'autre part flexueux et ils se courbent aisément dans un sens ou dans un autre sous l'influence des mouvements cytoplasmiques, alors qu'ils sont entraînés dans la cyclose.

Les chondriosomes semblent capables de se multiplier par division d'élé-

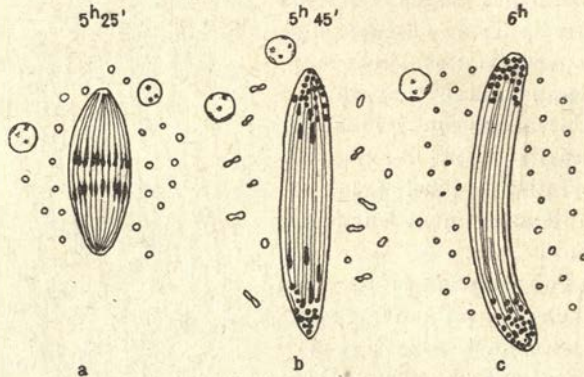


FIG. 19. — La division des chondriosomes au cours de la mitose du micronucleus chez le *Carchesium polypinum* (les petites sphérules et les bâtonnets situés au voisinage du fuseau nucléaire représentent les chondriosomes) (D'après FAURÉ-FRÉMIET, 1911).

ments préexistants. FAURÉ-FRÉMIET (1911), chez les Infusoires, a observé que les mitochondries pouvaient prendre, en s'étirant, une forme d'haltère, puis se couper en deux. Cette division peut affecter toutes les mitochondries à la fois et le phénomène accompagne parfois la division du noyau (fig. 19). Chez les Plantes Supérieures, par contre, la multiplication des mitochondries par division paraît beaucoup moins facile à observer. Cependant EMBERGER (1929) a pu constater, de nombreuses fois, la division des mitochondries sur le vivant. Celle-ci est toujours transversale et elle s'effectue, soit par un étranglement progressif, soit par une rupture brusque. Ce savant n'a jamais observé une division longitudinale des chondriosomes comme certains auteurs l'ont indiqué.

Les mitochondries sont considérées comme des éléments très sensibles de la cellule. Nous avons vu qu'un certain nombre de fixateurs à base d'alcool ou d'acide acétique les détruisaient en général. Leur altération sous l'action des

pétales de Tulipe sont en réalité, suivant la terminologie adoptée dans le présent ouvrage, non des chondriocotes, mais des leucoplastes ou des chromoplastes. Quant à l'« hétérogénéité structurale » des chondriocotes, décrite récemment chez le *Lupinus albus* par MEIRES (1944), elle va à l'encontre de toutes les observations précises des cytologistes et rien ne prouve, en réalité, que le chondriocote ait une structure granuleuse latente, comme le voudrait cet auteur. D'autre part, les chloroplastes unis en chaînes des Sélaginelles ne sauraient être comparés à des « chondriocotes géants moniliformes ».



milieux hyper- et hypotoniques, sous l'action des ions H et OH, sous l'effet de la chaleur, a été étudiée par de nombreux auteurs. D'après POLICARD les mitochondries seraient liquéfiées vers 44°, mais ce fait n'a pas été vérifié dans les travaux de FAMIN qui indiquent une plus grande résistance du chondriome aux températures élevées. Les chondriosomes, dans la plupart des cas d'altération, subissent la même série de transformations : les chondriocotes se transforment en granulations : il y a gonflement et hypertrophie, puis finalement production de vésicules creuses (phénomène de *cavulation*).

La nature chimique des chondriosomes n'a pu être longtemps appréciée que d'une manière indirecte, étant donnée leur faible taille. On s'accorde à leur attribuer une nature lipo-protéidique voisine de celle du cytoplasme, mais plus riche en lipides. Cette constitution est déduite principalement de leurs caractères de solubilité vis-à-vis de certains réactifs et de leur comportement après diverses fixations et colorations. C'est ainsi que comme l'a montré LEWITSKY (1911), les mitochondries sont détruites par les fixateurs contenant de l'alcool ou de l'acide acétique (1). C'est surtout grâce aux travaux de FAURÉ-FRÉMIET, de MAYER et SCHAEFFER qu'il est possible d'admettre une certaine identité de nature entre les mitochondries et les lipoides, en se fondant sur leurs caractères communs de colorabilité et de fixation. En raison de ces caractères communs, les méthodes de détection des corps gras (CIACCIO, DIÉTRICH) sont applicables aux mitochondries.

Des travaux récents (BENSLEY, CLAUDE) ont permis de préciser la composition chimique des mitochondries après extraction des cellules et des tissus qui les renferment. L'analyse confirme les résultats de l'histo chimie en montrant que les mitochondries renferment surtout des protéines et des glycérides, un peu de lécithine, de céphaline et de cholestérol et enfin, très probablement, diverses vitamines et des enzymes. Un matériel très favorable est constitué par un lymphosarcome du Rat utilisé par CLAUDE, A. (1944).

Les chondriosomes, en raison de leur nature chimique, étant détruits par les fixateurs ordinaires, il est nécessaire pour les conserver et les étudier d'employer des méthodes spéciales.

La coloration vitale des chondriosomes a été signalée à différentes reprises, au moyen de colorants particuliers dont les principaux sont le vert Janus (2), le violet de Dahlia, le violet de méthyle. Ces colorations ont tout d'abord été employées dans la cellule animale par FAURÉ-FRÉMIET (1908), LAGUESSE et DEBEYRE (1912), LAGUESSE (1912), les LEWISS (1915), G. LEVI (1915), E. V. COWDRY (1914). D'après LAGUESSE et d'après COWDRY le vert Janus serait un colorant spécifique des mitochondries, mais, comme nous le verrons, ceci n'est pas absolu et le vert Janus peut colorer aussi plus rarement

(1) Pourtant il est curieux de noter que le fixateur de Benda était constitué par du Flemming fort, lequel liquide contient une proportion importante d'acide acétique. En réalité la résistance des mitochondries vis-à-vis de l'acide acétique est assurément variable et nous avons, pour notre part, observé leur conservation chez diverses plantes (Sélaginelle, *Elodea*) par le fixateur de Nawaschine qui est riche en acide acétique.

(2) Le vert Janus en coloration vitale peut être fréquemment réduit en rose (diéthyl-safranine), ou même complètement décoloré : ce serait, d'après PARAT (1928), la cause de beaucoup d'échecs dans la coloration du chondriome par ce colorant. D'après GUIL-LIERMOND et GAUTHERET (1939) le vert Janus pénètre dans les cellules de Levures où il est réduit à l'intérieur du cytoplasme en son dérivé rose d'une manière irréversible.



l'appareil vacuolaire et même parfois les dictyosomes golgiens. Chez les Végétaux les chondriosomes peuvent être colorés également en employant les mêmes colorants (COWDRY, 1917 ; P. DANGEARD, 1923 ; GUILLIERMOND 1923 ; Miss SOROKIN, 1938). GUILLIERMOND a signalé que les plastes aussi bien que les mitochondries se coloraient par le vert Janus B. Nous avons cependant montré dans différents exemples que les mitochondries se coloraient à l'exclusion des plastes et dernièrement SOROKIN dans l'*Allium Cepa* a noté que les chondriosomes se coloraient vitalement par le vert Janus B dans les cellules non lésées, tandis que les plastes restaient incolores. GUILLIERMOND (1937) a contesté ce résultat, mais il admet cependant que les plastes se colorent un peu plus lentement que les mitochondries. Il semble donc établi que les plastes diffèrent assez notablement des mitochondries dans leurs propriétés vis-à-vis des colorants vitaux (Voir encore SOROKIN, 1941).

Les opinions diffèrent quelque peu au sujet du caractère vraiment vital des colorations au vert Janus et autres colorants mitochondriaux. GUILLIERMOND (1923) et PARAT (1924) considèrent ces colorations surtout comme post-vitales. COWDRY (1914), cependant, a coloré des mitochondries par le vert Janus dans des leucocytes dont les mouvements amiboïdes et la phagocytose étaient conservés et BECKER (1933) a montré que la division cellulaire pouvait se poursuivre dans les cellules de *Tradescantia* colorées par le vert Janus B. Enfin récemment nous avons eu l'occasion de colorer vitalement les chondriosomes dans les poils aériens de la Courge, alors que la cyclose du protoplasme était conservée ; les plastes n'avaient pris aucune coloration. Cependant dans l'*Allium Cepa* il est exact qu'on peut obtenir la coloration des plastes par le vert Janus (1). D'autre part, dans cette plante, la coloration n'a lieu que dans les cellules à cyclose arrêtée, par conséquent dans des cellules à vitalité amoindrie, sinon altérée.

La coloration vitale élective du chondriome par le vert Janus et par quelques autres colorants (violet de méthyle, Dahlia) s'explique peut-être par la grande solubilité de ces colorants dans les lipoides.

En dehors de l'observation vitale directe ou avec l'aide de colorants vitaux, l'étude des mitochondries ne peut être entreprise qu'au moyen de fixations suivies de colorations. En général la conservation des mitochondries exige un mélange fixateur dépourvu d'acide acétique ou n'en renfermant qu'une faible proportion ; l'acide trichloracétique pourrait cependant être utilisé sans inconvénient (MASCRIÉ, 1929). Les principaux fixateurs employés pour conserver les mitochondries ont été le liquide d'Altmann, le mélange de Flemming appauvri en acide acétique (fixateur de Benda-Meves) ou complètement privé de cet acide, la formule IV de Regaud (mélange de formol-

(1) Les chloroplastes ont été parfois colorés par la rhodamine B. Chez l'*Eelodea densa* et l'*E. canadensis*, STRUGGER (1937) signale que ce colorant se fixe électivement sur les plastes de certaines cellules, tandis que dans d'autres cellules, les vacuoles peuvent se colorer d'une manière diffuse. Pour l'auteur cette coloration des chloroplastes serait le type d'une coloration vraiment vitale, dite « inturbante » parce qu'elle ne causerait aucun trouble durable dans les cellules. GUILLIERMOND et GAUTHERET (1940) ont récemment vérifié ce résultat ; mais, d'après eux, la rhodamine pourrait colorer également les chondriosomes et les leucoplastes. D'après STRUGGER (1938), la rhodamine B colore aussi le cytoplasme d'une façon diffuse, mais les mitochondries, plus colorées, ressortent. Le colorant est en solution probablement dans les lipoides du protoplasme, car sa répartition semble se superposer à celle des lipoides.



bichromate). Le liquide de Helly conserve aussi les mitochondries, mais assez souvent d'une manière infidèle. Au début, certains auteurs (particulièrement PENZA, 1910-1917) ont également utilisé les méthodes d'imprégnation de Golgi et de Cajal, ce qui les a conduits d'ailleurs à des résultats complexes comme de mettre en évidence des formations réticulées ; ces méthodes, qui n'ont rien de spécifique, ont pu entraîner des confusions (avec le vacuome en particulier) et il en est résulté l'idée qui a eu cours pendant quelque temps d'un chondriome pouvant affecter la forme d'un réseau, alors que l'état réticulé du chondriome est certainement très exceptionnel, dans la cellule végétale tout au moins.

Le choix d'un fixateur « pour mitochondries » n'est donc pas très grand : en dehors des méthodes anciennes d'Altmann, de Benda et de Meves, c'est presque toujours le mélange de Regaud qui est employé par les Botanistes avec ou sans « postchromisation » (1). Le formol du commerce, l'acide osmique, employés seuls, conservent parfois assez bien le chondriome, mais n'en permettent pas en général une bonne coloration.

### b) Rôle des mitochondries.

Vers 1910 et dans les années suivantes les cytologistes furent pris d'un engouement extraordinaire pour les mitochondries à tel point qu'on leur attribua toutes sortes de fonctions dans la cellule. C'est le cytologiste Fr. MEVES qui fut en partie responsable du rôle quasi universel attribué alors aux mitochondries. Etudiant les cellules de l'embryon de Poulet, MEVES (1908) avait cru voir que les chondriosomes présents en grand nombre dans les cellules jeunes sous forme de grains et de filaments, étaient à l'origine de toutes les différenciations dont ces cellules étaient le siège ultérieurement. Ainsi dérivait du chondriome les fibrilles musculaires, les neuro-fibrilles, les fibres du tissu conjonctif, etc. (2). Les produits de sécrétion eux-mêmes étaient envisagés comme dérivant des mitochondries présentes dans les cellules embryonnaires. Enfin les mitochondries auraient joué un rôle important dans l'hérédité dont elles pouvaient représenter le support matériel.

MEVES reprenait ainsi l'idée ancienne d'ALTMANN (1890) pour qui les bioblastes étaient le lieu de l'activité sécrétoire. Il combattait au contraire le point de vue de BENDA (1904) pour qui la transformation des mitochondries en grains de sécrétion n'apparaissait nullement démontrée.

(1) Les zoologistes employent beaucoup le fixateur de Champy et, dans plusieurs travaux récents, le fixateur de Benoît et de Tupa.

(2) L'idée d'une transformation directe de chondriocontes en myofibrilles a été soutenue principalement par DUESBERG (1910), mais les travaux ultérieurs, en particulier ceux de D'ANCONA et FUSI (1937) n'ont pas confirmé cette participation du chondriome à la genèse des fibrilles musculaires. Tout récemment pourtant LÉVI G. et CHEVRE-MONT. M. (1941) ont cru voir, dans des « explants » de muscles d'embryon de poulet, que les chondriocontes se transformaient en myofibrilles en subissant un changement marqué de leurs caractères optiques. Puisque, écrivent-ils, « les chondriocontes en train de se transformer en myofibrilles sont biréfringents et puisque cette propriété devient d'autant plus marquée que la différenciation des chondriocontes est plus avancée, il nous semble que la continuité matérielle entre les uns et les autres soit démontrée (*sic*) de façon incontestable ». La question appelle donc de nouvelles recherches.



Dans la cellule végétale également l'idée de MEVES trouva des défenseurs et divers cytologistes attribuèrent aux mitochondries un rôle élaborateur pour des substances variées (métachromatine, anthocyane, composés phénoliques, globules albuminoïdes des tubes criblés, essences). Les plastes (chloroplastes, amyloplastés) tirant d'autre part leur origine des mitochondries d'après les travaux de LEWITSKY, PENSÁ, GUILLIERMOND, on voit combien grand a pu paraître à un moment donné le rôle et l'importance du chondriome (1).

Depuis que les théories anciennes sur le rôle élaborateur universel du chondriome sont abandonnées, différents auteurs comme COWDRY (1926) ont attribué aux mitochondries une action de catalyse et, pour ce savant, elles agiraient par des actions de surface que pourraient expliquer leur grand nombre et leur petite taille. Malgré leur volume réduit, l'ensemble des mitochondries présente en effet une surface plus grande que la surface nucléaire.

Dans une série de travaux utilisant des méthodes très diverses, JOYET-LAVERGNE a soutenu l'opinion que le chondriome représentait plus spécialement le lieu des phénomènes d'oxydation-réduction dont la cellule est le siège. En 1929 il montre la présence, au niveau du chondriome, d'un corps, le *glutathion*, auquel les physiologistes attribuent un rôle important dans les oxydations cellulaires. Le glutathion est un composé suhydrilé renfermant le groupement — SH<sup>2</sup> ; il se reconnaît à la coloration rouge qu'il donne avec le nitroprussiate de Na en milieu ammoniacal. L'emploi des leuco-dérivés de divers colorants (bleu de crésyl, bleu de Nil, bleu de méthylène) conduit au même résultat, car ce serait sur le chondriome que ces leuco-dérivés seraient réoxydés, comme le témoigne l'apparition d'une coloration élective des chondriosomes. On peut encore faire pénétrer dans la cellule des sels cobalteux roses qui, au contact des mitochondries, se colorent en vert par suite de la formation de sels cobaltiques. Ce résultat serait dû au pouvoir de catalyse du chondriome.

Le chondriome apparaissant comme le lieu des oxydations-réductions, JOYET-LAVERGNE en conclut que cette formation joue un rôle important dans le phénomène respiratoire. Ce rôle résulterait de la collaboration entre deux constituants du chondriome, le glutathion et la vitamine A ou acide ascorbique. Ce dernier corps peut, en effet, être décelé au niveau du chondriome au moyen du réactif de Carr et Price (solution de trichlorure d'antimoine dans le chloroforme) qui donne une coloration bleue (1937) (2).

(1) Bien que les cytologistes aient renoncé à voir dans les mitochondries des agents universels d'élaboration et d'édification, et que le rôle élaborateur soit plutôt dévolu aujourd'hui aux plastés dans la cellule végétale et à l'appareil de Golgi dans la cellule animale, il n'en subsiste pas moins, dans des travaux isolés, diverses interprétations qui placent les mitochondries à l'origine de certaines différenciations. Certains faits seraient même en faveur d'une transformation des chondriotes en dictyosomes (DEHORNE, 1939). Le vitellus aurait une origine mitochondriale dans certains ovocytes (SOKOLSKA, 1931 ; RAM SARAN, D., 1939). Chez les Végétaux, G. da CUNHA (1937) admet la participation du chondriome à la sécrétion nectarifère chez le Ricin. HOCQUETTE (1936) attribue au chondriome un rôle dans la sécrétion chez le *Primula obconica*. Ce sont là des observations isolées et pour lesquelles, en général, de sérieuses réserves s'imposent.

(2) La réaction en question s'appliquant aussi au carotène, c'est-à-dire à la provitamine A, on doit s'attendre à ce que les plastés imprégnés de carotène donnent un résultat positif. On peut reprocher à JOYET-LAVERGNE de n'avoir pas suffisamment distingué les plastés et les mitochondries, dans la plupart de ses travaux.



## c) Les symbiotes.

Les mitochondries par leurs caractères morphologiques, leur petite taille, leur forme, ont une certaine ressemblance avec des Bactéries, aussi n'est-il pas très surprenant qu'il se soit trouvé des savants pour tenter d'établir un rapprochement entre les éléments du chondriome et les organismes bactériens. Bien mieux il s'est rencontré un physiologiste, PORTIER (1), pour conclure dans un livre intitulé *les Symbiotes* que les mitochondries n'étaient pas autre chose que des Bactéries vivant en symbiose dans les cellules. Dans cette opinion, toute cellule végétale ou animale aurait été en réalité le lieu d'une symbiose par suite de la présence constante à l'intérieur du cytoplasme de Bactéries symbiotes capables de s'y multiplier. Au moment où le livre de PORTIER voyait le jour, le rôle élaborateur du chondriome semblait général et parfaitement établi, aussi bien dans la cellule animale que dans la cellule végétale, de sorte que l'existence des fonctions variées attribuées aux chondriosomes semblait apporter un appui à la thèse du physiologiste français. A ce propos on doit rappeler qu'une idée analogue à celle de PORTIER avait déjà été envisagée autrefois pour les grains de chlorophylle ou chloroplastes dans lesquels certains auteurs avaient voulu voir des organismes étrangers, comme de petites Algues vertes vivant en symbiose.

L'idée de PORTIER, pour être valable, exigeait que les mitochondries extraites des tissus puissent être cultivées *in vitro* : or tous les essais tentés dans cette direction échouèrent. D'autre part divers auteurs ne tardèrent pas à montrer que les bactéries et les mitochondries possèdent des caractères histochimiques différents qui permettent de distinguer ces deux catégories d'éléments, même dans le cas où ils se trouvent, comme il arrive, réunis dans une même cellule. C'est ainsi que dans les nodosités des racines de Légumineuses, les Bactéries peuvent être distinguées des chondriosomes par leurs réactions vis-à-vis des fixateurs et des colorants : en général les Bactéries résistent aux fixateurs renfermant de l'alcool et de l'acide acétique, fixateurs qui détruisent au contraire le chondriome. L'emploi de colorants appropriés permet également de ne pas confondre les Bactéries et les chondriosomes rassemblés côte à côte dans le cytoplasme. J. DUESBERG et E. V. COWDRY (1923) ont obtenu des colorations simultanées des Bactéries et des mitochondries dans les tubercules radicaux des légumineuses et MILOVIDOV (1928) a décrit une méthode de coloration différentielle des Bactéries et des chondriosomes. Les Bactéries, d'autre part, étant plus lourdes que les chondriosomes, on peut, au moyen de la force centrifuge, les séparer en les amenant à se déplacer dans le sens de la force, tandis que les mitochondries demeurent sur place à l'intérieur du cytoplasme (MILOVIDOV, 1928).

Les mitochondries sont-elles toujours de même nature quels que soient les Organismes où on les rencontre ? Nous aurons à envisager ce point de vue

(1) ALTMANN (1890) avait émis une idée analogue (d'après MILOVIDOV, 1928) et WALLIN (1922), en Amérique, indépendamment de PORTIER, a fait la même hypothèse qui n'a pas trouvé beaucoup de créance auprès des biologistes.



ailleurs (p. 91, 92), mais nous pouvons déjà dire que la constitution chimique de ces éléments n'est sans doute pas uniforme, car leur résistance vis-à-vis de certains fixateurs se montre variable suivant les tissus ou suivant les plantes où on les observe. En particulier leur résistance vis-à-vis de l'acide acétique semble varier dans de fortes proportions.

#### d) Pathologie du chondriome, sa néoformation.

Les mitochondries comptent parmi les éléments les plus fragiles de la cellule. On ne peut les observer avec leurs formes caractéristiques (bâtonnets, filaments) que dans les cellules en bon état. Divers auteurs comme GUILLIERMOND (1919), FAURÉ-FRÉMIET, COWDRY, les LEWISS ont noté les transformations que subissent les mitochondries sous l'influence de divers facteurs (eau distillée, milieux hypo et hypertoniques, acides et bases, etc.). Ces études ont montré que l'action de l'eau distillée ou des milieux hypotoniques provoquaient le gonflement des mitochondries puis leur transformation en vésicules (phénomène dit de *cavulation*) ; les vésicules provenant de la transformation des mitochondries sont sphériques, avec une paroi distincte et un centre clair ; si l'action est prolongée, les vésicules finissent par éclater et leurs débris, résolus en granules, se dispersent dans le cytoplasme

Les auteurs ont noté l'aspect alvéolaire, spumeux, que prend le cytoplasme dans une cellule altérée par un contact prolongé avec l'eau distillée. Cet aspect résulte de la transformation des mitochondries en grosses vésicules pressées les unes contre les autres. Une telle cellule est nécrosée, morte, sans espoir de retour. Par contre, si l'altération du chondriome a été moins accentuée, on peut assister à une reprise de la vitalité cellulaire, comme l'ont montré des observations que nous avons faites récemment sur les poils aériens de *Cucurbita Pepo* (1941) : on peut obtenir dans certains cas la survie d'une cellule qui, par ce moyen, a été privée entièrement de son chondriome. Ces observations conduisent également à montrer la possibilité, dans certaines conditions, d'une néoformation des mitochondries : en effet, on peut priver une cellule de ses chondriosomes en faisant agir sur elle de l'acide acétique dilué jusqu'à ce que le chondriome soit entièrement vésiculisé ou lysé ; or, une cellule ainsi traitée peut survivre, lorsqu'on la soustrait à l'action de l'acide acétique et elle peut reformer des mitochondries qui semblent bien être produites *de novo* à l'intérieur du cytoplasme (P. DANGEARD, 1941-1942).

Ces expériences semblent donc bien prouver que les mitochondries sont susceptibles de se former *de novo* dans la cellule et ne proviennent pas toujours de mitochondries préexistantes. Cette néoformation, établie dans des conditions expérimentales, peut être supposée avec vraisemblance pouvoir se produire dans les circonstances habituelles de la vie cellulaire. Nous admettons donc, comme très probable que des mitochondries peuvent se former directement à l'intérieur du cytoplasme, particulièrement dans les cellules jeunes et que c'est là, sans doute, le mode normal de formation de ces élé-



ments. Cette manière de voir s'oppose sans doute encore à l'opinion d'une majorité de cytologistes, mais il ne faut pas oublier cependant qu'il y a toujours eu des partisans d'une néoformation des mitochondries à l'intérieur du cytoplasme (FAURÉ-FRÉMIET, les LEWISS, SPEK, etc.) ; ces auteurs n'avaient pas apporté, il est vrai, de preuves décisives en faveur de leur opinion ; il convient de rappeler également que LEWITSKY et ses élèves avaient décrit l'apparition des chondriosomes sous forme de granulations d'abord presque indistinctes et se différenciant peu à peu à l'intérieur du cytoplasme. C'est bien l'idée que l'on doit se faire, d'après nous, du mode de naissance des mitochondries et c'est bien ainsi que nous les avons observées dans les cellules au cours de leur néoformation.

Le fait que les mitochondries peuvent prendre naissance et se différencier dans le cytoplasme, dans certaines circonstances, à la suite d'une néoformation ne s'oppose nullement à la possibilité reconnue pour ces éléments de se multiplier par division d'éléments préexistants. La néoformation des mitochondries pourrait être limitée à certains stades de l'évolution cellulaire et elle pourrait caractériser plus spécialement les cellules jeunes.

## II. — LE PLASTIDOME

Les plastes sont connus depuis longtemps comme constituants des cellules végétales, tandis que nous avons vu que la découverte des mitochondries était relativement récente. L'ensemble des plastes a été désigné sous le nom de *plastidome* (P. A. DANGEARD, 1919). Autrefois le terme de *leucite*, dû à Van TIEGHEM (1882), était souvent employé, surtout par les botanistes français, qui désignaient les « grains de chlorophylle » des cellules vertes sous le nom de *chloroleucites*. Le mot de *plastide* (SCHIMPER, 1882), assez peu usité aujourd'hui, est encore synonyme du terme de *plaste* qui fut employé, dès 1884, par STRASBURGER et repris ensuite comme synonyme de *leucite* et de *plastide*, par les zoologistes PRENANT, BOUIN et MAILLARD (1904).

Les plastes sont surtout caractéristiques de la cellule végétale où leur présence est liée à la production de la chlorophylle et de l'amidon, substances essentielles du métabolisme, tandis que la cellule animale paraît dépourvue de ces éléments (1). Formés par un complexe lipoprotéïdique comme les mitochondries et le cytoplasme (2), les plastes se multiplient à l'intérieur des

(1) Les *plastes* décrits parfois par les zoologistes dans la cellule animale ne semblent pas correspondre à ceux des Végétaux : ainsi les *protéoplastes*, observés par NOEL dans les cellules hépatiques. Quant aux Champignons incolores ils sont généralement considérés comme n'ayant pas de plastes, mais seulement des chondriosomes. Nous verrons dans quelle mesure cette opinion est assurée.

(2) Des essais ont été tentés en vue de préciser la constitution chimique des plastes : d'après NOACK (1942) les protéines des chloroplastes contiendraient un peu de phosphore, contrairement à celles du cytoplasme ; enfin, d'après MENKE, les chloroplastes contiendraient des acides nucléiques. LIEBICH et NOACK (1941) ont, d'autre part, réussi à isoler les chloroplastes des feuilles d'Epirard au moyen de la centrifugation ou par précipitation par le sulfate d'ammonium et ils ont constaté leur grande richesse en fer : ils renfermeraient en effet 66 p. 100 du fer contenu dans les feuilles vertes. Les phosphatides et les stérols ne joueraient pas un rôle aussi important qu'il est admis habituelle-



cellules par division et leur origine paraît être toujours aux dépens de plastes préexistants. Formant un ensemble autonome, pour beaucoup d'auteurs, dérivant des mitochondries pour d'autres et par conséquent se rattachant au chondriome, les plastes ont surtout été bien étudiés autrefois dans un ouvrage fondamental de SCHIMPER (1885). Depuis cette époque, la découverte des mitochondries a donné une nouvelle impulsion aux travaux sur le cycle évolutif des plastes, mais elle a enregistré également de nombreuses discussions qui devront être envisagées dans un chapitre spécial.

Les plastes sont très variés, ce qui oblige à en distinguer plusieurs sortes dont les plus importants sont les *chloroplastes* et les *chromoplastes* qui sont colorés, les *leucoplastes* et les *amyloplastes* qui sont incolores ; enfin des *protoplastes*, des *lipidoplastes* et des *oléoplastes* peuvent être distingués dans certains cas.

### a) Les chloroplastes.

Chez les Végétaux colorés en vert, dans les organes verts, nous trouvons des plastes imprégnés par la chlorophylle et les pigments associés : ce sont des *chloroplastes*. Les formes les plus communes des chloroplastes sont celles d'un disque, d'une sphère, d'un grain ou d'un fuseau, par exemple dans la plupart des Phanérogames, des Fougères et des Mousses ; cependant d'autres formes ne sont pas rares comme dans les prothalles d'Osmonde où les plastes ont un contour polygonal, dans les feuilles de *Mnium rostratum* où les plastes sont en plaquettes à contour très irrégulier (fig. 20 A). La forme des chloroplastes serait susceptible de changer dans certains cas d'une manière assez rapide et l'on a signalé des exemples de déformations amiboïdes chez des plastes chlorophylliens (SAUVAGEAU chez les prothalles de *Laminaria*, PETERLER, 1930, chez les Diatomées), mais ce sont des cas relativement exceptionnels.

Le pigment vert semble imprégner totalement et d'une manière continue la substance du plaste et il est rare qu'on ait signalé la présence dans certains chloroplastes de régions colorées et de régions incolores : cependant GUILLIERMOND a décrit des chloroplastes possédant une sorte de prolongement incolore et nous avons récemment observé, dans le *Listera ovata*, des chloroplastes dans lesquels la chlorophylle n'occupait qu'une partie du plaste, irrégulière ou de forme étoilée, l'ensemble du plaste prenant, de ce fait, l'apparence d'une petite algue verte pourvue d'un chromatophore comme dans une *Chlorelle* (1).

En même temps qu'ils élaborent des pigments, les plastes produisent aussi fréquemment de l'amidon. Leur taille est assez variable, non seulement d'une plante à l'autre, mais dans les organes d'une même plante. Dans l'*Elodea canadensis*, les plastes discoïdes des feuilles adultes ont un diamètre

ment, comme matériaux de la structure et, parmi les lipides extraits des chloroplastes de l'Épinard les graisses neutres seraient prédominantes (MENKE, W. et JACOB E., 1942). Voir aussi pour la constitution chimique des chloroplastes GRANICK (1938) et GALSTON (1943).

(1) Nous faisons abstraction pour l'instant de la structure « avec grana » dont il sera question plus loin. La discontinuité, dont il s'agit ici, entre régions vertes et régions non vertes des chloroplastes est d'un autre ordre que celle créée par la présence des *grana*.



moyen de 3 à 4  $\mu$ , ce qui les place fort au-dessus des plus grosses mitochondries ; mais, dans les très jeunes feuilles, les chloroplastes sont en forme de fuseaux faiblement colorés dont la taille se rapproche de celle des chondriosomes.

Les chloroplastes se multiplient par division, ainsi qu'on peut le constater assez facilement dans l'*Elodea canadensis* ou dans une Mousse, comme le *Mnium undulatum* : on observe en effet que certains plastes présentent la

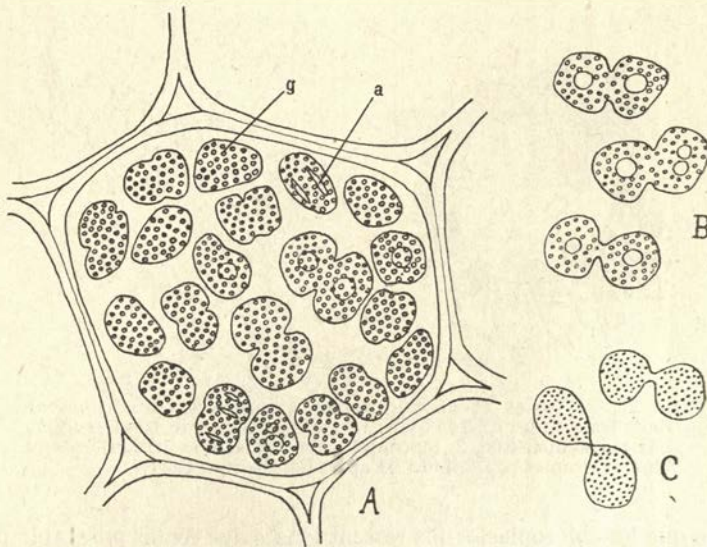


FIG. 20. — A, *Mnium rostratum*, cellule d'une feuille montrant les chloroplastes et leur structure. B, trois stades de la division d'un chloroplaste. C, *Atrichum undulatum*, deux stades de la division d'un chloroplaste par étranglement, a, amidon ; g, grana  $\times$  2.500.

forme de disques étranglés en leur milieu. Peu après, l'étranglement s'accroît jusqu'à produire la séparation complète de deux plastes nouveaux sensiblement égaux. Cette division par étranglement se produit, même si le chloroplaste est en même temps producteur d'amidon. La division est parfois inégale, comme nous l'avons observé, toujours dans l'*Elodea*, mais dans les cellules marginales des feuilles. Dans ce cas, la division peut être comparée à un bourgeonnement. La division inégale s'observe encore dans les chloroplastes des poils de Courge : ce mode de division est donc peut-être assez fréquent, bien que les ouvrages classiques l'ignorent.

La division des plastes peut encore s'effectuer par un procédé légèrement différent : ainsi dans le Lis blanc, fig. 21), d'après EMBERGER (1927), les plastes se coupent en deux, par une scission transversale, sans présenter de formes en haltères : une ligne claire très mince apparaît d'abord dans la région médiane du plaste, qui va se diviser, puis cette ligne s'accroît jusqu'à devenir une coupure entre deux demi-portions qui se séparent. Il y a probablement des intermédiaires entre ce procédé et le précédent. Dans le



cas du *Lis blanc* les plastes-fils s'isolent immédiatement l'un de l'autre sans garder entre eux de communication et il en est de même dans un *Mnium* comme le *M. rostratum* (fig. 20 p.) dont les plastes se divisent par un étranglement en forme de rainure étroite et profonde; dans l'*Elodea*, dont les chloroplastes en division prennent une forme en sablier, la séparation des plastes-fils se produirait à la suite de l'étirement d'une partie amincie qui finirait par se rompre en son milieu (GUILLIERMOND, 1933). Si ce dispositif s'exagère

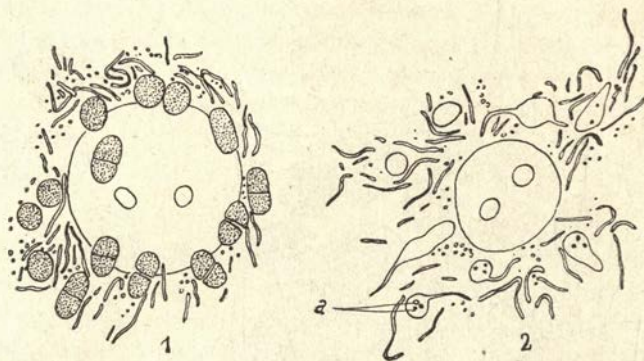


FIG. 21. — Plastes et chondriosomes groupés autour du noyau dans les cellules du *Lis blanc* : 1, les plastes se divisent en deux par cloisonnement ; 2, leucoplastes de formes très irrégulières et chondriosomes ; a, amidon (D'après EMBERGER, 1927).

il arrive que les chloroplastes-fils restent longtemps réunis ensemble par un tractus comme cela a été signalé par SCHERRER (1915) dans l'*Anthoceros Husnoti* ; enfin, si la division des chloroplastes continue à se poursuivre, sans qu'il y ait séparation effective des produits de cette division, il pourra se former une chaîne de chloroplastes reliés les uns aux autres par de fins prolongements ; c'est le cas des Sélaginelles où le phénomène a été étudié par différents auteurs (HABERLANDT, EMBERGER). Le mode de production de ces chaînes est donc dû à une série de divisions incomplètes d'un plaste primitivement unique par cellule, les divisions ayant lieu toujours dans le même sens. Il existe également chez les Mousses des exemples de chloroplastes qui semblent réunis entre eux par de fines anastomoses et l'on peut se demander dans quelle mesure les formations filamenteuses décrites par BORESCH (1914) dans les cellules des Muscinées (*Funaria*, *Fontinalis*, etc.) se rattachent à de pareilles structures. Leur étude mériterait d'être reprise.

La division des plastes, de toutes façons, procède avec lenteur et elle a lieu surtout pendant la nuit. On pense que parfois la division d'un chloroplaste pourrait demander plusieurs jours et, dans ces conditions, il devient difficile de suivre pas à pas les étapes de ce phénomène.

Les chloroplastes se divisent en général sans aucune régularité et sans lien direct avec la cytotinèse ; cependant, chez des Algues et chez certaines Bryophytes, la division des plastes peut s'effectuer très régulièrement chaque fois



que la cellule se partage en deux : il en est ainsi dans l'*Anthoceros* où SCHERRER (1915) a montré que le chromatophore unique de la cellule apicale se scindait en deux avant la division du noyau de cette même cellule et, dans le tissu sporogène, on voit également chaque plaste se bipartir immédiatement avant la division nucléaire. Des faits analogues s'observent au cours de la sporogénèse des Mousses, par exemple chez les Polytrics (WEIER, 1931) et aussi dans le méristème de la tige des Sélaginelles (voir p. 75).

Chez les Plantes supérieures c'est seulement dans le tissu sporogène et en rela-

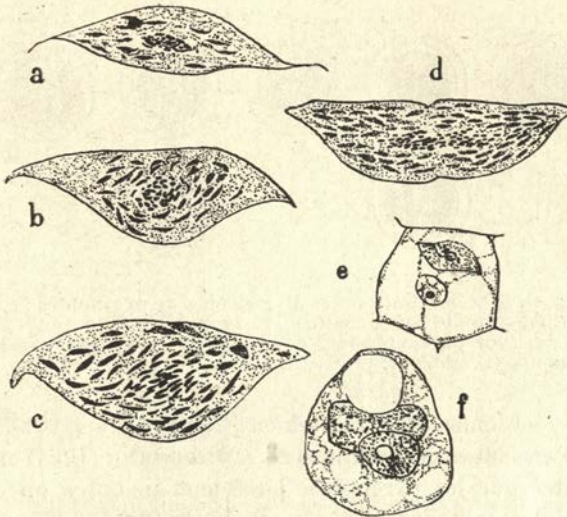


FIG. 22. — Différents aspects des chloroplastes chez un *Anthoceros* : a, b, c, chloroplastes avec pyrénoides plus ou moins complexes ; d, début de la division d'un chloroplaste ; e, chloroplaste dans une cellule méristématique ; f, cellule-mère de spore renfermant un seul plaste très gros accolé au noyau (D'après Mc ALLISTER, 1914).

tion avec les divisions méiotiques dans les anthères qu'on a signalé un groupement caractéristique des plastes autour des noyaux en prophase particulièrement chez les Gymnospermes et chez les Dicotylédones.

Chez les Algues les chloroplastes sont généralement plus complexes que chez les Plantes Supérieures : désignés alors sous le nom de *chromatophores*, ils peuvent atteindre une taille assez considérable et présentent souvent des régions différenciées autour desquelles s'accumulent les grains d'amidon et qu'on appelle des *pyrénoides*.

Les pyrénoides, très répandus chez les Algues, sont des régions du chromatophore spécialisées morphologiquement et physiologiquement. En dehors des Algues on les signale seulement chez l'Hépatique *Anthoceros* où leur structure se révèle assez complexe (1) (Mc ALLISTER, 1931) (fig. 22). Chez

(1) Le pyrénotide des *Anthoceros* n'est pas homogène, mais formé d'un amas dense de 25 à 300 corps discoïdes ou fusiformes qui donnent les réactions des protéines ; pendant la photosynthèse certains de ces corps se transformeraient directement en grains d'amidon.



les Algues la structure des pyrénoides est également parfois compliquée et d'après les travaux de CZURDA (1928), GEITLER (1926), CHADEFAUD (1935), etc., on pourrait la schématiser ainsi : la partie centrale du pyrénouïde, constituant sa partie fondamentale, consisterait en un corps de nature plastidiale le *pyrénophore* (chromophobe) supportant un ou plusieurs éléments de nature protéique, les *pyrénosomes* (chromophiles), tandis que la partie externe serait formée par une enveloppe de plaques amylacées élaborées

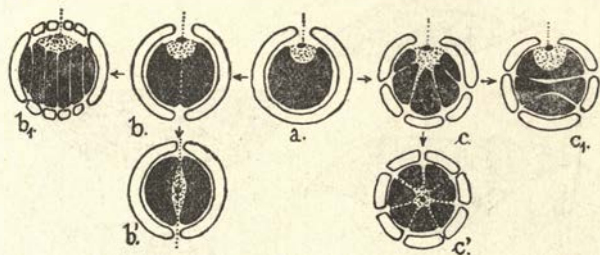


FIG. 23. — Systématisation des divers types de pyrénoides : a, type ombilicé simple fondamental ; b, type bilenticulaire ; b' type zoné ; c, type polypyramidal ombilicé ; c', type polypyramidal globuleux (D'après CHADEFAUD, 1941).

rées par les pyrénosomes. Plus récemment, CHADEFAUD (1941) reprenant et développant d'anciennes observations de ZIMMERMANN (1924) et de KNIGHT (1928) a montré que les pyrénoides possèdent en outre un ou plusieurs grains sidérophiles assimilables à des centrioles (fig. 23) : ce seraient des « grains cinétiques » ou *cinétosomes* doués de continuité génétique. Finalement un pyrénouïde typique comprendrait les régions suivantes : un ou plusieurs centrioles plastidiaux auxquels se rattacheraient un pyrénophore avec un ou plusieurs pyrénosomes développés autour des centrioles ; enfin, le cas échéant, une enveloppe amylacée. L'existence de pyrénoides à structure complexe donne aux chromatophores des Algues un caractère dont il faudra tenir compte pour juger de la nature véritable des plastes et de leur évolution phylogénétique (voir p. 121). Les pyrénoides peuvent se multiplier par division, ou bien se former *de novo*, en certains points des chromatophores.

La forme des chromatophores dans le groupe des Algues varie beaucoup : il s'agit parfois de longs rubans, pliés en gouttière et aux bords festonnés (*Spirogyra*), ou plus souvent de bandelettes ou de plaques, perforées ou non (*Ulothrix*), de réseaux compliqués (*Urospora*, *Cladophora*, *Ædogonium*) (fig. 24). A la chlorophylle s'ajoutent, chez les Algues rouges et brunes, des pigments surnuméraires qui masquent la couleur verte habituelle.

Chez les Algues la chlorophylle persiste en général pendant tout le cycle évolutif, sauf dans des cas exceptionnels (rhizoïdes, cellules incolores des poils, organes reproducteurs mâles, anthéridies des Fucaées, etc.). Au contraire, dans les Plantes Supérieures, la chlorophylle fait défaut dans des



organes entiers tels que les racines, les tubercules, les rhizomes, certains organes floraux, des épidermes et des méristèmes. Les plastes existent cependant d'une manière constante dans les organes incolores où ils reçoivent le nom de *leucoplastes*. Dans les plantes parasites et saprophytes, où la chlorophylle est rare ou absente dans les organes aériens, les chloroplastes peuvent être remplacés par des chromoplastes (Orobanches) ou par des amyloplastes (*Lathræa*).

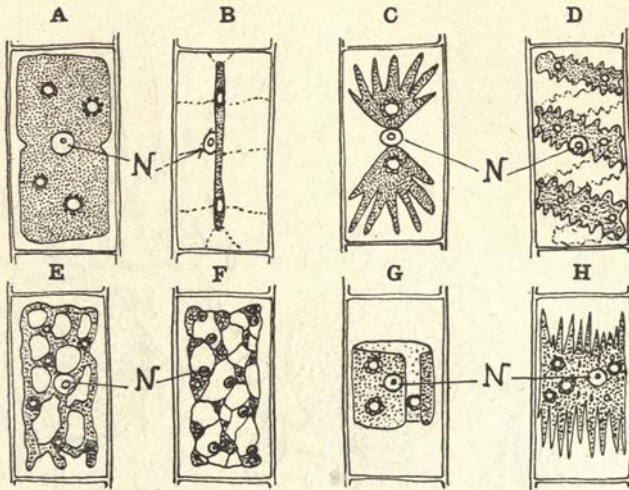


FIG. 24. — Schémas de quelques types de chromatophores rencontrés chez les Algues : A, B, *Mougeotia* ; C, *Zygnema* ; D, *Spirogyra* ; E, *Ædogonium* ; F, *Cladophora* ; G, *Ulothrix* ; H, *Draparnaldia*.

### b) Les leucoplastes et les amyloplastes.

Les leucoplastes peuvent conserver la même forme et apparence que des chloroplastes, par exemple être discoïdes ou globuleux (cellules épidermiques de *Tradescantia*, Orchidées, rhizomes de certains *Iris*, albumen de Ricin), ou bien être rubanés ou filamenteux (*mitoplastes*). C'est sous ce dernier aspect qu'ils se présentent notamment dans les cellules épidermiques des écailles du bulbe d'oignon, dans les cellules des jeunes feuilles ou des jeunes pétales d'*Iris* et de Tulipe (fig. 25) (1). Ces mitoplastes ressemblent alors beaucoup à des chondriosomes filamenteux (chondriocontes), mais se distinguent cependant nettement par leur taille plus élevée. Leur forme est souvent modifiable dans la cellule vivante, ce qui conduit à leur attribuer une certaine plasticité ; parfois même ils se ramifient irrégulièrement (fig. 25).

(1) Ce sont eux qui ont été décrits d'une manière détaillée par GUILLIERMOND sous le nom de chondriocontes. Il semble bien que ce savant ait donné à ces leucoplastes filamenteux des épidermes de Monocotylédones une importance quelque peu exagérée, car ces formes filamenteuses des plastes sont, malgré tout, exceptionnelles chez les Végétaux. Dans les épidermes âgés où on les observe, on peut les considérer comme des états dégradés du plastidome.



Les leucoplastes peuvent être dépourvus de tout rôle élaborateur apparent ou bien ils sont le siège d'une élaboration d'amidon : ce sont alors des *amyloplastes* (1). La formation d'amidon dans les plastes a été décrite de la façon suivante dans le tubercule de pomme de terre (GUILLIERMOND, 1914). Dans cet exemple, l'amidon prend naissance à l'intérieur de très petits plastes granuleux qui grossissent beaucoup en même temps que le grain d'amidon formé. A la fin de l'amylogénèse le plaste se réduit à une mince

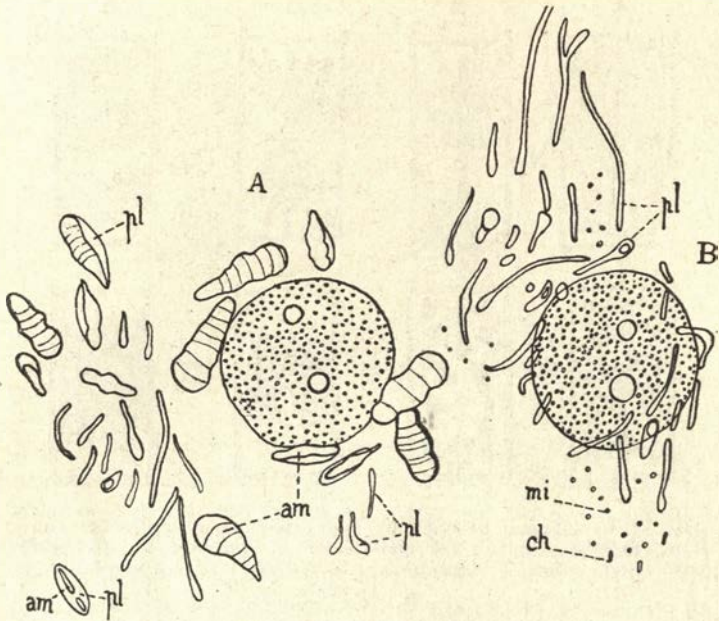


FIG. 25. — Amyloplastes et leucoplastes autour du noyau dans les cellules épidermiques des écailles bulbaires de *Tulipa* sp. Dans la figure de gauche (A) on assiste à la digestion de l'amidon dans les amyloplastes, tandis que dans la figure de droite (B) l'amidon a disparu et les amyloplastes ont été remplacés par des leucoplastes : *pl*, plastes ; *am*, amidon ; *ch*, chondriosomes ; *mi*, microsomes  $\times 1.200$ .

écorce entourant un volumineux grain d'amidon formé à son intérieur. La forme spéciale des grains d'amidon complètement formés, avec leur hile excentrique, s'expliquerait par la situation du plaste qui conserve une épaisseur normale d'un côté seulement, là où se fait un dépôt d'amidon par couches successives assez épaisses, tandis que de l'autre il se réduit considérablement jusqu'à devenir indistinct. Cependant, d'après GUILLIERMOND (1912), les grains d'amidon adultes de la Pomme de terre, dans les assises périphériques du tubercule, conserveraient une mince calotte, reste du leu-

(1) On n'admet plus aujourd'hui que l'amidon puisse se former, au moins chez les Végétaux supérieurs, autrement que dans les plastes. L'idée de BELZUNG (1887) que l'amidon peut naître directement dans le protoplasme et que les leucocytes verts peuvent se différencier aux dépens de grains d'amidon a été réfutée par SCHIMPER dans une controverse célèbre.



coplaste élaborateur et, pendant la germination du tubercule, cette calotte s'épaissirait et deviendrait un chloroplaste après résorption de l'amidon.

Parfois aussi, l'amidon au lieu de se produire à l'intérieur de petits leucoplastes granuleux, comme dans la Pomme de terre, est élaboré en un point quelconque d'un mitoplaste, par exemple en son milieu ou à une de ses extrémités (fig. 26). Ces différentes manières d'être s'observent particulièrement bien dans les racines de nombreuses plantes comme le Ricin, le



FIG. 26. — Développement des amyloplastés et formation de l'amidon : a, dans le *Lathraea clandestina* ; b, dans la tige d'*Elodea canadensis* ; c, dans les cotylédons de *Vicia Faba* avant maturation de la graine (dans un gros grain d'amidon l'écorce plastidaire s'est détaché en partie sous l'action du fixateur) ; d, dans les cotylédons de *Pisum sativum* avant maturation ; e, dans un jeune tubercule de Pomme de terre (Prép. fix. et color.  $\times 1\ 200$ ).

Haricot, la Courge où GUILLIERMOND (1912) a précisé le mode de formation de l'amidon dans des recherches classiques. Cependant les descriptions de ce savant s'appliquent, d'après nous, non à des mitochondries, mais à des amyloplastés de formes variées. Il est également facile de suivre tous les stades de l'amylogénèse et de la transformation de petits leucoplastés en amyloplastés dans les graines en voie de maturation des Légumineuses (Pois, Haricot, Fève) (fig. 26) L'endosperme du *Ginkgo* constitue également un objet très favorable à l'étude de l'amylogénèse.

Les amyloplastés ne sont donc rien d'autre que des leucoplastés produisant de l'amidon à leur intérieur. Au cours de cette élaboration, le plaste se réduisant le plus souvent à une couche extrêmement mince, sauf d'un côté où il conserve une épaisseur notable, il en résulte que le grain d'amidon prend ordinairement une forme ovale allongée avec un hile excentriquement placé. Cette forme est de beaucoup la plus fréquente et on la rencontre dans les grains d'amidon de Pomme de terre, de *Canna*, d'*Iris*, etc. Lorsque le grain d'amidon est complètement formé et qu'il a atteint sa taille définitive,



il devient parfois difficile de reconnaître l'existence du plaste élaborateur, lequel peut être réduit à une sorte d'enveloppe d'une extrême minceur : ce sont des cas semblables qui ont pu faire croire que l'amidon était formé parfois directement à l'intérieur du protoplasme. Cependant, la plupart du temps, comme cela se voit très bien dans les Iris, et aussi dans la Pomme de terre ou le Haricot, le plaste présente latéralement un bourrelet plus ou moins saillant qui semble à première vue isolé, mais qui se relie en réalité à une fine pellicule plastidaire faisant le tour du grain d'amidon. Faute d'observer ce bourrelet, il serait facile de méconnaître l'existence d'un revêtement plastidaire autour des plus gros grains d'amidon dans la Pomme de terre et ailleurs. Dans le rhizome d'Iris et d'un certain nombre d'autres plantes, on constate d'ailleurs une très grande fragilité du leucoplaste élaborateur qui, au contact de l'eau ou d'un milieu hypotonique, se résoud immédiatement en granulations.

On a cité des cas où, après une phase élaboratrice, le plaste pouvait retourner à l'état de leucoplaste une fois l'amidon résorbé, mais on ignore si le fait est général : il semble probable que, dans la majorité des cas, les amyloplastés finissent par dégénérer et par se détruire après avoir produit de gros grains d'amidon ; ils peuvent ensuite sans doute être suppléés par de petits leucoplastes restés jusque-là indifférenciés. La digestion des grains d'amidon paraît s'effectuer dans la cellule suivant deux modes principaux : tantôt le grain d'amidon se réduit peu à peu par une dissolution qui semble s'effectuer en surface et n'altère pas la forme générale du grain (fig. 26) ; tantôt l'amyolyse se manifeste en profondeur par des crevasses et au moyen d'une corrosion interne qui tend à évider progressivement l'intérieur en respectant longtemps les couches superficielles ; le grain ne paraît pas avoir diminué de taille alors que le processus de digestion est déjà fort avancé. Le premier mode a été décrit dans le tubercule de Pomme de terre et dans les écailles bulbaires du Lis blanc ; il s'observe aussi dans les écailles bulbaires des Tulipes (fig. 26) ; il semble permettre la régénération du plaste. Le deuxième mode est celui qui est très général dans les tissus de réserve des graines en voie de germination comme le Pois ou le Haricot et il semble lié le plus souvent à une destruction du plaste qui n'est pas régénéré.

Lorsque l'amidon, enfin, est élaboré à l'intérieur des chloroplastes, ce qui est très fréquent, l'évolution est tout à fait semblable à celle qui se produit dans un amyloplaste : après élaboration d'un grain d'amidon volumineux, le chloroplaste peut se réduire à une mince calotte colorée en vert et placée excentriquement. Il semble aussi qu'après élaboration de l'amidon le plaste vert puisse être régénéré.

L'amylogénèse dans les chloroplastes suit exactement les mêmes règles que dans les leucoplastes : le chloroplaste amylofère peut donc, suivant les cas, être uni- ou pluriloculaire. Chez les Mousses, chaque chloroplaste est capable souvent de produire un nombre élevé de grains d'amidon distincts (plusieurs dizaines) ; le stroma du plaste apparaît donc alors comme un réseau entourant de nombreuses logettes dans chacune desquelles se forme un grain d'amidon.



La forme des grains d'amidon de réserve, chez les Végétaux, est très variable, de même que leur taille. Pourvus d'un hile plus ou moins apparent et de stries concentriques plus ou moins visibles, ils sont tantôt sphériques ou ovoïdes, tantôt à contours polygonaux, simples ou composés. La forme en navette en écuelle ou en disque n'est pas rare non plus, en particulier chez les Mousses. Le grain d'amidon possède une structure microscopique et submicroscopique complexe, bien mise en évidence par les études en lumière polarisée: elle paraît être du type sphéro-cristallin. La croissance du grain d'amidon semble s'effectuer d'autre part grâce à l'apposition de couches successives à sa surface; cependant certains auteurs (WIELER) sont partisans d'un accroissement par intussusception.

### c) Les chromoplastes.

Dans les organes dont la teinte n'est plus le vert, mais le jaune ou le rouge, les chloroplastes sont remplacés par des plastes colorés particuliers auxquels s'applique le nom de *chromoplastes*: ils dérivent en général de chloroplastes qui ont subi une évolution spéciale et dans lesquels le pigment assimilateur a disparu pour faire place aux pigments carotinoïdes. En réalité, il existe toutes les transitions entre des chloroplastes assimilateurs typiques et les chromoplastes, et même certains plastes verts peuvent parfois montrer à leur surface de petites gouttelettes liquides teintées en rouge par un carotinoïde dissous; à ces plastes de caractère intermédiaire on donne le nom de *chloro-chromoplastes* (SAVELLI, 1937). Les chloro-chromoplastes sont particulièrement répandus dans le groupe des Monocotylédones et ils sont plus fréquents chez les Végétaux des pays chauds et secs (1). Cette apparition du carotène sous forme de petites granulations à la surface des plastes est en relation avec la présence de petites gouttes de lipides dans lesquelles le pigment se dissout (lipochrome). Les chloro-chromoplastes sont fréquents également dans les *Chara* et dans les Algues vertes et rouges. Chez les Floridées, le pigment carotinién peut affecter la forme, non de gouttelettes ou de grains, mais de bâtonnets ou d'aiguilles entrecroisées et colorées en rouge orangé. Ce serait l'une des causes de l'iridescence observée chez diverses Floridées (P. DANGEARD, 1940).

Les chromoplastes proprement dits se développent abondamment dans certaines fleurs colorées en rouge ou en jaune, dans les fruits, dans les feuilles à l'automne et dans certains tubercules comme la racine de Carotte. La structure des chromoplastes et leurs caractères ont été étudiés autrefois par SCHIMPER (1885) et surtout par COURCHET (1888) qui les appelait des chromoleucites. Plus récemment, ils ont fait l'objet d'études détaillées de la part de GUILLIERMOND (1919).

C'est à SCHIMPER que l'on doit d'avoir établi d'une manière certaine la parenté des corps colorés des fleurs et des fruits (chromoplastides) avec les autres plastides. D'après ce savant, les chromoplastides comportent un substratum protéique supportant soit un pigment amorphe, soit des granules

(1) Il est à noter que des chromatophores verts avec des granulations ou des gouttelettes d'un rouge carmin avaient déjà été signalés par SCHIMPER dans l'*Alce verrucosa*.



de pigments, soit encore de véritables cristaux pigmentaires. Les chromoplastes peuvent dériver soit de leucoplastes incolores, soit de chloroplastes ayant perdu leur pigment vert. Etant donné cette différence d'origine et le fait que les pigments des chromoplastes sont des caroténoïdes divers (xanthophylle, carotène, lycopène), on s'explique la variété des formes et des aspects présentés par les chromoplastes. C'est ainsi que dans le fruit de la Tomate et dans la racine de Carotte, les chromoplastes se présentent comme

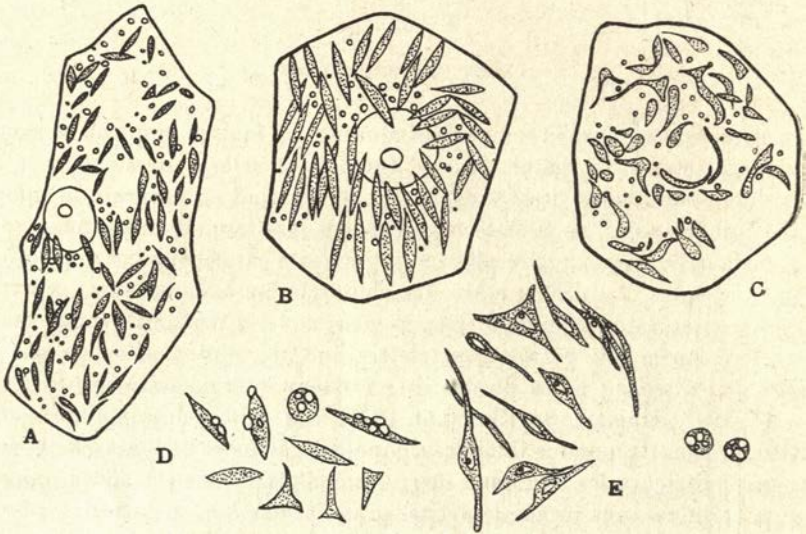


FIG. 27. — Les chromoplastes dans les fleurs et dans les fruits : A, fleur de glaïeul ; B, fleur d'*Amaryllis lutea* ; C, pétale d'une fleur de Courge ; D, épiderme d'un pétale de *Tropaeolum majus* ; E, épicarpe du fruit de *Lycium barbarum* ; d'après GUILLIERMOND.

des aiguilles cristallines, des plaques, ou même des rubans contournés ; ces aiguilles cristallines sont englobées par le stroma protéique du plaste, lequel d'ailleurs, peut devenir plus ou moins indistinct dans les cellules âgées. Alors que le pigment rouge ou orangé des chromoplastes se présente souvent sous la forme de cristaux aux formes diverses, le pigment jaune imprègne le plus souvent les plastes d'une manière uniforme ; ceux-ci conservent alors une forme normale arrondie ou rubanée (fig. 27).

En se fondant sur la nature du pigment, amorphe ou cristallisé, COURCHET a distingué plusieurs catégories de chromoplastes ; une complication résulte de la présence fréquente, dans les chromoplastes, de cristaux protéiques surajoutés. Il existe d'ailleurs tous les intermédiaires possibles entre les diverses sortes de chromoplastes et, dans certains cas, on peut observer sur un même plaste un pigment jaune diffus et un pigment rouge à l'état de cristaux (GUILLIERMOND).



#### d) Les autres catégories de plastes.

Plus différents des chromoplastes sont les *éleochloroplastes*, plastes élaborant des stérines, découverts par SAVELLI (1933) chez certaines Cactées et pour lesquels M<sup>lle</sup> J. MANUEL (1936) propose le nom plus approprié, semble-t-il, de *stérinochloroplastes* (1). Ces plastes élaborent des globules de nature lipoïdique qui ont, parmi leurs composants, des phytostérois. D'après VIGNOLI (1938), dans les cellules épidermiques de diverses espèces d'Agave on trouverait des leucoplastes contenant de grosses gouttes de lipoïdes. Ces gouttelettes seraient constituées par un mélange de stérines et de graisses neutres. Ceci nous amène à parler des plastes qui sont porteurs de gouttelettes d'huile plus ou moins volumineuses et qu'on a désignés par des noms divers, comme *lipidoplastes*, *élaïoplastes*, *oléocorps*. Le terme d'oléocorps est plutôt réservé à des productions particulières aux cellules des Hépatiques où ils sont le siège d'une élaboration d'huile essentielle. On n'est pas encore bien fixé sur la véritable nature cytologique de ces oléocorps (DOMBRAY, GAUVAUDAN, etc.) (Voir à ce sujet p. 494). Quant aux élaïoplastes, décrits autrefois par WAKKER (1888) dans les cellules de Vanille, ce ne sont pas de véritables plastes, mais de simples amas de gouttelettes grasses. Il ne reste donc comme plastes élaborateurs d'huile que certains lipidoplastes lesquels résultent d'ailleurs le plus souvent d'une modification des chloroplastes.

On connaît enfin des plastes dont le rôle paraît être d'élaborer des protéines : ils ont reçu le nom de *protéoplastes*. SCHIMPER (1886) en a décrit un exemple chez une Borriginacée, le *Cerithe major*, où l'on trouve des plastes traversés par un cristalloïde protéique incolore en forme de baguette qui se prolonge à l'extérieur du plaste. GUIGNARD (1923) a observé dans les grains de pollen des Asclépiadées des plastes qui engendrent des cristalloïdes de protéine. Dans le genre *Lilium* les plastes prennent, au cours du développement dans le sac embryonnaire, des formes volumineuses dont l'aspect rappelle d'assez près l'état cristallin. Ce seraient des plastes élaborateurs de protéines ou protéoplastes (GUILLIERMOND, 1924).

#### e) Structure des chloroplastes.

La structure des chloroplastes a fait l'objet autrefois de recherches dont les résultats, par suite sans doute de la difficulté du sujet, sont restés indécis : c'est ainsi que les botanistes, à la suite de ces travaux, se sont partagés en deux groupes : les uns, avec SCHIMPER (1885) et A. MEYER (1883) admettant l'existence d'une structure granulaire, les autres, plus nombreux, pensant que les chloroplastes sont homogènes et imprégnés uniformément

(1) Les « stérino plastes » décrits par MIRANDE dans les cellules épidermiques des écailles du bulbe de *Lilium candidum* seraient, d'après les recherches de REILHES (1936) des concrétions intravacuolaires enveloppées d'une pellicule protéique (voir p. 434, chap. XII).



par le pigment chlorophyllien. Les recherches au sujet de la structure des plastes sont d'ailleurs très délicates et la présence fréquente, sur certains chloroplastes, de petites gouttelettes d'huile (*lipophanérose*) (1) peut être une cause d'erreur dans l'appréciation de cette structure ; il en est de même de la présence de petits grains d'amidon. D'autre part, il est établi qu'une structure peut apparaître dans un chloroplaste à la suite d'une observation vitale faite dans des conditions défectueuses ; il est donc nécessaire de s'en-tourer de certaines précautions.

SCHIMPER et A. MEYER ont décrit dans les chloroplastes des granules

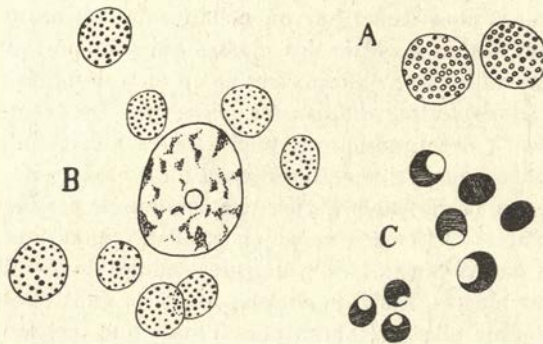


FIG. 28. — Chloroplastes et leucoplastes chez l'*Orchis sesquipedale* : A, chloroplastes observés *in vivo* montrant les *grana* ; B, chloroplastes disposés autour du noyau (N) et montrant les *grana* fixés et colorés (Nawasch., hématox. ferr.) ; C, leucoplastes (même fixation, même coloration) montrant l'absence de *grana* et le caractère homogène du *stroma* à l'exception d'une inclusion de nature indéterminée  $\times 1.800$ .

sphériques, les *grana*, imprégnés par la chlorophylle, dans un substratum incolore, le *stroma*. Pour MEYER ces grains étaient comparables à de petites vacuoles, tandis que SCHIMPER pensait qu'il s'agissait de gouttelettes d'huile dans lesquelles la chlorophylle aurait été dissoute. Ces observations n'ont pas entraîné la conviction de la majorité des botanistes et cela n'a rien d'étonnant, car il est incontestable qu'il existe des chloroplastes optiquement homogènes et GUILLIERMOND a montré que les chloroplastes étudiés par lui (*Iris*, *Flodea*), apparaissaient homogènes dans l'observation à l'ultramicroscope : d'après ce savant, les chloroplastes se présentent toujours, au fond noir, comme des sphères optiquement vides ne pouvant être distinguées que par leur contour seul lumineux et leur couleur verte ; d'autre part, « ils se présentent toujours absolument homogènes dans les préparations traitées par les méthodes mitochondriales ». On peut se demander si GUILLIERMOND n'a pas été influencé, dans sa manière de voir au sujet

(1) La lipophanérose désigne le démasquage des corps gras entrant dans la composition des lipoprotéides et ce terme s'applique surtout, semble-t-il, à un phénomène pathologique, dit de dégénérescence grasseuse ; cependant il n'est pas invraisemblable qu'une lipophanérose normale puisse se produire à la surface des plastes : c'est ainsi que les chloroplastes de beaucoup de Monocotylédones sont porteurs de petites gouttelettes lipidiques (*Iris*, etc.).



de la structure des plastes, par ses idées sur la nature mitochondriale de ces éléments.

BEAUVÉRIE, dans ses premiers travaux (1928), s'accorde avec GUILLIERMOND en admettant que le chloroplaste représente une simple solution colloïdale de la nature des gels, comme le cytoplasme, et il ajoute : « comme le dit GUILLIERMOND, les chloroplastes observés sur le vivant dans de bonnes conditions ont toujours un aspect homogène qui se trouve respecté par les méthodes mitochondriales ». De récents travaux, comme nous allons

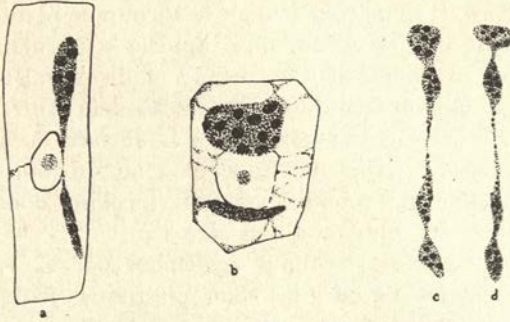


FIG. 29. — Chloroplastes des Sélaginelles observés vivement, montrant leur structure : a, c, d, *Selaginella grandis* ; b, *S. - Watsoniana* (c et d dessinés à une heure d'intervalle montrent les changements amiboïdes du stroma) (D'après HEITZ, 1937).

le voir, n'ont pas confirmé cette opinion au sujet de l'homogénéité structurale des chloroplastes (fig. 28).

Dernièrement, en effet, la structure des chloroplastes a fait l'objet des recherches de J. DOUTRELIGNE (1935) et de HEITZ (1936) et ces cytologistes ont produit d'excellentes microphotographies montrant des chloroplastes à structure granulaire dans la cellule vivante, ou dans la cellule traitée par différents réactifs. M<sup>me</sup> J. DOUTRELIGNE décrit, chez diverses Phanérogames aquatiques et chez deux espèces de *Mnium*, des *grana* colorés en vert et un stroma incolore. HEITZ observe, dans les chloroplastes, des *grana* de taille variable (0,35 à 1,7  $\mu$  de diamètre) colorés en vert dans un stroma incolore ; mais, contrairement à l'opinion admise jusque-là, il pense que ces *grana* sont, non pas sphériques, mais en forme de disques disposés parallèlement à la surface du plaste (1). D'autre part la structure des plastes serait douée d'une résistance peu ordinaire, puisqu'elle se conserverait, d'après l'auteur, même en herbier et même sur des chloroplastes extraits de la cel-

(1) MENKE, au moyen du microscope électronique, a photographié des chloroplastes d'*Aspidistra* au grossissement de 50.000 et mis en évidence une structure lamellaire. Cependant le même auteur, chez *Anthoceros punctatus*, observe directement une structure lamellaire en lumière ordinaire et en lumière polarisée (MENKE et KOYDL, 1939). On a cherché aussi, pour déterminer la structure fine des chloroplastes, à utiliser la méthode de coloration par les métaux nobles dichroïques, appliquée jusqu'ici avec succès aux parois cellulaires (MENKE et KÜSTER, 1938). Cette méthode permettrait aussi de conclure à une structure lamellaire. Toutes ces observations ne nous paraissent pas absolument convaincantes, car l'apparence de disques ou de lamelles pourrait être due à une déformation.



lule. Ce dernier point semble assez surprenant et il faut admettre évidemment que la structure conservée diffère assez notablement tout de même de celle du chloroplaste vivant. Les recherches de HEITZ ont porté sur des Mousses et sur de nombreuses plantes aquatiques et terrestres (fig. 29).

BEAUVÉRIE, dans un travail plus récent (1938) a modifié quelque peu son opinion antérieure au sujet de la structure des plastes ; il reconnaît bien l'existence très fréquente de chloroplastes à structure granuleuse, mais il note également des plantes, comme l'*Iris germanica*, où la structure de ces éléments est homogène dans les cellules non lésées, mais passe facilement à un état granulaire. Il signale également beaucoup de plantes dont les chloroplastes possèdent une structure qu'il appelle « morulaire ». Les *grana* seraient parfois en bâtonnets et d'autres fois en disques. BEAUVÉRIE cependant arrive à une opinion très différente de celles de HEITZ et de DOUTRELIGNE, car pour lui, les *grana* adhèrent à la surface du stroma colloïdal formant une couche superficielle. Le stroma ou substance fondamentale lui apparaît « comme une masse homogène, incolore, dont la surface est tapissée de *grana* verts, plus ou moins serrés ».

L'existence de *grana* est reconnue également par E. WEIER (1936-38) qui prend comme sujet d'études les chloroplastes des feuilles de betterave. En utilisant, pour faciliter l'observation, une source lumineuse ne laissant passer que les radiations de 4400 à 5000 Å (lumière bleue), cet auteur a cru voir que le pigment chlorophyllien était localisé sur les *grana*, tandis que le stroma en était dépourvu (les *grana* apparaissent, dans ces conditions, colorés en vert sur un fond bleu). Le même savant a obtenu une séparation des *grana* colorés et du stroma incolore en traitant les chloroplastes par une solution d'acétone à 10 % ; ce réactif amène, en effet, le groupement des *grana* en un amas, tandis que le restant du plaste, constitué par le stroma se montre incolore. Cet effet de l'acétone ne doit pas, d'après l'auteur, être confondu avec la vésiculation des chloroplastes provoquée par un milieu hypotonique (voir p. 80).

Afin de décider si les *grana* sont bien le support du pigment chlorophyllien, JUNGERS et J. DOUTRELIGNE (1943) ont étudié des amyloplastés en voie de verdissement dans le tubercule de Pomme de terre et dans la tige de certaines Urticacées (*Pellionia*, *Pilea*). En examinant les *grana* dans la région amincie des calottes plastidaires, ils ont pu affirmer que ceux-ci étaient bien le siège du pigment vert. D'autre part, d'après les savants belges, les *grana* seraient plus ou moins fluides, ce qui expliquerait leur forme aplatie dans certains cas et la faculté qu'ils auraient de fusionner entre eux.

Chez les Algues, qui ont fait l'objet de travaux particuliers, on a souvent noté le caractère homogène des chloroplastes (voir à ce sujet CHADEFAUD, 1935, p. 44). Cependant, GEITLER récemment (1937) a pu observer vitalemment des *grana* chez les *Nitella*, les *Chara*, les *Closterium* (ils seraient très difficiles à voir dans ce dernier genre). Les *grana* sont, d'après lui, discoïdes, ce qui vérifie les données de HEITZ. Chez d'autres Algues étudiées par GEITLER les plastés sont homogènes et l'auteur pense que les *grana* ne



seraient pas forcément absents, mais peut-être submicroscopiques. D'après M<sup>me</sup> FELDMANN-MAZOYER (1940) les rhodoplastes des Cérarniacées, bien vivants, ne montreraient aucune structure visible. Dans des recherches récentes (inééd.) nous avons pu observer très nettement une structure, avec *grana*, dans les chromatophores de certains *Spirogyra* et aussi chez les *Cladophora*.

Quelques tentatives ont été faites pour déterminer la nature chimique des *grana* et pour les différencier histologiquement du substratum. Dans le *Pellionia*, E. WEIER (1937) a coloré les *grana* par l'hématoxyline et aussi par l'acide osmique. Les fixateurs de Nawaschine, de Bouin-Hollande, les conservent et permettent leur coloration ultérieure par l'hématoxyline (P. DANGEARD, 1944) (fig. 28). Le rouge Soudan III peut encore être utilisé pour colorer les *grana* des chloroplastes de Betterave en laissant le stroma incolore. D'après WEIER une substance lipoidique pourrait donc être associée à ces éléments, ce qui expliquerait leur coloration par le Soudan, mais leur coloration par l'hématoxyline, après fixation, parle plutôt en faveur de leur nature lipo-protéidique.

Si la plupart des auteurs, actuellement, s'accordent à reconnaître que les chloroplastes sont, ou bien homogènes, ou bien composés de *grana*, il est bon de signaler une interprétation tout à fait différente de cette structure exposée par ZIRKLE (1926). D'après cet auteur, les chloroplastes d'*Elodea* seraient constitués par une région centrale incolore, assimilée à une sorte de vacuole, et une région périphérique imprégnée par la chlorophylle; cette sorte d'écorce colorée serait traversée par des canalicules mettant la vacuole centrale en relation avec l'extérieur; l'aspect granuleux des chloroplastes serait dû à la présence de ces canalicules (1). Quelques autres cytologistes ont adopté un point de vue analogue en considérant également les chloroplastes comme vésiculeux, mais, dans l'ensemble, cette opinion ne semble pas avoir recueilli beaucoup de suffrages. Nous admettons donc que les chloroplastes ne sont pas normalement vacuolisés, et que, c'est seulement en relation avec la production d'amidon, ou dans des circonstances de nature pathologique, qu'il y a production de vacuoles à l'intérieur des plastes (voir p. 84).

Les travaux que nous venons de passer en revue nous conduisent à admettre aujourd'hui, que les plastes, et spécialement les chloroplastes, ne sont pas homogènes, mais possèdent assez souvent une structure granuleuse appréciable au microscope. Dans le cas où les chloroplastes, dans les meilleures conditions d'observation, se présentent comme des corps homogènes, il est permis de penser que ce fait est dû à la petitesse des *grana* dont ils sont composés. D'ailleurs, si l'on en croit WEIER, E. (1938), l'état homogène et l'état granuleux des chloroplastes pourraient être aussi normaux

(1) On peut rappeler à ce propos que GEITLER (1937) a observé des perforations minuscules (d'environ 0  $\mu$  5) au travers des chromatophores de *Pinnularia viridis*, ce qui donne à ces plastes l'apparence granuleuse; mais, dans le cas des *grana*, le fait que ces éléments se colorent par l'hématoxyline après fixation, prouve nettement leur réalité et l'on ne saurait y voir de simples perforations. Leur nature est probablement lipo-protéidique.



l'un que l'autre, car les deux conditions se rencontrent dans des cellules qui sont incontestablement vivantes et qui se colorent vitalement par le rouge neutre. L'état homogène des chloroplastes caractériserait, d'une manière générale, les plantes ayant poussé au soleil ou les cellules âgées ; l'état granuleux serait plus spécialement représenté dans les cellules jeunes ou provenant de feuilles développées à l'ombre (1).

L'existence fréquente d'une structure granuleuse dans les chloroplastes étant admise, il resterait à préciser les détails de cette structure. L'opinion, soutenue par BEAUVERIE, de *grana* superficiels et capables de se détacher ne paraît pas devoir être retenue. En effet, comme d'autres considérations permettent de l'établir, le plaste est revêtu d'une gaine très mince, sorte de pellicule qui enveloppe l'ensemble formé par le stroma et les *grana* : ces derniers ne sont donc pas superficiels au sens où l'entend BEAUVERIE, mais font partie intégrante de la masse plastidaire ; on peut se demander s'il n'y a pas eu confusion, dans les travaux de BEAUVERIE, entre de véritables *grana* et de petites gouttelettes d'huile à répartition superficielle. Nous croyons pouvoir certifier, quant à nous, que les *grana* ne sont pas localisés à la surface des plastes, mais qu'ils siègent en profondeur. La localisation du pigment vert au sein des *grana*, alors que le stroma serait incolore, est beaucoup plus difficile à affirmer, à notre avis, malgré les conclusions convergentes de nombreux savants (HEITZ, E. WEIER, METZNER). Il en est de même, d'après nous, au sujet de la forme exacte des *grana* (sphérules, disques, lamelles). Nous préciserons plus loin quels travaux permettent de supposer, avec vraisemblance, l'existence d'une membrane distincte autour des chloroplastes (ou de certains chloroplastes).

Lorsqu'on parle de la structure des plastes, il s'agit presque toujours de la structure des plastes chlorophylliens, car ce sont eux qui se prêtent le mieux à l'observation ; les leucoplastes ou les amyloplastes sont rarement envisagés à ce point de vue ; cependant il est possible de montrer, dans certains exemples favorables, que les plastes incolores sont homogènes et dépourvus de *grana*, par exemple dans les cellules épidermiques des Orchidées (fig. 28, c). S'il en était toujours ainsi, il faudrait peut-être envisager les *grana* comme une conséquence de la présence du pigment chlorophyllien.

En dehors d'une structure microscopique parfois reconnaissable, les chloroplastes doivent posséder une structure d'ordre ultra-microscopique orientée, car on a fréquemment constaté leur biréfringence en lumière polarisée : c'est tout d'abord sur les grands chromatophores des Conjuguées (*Spirogyra*) et des Desmidiées (*Closterium*, *Penium*) que le phénomène a été observé (SCARTH, 1924 ; KÜSTER, 1933 ; MENKE, 1934). Le ruban chlorophyllien des *Spirogyra*, par exemple, s'éclaire, entre nicols croisés, là où il

(1) Il n'est pas douteux que la structure granuleuse des chloroplastes peut être observée dans des cellules intactes et parfaitement vivantes, mais il est certain aussi, comme nous avons pu le vérifier, que cette structure est fortement accentuée dans les cellules mourantes ou ayant subi quelque altération. Ce fait explique d'ailleurs, dans une certaine mesure, le scepticisme qui a longtemps régné au sujet de la structure des chloroplastes où l'on ne voulait voir qu'une masse colloïdale homogène (GUILLIERMOND, MANGENOT et PLANTEFOL, 1933 ; KÜSTER, 1935).



est vu de profil, mais non là où il se présente de face : on pourrait en déduire, d'après KÜSTER que l'axe optique des particules anisotropes est dirigé suivant le sens radial. Des travaux ultérieurs de ULLRICH (1936), WEBER (1936, 1937) ont montré que la biréfringence était probablement une propriété générale des chloroplastes dans la cellule vivante. D'après MENKE et FREY-WYSSLING (1938) la biréfringence serait due à la présence d'un constituant plastidaire dont l'anisotropie optique est connue, à savoir les lipoides et, suivant l'interprétation de FREY-WYSSLING, le chloroplaste pourrait se composer de lamelles parallèles alternantes de substances protéiques et lipoidiques ; cette structure se localiserait sans doute au niveau des *grana*.

#### f) Propriétés des chloroplastes.

Il est connu depuis longtemps (LOEW et BOKORNY, 1882 ; MOLISCH, 1918) que les chloroplastes ont la propriété de réduire les sels d'argent. Cette réaction se produit dans les chloroplastes vivants et elle n'a lieu ni dans les leucoplastes ni dans beaucoup de chromoplastes. On pourrait penser qu'elle est due à la chlorophylle ou à une substance produite par la photosynthèse ; cependant MOLISCH a supposé que cette réaction était due à la présence d'une aldéhyde ou d'un peroxyde. GAUTHERET (1934) suppose qu'il s'agit d'une oxyflavone ou d'un tannin : cette substance est thermolabile (1). MIRIMANOFF (1938) assimile la réaction de MOLISCH à une photolyse, vis-à-vis de laquelle la chlorophylle jouerait le rôle de sensibilisateur.

Le nitrate d'argent est utilisé dans ces expériences à des doses faibles ou très faibles ; cependant GAVAUDAN (1931) s'est servi de solutions fortes (15 %) qui permettraient d'après lui de distinguer les plastes des chondriosomes ; il est vrai que GUILLIERMOND (1931) a montré, peu après, que les mitochondries et les leucoplastes se comportent de la même manière et ne réduisent pas les sels d'argent. Ce savant a étudié le bourgeon d'*Elodea canadensis* au moyen des solutions de nitrate d'argent à 15 % ; il montre que la réduction se produit seulement dans les ébauches foliaires développées là où la chlorophylle a fait son apparition. Les leucoplastes du méristème terminal et des plus jeunes mamelons foliaires ne donnent pas la réaction de MOLISCH.

GIROUD et ses collaborateurs (1934-36), dans une série de travaux, ont constaté que les tissus chlorophylliens étaient particulièrement riches en acide ascorbique et, comme ce dernier corps réduit le nitrate d'argent, ils pensent que la réaction de MOLISCH pourrait être causée par la présence d'acide ascorbique (vitamine C) dans les chloroplastes. E. WEIER, de son côté (1938), a conclu d'une série d'expériences que la réduction du nitrate d'argent par les chloroplastes est bien causée par la présence d'acide ascorbique. Si l'on traite des feuilles vertes par les vapeurs de toluène, de formol

(1) MOLISCH se servait de solutions de  $\text{NO}_3 \text{Ag}$  allant de 0,25 à 1 %. GAUTHERET a montré qu'on pouvait employer des solutions très diluées à 1 ‰. A l'obscurité la réaction est faible et la lumière serait nécessaire pour amorcer la réaction qui peut se poursuivre ensuite à l'obscurité.



ou de chloroforme, l'acide ascorbique est oxydé ou détruit et les chloroplastes ne donnent plus de réaction avec les sels d'argent. Au contraire, en traitant des feuilles par l'eau bouillante, l'acide ascorbique est conservé et la réaction est possible. De même, l'acide ascorbique n'est pas détruit dans les feuilles dont on a provoqué la mort dans une atmosphère d'hydrogène; or, ces feuilles et leurs extraits réduisent fortement le nitrate d'argent.

Les résultats obtenus par GIROUD et par ses collaborateurs sont d'autre part très discutés. C'est ainsi que récemment, MIRIMANOFF (1939) a conclu de recherches étendues qu'il n'y a pas de lien direct entre la vitamine C et la chlorophylle (ou les caroténoïdes). Les fruits qui sont particulièrement riches en vitamine C sont souvent dépourvus de chlorophylle. On observe aussi que le réactif employé par GIROUD (solution acide de  $\text{NO}_2\text{Ag}$  de pH 4,0) n'est pas spécifique pour l'acide ascorbique et que par conséquent le phénomène de MOLISCH ne correspond pas forcément à la présence d'acide ascorbique dans les chloroplastes. Une autre explication doit être recherchée comme celle qui fait intervenir une action spécifique de la lumière (photolyse), ou celle encore qui met en jeu un phénomène physique (actions de surface par exemple). On voit donc que la réduction des sels d'argent par les chloroplastes, malgré de nombreux travaux récents, n'est pas parfaitement expliquée. D'ailleurs il semble bien que suivant la technique utilisée, suivant aussi le pH des réactifs, les résultats varient beaucoup.

Des résultats non moins divergents ont été obtenus au sujet des éléments des chloroplastes qui réduisent les sels d'argent. D'après MIRIMANOFF (1938) ce seraient des *grana*. WEIER, de son côté (1938) obtient des résultats variés : d'après ce savant en effet le nitrate d'argent est réduit, soit sous forme de granules à l'intérieur des chloroplastes, soit d'une manière uniforme sur les bords du plaste, soit encore, mais faiblement, sur le stroma ou sur le pourtour des grains d'amidon. Les résultats obtenus, d'après l'auteur, dépendent beaucoup de la technique opératoire et de l'état des feuilles au moment où la réaction est recherchée. D'après PEKAREK (1938) qui emploie le réactif de MOLISCH (sol. à 1 % d' $\text{O}_2\text{Ag}$  dans l'eau distillée) la réduction du nitrate a lieu sous forme d'un réseau entourant les *grana* : il faudrait donc conclure que c'est le stroma et non les *grana* qui réduisent le sel d'argent et que la substance réductrice se trouve localisée dans le stroma.

### g) Modifications pathologiques des plastes (vésiculisation).

Il a été constaté depuis très longtemps par les cytologistes que les plastes étaient sensibles aux variations du milieu et surtout aux variations de la pression osmotique. Les milieux hypotoniques comme l'eau ordinaire et surtout l'eau distillée transforment en effet facilement les plastes en vésicules, et ce phénomène est provoqué encore plus aisément par divers traitements chimiques, comme l'action des acides dilués (acide acétique particulièrement). KÜSTER (1929), GUILLIERMOND (1919, p. 504), BEAUVÉRIE (1938) ont donné des détails sur ces modifications pathologiques des plastes sans en fournir toujours une explication bien satisfaisante, ce qui nous a amené à reprendre récemment cette étude (P. DANGEARD, 1941).



On a décrit maintes fois l'aspect des chloroplastes vésiculés dont la matière verte se condense en général sur le pourtour en un croissant, tandis que le restant du plaste est occupé par une espace incolore limité par une fine membrane (1). BEAUVÉRIE (1938) a donné l'interprétation suivante des chloroplastes vésiculés : d'après lui le chloroplaste posséderait deux constituants : le *stroma* incolore et les *grana* colorés ; dans le cas d'un chloroplaste vésiculé, il se ferait une séparation entre ces deux éléments de telle sorte que la matière verte condensée représenterait les *grana* groupés en un amas, tandis que la vésicule incolore représenterait le *stroma*. Nous allons voir que l'opinion soutenue par BEAUVÉRIE ne saurait être retenue et que, dans un chloroplaste transformé en vésicule, la région incolore se présente bien comme un espace vacuaire.

Une autre opinion a été émise par KÜSTER (1929-37), d'après laquelle la transformation vésiculaire des plastes serait causée par un changement d'état colloïdal (procédé d'*entmischung*) et elle n'apporterait pas une preuve que le plaste possède une membrane propre, comme certains auteurs l'ont affirmé. Cela revient à dire que le plaste serait formé par une substance fondamentale, présentant l'état colloïdal, dans laquelle des vacuoles se formeraient à la suite d'un changement d'état.

Cependant, si la majorité des cytologistes, comme nous venons de le voir ne reconnaît pas l'existence d'une membrane propre autour des chloroplastes, il n'a pas échappé à un certain nombre d'auteurs que la vésiculation par les milieux hypotoniques pouvait apporter des arguments en sens contraire. C'est ce qu'admettent entre autres NÄGELI (1848), A. MEYER (1920), E. WEIER (1938). Une intéressante observation de KNUDSON (1936) parle encore en faveur de l'existence d'une membrane plastidaire. Ce savant a fait remarquer que l'on peut faire varier le volume des chloroplastes vésiculés sous l'influence de solutions sucrées à différentes concentrations et, récemment, une constatation de même ordre a été faite par BIEBL (1940) chez une Muscinée, le *Hookeria lucens*, où il est possible d'obtenir la transformation de chloroplastes en vésicules entourées par une paroi semi-perméable. Cette vacuolisation pourrait disparaître au moyen de la plasmolyse. Ces expériences, si elles sont bien correctes, mettent en évidence la présence d'une membrane à propriétés osmotiques autour des chloroplastes vacuolisés (2). Certaines observations, comme celle de la division des chloro-

(1) Les descriptions de chloroplastes vésiculés sont loin de concorder entre elles, c'est ainsi que LIEBALDT (1913), entre autres, figure des chloroplastes transformés en sphérules dont la paroi, colorée en vert sur tout son pourtour, représente évidemment la substance plastidaire distendue ; GUILLIERMOND (1919) parle de chloroplastes devenus des vésicules limitées par une paroi dense, généralement plus épaisse sur l'un de ses pôles, sans préciser si cette paroi reste colorée. Or, dans les exemples que nous avons eu l'occasion d'étudier (poils de Courge), les chloroplastes vésiculés avaient leur substance verte condensée en une sorte de calotte à laquelle se trouvait annexée la vésicule limitée par une pellicule d'une minceur extrême et tout à fait hyaline. Tout dépend sans doute des objets et de la méthode employée, mais il importe de souligner que tous ces phénomènes, confondus sous le nom de vésiculation, n'ont pas exactement la même signification.

(2) LARZ (1942), tout récemment, a provoqué la vacuolisation des plastes au moyen de solutions diluées d'alcaloïdes (nicotine, etc.) ; la paroi plastidaire révélée dans ces expériences serait riche en lipides. L'auteur a d'autre part entrepris un essai d'évaluer



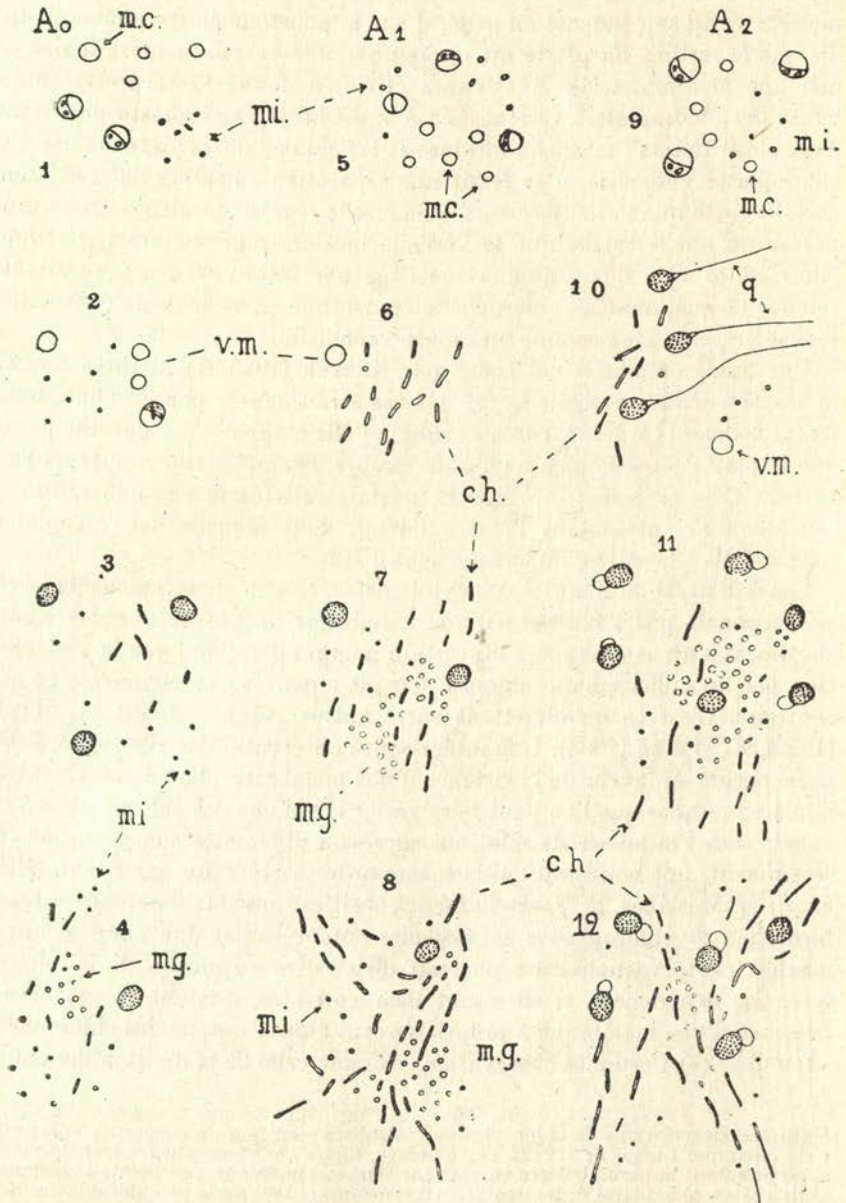


FIG. 30. — Changements de structure réversibles dans le cytoplasme des poils de Courge sous l'influence de l'acide acétique dilué (1 p 1.000). Au point de départ (ligne du haut) le cytoplasme est très altéré aussi bien pour la cellule  $A_1$  et  $A_2$ . En fin d'expérience (ligne du bas) le cytoplasme a repris une structure normale avec cependant quelques restes de vésiculation des chloroplastes (12 à droite). Dans toutes les figures : *ch*, chondriosomes ; *mg*, mitochondries granuleuses ; *mi*, microsomes ; *mc*, mitochondries cavalisées ; *vm*, vésicules mitochondriales ; *q*, prolongements ou queues plastidaires.



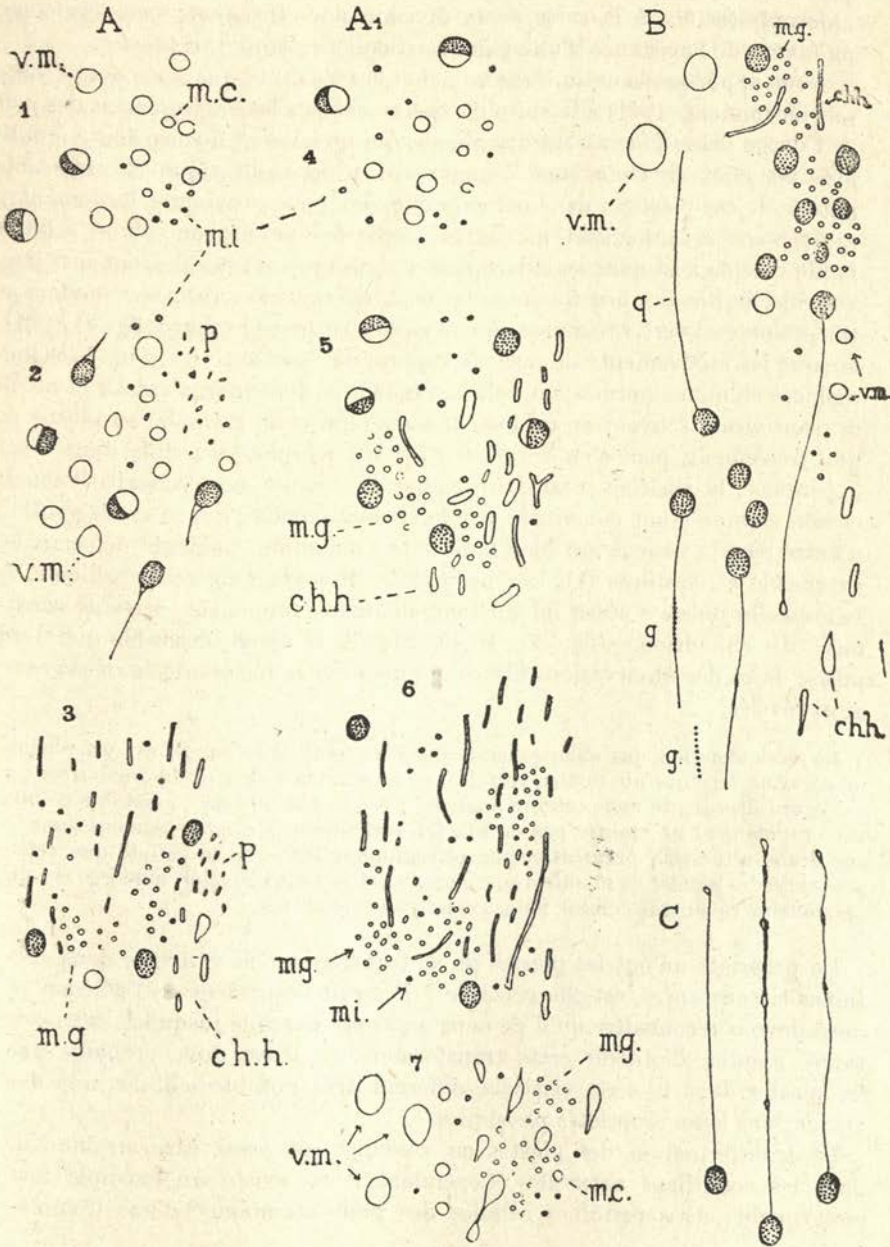


FIG. 31. — Changements de structure réversibles dans le cytoplasme des poils de Coudre sous l'influence de l'acide acétique dilué (1 p. 1.000). La disposition est la même que pour la figure précédente. On remarquera l'importance des plastes à prolongements filiformes dans l'expérience B à droite. La légende est la même que précédemment avec, en plus : *ch. h.*, chondriosomes hypertrophiés.



plastés par cloisonnement, et l'existence de tractus incolores reliant les deux chloroplastes-fils, à la suite de la division par étirement, sont également en faveur de l'existence d'une gaine particulière autour des plastés.

Nous apporterons enfin, dans ce débat, les résultats que nous avons obtenus récemment (1941) à la suite d'expériences sur les chloroplastes des poils de Courge ; elles fournissent des images qui ne laissent aucun doute à notre avis au sujet de l'existence d'une paroi propre, élastique et extensible, autour de ces plastés : dans cet exemple, on peut provoquer facilement et rapidement la vésiculation des chloroplastes au moyen d'une solution faible d'acide acétique ; les chloroplastes développent latéralement une large vésicule, limitée par une fine membrane, tandis que la substance fondamentale, colorée en vert, se condense en un amas en forme de calotte (fig. 30 et 31) ; lorsque les mouvements de cyclose reprennent leur activité dans la cellule replacée en milieu normal, on voit la vésicule se déformer, s'aplatir et même se transformer souvent en un long filament qui reste rattaché au plaste ou qui, finalement, peut s'en détacher ; il n'est pas douteux que, dans cette expérience, la vésicule plastidaire apparaît comme une véritable vacuole et non comme étant constituée par le stroma incolore qui se serait gonflé ; d'autre part la vésicule est bien limitée par une mince pellicule déformable, extensible et élastique (1). Les propriétés physiques de cette pellicule, le fait qu'elle puisse s'étirer en un long filament, rappellent certains caractères du chondriome (fig. 30, 10 et 31, C). Il serait désirable que l'on puisse faire des observations histochimiques sur la nature de la membrane ainsi révélée.

La vésiculation des chloroplastes dans les poils de Courge est un phénomène vital, ou, tout au moins, subvital comme nous avons pu le démontrer ; à cet égard il présente une certaine analogie avec la plasmolyse : ainsi une cellule tuée rapidement ne montre pas de plastés vésiculés et c'est seulement dans le cas d'une altération progressive et suffisamment lente de la cellule que cette propriété des plastés se manifeste ; d'autre part la vésiculation modérée est un phénomène réversible comme nous avons pu le constater.

La propriété qu'ont les plastés de se transformer en vésicules dans certaines circonstances, est-elle générale ? Il serait imprudent de l'affirmer et nous devons reconnaître qu'il ne nous a pas été possible jusqu'ici, dans certaines plantes, d'obtenir cette transformation : il est donc probable que les plastés, dans la série végétale, diffèrent très notablement les uns des autres dans leurs propriétés physiques.

La transformation des plastés en vésicules est assez rare, semble-t-il, dans les conditions naturelles. Cependant il en existe un exemple fort remarquable dans certaines cellules des poils staminaux d'une Commé-

la pression osmotique des vacuoles ainsi déterminées. Voir encore à ce sujet GALSTON (1943, p. 332).

(1) On pourrait soutenir l'opinion que la membrane des plastés vésiculés possède un caractère pathologique et qu'elle ne préexiste pas à l'expérience. Cependant la minceur de cette paroi des vésicules est extrême, ce qui explique très bien qu'elle échappe à l'observation sur le plaste normal et d'autre part il semble difficile d'admettre qu'elle se crée de toutes pièces au moment où le stroma se contracte.



linacée le *Tinantia fugax* ; dans cette plante les chromoplastes subissent une sorte de dégénérescence qui les transforme en de grosses sphérules liquides remplies d'un pigment jaune en dissolution et limitées par une mince membrane ; à cet état les chromoplastes sont comparables à de véritables vacuoles avec lesquelles on pourrait les confondre si l'on n'avait pas suivi leur évolution ; ces vésicules s'accumulent dans les cellules qui acquièrent de ce fait une belle teinte jaune d'or. Cette transformation du plastidome accompagnée d'une accumulation d'un pigment xanthophyllien est suivie d'ailleurs à bref délai de la nécrose des cellules. Ce phénomène très curieux, signalé entre autres par KÜSTER (1937) et que nous avons eu également l'occasion d'étudier, apporte une nouvelle preuve de l'existence d'une membrane plastidaire, laquelle subsiste seule autour du stroma entièrement liquéfié.

---



## CHAPITRE III

# L'évolution des plastes.

---

### I. — L'ORIGINE DES PLASTES ET LES RAPPORTS ENTRE CHONDRIOME ET PLASTIDOME

Les plastes, chez les Plantes supérieures, sont le plus souvent élaborateurs d'amidon ou de chlorophylle et ce sont alors des amyloplastés ou des chloroplastés : souvent même ils sont à la fois colorés en vert et producteurs d'amidon. A l'état d'amyloplastés ou de chloroplastés, ou encore de chromoplastés, le plastidome se distingue facilement du chondriome par sa taille plus élevée de ses constituants et par la fonction élaboratrice ; en outre les chloroplastés et les amyloplastés sont plus résistants que les mitochondries et ils ne sont pas détruits, comme ces dernières, par les fixateurs usuels renfermant de l'acide acétique. Nous avons vu cependant que les plastés peuvent encore se présenter à l'état de leucoplastés lorsqu'ils sont incolores et dépourvus de fonction élaboratrice : ce sont alors généralement de petits granules, des bâtonnets, de petits fuseaux ou même des filaments (mitoplastés). Ces leucoplastés, lorsqu'ils sont très petits (ce qui est fréquent dans les méristèmes), offrent des caractères assez voisins des mitochondries. Parfois même, dans certains tissus ou dans certaines cellules, la distinction entre leucoplastés et mitochondries semble irréalisable : il s'agirait alors, d'après certains cytologistes, d'un ensemble constitué par un chondriome homogène et, partant de là, beaucoup d'auteurs ont considéré que les plastés dériveraient des mitochondries ; les plastés, d'après eux, ne seraient que des mitochondries différenciées, ayant acquis des caractères spéciaux en raison de leur rôle élaborateur ou photosynthétique.

Toutefois la question de l'origine des plastés et des rapports entre les plastés et les mitochondries est l'une des plus délicates de la cytologie et il n'est donc pas surprenant qu'elle ait donné lieu à de nombreuses discussions et qu'elle reste, dans une certaine mesure, encore non résolue à l'heure actuelle. Bien qu'une revue historique complète du sujet dépasse de beaucoup le cadre de cet ouvrage, il ne sera pas inutile de connaître les principales théories qui se sont affrontées.



## a) Les théories.

La connaissance précise des plastes, chez les Végétaux Supérieurs tout au moins, est due, pour une large part, aux travaux déjà anciens de SCHIMPER et de A. MEYER. Or, à l'époque où ces auteurs montraient l'importance des plastes chez les Végétaux et où ils établissaient leur existence chez les Phanérogames dans les tissus les plus variés et même dans l'œuf, le chondriome était inconnu et l'on ne distinguait alors dans le cytoplasme que des « granulations » assurément banales, ou parfois des filaments, mais on était loin d'attribuer à ces éléments très petits une présence générale et encore moins la valeur d'un constituant fondamental du protoplasme. Tout au plus ces éléments, lorsqu'ils étaient par exception très apparents, servaient-ils d'arguments ou de preuves en faveur des théories en vogue sur la structure du protoplasme. Par conséquent le problème des rapports entre plastes et mitochondries ne pouvait pas se poser pour W. SCHIMPER et pour ses contemporains.

Or, d'après ce savant, dont nous analyserons les travaux, les plastes existent dans toutes les cellules végétales, (sauf dans le groupe des Champignons et dans les Cyanophycées) sous forme de chloroplastes, d'amyloplastes, de leucoplastes ou de chromoplastes. Toutes ces variétés de plastes peuvent se transformer les unes dans les autres et cela parfois à plusieurs reprises dans le cours de la végétation.

L'un des mérites de l'ouvrage de SCHIMPER, remarquable pour l'époque à laquelle il paraissait, est d'avoir découvert des plastes dans l'œuf de diverses Phanérogames et des Mousses, dans l'embryon et dans les méristèmes des Phanérogames, et d'avoir porté un coup décisif à l'opinion soutenue avant lui que les plastes pouvaient naître *de novo*, soit dans le protoplasme de l'œuf ou de l'embryon, soit dans les divers méristèmes. Cependant SCHIMPER n'avait réussi qu'avec de grandes difficultés à distinguer des leucoplastes dans les méristèmes chez les Plantes supérieures, ces leucoplastes étant le plus souvent très petits et spécialement fragiles. Seuls un petit nombre d'exemples favorables lui avaient permis d'observer la présence de plastes incolores dans les points de végétation et de conclure à leur existence générale. C'est seulement après la découverte des mitochondries que l'emploi de méthodes appropriées a permis à des cytologistes comme GUILLIERMOND de confirmer la thèse de SCHIMPER et d'en fournir une démonstration complète.

La connaissance des mitochondries dans les cellules végétales et le développement des travaux sur le chondriome ont donc contribué d'une manière indirecte à l'étude des plastes. Il n'en est pas moins vrai aussi que la notion de chondriome a contribué à une certaine confusion dans les termes. Pour GUILLIERMOND en effet, dans ses premiers travaux, les plastes dérivent des mitochondries et il semble bien, à l'origine, que cette opinion établisse un désaccord foncier avec la conception de SCHIMPER.



D'autre part plusieurs auteurs, parmi lesquels P. A. DANGEARD, insistent sur le fait que les mitochondries et les plastes évoluent indépendamment les uns des autres dans certains groupes végétaux (Algues, Bryophytes) et ils montrèrent que ces éléments cellulaires sont distincts et ne doivent pas être confondus. Ce sont ces difficultés et ces désaccords nés de l'étude du chondriome que nous devons examiner maintenant.

SCHIMPER avait déjà montré que la cellule-œuf des Bryophytes renfermait des plastes verts (*Atrichum undulatum*, *Anthoceros lævis*), au moins tout au début et avant fécondation ; de même dans la cellule apicale de la tige, il mit en évidence, chez ces Végétaux, soit des chloroplastes (*Anthoceros*, *Plagiochila*, *Mnium hornum*, etc), soit des leucoplastes (*Sphagnum*). SAPEHIN (1911) étendit ces résultats aux Sélaginelles où il montra que dans le tissu sporogène et dans les méristèmes, les cellules ne renferment qu'un seul plaste. Chez *l'Anthoceros Husnoti*, SCHERRER (1914) apporta la preuve que les chromatophores n'ont aucun lien génétique avec les chondriosomes et qu'on peut les retrouver dans la cellule apicale et dans la cellule-œuf : c'est ainsi que cette dernière cellule renferme un chromatophore de grande taille et nettement distinct des chondriosomes. MOTTIER (1918) se rallia à la même thèse de l'indépendance des plastes et des mitochondries à la suite de recherches sur les Phanérogames. Ainsi, pour les auteurs que nous venons de citer, les plastes et les mitochondries sont des constituants de la cellule indépendants et sans lien entre eux ; d'autre part, seules les mitochondries, à l'exclusion des plastes, doivent être homologuées aux formations de même nom de la cellule animale.

BOWEN, dans ses travaux sur la cellule végétale, se rallie également à la thèse de l'indépendance des plastes et des chondriosomes ; mais, pour lui, les éléments décrits comme des chondriosomes chez les Végétaux ne sont pas nécessairement homologues des éléments de même nom des Animaux : c'est pourquoi il propose d'appliquer à l'ensemble des chondriosomes de la cellule végétale, le terme de *pseudochondriome*. Quelques auteurs américains ont adopté ce point de vue.

Une autre opinion cependant, formulée par MEVES, est diamétralement opposée à la précédente. Pour le savant allemand seuls les plastes de la cellule végétale sont homologues des chondriosomes de la cellule animale ; il admet d'autre part que les éléments désignés comme mitochondries dans la cellule végétale sont bien indépendants des plastes, mais qu'ils représentent seulement des grains de *métaplasme*.

GUILLIERMOND est enfin le défenseur d'une opinion qu'on peut appeler la théorie de la *dualité du chondriome*. Il l'a formulée à partir de 1921, en s'appuyant sur les travaux d'EMBERGER et pour répondre aux objections de plusieurs cytologistes qui ne pouvaient pas admettre la dérivation des plastes végétaux à partir des mitochondries. D'après GUILLIERMOND le chondriome se compose de deux catégories distinctes d'éléments qui évoluent séparément et qui n'ont entre eux aucun lien génétique : d'une part les mitochondries (ou chondriosomes), dits inactifs, parce qu'ils n'interviennent pas visiblement dans une synthèse, et les mitochondries à fonction



élaboratrice, constituées par les divers plastes et en particulier par les chloroplastes actifs dans la photosynthèse. Ces deux *lignées* de chondriosomes auraient en commun, d'après lui, un certain nombre de propriétés, à tel point que dans certains cas, la distinction, quoique réelle, serait fort difficile (méristème des Phanérogames); d'autre part la lignée active, lorsqu'elle se présenterait sous la forme des divers plastes élaborateurs acquerrait des caractères morphologiques spéciaux ainsi qu'une plus grande résistance aux fixateurs. Pour GUILLIERMOND il semble d'autre part que seules les mitochondries de la lignée inactive correspondent au chondriome de la cellule animale. La lignée active serait une conséquence de la photosynthèse végétale et caractériserait les Végétaux verts, les Animaux et les Végétaux incolores (Champignons) étant dépourvus de plastes (1).

Nous venons d'exposer quelques unes des thèses principales formulées au sujet des rapports et des relations existant entre plastes et mitochondries; mais, avant d'examiner de plus près les théories en présence et de nous faire une opinion à leur sujet, il sera bon d'étudier ce qu'on entend par chondriome dans la cellule animale: en effet la notion de chondriome a pris naissance, somme toute, dans la cellule animale et il apparaît donc indispensable de savoir comment s'est établie et comment se présente actuellement la question du chondriome pour les zoologistes.

#### b) Le chondriome des zoologistes.

C'est à MEVES, comme nous l'avons vu, que l'on doit les premiers travaux d'ensemble précis et exacts sur les mitochondries animales: avant lui ALTMANN et BENDA avaient surtout décrit des *granula*. MEVES montra l'importance des formations filamenteuses, les chondriocentes. REGAUD étudia les mitochondries au moyen de la méthode qui porte son nom (fixation au mélange formol-bichromate, suivie ou non de postchromisation). Lui et d'autres auteurs comme FAURÉ-FRÉMIET, MAYER et SCHEFFER précisèrent la constitution chimique des mitochondries. On découvrit bientôt l'existence de mitochondries dans les tissus et dans les groupes systématiques les plus divers. En même temps se développaient les études vitales, surtout dans les cultures de tissus, (LEWISS, G. LEVI) apportant la preuve que les mitochondries n'étaient pas des créations artificielles dues aux fixateurs, mais qu'elles avaient une existence réelle.

La notion de chondriome en tant qu'appareil constant et permanent de la cellule ne s'est pourtant pas imposée sur le champ. En effet les méthodes dites « mitochondriales » employées pour mettre en évidence le chondriome, n'ont rien de spécifique. Dès lors on est exposé à confondre des formations très différentes les unes des autres et n'ayant de commun entre elles que la propriété de se colorer de la même façon par l'hématoxyline après fixa-

(1) La théorie de GUILLIERMOND de la dualité du chondriome est actuellement critiquée de différents côtés en Amérique et ailleurs (NEWCOMER, 1946; SOROKIN, 1941; G. da CUNHA, 1945).



tion « mitochondriale ». Or, c'est bien ce qui s'est produit à maintes reprises. On ne s'expliquerait pas en effet l'extrême variété des dispositions attribuées au chondriome s'il s'était agi toujours d'une même formation. La disposition en réseau, particulièrement, est encore attribuée au chondriome par COWDRY (1924-25), alors qu'on sait aujourd'hui que cette structure appartient le plus souvent, soit au vacuome, soit à l'appareil de Golgi (1). Beaucoup de *granula* de la cellule animale, se colorant comme des mitochondries et classés comme tels pour cette raison, appartenaient sans doute au vacuome.

Ce qui montre bien que des idées tant soit peu exactes sur le chondriome de la cellule animale ont eu beaucoup de mal à s'imposer, c'est le grand nombre de travaux consacrés au rôle élaborateur ou constructif des mitochondries. Comment s'expliquer en effet que tant d'historiens compétents aient décrit avec tous les détails la transformation des mitochondries, les unes en globules graisseux, (DUBREUIL, 1914) les autres en produits de sécrétion des glandes rhagiocrines, les autres en globules vitellins et en granules pigmentaires (PRENANT, 1913). Sans compter nombre d'auteurs qui affirmaient la participation du chondriome à la genèse des myo- ou des neurofibrilles (DUESBERG, 1910). Il est donc vraisemblable que des éléments très divers ont pu être confondus, par suite d'une interprétation trop large du concept mitochondrie et d'une confiance exagérée dans des méthodes non spécifiques.

Une réaction contre le chondriome ainsi entendu s'est manifestée à la suite des travaux sur les vacuoles et le vacuome végétal (P. A. DANGEARD). Le chondriome qui, sous l'impulsion de GUILLIERMOND, semblait devoir tenir une place prépondérante dans la cellule végétale comme dans la cellule animale, devait céder la place au vacuome, au moins en ce qui concerne l'origine et la genèse dans la cellule végétale des corpuscules métachromatiques, des pigments anthocyaniques et des tannins. Ce recul du chondriome eut certainement sa répercussion en cytologie animale, ou nombre d'auteurs se mirent à douter de l'activité vraiment démesurée attribuée jusqu'alors au chondriome. La découverte d'états filamenteux et réticulés du vacuome montra que ces dispositions ne sont pas spécialement caractéristiques du chondriome. D'autre part, l'étude des grains d'aleurone de la cellule végétale (P. DANGEARD, 1923) pouvait suggérer une analogie avec les éléments vitellins de la cellule animale et divers *granula*, plus ou moins rattachés jusque là à l'évolution des mitochondries.

Viennent ensuite les travaux de PARAT et de ses collaborateurs (1925-1930), zoologistes, qui ont marqué leur influence en cytologie animale en s'inspirant des travaux sur les vacuoles végétales. En effet PARAT a montré l'importance, jusque là méconnue dans la cellule animale, du vacuome. D'après PARAT, d'ailleurs, c'est sous la dénomination d'appareil de Golgi

(1) Cependant PARAT, HOSSELET (1929) ont décrit plusieurs exemples de chondriome réticulé qui peut être coloré vitalement par le vert Janus. La disposition en réseau n'est donc particulièrement caractéristique d'aucune formation cellulaire. Il semble cependant qu'elle soit très rare en ce qui concerne le chondriome.



que le vacuome aurait été partiellement reconnu dans la cellule animale. Une autre partie du vacuome a pu être confondue avec des éléments du chondriome, exactement comme dans la cellule végétale. Cependant les idées de PARAT ont été très discutées, surtout en ce qui concerne le rattachement de l'appareil de Golgi au vacuome (voir p. 470 et seq.).

Il résulte de cet exposé que la notion d'un vacuome et celle d'un appareil de Golgi sont venues restreindre la conception initiale trop large et mal définie du chondriome, surtout dans les attitudes élaboratrices qu'on lui prêtait. En tenant compte des travaux de la période récente, ainsi que de ceux des histochimistes qui ont précisé la constitution chimique des mitochondries, nous pouvons mieux juger de ce que représente aujourd'hui ce chondriome tant discuté.

Nous examinerons tout d'abord comment se présente la question du chondriome dans les travaux de PARAT et de ses collaborateurs, de FILHOL, de JACQUIERT et de NOUVEL : pour eux la cellule animale renferme le plus souvent un chondriome formé de grains ou de filaments ou des deux à la fois, mais cet ensemble n'est qu'assez rarement homogène et seulement dans les cellules peu différenciées. Partout ailleurs et surtout dans les cellules élaboratrices se manifestent des différences physiologiques et morphologiques qui conduisent à distinguer un chondriome inactif et un chondriome actif. Des formations nouvelles apparaissent en relation avec l'activité accrue du métabolisme : *réseau de Golgi, dictyosomes, lépidosomes*. D'après FILHOL les lépidosomes ne seraient autres que des chondriosomes transformés et jouant un rôle dans la sécrétion.

Ces recherches récentes ne sont guère favorables à l'idée qu'il existe dans la cellule animale des appareils autonomes et distincts sans lien génétique entre eux. Cependant la conception d'une zone de Golgi, suivant PARAT, est très discutée en cytologie animale et certains auteurs comme VOINOV considèrent tout simplement « comme un mythe » les lépidosomes de PARAT. Il semble bien établi par les zoologistes que les dictyosomes, ou corps de Golgi, n'ont aucun rapport direct avec le chondriome. L'existence d'une dualité dans le chondriome animal (chondriome actif et chondriome inactif) est donc fort loin d'être prouvée.

### c) Comparaison entre les mitochondries animales et végétales.

En tenant compte de ces travaux récents sur le chondriome de la cellule animale nous pouvons essayer d'interpréter plus exactement les résultats obtenus dans la cellule végétale. L'ensemble des caractères morphologiques et histochimiques montre qu'il s'agit d'une formation semblable dans l'un et l'autre Règne, avec cependant des différences de détail : ainsi la forme chondriocente est certainement beaucoup plus fréquente dans la cellule animale que dans la cellule végétale, d'autre part, des formes réticulées du chondriome ont été décrites à diverses reprises dans la cellule animale (PARAT, dans la cellule pancréatique du Triton; HOSSELET, 1929; Cow-



DRY, 1924). Les cytologistes américains R. et H. LEWISS ont vu sur le vivant les chondriosomes, d'abors libres, se souder irrégulièrement, puis se séparer. Ils forment par moment des systèmes ramifiés assez compliqués, et même des réseaux. Dans la cellule végétale, au contraire, ces états réticulés du chondriome n'ont pas été décrits, sauf chez les organismes inférieurs (Volvocales, Périдиниens, Algues filamenteuses) (fig. 32).

Le noircissement plus ou moins marqué par l'acide osmique, paraît éga-

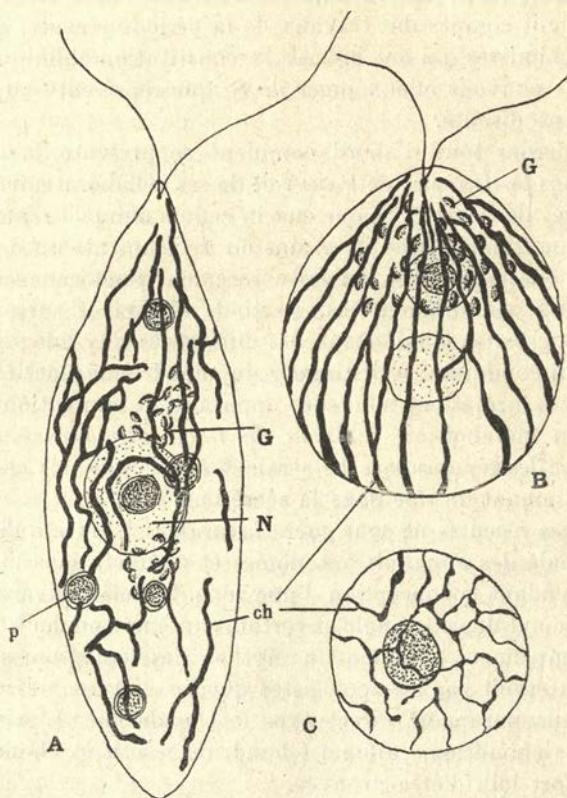


FIG. 32. — L'appareil de Golgi et le chondriome des Volvocales : A, *Chlorogonium euchlorum* ; B et C, *Chlamydomonas* sp. vus latéralement et par le pôle supérieur ; N, noyau ; py, pyrénoloïde ; G, corps de Golgi ; Ch, chondriome réticulé ; × 4.500 (D'après A. HOLLANDE, 1942).

lement un caractère du chondriome de la cellule animale qui fait défaut pour les mitochondries végétales. La transformation de chondriomites en grains alignés (chondriomites), la fusion de mitochondries granuleuses pour reconstituer un filant, que divers auteurs décrivent ou admettent dans la cellule animale, sont des phénomènes sans équivalent dans la cellule végétale (1).

(1) Voici comment par exemple J. SOKOLSKA (1931) décrit l'évolution du chondriome dans les cellules femelles de *Liobunum rupestre* Herbst : « les chondriomites se



Les différences relevées sont, comme on le voit, assez minimes et elles ne peuvent pas nous empêcher de conclure, avec la majorité des cytologistes que le chondriome représente une formation cellulaire commune aux Végétaux et aux Animaux.

#### d) Le chondriome en tant que formation cellulaire.

La valeur du chondriome, en tant qu'appareil cellulaire constant et autonome, peut maintenant être envisagée. Le fait que le chondriome a été rencontré dans les cellules les plus diverses ne saurait prouver en effet que les mitochondries ne peuvent pas apparaître *de novo* dans le cytoplasme. Sans doute on connaît des images indiquant pour les mitochondries une multiplication par voie de bipartition, mais les faits de ce genre ne sont pas tellement nombreux : en dehors des observations de FAURÉ-FRÉMIET sur les Infusoires et des observations vitales sur des tissus animaux cultivés *in vitro* (R. et H. LEWISS), nous pouvons citer les données dues à EMBERGER (1928) qui décrit les mitochondries se divisant transversalement, soit par étranglement progressif, soit par une rupture brusque. Ce cytologiste n'a jamais observé la division longitudinale signalée par de nombreux auteurs, surtout dans les cellules animales. L'exemple cité à diverses reprises de la division des mitochondries dans un siphon de Vauchérie, telle qu'elle résultait des premiers travaux de MANGENOT (1922) provient, comme on le sait aujourd'hui, d'une confusion avec des physodes et il nous semble que c'est bien à tort que la figure correspondante à ces divisions de physodes est encore reproduite récemment par GUILLIERMOND (1934, p. 87 ; 1938, p. 113-114) comme exemple de chondriodière. Même si l'on admet dans tous les cas une multiplication des mitochondries par voie de division cela n'exclut pas évidemment la possibilité d'une formation *de novo* dans certaines circonstances. Beaucoup de cytologistes ont admis et admettent encore cette possibilité. Nous rappellerons enfin que nous avons montré plus haut (voir p. 60) que la formation *de novo* des mitochondries pouvait être considérée comme démontrée dans certains cas.

Les mitochondries, par conséquent, s'apparenteraient plutôt à des grains de métaplasme ou de paraplasme et l'on s'expliquerait de la sorte leur abondance dans les cellules jeunes et leur raréfaction, ou même leur disparition complète, dans les cellules âgées. De toutes façons le chondriome doit être envisagé comme une sorte de réserve de substances lipo-protéïdiques affectant dans la cellule la forme de grains, de bâtonnets ou de filaments, éléments susceptibles de jouer un rôle important dans le métabolisme.

La conception du chondriome à laquelle nous nous sommes arrêté est susceptible d'entraîner des conséquences importantes au sujet des plastes végétaux : c'est pourquoi nous examinerons maintenant quel est le bien-

transforment en chondriomites, qui donnent naissance aux mitochondries granulaires. Les mitochondries granuleuses se transformeraient ensuite, d'après l'auteur, en sphères de vitellus qui finiraient par se colorer par le rouge neutre ; mais l'évolution du vitellus et son origine est une question des plus controversée en cytologie animale.



fondé du rattachement des plastes aux mitochondries suivant la théorie de GUILLIERMOND dite de la dualité du chondriome. Or l'incorporation des plastes dans le chondriome ne nous paraît nullement s'imposer. Voyons comment se comportent les différents groupes de Végétaux à cet égard.

## II. — PLASTES ET CHONDRIOSOMES DANS LA SÉRIE VÉGÉTALE

### a) Les Champignons.

Les Champignons occupent une place à part à ce point de vue chez les Végétaux : en effet on y rencontre une seule catégorie d'éléments constitués

par des grains, des bâtonnets ou des filaments et les cytologistes sont d'accord pour voir dans ces éléments des chondriosomes et non des plastes ; les Champignons apparaissent donc comme dépourvus de plastes, même incolores. Le chondriome des Champignons a été décrit pour la première fois par GUILLIERMOND (1911) dans l'asque des Ascomycètes, puis retrouvé dans les Mucoracées, les Levures, les Basidiomycètes, chez les *Saprolegnia*

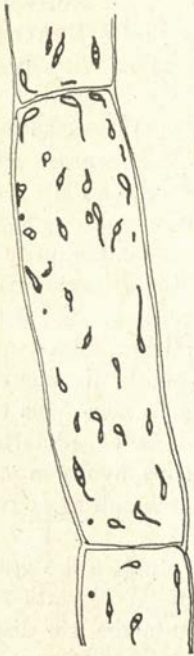


FIG. 33. — Chondriome d'un Ascomycète primitif, l'*Ascoidea* (d'après VARITCHAK, 1931).

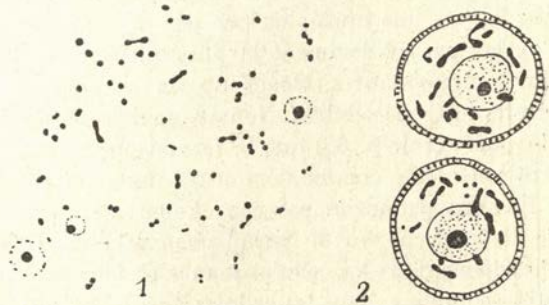


FIG. 34. — Chondriome chez les Myxomycètes (*Fufligo septica*): a, mitochondries et noyaux dans un jeune aethalium  $\times 1.700$ ; b, mitochondries dans les spores mûres  $\times 2.640$  (D'après LEWITZKY, 1924).

et les *Peronospora*, les Urédinées (M<sup>me</sup> MOREAU), *Ascoidea rubescens* (VARITCHAK) (fig. 33), les Myxomycètes (LEWITZKY, N. H. COWDRY), etc. Le chondriome a pu être observé vitalement, particulièrement chez les *Saprolegnia* et les Mucoracées ; il se présente chez les *Saprolegnia* sous forme de longs filaments (chondriocontes) (fig. 17 p. 52) se déplaçant à l'intérieur du cytoplasme et modifiant facilement leur forme suivant les pressions subies.



En somme les chondriosomes chez les Champignons semblent présenter des caractères physico-chimiques analogues à ceux des Plantes Supérieures. On relèvera cependant que les mitochondries observées chez les Myxomycètes (fig. 34) semblent particulières, car elles résistent aux fixateurs renfermant une proportion notable d'acide acétique. Un autre caractère particulier du chondriome chez les Ascomycètes et les Basidiomycètes est la production sur le trajet des chondriocontes de vésicules particulières et chez les Phalloïdées de cristaux de carotène (M<sup>me</sup> R. HEIM, C. R. Ac. Sc. 1946, 223, 1354). Ces vésicules pourraient faire penser à un rôle élaborateur ; cependant, jusqu'ici, aucun rôle de cette nature n'a pu être attribué avec certitude au chondriome des Champignons (M<sup>lle</sup> DUCHAUSSEY, 1936) et l'on sait aujourd'hui que les principales substances du métabolisme rencontrées chez les Champignons, comme la métachromatine, le glycogène, les corps gras, se forment indépendamment de toute participation du chondriome (Voir à ce sujet chap. XIV, p. 493).

#### b) Les plastes et les chondriosomes chez les Algues.

Chez les Algues les plastes conservent en général, durant tout le développement, des caractères permettant de les identifier facilement et de les séparer des mitochondries. Dans les cas relativement rares où les plastes se dépigmentent, ils deviennent des leucoplastes qu'il est impossible de confondre avec des mitochondries. HOLLANDE (1942) cite un cas de ce genre chez l'*Antophysa vegetans* où le leucoplaste est décrit sous le nom de « bandelette buccale ». Dans le Flagellé incolore, *Polytoma uvella*, d'après VOLKONSKY (1930), il existerait un gros leucoplaste réticulé ayant conservé sensiblement les mêmes caractères morphologiques qu'un chloroplaste de *Chlamydomonas*. Il est vrai que, d'après HOLLANDE (1942), ce soit disant leucoplaste représenterait en réalité le chondriome, le *Polytoma* étant dépourvu de plastidome (1). On sait en effet que chez les Flagellés incolores l'absence de pigment peut être due, soit à une décoloration des plastes, transformés ainsi en leucoplastes, soit à la perte des plastes eux-mêmes, comme il arrive dans les formes dites « apo- ou aplastidiées ». Parmi ces dernières figureraient diverses Euglènes incolores et les *Astasia*, le *Chilomonas Paramacium* et peut-être certains *Polytoma*. Les Flagellés incolores du genre *Monas* ne seraient que des Chrysomonadines aplastidiées (ALEXEIEFF, 1911).

On commence depuis peu à connaître le chondriome des Algues inférieures, c'est en effet seulement d'une manière récente que l'on a décrit un chondriome réticulé chez les Péridiniens (M<sup>lle</sup> BIECHLER, 1934) et aussi chez les Volvocales des genres *Chlamydomonas*, *Eudorina*, *Pandorina*, *Volvox*, *Dunaliella*, etc. (HOVASSE, 1936-1938). Les données de HOVASSE ont été confirmées par A. HOLLANDE (1942). Elles montrent que le chondriome

(1) Des observations récentes de CHADEFAUD (1944) donnent raison cependant à l'interprétation de VOLKONSKY et il n'est pas douteux, d'après les figures de l'auteur, que l'on doit admettre l'existence d'un plastidome incolore chez les *Polytoma*. Ce plastidome, formé de rubans relativement larges et anastomosés, semble bien différer d'un chondriome.



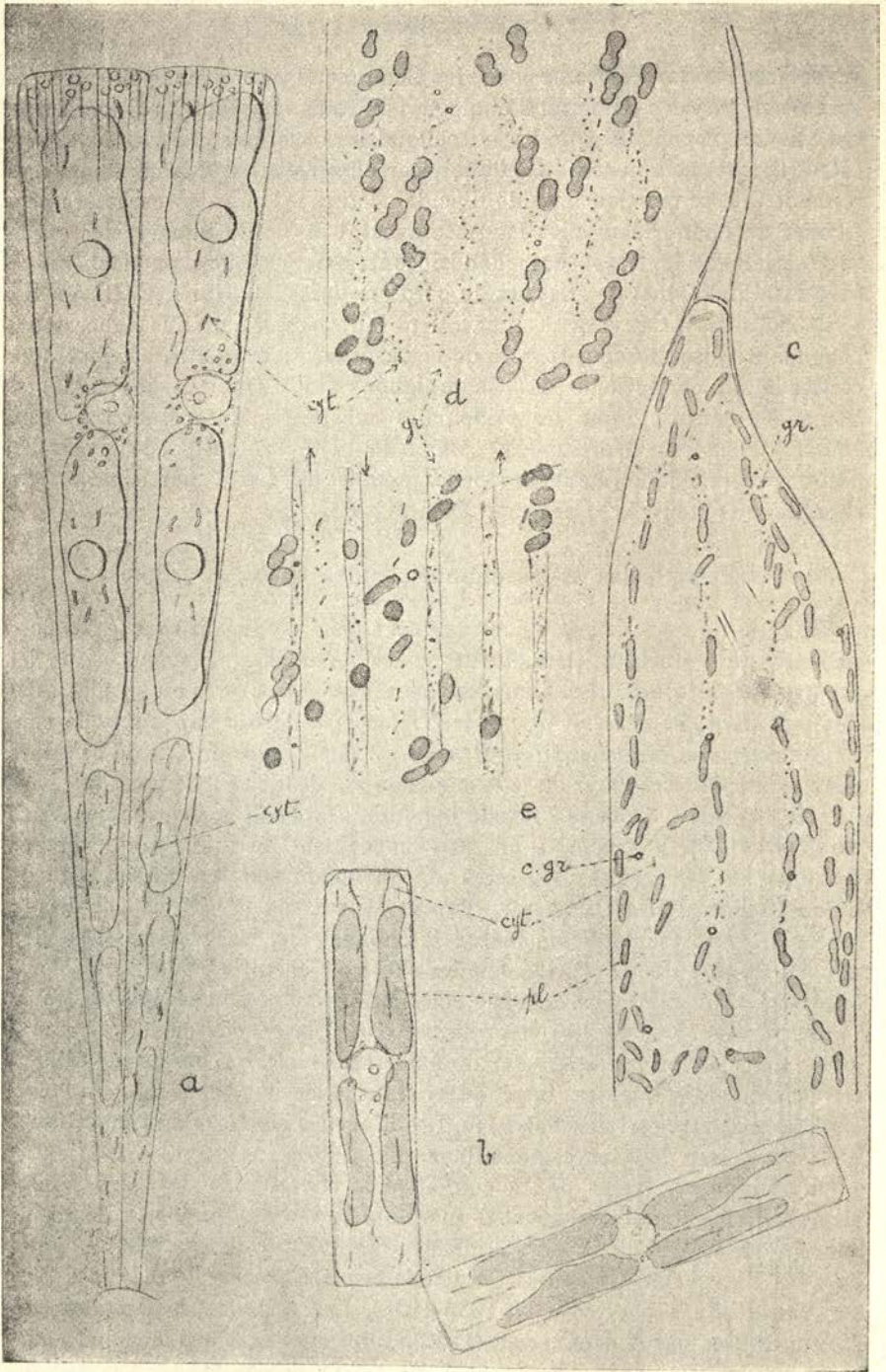


FIG. 35. — Chondriosomes (cyt.) et granula (gr.), *in vivo*, chez les Diatomées : a, *Licmophora flabellata* ; b, *Fragilaria hyalina* ; c, *Rhizosolenia calcar-avis* ; d, *Rh. Castracanei* ; e, *Rh. Tempe-rei* (D'après P. DANGEARD, 1931)  $\times 1.200$ .



des Volvocales est parfois constitué par un réseau mitochondrial superficiel dû à l'anastomose d'une « série de lignes parallèles, plus ou moins onduleuses, irrégulièrement dilatées par place » (*Chlamydomonas*) ; chez le *Chlorogonium euchlorum* il n'existe pas de réseau continu, mais tous les passages « entre de très longs chondriocotes isolés et épais et des chondriocotes plus grêles et fortement anastomosés les uns aux autres » (fig. 32). Chez les Eugléniens il existe des chondriocotes, simples ou ramifiés et parfois des bâtonnets ou des granules, mais on ne les a reconnus avec certitude que chez les hétérotrophes. Parmi les autres Phytoflagellés dont nous connaissons depuis peu le chondriome, figurent les Cryptomonadinées, qui possèdent de « petits chondriocotes extrêmement nombreux » et répartis d'une manière dense sous les téguments.

Parmi les Algues proprement dites, chez les Diatomées, nous avons pour la première fois signalé des chondriosomes observés *in vivo* (1931) et ceux-ci ont été décrits ultérieurement par GEITLER (1937) et par CHADEFAUD (1939) : ce sont principalement de minces bâtonnets et des filaments parfois très allongés (fig. 35). Chez certaines espèces, toutefois, CHADEFAUD a soutenu l'opinion qu'il y aurait deux sortes d'éléments mitochondriaux : d'une part des chondriosomes inactifs et d'autre part des éléments vésiculeux qu'il compare au chondriome, dit actif, de PARAT. On sait d'ailleurs que CHADEFAUD interprète le chondriome dans un sens large et qu'il y rattache, entre autres, des éléments comme les physodes des Phéophycées.

#### 1. — CHLOROPHYCÉES.

Chez les Chlorophycées les chloroplastes atteignent souvent un degré élevé de différenciation (chromatophores) (fig. 24). Ils répondent au type *archaeoplastidié* de CHADEFAUD et sont surtout bien représentés sous cette forme complexe dans le groupe des Conjuguées. On consultera à ce sujet avec profit les travaux de SCHMITZ (1882), N. CARTER (1920), CZURDA (1928), CHADEFAUD (1935). En opposition avec ce plastidome différencié, le chondriome des Conjuguées est connu sous la forme de grains minuscules et de bâtonnets et il ne saurait être question de confondre ces deux formations. A côté du chondriome s'observent, chez les Conjuguées, de minuscules *granula* (P. DANGEARD, 1924).

Plus récemment les chromatophores des autres Algues vertes (Protococcales, Siphonocladales, Siphonales) ont donné lieu à des observations nouvelles, surtout au sujet de la constitution des pyrénoides et ces travaux mettent en évidence leur structure complexe (voir à ce sujet p. 66). Ainsi dans l'*Eremosphæra viridis* (Protococcale) les pyrénoides se composent d'une « coque d'amidon, de pyrénosomes et d'un pyrénophore, celui-ci rattaché à un système de centrioles (fig. 23) (CHADEFAUD, 1941). Les chondriosomes, en forme de fins filaments, sont fort différents de ces chromatophores complexes.

Chez les Chaetophorales (*Draparnaldia*, *Stigeoclonium*, *Chaetophora*), il résulte des observations de CHADEFAUD (1935) que le chondriome y est du



type filamenteux et ramifié (fig. 36). Les Ulvales et les *Ædogonium* possèdent un chondriome très analogue. Il faut prendre garde de ne pas confondre ces fins filaments du chondriome avec des fils cytoplasmiques et, pour cela, s'assurer que leurs extrémités se terminent librement. Nous ne saurions affirmer que les observations de CHADEFAUD offrent toutes garanties de ce côté. En tous cas aucune confusion n'est possible avec le plastidome, sauf dans certains cas dont nous parlerons plus loin (poils incolores des Chaetophoracées par exemple).

Chez les Siphonocladales, le plastidome est généralement d'un type complexe,

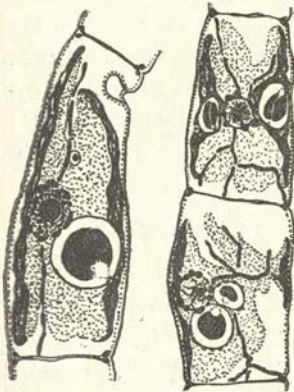


FIG. 36. — Cellules d'un *Stigeoclonium* (Chlorophycée) montrant le plastidome (ponctué) avec pyrénoides complexes (en noir, entourés de possibles dictyosomes) (D'après CHADEFAUD, 1941).

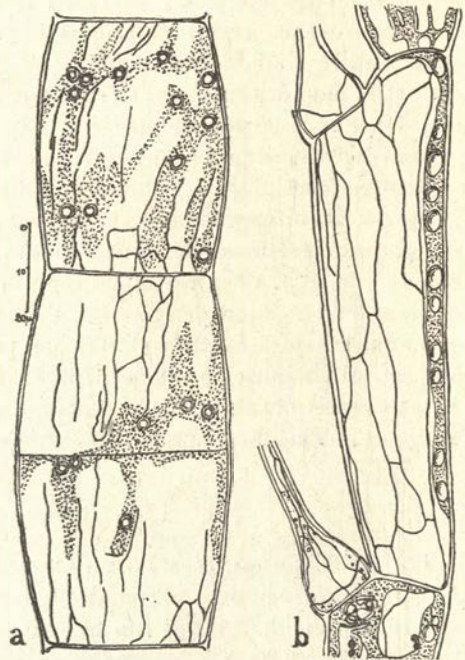


FIG. 37. — *a*, Deux cellules dans l'axe thalle de *Draparnaldia glomerata* (Chlorophycée) montrant les chloroplastes avec des pyrénoides et le chondriome réticulé-filamenteux. *b*, plastidome et chondriome réticulé dans un *Bulbochaete* (Chlorophycée). (*In vivo*, d'après CHADEFAUD, 1935)

e constitué par des éléments irréguliers réunis les uns aux autres par de minces filaments, le tout formant une sorte de réseau coloré en vert et pourvu de pyrénoides multiples. Les éléments constitutifs du réseau plastidial peuvent être entièrement soudés les uns aux autres, sans délimitation nette, ou bien conserver une certaine indépendance et se relier les uns aux autres sans fusionner, par accollement, ou par l'intermédiaire de trabécules filiformes incolores (*Siphonocladus*, *Anadyomene*, *Cladophoropsis*). Tous les termes de passage s'observent entre ces deux dispositions dans le genre *Cladophora* (J. FELDMANN, 1938). Chez les *Anadyomene* où le plastidome, tout en étant continu, est cependant composé d'éléments bien distincts, pourvus de pyrénoides ou non, et reliés les uns aux autres par de fins tractus,



CHADEFAUD (1941) propose d'appeler *pseudoplastes* chacune de ces plaquettes discoïdales, polygonales ou étoilées (fig. 38). Chaque pyrénolide dans cette Algue est rattaché à un grain cinétique, ou centriole pyrénolide. Le chondriome des Siphonocladales, contrairement au plastidome, paraît assez mal connu.

Chez les Siphonales, le plastidome paraît assez différent de celui des Siphonocladales. Il est du type à plastes indépendants (*métaplastidié*). Chez les Caulerpes on trouverait, d'après CZURDA (1928) deux sortes de plastes : des chloroplastes verts et des amyloplastes incolores. La structure de ces plastes est complexe et comporte, d'après CHADEFAUD (1941), l'existence de pyrénolides avec pyrénophore, pyrénosomes et centrioles pyrénolides

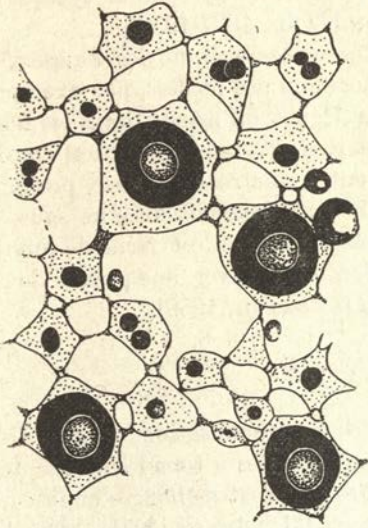


FIG. 38. — Portion du plastidome de l'*Anadyomene stellata*, après fixation et conservation dans l'eau de mer formolée, puis coloration par l'iode. On reconnaît les pseudoplastes, les pyrénolides et l'amidon (en noir) (D'après CHADEFAUD, 1941).

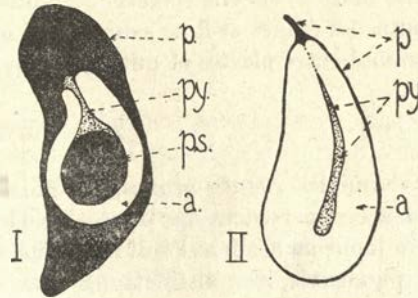


FIG. 39. — Plastes de *Caulerpa racemosa* : I, chloroplaste ; II, Leucoplaste ; p, partie principale du plaste ; py, pyrénophore ; ps, pyrénosome protidique ; a, amidon (D'après CHADEFAUD, 1936).

(fig. 39). D'après le même auteur, les *Halimeda* auraient le même caractère hétéroplastidié que les *Caulerpa*.

Nous sommes mal renseignés sur l'état du plastidome dans l'œuf ou zygote des Chlorophycées : on sait seulement que les plastes y sont conservés sous une forme incolore et qu'ils reparassent à la germination pourvus de leur pigment vert et avec leur disposition caractéristique ; il est bien improbable, en tous cas, que les plastes des Algues vertes puissent, même dans l'œuf où ils sont décolorés, montrer une ressemblance quelconque avec des mitochondries. Il ne peut être question d'une régression complète ni d'un retour à l'état mitochondrial dans l'œuf des Chlorophycées. Dans les Algues vertes différenciées, où des poils incolores ou presque incolores se développent (*Chaetophoracées*, *Draparnaldia*, etc.), les chloroplastes se



dépigmentent, mais gardent une taille plus élevée que les éléments du chondriome avec lesquels ils ne se confondent pas.

Les Hétérokontées ou Xanthophycées possèdent assez souvent un plastidome plus simple que celui des Chlorophycées et dépourvu de pyrénoides. Cependant, il n'y a là rien d'absolu et certaines Algues de ce groupe (*Botrydium*) ont des chloroplastes possédant des pyrénoides. Chez les *Vaucheria*, qui peuvent être, avec doute, rattachées aux Xanthophycées, les plastes sont ordinairement d'un type simple et dépourvus de pyrénoides ; cependant, comme nous l'avons montré récemment, certaines espèces marines ou d'eaux saumâtres possèdent des chloroplastes avec pyrénoides typiques, bien que n'élaborant pas d'amidon (P. DANGEARD, 1937-1939).

Il existe chez des Algues même peu différenciées, comme les *Vaucheria*, des exemples de la régression et de la décoloration des plastes, par exemple dans les rhizoïdes : c'est ainsi que, chez ces Algues, on assiste, dans les filaments rhizoïdaux, à une décoloration des plastes et à une diminution considérable de leur taille, de sorte qu'ils arrivent à une ressemblance presque complète avec des mitochondries. Cependant cette ressemblance ne saurait faire illusion, car elle correspond à une régression dont il est facile de suivre toutes les étapes et il ne saurait être question d'y trouver une preuve de la parenté entre plastes et mitochondries (P. DANGEARD, 1939).

## 2. — PHÉOPHYCÉES.

Parmi les Algues brunes, les plus élevées en organisation, comme les Fucacées, possèdent des plastes bruns reconnaissables à tous les stades du développement : dans l'œuf lui-même, il existe des plastes allongés en fuseau et pigmentés, bien distincts des chondriosomes (MANGENOT, 1921), lesquels sont au contraire de tous petits granules chromatiques. Dans la cellule apicale des *Fucus* s'observent également des plastés bruns allongés (phéoplastes) nettement plus gros que les chondriosomes en forme de grains minuscules.

L'anthéridie des Fucacées évolue aux dépens d'une cellule-mère qui contient des phéoplastes : mais, au cours du développement, ceux-ci perdent leur pigment normal, puis finalement élaborent du carotène rouge orangé : chacun d'eux devient ainsi le corpuscule coloré de l'anthérozoïde connu sous le nom de *stigma* et qui représente en réalité un plaste porteur de carotène. D'après MEVES (1918), les mitochondries se grouperaient à la partie postérieure de l'anthérozoïde pour donner un corps, d'abord en bâtonnet, puis finalement globuleux et, d'après MANGENOT, un groupe de mitochondries persisterait dans l'anthérozoïde mûr au voisinage du noyau.

Les phéoplastes des Ectocarpales ont fréquemment, comme ceux des Fucacées, une forme discoïde ou rubanée. Chez certains *Ectocarpus* (*E. confervoides*), les plastes sont en rubans anastomosés, par conséquent relativement complexes. Ces plastes, comme chez les autres Phéophycées, n'élaborent pas d'amidon, mais ils possèdent cependant des corpuscules assimilables, dans une certaine mesure, à des pyrénoides dépourvus de coque



amylacée ; contrairement à la disposition habituelle, ces pyrénoides ne sont pas inclus dans la substance plastidiale, mais suspendus aux chromatophores ; aussi a-t-on pu douter parfois de leur véritable nature. D'après CHADEFAUD (1941) ils seraient assimilables aux pyrénoides des Chlorophycées : il est possible d'y reconnaître, en effet, les différentes régions constitutives d'un pyrénuide typique telles que centrioles pyrénoidiens, pyrénophore et pyrénosomes (D'après M. KNIGHT, 1928 ; tiré de CHADEFAUD, 1941).

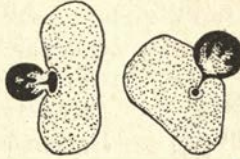


FIG. 40. — Phéoplastes et pyrénoides d'*Ectocarpus siliculosus* montrant les centrioles pyrénoidiens, les pyrénophores et les pyrénosomes (D'après M. KNIGHT, 1928 ; tiré de CHADEFAUD, 1941).

phore et pyrénosomes. Cependant ils ne donnent pas toutes les réactions des protides comme les pyrénoides des Algues vertes (fig. 40).

### 3. — RHODOPHYCÉES.

Les Algues rouges ont des représentants d'une organisation très simple et d'autres plus différenciés qui comptent parmi les Algues les plus complexes. Dans le groupe très primitif des Bangiacées il n'a pas été possible, jusqu'à présent, de mettre en évidence des chondriosomes ; mais, partout ailleurs, le chondriome est connu avec ses aspects habituels, tandis que les plastes colorés en rouge (*rhodoplastes*) peuvent affecter des aspects très divers, depuis la forme globuleuse ou lenticulaire, jusqu'à celle de longs filaments ou de rubans irréguliers et parfois ramifiés (cellules internodales des *Ceramium* par exemple). Dans les Floridées pourvues de tissus différenciés, il y a lieu de distinguer les cellules extérieures, ou situées à une faible profondeur comme les cellules corticales et dont les plastes assimilateurs sont colorés en rouge, et les cellules des tissus profonds qui peuvent être parfois tout à fait incolores. Néanmoins les cellules incolores des Floridées, appartenant aux tissus abrités de la lumière, conservent des plastes bien reconnaissables par suite de leurs dimensions plus élevées que celles des chondriosomes. C'est ce qu'il est facile de constater, par exemple, dans les longues cellules tubuleuses axiales des *Asparagopsis*, des *Bonnemaisonia*, ou bien encore chez diverses Rhodomélacées dans le siphon central.

Dans l'étude consacrée par MANGENOT (1922) à diverses Floridées comme les *Gracilaria*, les *Delesseria*, les rhodoplastes sont décrits comme prenant naissance aux dépens d'éléments mitochondriaux typiques ; mais il suffit d'examiner les figures données par cet auteur pour se rendre compte que les « éléments mitochondriaux typiques », dont il s'agit, ont tous les caractères de longs plastes filiformes ou encore vésiculeux et qu'on ne saurait les confondre avec des mitochondries. Même dans les *Lemanea* où les cel-



lules carpogoniales, d'après MANGENOT, posséderaient un ensemble indifférencié de grains et de filaments, il semble probable qu'une analyse attentive permettrait de distinguer les plastes et les mitochondries.

### c) Characées.

Les Characées, que beaucoup d'auteurs rangent dans les Algues, ont été particulièrement étudiées cytologiquement par MANGENOT (1922). D'après ce cytologiste, la cellule initiale, dans les *Chara*, renferme de petits plastes légèrement colorés en vert, tandis que le chondriome est représenté surtout par des grains et de courts bâtonnets. Nous avons fait également, à diverses

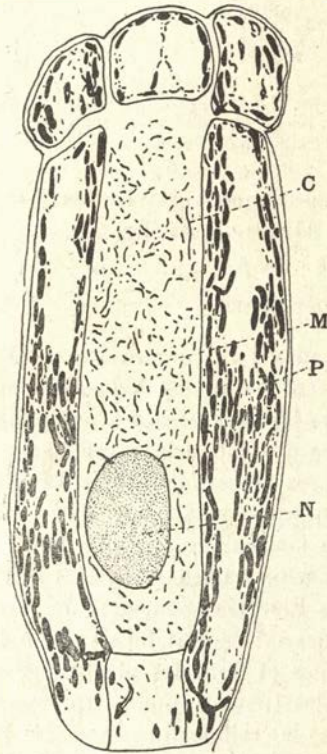


FIG. 41. — *Chara fragilis*, oogone jeune vu en coupe. Dans la cellule-œuf les longs chondriocentes représentent les futurs plastes amyliifères, d'après MANGENOT

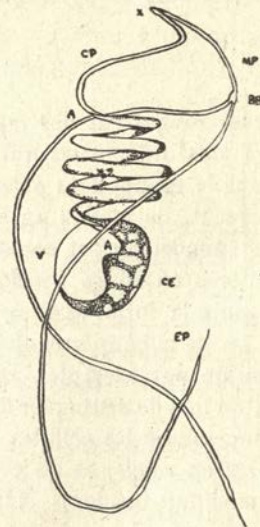


FIG. 42. — Anthérozoïde de *Chara fragilis* × 1,000 (D'après SASAKI, 1934).

reprises, des observations (non publiées) sur la cellule apicale de divers *Chara* et nous avons vu que les petits chloroplastes de cette cellule sont porteurs de minuscules grains de carotène qui deviennent ensuite plus abondants dans les cellules différenciées. Par conséquent les *Chara*, bien qu'ayant des chloroplastes petits et peu colorés dans leurs cellules initiales sont un bon exemple de l'indépendance du plastidome et du chondriome.



Pourtant, d'après MANGENOT, la cellule-œuf renfermerait un ensemble de grains et de petits filaments parmi lesquels il ne serait pas possible de distinguer ce qui appartient aux chondriosomes et ce qui appartient aux plastes (fig. 44). Dans la suite, l'oosphère se développe, puis élabore une grande quantité d'amidon aux dépens de leucoplastes très allongés (mitoplastes, amyloplastés). Les anthérozoïdes sont complexes et rappellent ceux des Bryophytes (fig. 42).

#### d) Bryophytes.

Les Mousses se comportent sensiblement comme les Characées en ce qui concerne les plastes et les mitochondries. Déjà SCHIMPER, autrefois, avait montré, dans plusieurs genres de Muscinées, que la cellule apicale de la tige contient de petits chloroplastes ; cependant il avait signalé aussi l'exemple des *Sphagnum* dont la cellule initiale renferme des leucoplastes. Dans la cellule-œuf, d'après lui, les chromatophores sont remplacés par des leucoplastes, ou parfois par des chloroplastes très faiblement colorés. Comme pour les Algues qui forment des anthérozoïdes, les chloroplastes disparaissent au cours du développement des gamètes pour se transformer sans doute en leucoplastes.

L'évolution des plastes chez les Bryophytes a été suivie, depuis SCHIMPER, par différents auteurs. Dans l'Hépatique *Anthoceros* SAPPÉHIN (1911) et SCHERRER (1913), ont montré l'existence d'un seul gros chloroplaste dans toutes les

cellules et dans l'oosphère elle-même, de sorte que nous avons, dans l'histoire de ce Végétal si particulier, un exemple parfait de la continuité génétique des plastes et de leur indépendance (fig. 43 et 44). Dans le *Marchantia polymorpha*, autre Hépatique, au moment de la fécondation, l'oosphère renfermerait, d'après P. A. DANGEARD (1924), les trois formations cellulaires, du plastidome, du *cytome* (chondriome) et du vacuome. Enfin, dans les paraphyses de *Mnium cuspidatum*, ALVARADO (1923) a montré l'existence de plastes filamenteux qu'il considère comme des chondriocentes, mais cette opinion est peu vraisemblable, car, comme nous l'avons

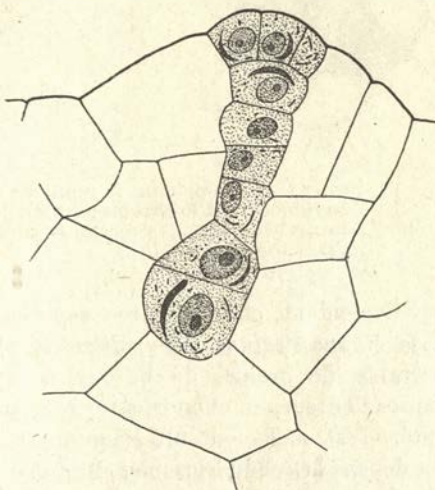


FIG. 43. — Archégone complètement développé d'*Anthoceros Husnoti* (Hépatique) montrant que l'oosphère et la cellule de ventre du canal renferment un chromatophore distinct en forme de croissant et des chondriosomes (envir.  $\times 2.400$ ) (D'après SCHERRER, 1915).



indiqué (1925) dans les poils foliaires de *Polytrichum formosum*, les plastes peuvent prendre l'apparence de filaments incolores sans devoir être interprétés pour cela comme des chondriocotes : ce sont simplement des leucoplastes filamenteux (mitoplastes).

Dans la thèse de MOTTE (1928) nous trouvons encore une étude d'ensemble de la cytologie des Bryophytes où l'auteur confirme que pour un certain nombre de Muscinées, la cellule apicale de la tige renferme de petits chloroplastes légèrement verts et nettement différents des chondriosomes granuleux qui coexistent à côté d'eux (*Mnium punctatum*, *Hypnum flui-*

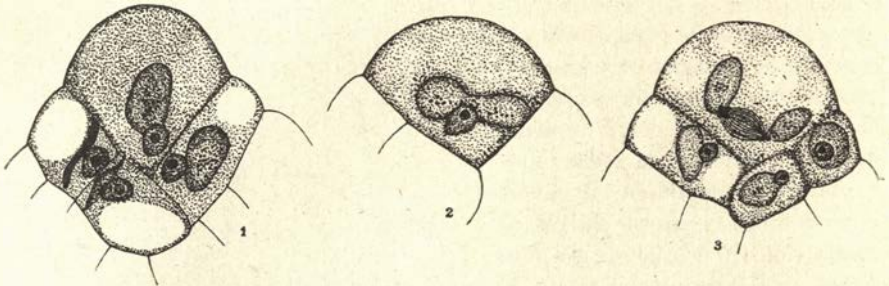


FIG. 44. — Coupe dans le point de végétation de l'*Anthoceros Husnoti* montrant le chromatophore unique de la cellule apicale dont la division (fig. 2) précède la division nucléaire (fig. 3). D'après A. SCHERRER (1915).

*tans* Cependant, chez d'autres espèces comme le *Gasterogrimmia crinita* et le *Rhyncostegium megapolitanum*, la cellule initiale contiendrait un ensemble de grains, de bâtonnets et de filaments appartenant tous, d'après l'auteur, au chondriome, sans que le système des plastes soit représenté. C'est seulement ultérieurement que les plastes se différencieraient aux dépens des chondriosomes. Rappelons, à ce propos, que nous avons montré, chez le *Fontinalis antipyretica*, l'existence dans la cellule apicale de la tige de petits plastes nettement distincts des mitochondries granuleuses (P. DANGEARD, 1925).

La sporogénèse chez les Bryophytes est encore, cytologiquement, peu connue. Un exemple classique est celui des *Anthoceros* étudiés par STRASBURGER autrefois, puis par SCHERRER (1914) ; la cellule-mère des spores y renferme un seul plaste lequel se divise successivement deux fois avant que le noyau lui-même ne subisse les deux cinèses de maturation ; quant aux fuseaux de la deuxième division méiotique, ils sont orientés de telle sorte que les plastes en occupent les pôles ; ainsi, lorsque les spores s'isolent et se séparent les unes des autres chacune d'entre elles contient un noyau et un seul gros plaste.

Dans les Mousses proprement dites, la présence d'un plaste unique et volumineux dans chaque cellule du tissu archésporial jeune paraît être caractéristique. L'évolution des plastes a été suivie par SAPÉHIN (1915) et par E. WEIER (1931) qui a conclu de ses recherches sur le *Polytrichum com-*



munie à la permanence et à la continuité du plastidome pendant tout le cours du développement des spores. Les plastes du tissu archésporial montreraient une structure analogue à celle des corps de Golgi, puis ils acquerraient, dans les cellules-mères des spores et au cours de la méiose, un état granuleux. L'auteur trouve qu'il existe un parallélisme entre cette évolution des plastes et celle de l'appareil de Golgi des animaux pour la même période du développement. Aucune relation n'existe, d'après WEIER, entre le plastidome et le chondriome au cours de la sporogénèse. Les résultats obtenus par SENJANINOVA (1928) chez l'*Atrichum undulatum* et par MOTTE (1928) chez les *Funaria* et les *Gasterogrimmia* sont, par contre, très diffé-

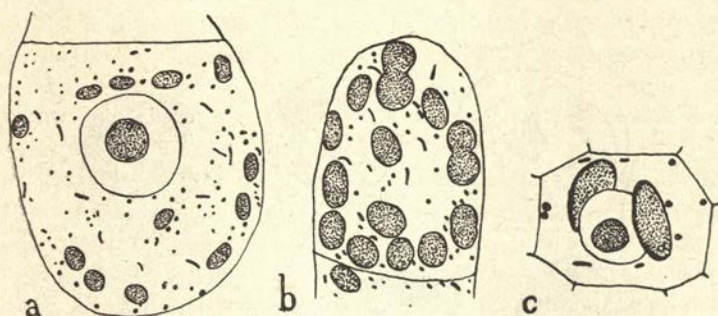


FIG. 45. — Plastes et chondriosomes chez les Mousses : a, cellule-œuf d'un *Bryum* (fixation Regaud et color. hémat.); b, cellule-apicale d'un protonéma de *Funaria hygrometrica*; c, cellule archés-oriale de *Funaria hygrometrica* (D'après SAPEHIN, 1913).

rents des précédents : pour ces auteurs en effet, les plastes feraient défaut à certains stades de la sporogénèse et ils seraient remplacés par des mitochondries, ce qui paraît au moins très douteux. Il serait à désirer que cette étude soit reprise sur des exemples favorables.

L'oosphère, dans les Mousses (et aussi dans les Hépatiques) renfermerait, d'après MOTTE, un ensemble d'éléments tous de même nature qualifié de chondriome et les plastes seraient toujours absents dans l'œuf mûr ; mais il est permis de douter de ce résultat qui aurait besoin d'être confirmé. (Cf. fig. 45, d'après SAPEHIN. En particulier l'idée exprimée par MOTTE que les plastes résultent d'une différenciation de mitochondries ordinaires ne paraît pas acceptable : c'est une conception qui ressemble tout à fait à celle que GUILLIERMOND a soutenu dans ses premiers travaux et qu'il a abandonnée plus tard. Elle n'a plus guère de défenseurs aujourd'hui.

L'évolution de l'anthéridie chez les Bryophytes a été très diversement interprétée au point de vue cytologique : il y a là en effet un sujet très délicat. L'anthéridie, au début de son développement, est formée de cellules chlorophylliennes, mais la couleur verte disparaît peu à peu de sorte que les cellules-mères des anthérozoïdes sont complètement incolores. Nous savons mal ce que deviennent les plastes et les mitochondries au cours de la formation des gamètes mâles : dans les Hépatiques comme le *Marchantia polymorpha*, GAVAUDAN (1930) décrit un plastidome et un chondriome indépen-



dants à l'intérieur des cellules spermatidogènes, mais, dans la suite du développement des anthérozoïdes il ne peut préciser la destinée du chondriome, tandis que le résidu d'un plaste persisterait dans l'anthérozoïde mûr à l'arrière du corps du filament spermial. CHALAUD (1928), chez le *Fossombronina pusilla*, observe dans les spermatides une « petite sphère » de  $1\ \mu$ , 5 de diamètre « à contours extrêmement réguliers » : ce corps serait analogue à la *limosphère* de M. WILSON (1911) et de ALLEN (1917, p. 288). D'après CHALAUD cette sphère ne serait autre qu'une simple gouttelette d'huile. Enfin le protoplasme de la spermatide renfermerait probablement un vacuome et un chondriome, mais pas de *plastome* (plastidome). L'opinion de CHA-

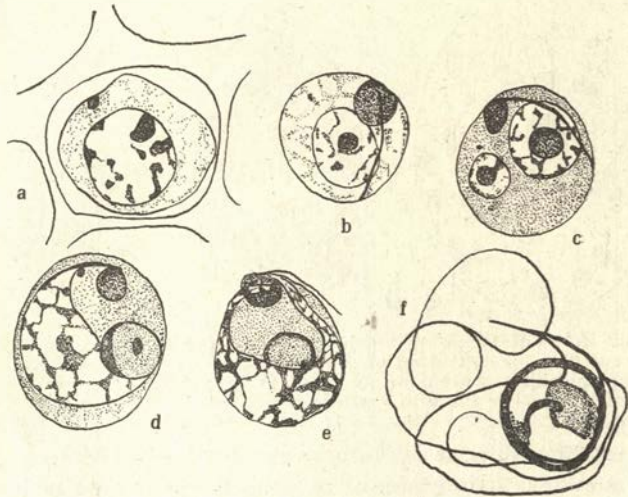


FIG. 46. — Quelques stades de la spermatogénèse chez le *Polytrichum juniperinum* (Mousse): a, androcyte avec le blépharoplaste en haut et à gauche; b, le blépharoplaste s'est allongé et la limosphère a fait son apparition; c, la limosphère s'est divisée et elle a donné le corps apical; d, le noyau s'incurve et s'applique dans sa région antérieure contre le blépharoplaste; e, apparition d'un cil; f, anthérozoïde achevé;  $\times 3.800$  (D'après CH. E. ALLEN, 1917).

LAUD au sujet de la limosphère paraît bien douteuse si l'on en juge d'après ce qui se passe dans l'androgénèse des Muscinées.

Chez les Mousses la spermatogénèse a surtout été étudiée par M. WILSON (1911), C. E. ALLEN (1912-1917), BOWEN (1926, 1927), J. MOTTE (1928), E. WEIER (1930, 1931) (fig. 46). Sous le nom de *limosphère*, M. WILSON montra l'existence dans la spermatide d'un corps sphérique particulier lequel, d'après ALLEN (1917), se diviserait pour donner, d'une part le corps apical et d'autre part un résidu qui disparaît avec la vésicule cytoplasmique postérieure de l'anthérozoïde. SAPEHIN (1915) avait déjà suggéré que la limosphère pourrait correspondre à un plaste. Plus tard E. WEIER (1931) dans le *Polytrichum commune* et le *Catharinea undulata*, montre qu'il existe bien des plastes dans les cellules spermatidogènes (cellules androgonales de l'auteur) et que la « plaque kinoplasmique », décrite par ALLEN, correspond en réalité



à un ensemble de plastes ; ceux-ci ne tardent pas à réduire leur nombre, de sorte que c'est un plaste unique qui persiste dans les dernières divisions des cellules spermatidogènes. Dans la spermatide (*androcyte*), ce plaste unique donnerait naissance, en se transformant, à la limosphère. Enfin cette formation produirait, par sa division, le corps apical qui occupe la région antérieure de l'anthérozoïde, tandis que le restant émigrerait à la partie postérieure, avec un peu de cytoplasme, pour donner une masse vacuolisée (vésicule cytoplasmique). D'après WEIER, le comportement de la limosphère et du corps apical serait tout à fait comparable à celui de l'*acroblaste* (idiozome) et de l'*acrosome* dans la spermatogénèse animale. C'était déjà l'opinion exprimée par E. B. WILSON dans son Traité où il assimile la limosphère à l'acroblaste et à l'appareil de Golgi. Nous verrons qu'il est possible de tirer argument de cette évolution du plastidome dans les Mousses pour rapprocher les plastes végétaux de l'appareil de Golgi.

Par contre les travaux de MOTTE (1928) sur la spermatogénèse des Muscinées donnent une interprétation tout à fait différente. Pour cet auteur les chloroplastes, qui existent au début dans l'anthéridie des *Mnium*, se fragmentent, perdent leur chlorophylle et se transforment en grains mitochondriaux dans les cellules anthéridiennes. Ces grains d'origine plastidaire se confondraient alors avec les mitochondries préexistantes pour donner un état de chondriome homogène ; tous les grains mitochondriaux fusionneraient ensuite en un seul « corps mitochondrial » appliqué contre le noyau de l'anthérozoïde ; ce corps mitochondrial correspondrait au *nebenkerh* de certains auteurs et à la limosphère de M. WILSON. Dans la spermatide le corps mitochondrial prolongerait le noyau étiré et finalement il donnerait la vésicule postérieure renfermant quelques grains d'amidon.

Les travaux de MOTTE sont pris en considération par GUILLIERMOND dans son Traité, car il voit, dans l'évolution des plastes décrite par cet auteur un nouvel exemple du retour de ces éléments à un état indifférencié ou mitochondrial ; cependant ces travaux n'ont pas été confirmés par GAVAUDAN (1930) et ils paraissent difficilement conciliables avec les travaux de E. WEIER que nous avons exposés plus haut. De nouvelles recherches ne seraient pas inutiles (1).

#### e) Cryptogames vasculaires.

Chez les Cryptogames vasculaires les travaux de SCHIMPER ont fait connaître quelques points particuliers de l'évolution des plastes ; ce savant signale en effet la présence de chloroplastes dans les spores des Equisétacées, des Osmundacées et des Hyménophyllacées. Dans les points de végétation il observe parfois des chloroplastes, comme par exemple dans la cellule apicale des racines d'*Azolla caroliniana* où ils sont bien visibles, quoique de petite taille ; plus souvent, ce sont de petits leucoplastes qui occupent

(1) Rappelons aussi que BOWEN (1927) avait décrit l'origine de la limosphère aux dépens de plaquettes osmiophiles, opinion qui ne peut pas être retenue comme E. WEIER (1931) l'a montré.



les méristèmes, ou des chromoplastes, comme dans les pousses fertiles de l'*Equisetum arvense*. Dans les organes abrités de la lumière (racines, rhizomes) des leucoplastes se rencontrent, exactement comme chez les Phanérogames. D'une manière générale l'évolution des plastes chez les Cryptogames vasculaires serait comparable, selon SCHIMPER, à celle des Phanérogames.

On doit ensuite à SAPÉHIN (1911) et à P. A. DANGEARD (1920) une étude des plastes et des mitochondries chez les Sélaginelles, où les cellules méristématiques de la tige renferment un seul plaste incolore filamenteux (*mitoplaste*) accolé au noyau. De ce plaste dérivent, par division, les chloroplastes des cellules foliaires et caulinaires. SAPÉHIN et P. A. DANGEARD ont conclu de leurs recherches à l'indépendance des plastes et des mitochondries.

Le premier travail d'ensemble sur le cytoplasme des Cryptogames vasculaires est dû à EMBERGER (1921), qui a décrit l'évolution des plastes et des mitochondries, au cours du développement, chez les Fougères, les Prêles et les Sélaginelles. Dans l'anthéridie de l'*Adiantum Capillus-Veneris*, ce savant décrit la régression des chloroplastes pendant la spermatogénèse : en se réduisant de taille ils deviennent des bâtonnets légèrement allongés qui ne se distinguent pas des mitochondries, à côté desquelles ils coexistent dans les cellules-mères d'anthérozoïdes (spermatides). Il existerait alors, dans les spermatides, un chondriome homogène dans lequel il serait impossible de faire une distinction entre ce qui revient aux plastes et ce qui doit être attribué aux mitochondries ordinaires. L'anthérozoïde mûr se composerait d'un corps anthéridien enroulé autour d'un petit amas de mitochondries granuleuses : celles-ci seraient ensuite transmises à la future vésicule.

Depuis les travaux d'EMBERGER, un savant japonais YUASA (1937), a fait une étude assez complète de la spermatogénèse de nombreuses Fougères : il décrit, dans le cytoplasme des cellules anthéridiennes, des leucoplastes élaborateurs d'amidon qui augmentent de taille au cours de l'évolution de ces éléments. Ces plastes sont ensuite rejetés, avec la vésicule cytoplasmique, au cours de la nage de l'anthérozoïde. Les chondriosomes ne subissent pas de modifications au cours de la spermatogénèse et ils sont éliminés, soit au moment de la mise en liberté des anthérozoïdes, soit pendant la vie libre et nageante de ces gamètes mâles. Ces recherches du savant japonais, tout en confirmant, d'une manière générale l'évolution cytoplasmique des gamètes décrite par EMBERGER ne vérifient donc pas les vues de ce dernier sur un retour des plastes à l'état mitochondrial au cours de l'évolution de l'anthéridie des Fougères. La production d'amidon, qu'il est facile de constater au cours de la spermatogénèse des Fougères, indique la présence de plastes fonctionnels pendant cette période ; aussi est-il très probable que les plastes ne se confondent aucunement avec les mitochondries pendant la spermatogénèse. Envisageant la question des relations entre plastes et mitochondries, l'auteur japonais conclut à une complète indépendance génétique de ces deux formations (1939). Les plastes ont presque toujours une taille supérieure à celle des mitochondries et ils ne prennent pas le vert Janus en coloration vitale.



Dans l'anthérozoïde mûr il subsisterait encore, d'après EMBERGER, des mitochondries reconnaissables, mais celles-ci seraient exclusivement du type granuleux ; on les trouverait disposées en deux rangées le long de la spirale nucléaire et espacées régulièrement. L'auteur ne dit rien du sort futur de ces grains mitochondriaux.

L'œuf d'*Adiantum* renfermerait, d'après EMBERGER, des plastes ayant subi une régression telle qu'ils se confondent désormais avec les mitochondries ordinaires. L'oosphère mûre contiendrait ainsi un chondriome homogène constitué par de très nombreux grains mitochondriaux et de courts bâtonnets parmi lesquels il serait impossible de distinguer ce qui correspond

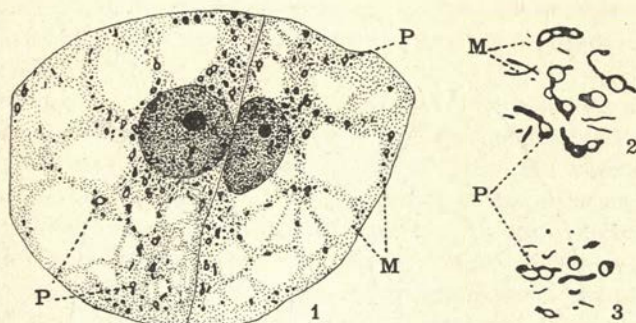


FIG. 47. — Cellule apicale de la racine d'*Athyrium Filix-femina* montrant les plastes (P) et les chondriosomes (M); 2 et 3, plastes et mitochondries plus fortement grossis (D'après EMBERGER).

aux anciens chloroplastes transformés et aux mitochondries. Cependant, dès les premiers développements de l'œuf fécondé, les plastes peuvent être distingués des mitochondries par leur propriété d'élaborer de l'amidon et ils sont évidemment à l'origine des plastes de diverses sortes rencontrés dans la plante feuillée. Dans le sporophyte des Fougères on peut distinguer en effet, dans la cellule apicale de la racine (fig. 47), des plastes élaborateurs d'amidon et des mitochondries ; dans le point de végétation de la tige, la cellule initiale possède les mêmes caractères que celle de la racine, c'est-à-dire qu'elle renferme également des amyloplastes et des chondriosomes. Si la distinction entre plastidome et chondriome est ainsi bien évidente dans les méristèmes de Fougères, il n'en serait pas de même dans le tissu sporogène où, d'après EMBERGER, les cellules-mères primordiales et les spores jeunes renfermeraient un chondriome entièrement granuleux et homogène.

Les spores mûres des Fougères sont, tantôt incolores, tantôt bien colorées en vert par la chlorophylle (*Osmunda regalis*, *Todea superba*, *Trichomanes speciosum*). Dans le premier cas elles renferment probablement des leucoplastes qui verdissent dès le début de la germination, tandis que dans le deuxième, la présence dans les spores de nombreux chloroplastes est très évidente. La différence n'est peut-être pas essentielle si l'on admet que les spores d'Osmonde verdissent avant de germer, tandis que les spores de la



plupart des autres Fougères ne deviennent chlorophylliennes qu'au moment de leur germination. L'étude de la sporogénèse vaudrait d'ailleurs la peine d'être reprise pour établir si vraiment, pendant cette période, il y a un passage des plastes par un stade pseudomitochondrial.

Les Prêles rappellent les Fougères pour la constitution du cytoplasme dans les divers organes de la plante et, chez ces Végétaux, EMBERGER a décrit la présence d'un chondriome formé de plastes et de mitochondries plus ou moins semblables, aussi bien dans la cellule apicale de la racine que dans celle de la pousse feuillée. Cependant, les plastes, dans la cellule apicale de la tige, se distingueraient par leur taille un peu plus élevée que

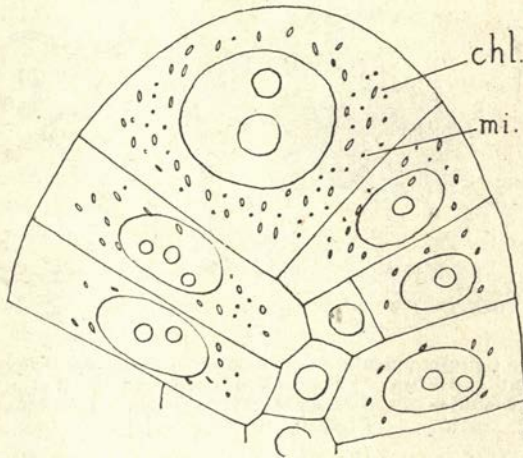


FIG. 48. — Sommet végétatif de la tige d'*Equisetum maximum* montrant de petits chloroplastes faiblement colorés et des microsomes (*mi*) dans la cellule apicale et dans les cellules qui en dérivent (observ. vit.  $\times 1.500$ ).

celle des chondriocotes. L'observation vitale, que n'a pas pratiquée EMBERGER, confirme cette opinion et elle permet bien d'affirmer (P. D. observ. inéd.) la présence de petits chloroplastes légèrement verdâtres, en forme de bâtonnets ou de fuseaux, dans la cellule apicale de la tige chez l'*Equisetum maximum* (fig. 48). Dans le tissu sporogène, EMBERGER a décrit, comme chez les Fougères, un chondriome homogène, composé de chondriocotes, de bâtonnets et de grains, dans les cellules-mères primordiales. LEWITSKY (1925), dans l'*Equisetum palustre*, a décrit la fragmentation du plastidome en granules aux mêmes stades. Or, les spores mûres comme l'on sait, sont nettement vertes et renferment des chloroplastes bien développés; il faudrait donc supposer que ces chloroplastes se sont différenciés au cours de la sporogénèse aux dépens d'une partie de ce chondriome homogène; il est peut-être plus simple d'admettre que les plastes n'ont perdu leur individualité à aucun moment de cette évolution du tissu sporogène, mais qu'ils passent momentanément par un stade fragmenté. Citons encore,



pour l'étude cytoplasmique des *Equisetum*, le travail de BOWEN (1929) qui distingue nettement le plastidome et le pseudochondriome.

Chez les Sélaginelles, EMBERGER a confirmé, en les étendant, les observations de SAPÉHIN et de P. A. DANGEARD au sujet de l'évolution du plastidome dans le méristème de la tige. Le même cycle des plastes et des chondriosomes s'observerait dans la racine de ces plantes. L'évolution du sporange est caractérisée par la présence constante d'un seul plaste qui persiste, même dans la spore, à côté de mitochondries en forme de grains et de courts bâtonnets. Les Lycopodes, qui ont fait seulement l'objet jusqu'à présent d'une étude spéciale d'EMBERGER (1923) renferment, d'après cet auteur, de petits plastes verts dans le méristème apical de leurs tiges, mais, dans les archéspores et dans les tétraspores, les plastes manqueraient (ceci en désaccord avec les données de SAPÉHIN qui avait, à ce stade, figuré des plastes en croissant volumineux).

L'ensemble des travaux que nous venons de résumer sur les plastes des Cryptogames montre clairement que ces éléments sont distincts des mitochondries. Qu'il s'agisse des Algues ou des Cryptogames vasculaires, les plastes ne se confondent jamais avec le chondriome. Les quelques exemples relevés dans le développement des Bryophytes ou des Fougères, où les plastes et les mitochondries ont été décrits comme morphologiquement semblables, auraient besoin d'être étudiés à nouveau sans idées préconçues. D'ailleurs il n'est pas juste de considérer les plastes et les chondriosomes comme des éléments de même nature sous prétexte qu'ils possèdent une certaine ressemblance morphologique à un instant très limité du cycle évolutif. EMBERGER a très nettement montré d'ailleurs, chez les Cryptogames vasculaires, que les deux formations étaient génétiquement indépendantes et l'exemple des Sélaginelles à ce point de vue est typique. Ce savant a donc vu juste et ses travaux sont à l'origine, semble-t-il, de la théorie de GUILLERMOND sur la dualité du chondriome. Pourtant, écrivant en 1922 à une époque où le chondriome opérait comme un mot magique, il n'a pas pu éviter de concevoir les plastes comme une « catégorie spéciale de mitochondries », idée qu'il est devenu, à notre avis, beaucoup plus difficile de défendre aujourd'hui. Nous allons voir que l'étude des plastes pendant le cycle évolutif des Phanérogames conduit également à rejeter la conception dualistique du chondriome.

#### f) Phanérogames.

Chez les Phanérogames, l'évolution des plastes est comparable à celle que nous avons déjà vue chez les Cryptogames vasculaires et c'est seulement dans les méristèmes, dans les organes incolores et dans les cellules reproductrices que la distinction entre plastes et chondriosomes peut devenir la source de quelques difficultés. En étudiant cette question, cependant il ne faut pas perdre de vue que de très petits plastes se confondent facilement avec des chondriosomes dans une préparation fixée et colorée suivant les techniques usuelles, alors que ces mêmes plastes, dans le même tissu



examiné *in vivo*, pourront être parfaitement distincts des mitochondries : il suffit pour cela par exemple qu'ils possèdent une légère teinte verte due à la chlorophylle, ou qu'ils possèdent, comme il arrive souvent, une réfringence spéciale ; l'un et l'autre de ces caractères manque évidemment dans les préparations fixées. On est donc très exposé à confondre les plastes et les mitochondries lorsqu'on fait un usage trop exclusif des méthodes mitochondriales classiques. C'est un fait qu'on ne connaît pas de méthode histologique permettant, dans un tissu donné, de distinguer avec certitude les mitochondries et les leucoplastes. Les leucoplastes, sans doute, sont un peu plus résistants que les chondriosomes aux fixateurs contenant de l'acide acétique, mais les résultats n'ont pas une netteté suffisante pour être vraiment utiles. Les colorations vitales au vert Janus ou au violet Dahlia permettent bien, parfois, une bonne distinction ; mais l'emploi de cette méthode ne peut guère avoir lieu que dans les conditions de l'observation vitale, c'est-à-dire dans des cellules presque toujours superficielles, alors qu'il faudrait pouvoir l'appliquer, là où elle serait le plus nécessaire, c'est-à-dire dans les tissus profonds des méristèmes.

#### 1. — ORIGINE DES CHLOROPLASTES DANS LES ORGANES AÉRIENS.

On sait aujourd'hui que dans les méristèmes des Phanérogames les plastes peuvent être d'une grande variété et qu'il est possible d'y trouver des leucoplastes, des amyloplastes et même des chloroplastes. SCHIMPER, déjà, avait noté la présence de plastes chlorophylliens dans les points de végétation de certaines racines (*Hydrocharis* par exemple) et dans l'extrémité apicale de certaines tiges. Dans d'autres cas, il avait noté l'existence de plastes amylofères dans ces mêmes régions. Depuis SCHIMPER il n'y a pas eu d'étude d'ensemble sur ce sujet ; cependant il y a lieu de citer parmi les recherches sur l'origine des chloroplastes celles de LEWITZKY (1910), de RUDOLPH (1912), de GUILLIERMOND (1912), de RANDOLPH (1922). LEWITZKY, dans les jeunes feuilles d'*Asparagus*, a décrit la transformation des chondriosomes en chloroplastes. RANDOLPH, dans la plantule du Mais, a observé le développement des chloroplastes à partir de minuscules *proplastides*, à la limite de la visibilité, qui augmentent de taille progressivement et se chargent de chlorophylle.

GUILLIERMOND a étudié plus particulièrement l'origine des chloroplastes dans la gemmule d'Orge et dans quelques autres plantes et surtout dans l'*Elodea canadensis* où les résultats obtenus par ce savant sont devenus classiques. Cependant il est bon de rappeler que la description de GUILLIERMOND n'a pas été admise par tous les auteurs qui ont repris ce sujet ; par exemple NOACK (1921) a prétendu que le point de végétation de la tige d'*Elodea* renfermait déjà de petits plastes chlorophylliens, reprenant ainsi une ancienne idée d'A. MEYER. Cette opinion, il est vrai, ne s'explique guère, car il est incontestable et il est facile de vérifier que le point végétatif du bourgeon d'*Elodea* est normalement complètement incolore et que la



chlorophylle fait seulement son apparition dans les premiers mamelons foliaires. On peut supposer, toutefois, que d'une manière exceptionnelle et dans certaines conditions ce point de végétation puisse verdir comme le font certaines racines normalement incolores, mais jusqu'ici la preuve n'en a pas été fournie.

D'après GUILLIERMOND, les cellules les plus jeunes du bourgeon d'*Elodea* renfermeraient seulement des mitochondries sous la forme de grains, de bâtonnets ou de filaments allongés (chondriocotes). Les chloroplastes tireraient leur origine des chondriocotes qui prendraient la forme d'haltères par suite de la formation d'un amincissement séparant deux extrémités plus épaisses. Dans les stades qui suivent, les deux têtes de l'haltère grossissent peu à peu puis s'isolent l'une de l'autre et deviennent chacune un gros chloroplaste adulte, ovale ou sphérique.

Cette origine des chloroplastes aux dépens des extrémités renflées de certains chondriocotes a été décrite dans d'autres exemples par GUILLIERMOND et il semble qu'à un moment donné se savant ait considéré ce mode de formation comme très général. C'est ainsi qu'il écrivait en 1912 « on sait que les chloroplastes dérivent toujours de chondriocotes ». Dans l'étude de la gemmule d'Orge (1912) il décrit des chondriocotes se séparant en bâtonnets mitochondriaux, lesquels se groupent autour des noyaux, puis donnent des chloroleucites avec grains d'amidon. Dans les bourgeons d'une espèce de *Tropaeolum* il décrit encore (1912) la dérivation des chloroplastes aux dépens de chondriocotes présents dans le méristème terminal. On peut penser que, dans tous ces exemples, les chondriocotes ne sont que des leucoplastes allongés (mitoplastes), ou bien encore des leucoplastes qui présentent une forme en haltère parce qu'ils sont en voie de se diviser en deux par étranglement.

Depuis ces recherches de GUILLIERMOND sur l'origine des plastes chlorophylliens, très peu de travaux se sont occupés de la question. On sait cependant que les plastes, dans l'*Elodea canadensis*, pourraient ne pas avoir toujours la même évolution et que, dans certains bourgeons, des leucoplastes distincts des mitochondries pourraient être déjà présents dans les plus jeunes cellules du cône terminal. C'était d'ailleurs déjà l'idée de SCHIMPER qui avait même vu que le méristème de la tige d'*Elodea* renfermait de petits grains d'amidon formés dans des plastes. D'après les observations que nous avons pu faire sur le bourgeon d'*Elodea canadensis* la présence d'amidon dans les plus jeunes cellules du sommet apical est fréquente, sinon constante ; ces grains sont très visibles dans les cellules vivantes grâce à leur réfringence, mais le plaste qui leur sert de support reste peu distinct. L'existence d'amyloplastés déjà différenciés dans les cellules initiales d'*Elodea* montre que l'amidon précède l'apparition de la chlorophylle dans les plastes, au moins dans certains cas ; (en effet il faut tenir compte de ce que l'amylogénèse n'a pas toujours la même intensité dans les différents bourgeons). L'existence par contre dans le méristème d'éléments filamenteux tels que des mitoplastes (ou des chondriocotes destinés à se transformer en chloroplastes) est sans doute exceptionnelle, car nous n'avons jamais pu vérifier ce mode d'évolution. Lorsque de l'amidon est produit dans les cellules de méristème, ce qui semble assez général, c'est toujours à l'intérieur de plastes



relativement peu allongés et n'ayant pas le caractère de chondriocotes. L'état décrit par GUILLIERMOND nous paraît avoir un caractère inhabituel. Il n'a été vérifié par aucun cytologiste depuis 1912. La question semble donc mériter d'être reprise à tous les points de vue.

Il serait intéressant à notre avis de rechercher la présence d'amyloplastés dans les points de végétation de la tige des Phanérogames en général. Nous pensons que cette étude montrerait l'existence fréquente de plastés ainsi différenciés dans les cellules les plus jeunes.

Autrefois (1923), nous avons montré que les plus jeunes cellules situées au sommet de la tige de diverses Conifères possédaient de petits plastés réfringents faciles à identifier dans l'observation sur le vivant. Ces petits leucoplastés doivent, probablement presque toujours, leur réfringence à une élaboration très précoce d'amidon. Dans plusieurs plantes aquatiques que nous avons étudiées plus récemment, nous avons trouvé des grains d'amidon parfois assez gros dans les cellules initiales du méristème de la tige (*Potamogeton*, *Ceratophyllum*, *Myriophyllum*). L'amidon semble donc, là encore, précéder l'apparition de la chlorophylle dans les plastés. Sans prétendre qu'il en est toujours ainsi, il semble bien pouvoir être affirmé que les chloroplastés, dans les méristèmes de la tige des Phanérogames, dérivent, non de mitochondries, mais d'amyloplastés ou de leucoplastés.

## 2. — ORIGINE DES PLASTES DANS LES RADICULES.

L'évolution des plastés dans les racines des Phanérogames a fait l'objet principalement des recherches de GUILLIERMOND (1912-1921), de MEVES (1916), de MOTTIER (1918), de GAUTHERET (1935). Si l'on met à part certaines racines dont les méristèmes renferment déjà, soit des amyloplastés différenciés, soit même des chloroplastés (exemples cités par W. SCHIMPER), on constate que les points de végétation des racines renferment des leucoplastés très petits sous forme de grains, de bâtonnets ou de filaments allongés. Ces éléments ne diffèrent pas, bien souvent, des mitochondries qui les accompagnent, de sorte que les tissus jeunes des racines sont souvent décrits comme renfermant un chondriome homogène.

GUILLIERMOND (1913) a particulièrement étudié l'évolution des plastés dans la racine de Ricin. Dans les cellules très jeunes du sommet de la racine, les plastés (en majorité à l'état de chondriocotes) seraient à peu près impossibles à distinguer des chondriosomes. C'est seulement à une petite distance du sommet végétatif que les plastés, commençant à produire de l'amidon à leur intérieur, peuvent être distingués par leur activité élaboratrice ; les autres chondriosomes demeurent inactifs. Cette évolution a lieu surtout pour les cellules du périlème, car dans toutes les cellules du plérome et même du cylindre central, les leucoplastés ne subissent pas de grands changements et restent toujours difficiles à séparer des chondriosomes. Les leucoplastés des cellules procambiales allongées subissent cependant eux-mêmes un allongement et ressemblent à des chondriocotes typiques. A l'époque où étaient faites ces recherches sur l'origine des amyloplastés dans



les racines, GUILLIERMOND pensait que ceux-ci dérivait de certaines mitochondries qui évoluaient en plastes ; plus tard le même savant est d'avis que déjà, dans le méristème, il existe deux lignées indépendantes n'ayant entre elles aucun lien génétique, mais toutes les deux feraient partie du chondriome. L'idée qu'il existe, dans les cellules très jeunes de la racine, deux catégories distinctes d'éléments peut être considérée comme certaine, d'après ce que l'on sait par ailleurs, mais il faut reconnaître que jusqu'ici, aucune preuve directe n'a pu être fournie.

Dans un sujet aussi difficile que l'évolution des plastes dans les racines on conçoit d'ailleurs que les opinions diverses aient pu s'affronter. MEVES (1918) qui a suivi le développement des chloroplastes dans les racines aériennes de *Chlorophyton Sternbergianum* y voit les plastes dériver de chondriocotes présents dans les cellules les plus jeunes, tandis que des grains, présents dans les mêmes cellules, ne subissent aucun changement et sont considérés par MEVES comme des grains de métaplasme.

MOTTIER (1918), qui a étudié également l'évolution des plastes (racines de Pois, de Pin maritime) admet que ces éléments sont distincts. à l'origine, des mitochondries dont ils se différencient par une taille un peu plus élevée : aux éléments destinés à se transformer en plastes, il donne le nom de *primordia* des leucoplastes et des chloroplastes et le titre même de son travail indique bien que, pour lui, l'indépendance de ces *primordia* et des mitochondries est un fait reconnu. BOWEN et BUCK (1930), qui ont suivi l'évolution des structures cytoplasmiques chez les Gymnospermes (genre *Pinus*), concluent également à l'indépendance du plastidome et du pseudochondriome dans les radicules.

Il est possible que les exemples étudiés par MOTTIER et BOWEN soient plus favorables que d'autres à la distinction entre plastes et chondriosomes, mais l'on doit reconnaître que la plupart des racines renferment dans leur méristème terminal un ensemble d'éléments cytoplasmiques dans lequel il apparaît fort difficile d'établir une démarcation. Il faut convenir également que le nombre et la petitesse des éléments mitochondriaux des méristèmes radiculaires ne permet pas d'affirmer qu'aucun d'entre eux ne puisse se former *de novo* par une différenciation à l'intérieur du cytoplasme, comme certains auteurs continuent à l'admettre (1).

### 3. — LES PLASTES DANS LE TISSU ÉPIDERMIQUE.

Les épidermes, étant incolores la plupart du temps, représentent des objets très favorables pour l'étude des leucoplastes, en même temps qu'ils

(1) Les recherches récentes de GAUTHERET (1935) sur la différenciation des chloroplastes dans certaines racines, ont montré que dans les racines de Lupin ou d'Orge il est possible, en réalité, de distinguer déjà dans les méristèmes, les leucoplastes des chondriosomes ; enfin, dans les racines de Lupin ou d'Avoine dont le verdissement peut être provoqué, les plastes peuvent être déjà différenciés dans les méristèmes, où ils ont la taille et la forme des chloroplastes. On peut donc penser que, si les plastes sont ordinairement difficiles à distinguer des mitochondries dans les méristèmes radiculaires, c'est parce qu'ils n'élaborent pas et que leur taille très réduite les rapproche des chondriosomes eux-mêmes très petits. Nous savons aussi que, dans les Lupins, le méristème radiculaire, dans l'embryon avant maturation de la graine, contient de nombreux chloroplastes.



permettent l'étude vitale et la comparaison entre ces éléments et les chondriosomes. Les épidermes des jeunes pièces florales ou des jeunes feuilles d'Iris ou de Tulipe, sur lesquels GUILLIERMOND a fait porter ses recherches, permettent, par suite de leur transparence, un examen facile de leurs constituants cellulaires. Ceux-ci sont représentés par des plastes incolores filamenteux et très allongés que GUILLIERMOND décrit comme des chondriocentes, mais que nous interprétons comme des leucoplastes un peu particuliers, étirés en longueur (mitoplastes). Leur forme et leur taille plus élevée permettent en général de les distinguer facilement des chondriosomes en forme de grains ou de bâtonnets. Les mitoplastes de ces cellules épidermiques, observés dans les cellules vivantes, subissent constamment des changements de forme; ils se courbent dans divers sens et sont entraînés d'autre part dans les courants du cytoplasme. La forme de plaste allongé filamenteux n'a rien du reste de caractéristique pour ces épidermes car, suivant les régions, les leucoplastes des cellules épidermiques peuvent être filamenteux ou globuleux, par exemple dans les jeunes feuilles d'Iris. Chez des Monocotylédones, comme les Iris ou les Tulipes, les plastes des cellules épidermiques, dans les feuilles, ne produisent pas d'amidon: mais il apparaît souvent, à leur surface, de nombreuses gouttelettes huileuses qui semblent élaborées par la substance du plaste (1); les gouttelettes lipidiques peuvent aussi se trouver à l'intérieur de la substance plastidaire et, si la cellule a subi la moindre altération elles s'y montrent animées d'un vif mouvement brownien, le stroma plastidaire s'étant évidemment liquéfié.

L'épiderme des écailles bulbaires d'*Allium Cepa* est, lui aussi, un objet classique pour l'étude des leucoplastes que l'on trouve fréquemment groupés autour des noyaux et dont la forme très irrégulière est souvent rubanée, filamenteuse et même ramifiée. Ces éléments sont très sensibles à la moindre altération cellulaire, à la suite de laquelle ils s'arrondissent et deviennent globuleux; ils se transforment encore, avec facilité, en vésicules sous l'influence des milieux hypotoniques. Dans l'Oignon, les plastes de l'épiderme des écailles bulbaires sont très faciles à distinguer des chondriosomes par suite de leur taille plus élevée et de leurs formes. Ils semblent constitués par une substance assez fluide, car on les voit se déformer d'une manière incessante et de façon variée à l'intérieur du cytoplasme de la cellule vivante (fig. 3, p. 10). Il en est de même dans *l'Orchis ustulata* (fig. 49, c).

Dans l'épiderme d'autres feuilles de Monocotylédones comme les *Tradescantia*, et surtout dans nos diverses Orchidées indigènes (fig. 49), les leucoplastes peuvent être au contraire globuleux et relativement gros: leur taille, dans la *Serapias lingua* et chez divers *Orchis*, n'est pas inférieure à celle des chloroplastes ordinaires et ainsi se trouve prévenue toute confusion possible avec des chondriosomes. Chez le *Serapias* et chez plusieurs *Orchis* les leucoplastes renferment une inclusion réfringente incolore dont la

(1) L'épiderme des écailles bulbaires d'une Tulipe renferme, par contre, de l'amidon dont on peut observer la disparition et la digestion progressive pendant le développement des bulbes: les amyloplastes se transforment alors en leucoplastes le plus souvent filamenteux.



nature est inconnue (fig. 49) ; mais toute inclusion peut faire défaut, comme dans l'épiderme des feuilles d'*Ophrys scolopax* ou de certains *Bulbine*. L'exemple de l'épiderme des *Tradescantia* et des autres Monocotylédones montre que les plastes dépourvus d'activité et n'élaborant en particulier aucune trace d'amidon ne font pas retour nécessairement à un état de « mitochondrie ». La transformation des plastes en un stade indifférencié, réduit, « mitochondriforme » si l'on veut, est incontestable, dans certains

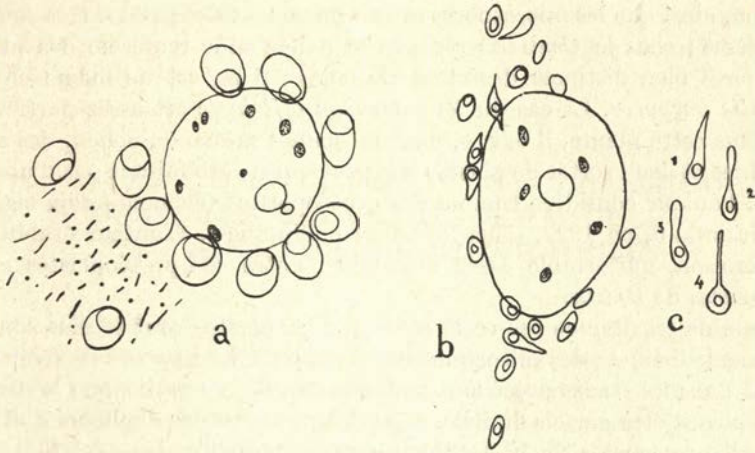


FIG. 49. — Leucoplastes et chondriosomes dans l'épiderme des Orchidées : a, *Serapias lingua* ; b, c *Orchis ustulata* ; 1, 2, 3, 4, le même leucoplaste dessiné à différents intervalles (les leucoplastes renferment des inclusions réfringentes arrondies et les noyaux montrent des chromocentre) (Obs. vit.  $\times 1.500$ ).

cas, mais elle n'a rien d'obligatoire et c'est une erreur de dire qu'un plaste non fonctionnel ne peut pas être distingué d'une mitochondrie (1).

#### 4. — PLASTES ET MITOCHONDRIES

##### DANS LES GRAINS DE POLLEN ET DANS LES ÉLÉMENTS SEXUELS.

L'étude des mitochondries et des plastes dans les spores des Cryptogames vasculaires et dans les grains de pollen des Phanérogames a été faite par différents auteurs (GUILLIERMOND, LEWITZKY, 1925 ; WAGNER, 1927 ; M<sup>lle</sup> PY, 1932). D'après M<sup>me</sup> HUREL-PY, les cellules-mères primordiales des microspores et les cellules-mères définitives jusqu'aux divisions réductrices renfermeraient un ensemble de mitochondries et de plastes dans

(1) L'étude de l'albumen de Ricin que nous avons reprise récemment apporte une preuve supplémentaire à cette propriété des plastes : c'est ainsi que les cellules d'albumen, incolores et ne produisant pas d'amidon, possèdent néanmoins des plastes globuleux assez gros et bien distincts des chondriosomes. Lorsque nous les avons décrits dans notre Thèse, GUILLIERMOND n'avait pas pu se persuader que notre description était exacte et il avait supposé que nous avions observé des plastes altérés et vésiculés sous l'influence de l'eau ; or il n'en, est rien et les plastes en question s'observent parfaitement dans les cellules intactes (P. DANGEARD, 1938).



lequel il ne serait pas possible de faire de distinction ; puis, certaines mitochondries, à ce moment, évolueraient en plastes (protéoplastes, d'après l'auteur) ; on assisterait ensuite à une disparition de ces plastes et au retour du chondriome à un état presque entièrement granuleux. Lorsque les cellules-filles des tétrades sont individualisées, les plastes commenceraient à élaborer de l'amidon et à se transformer en amyloplastes. Ce schéma, donné par l'auteur, est susceptible d'ailleurs de grandes variations : c'est ainsi que chez le *Ginkgo biloba*, les cellules-mères du pollen, les cellules provenant de leur division, ainsi que les microspores mûres possèdent des plastes très souvent amylières ; chez le *Gentiana cruciata* le pollen mûr renferme des plastes amylières bien distincts des chondriosomes ; il en est de même chez le *Digitalis purpurea*. Le cas du *Vincetoxicum officinale* est assez particulier, car, dans cette plante, il existe, dans les jeunes grains de pollen, des mitochondries et deux sortes de plastes très gros qui ne produisent pas d'amidon et que l'auteur considère comme des protéoplastes (éléments déjà signalés par GUIGNARD, en 1922, dans les tubes polliniques). L'auteur établit une comparaison, qui semble assez discutable, entre ces protéoplastes et les *lépidosomes* de PARAT.

Il semble résulter de ces recherches que les plastes sont le plus souvent nettement distincts des mitochondries dans les microspores : ce serait seulement dans les stades précédant la formation de ces grains que la distinction pourrait être parfois difficile. Il peut être nécessaire d'ailleurs d'utiliser toutes les ressources de la cytologie pour reconnaître les caractères spéciaux des plastes : c'est ainsi que RUHLAND et WETZEL (1924) sont parvenus à mettre en évidence de très petits chloroplastes dans les grains de pollen de quelques plantes (*Narcissus*, *Crocus*, *Lupinus*) au moyen, en particulier, de la réaction de MOLISCH (voir p. 79).

On est encore assez mal renseigné sur les constituants cytoplasmiques des cellules mâles et femelles chez les Phanérogames au moment de la fécondation et sur le rôle du cytoplasme mâle. Cependant on sait que SCHIMPER a indiqué la présence d'amyloplastes dans la cellule-œuf (*Daphne*, *Hyacinthus*), fait confirmé plus récemment par LUBLINEROWNA (1925) chez le *Podophyllum peltatum* où l'œuf renferme une grande quantité de grains d'amidon. Il paraît également bien établi que les cellules mâles, dans le tube pollinique, sont des cellules complètes et qu'elles renferment des chondriosomes et sans doute aussi de petits plastes (ANDERSON, 1936-1939) ; il y a donc lieu de supposer que ces éléments sont encore présents au moment de la fécondation et certains faits semblent même indiquer qu'ils accompagnent les noyaux mâles au moment de leur pénétration dans le sac embryonnaire ; mais il est possible et même probable qu'ils ne jouent pas de rôle et qu'ils dégèrent sur place après l'acte fécondateur. La non-transmission par le pollen de certains caractères plastidaires, constatée génétiquement à diverses reprises, est en faveur de ce comportement : elle expliquerait par exemple l'hérédité purement matrocline de certaines bigarrures ou panachures des Belles de nuit (*Mirabilis*) attribuées à une anomalie plastidaire (CORRENS). Le fait serait un peu comparable à ce qui se passe



dans la fécondation des Algues *Zygnema* et *Spirogyra*, où l'on observe la dégénérescence du chloroplaste mâle dans l'œuf. Cependant on ne saurait généraliser et il se peut que, dans certains cas, le cytoplasme mâle, avec ses constituants, passe dans l'œuf et dans sa descendance, car on connaît des panachures, dont l'hérédité n'est pas mendélienne et qui sont transmises par les deux sexes (*Pelargonium zonale*). Chez les Gymnospermes, il est prouvé que le cytoplasme apporté par le gamète mâle pénètre bien au sommet de l'oosphère, mais on ne voit jamais de mitochondries mâles accompagner le noyau fonctionnel autour des *pronuclei* en voie de fusionnement : il est donc nécessaire d'admettre que le cytoplasme mâle ne prend aucune part à la constitution de l'embryon (MANGENOT, 1938).

### III. — LES CONSTITUANTS CYTOPLASMIQUES DANS LES CELLULES GERMINALES DES ANIMAUX (LE CHONDRIOME)

Dans la lignée mâle on sait que l'évolution des cellules germinales consiste dans une multiplication des cellules sexuelles mâles (*spermatogonies*), suivie de la succession des deux divisions de maturation s'effectuant dans les *spermatocytes*, puis du modelage des spermatozoïdes aux dépens de leurs cellules-mères ou *spermatides*. La première partie de cette évolution constitue la *spermatogénèse* proprement dite, tandis que la dernière phase, ou transformation des spermatides en spermatozoïdes, porte le nom plus particulier de *spermiogénèse* (*spermioteleosis*). Nous aurons en vue principalement le sort des éléments du chondriome au cours de cette évolution : or ceux-ci se comportent d'une manière très remarquable et il a été possible de suivre, d'un bout à l'autre, leurs modifications depuis les premières spermatogonies jusqu'aux spermatides et aux gamètes mâles définitifs.

Sans vouloir entrer dans des détails qui n'auraient pas leur place ici, nous indiquerons qu'en général, dans les spermatogonies animales, le chondriome est représenté par de très nombreuses mitochondries granuleuses qui sont souvent groupées autour des centres et de l'*idioso*me (voir p. 469); dans les spermatocytes, ces chondriosomes sont souvent répartis d'une manière régulière au cours des divisions de maturation (*chondriocinèse*). Ils peuvent d'autre part, à ce stade, demeurer à l'état de grains, ou bien s'agréger et même fusionner ensemble, pour constituer des amas (*corps mitochondriaux, nebenkern*).

Dans les spermatides, le chondriome se retrouve sous forme, soit de mitochondries dispersées (fig. 50), soit avec l'aspect d'un ou plusieurs corps mitochondriaux (*nebenkern*). Chez les Insectes et les Myriapodes le corps mitochondrial se compose, non seulement de mitochondries, mais aussi de reliquats fusoriaux constituant le *centrofusome* (HIRSCHLER, O. TUZET). Chez les Scorpions (*Centrurus, Buthus*), il prend la forme d'un anneau dans les spermatocytes et il se répartit dans les spermatides après s'être divisé.



Dans le spermatozoïde, les mitochondries contribuent à former, d'une manière générale, avec le cytoplasme persistant, une gaine autour du filament axial : elles peuvent alors constituer, en se soudant les unes aux autres,

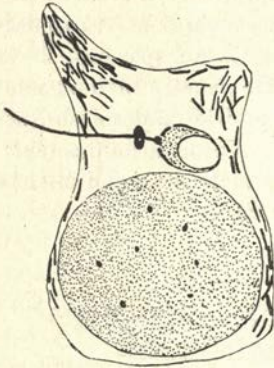


FIG. 50. — Spermatide de Batracien (*Geotriton*) d'après TERNI (1914). Les chondriosomes sont en bâtonnets dispersés et à la base du flagelle s'observe l'idiozome.

un long filament qui s'enroule en spirale dans la partie du spermatozoïde comprise entre le centriole proximal et le centriole distal (*pièce intermédiaire*). Enfin il est parfois possible de mettre en évidence, autour du noyau qui va constituer la tête du spermatozoïde, des plaques osmiophiles constituées par des lipoides (*tégosomes*). Ces tégosomes, chez les Mollusques, où les ont décrits GRASSÉ et O. TUZET (1930), finissent par former une gaine lipoidique autour de la tête du spermatozoïde. En dernier lieu, dans le spermatozoïde mûr, une partie du cytoplasme, non utilisé, s'écoule, avec divers résidus (reliquats de l'appareil de Golgi, etc.) le long du flagellum et se trouve éliminé.

Les centrioles et l'appareil de Golgi subissent, au cours de la spermatogénèse, une évolution parallèle à celle du chondriome. Nous donnerons un aperçu de cette évolution dans les chapitres consacrés à ces deux formations (voir p. 306 et p. 472).

#### IV. — CONCLUSIONS SUR LES RAPPORTS ENTRE PLASTES ET MITOCHONDRIES

L'étude comparative du plastidome et du chondriome chez les Phanérogames conduit à des conclusions en accord avec les données obtenues par l'étude des Cryptogames. Sans doute, les deux formations semblent plus voisines l'une de l'autre, quand on les observe à certains stades de l'évolution, chez les Phanérogames que chez les Cryptogames ; mais la ressemblance entre le chondriome et le plastidome dans certains organes des Plantes Supérieures ne va jamais jusqu'à une identité complète et il ne nous paraît pas possible de souscrire à l'idée d'un chondriome homogène dont certains éléments évolueraient en plastes et les autres en mitochondries ordinaires. Il nous semble bien prouvé, au contraire, que les mitochondries et les plastes évoluent séparément et qu'ils n'ont entre eux aucun lien génétique. On ne voit pas en effet comment cette conclusion, bien démontrée comme nous l'avons vu pour les Cryptogames, pourrait être inapplicable aux Phanérogames qui en dérivent dans l'évolution. Toute l'histoire des plastes et des mitochondries dans la série végétale nous montre à l'origine, chez les Algues en particulier, deux systèmes tout à fait indépendants et,



lorsque ces deux systèmes se rapprochent l'un de l'autre, c'est toujours par suite d'une évolution du plastidome vers la simplification. On voit par conséquent combien l'étude des Cryptogames se révèle essentielle en vue d'interpréter les rapports entre plastidome et chondriome. La seule étude des Phanérogames ne pourrait conduire qu'à des erreurs. En fait, l'étude trop exclusive des Plantes Supérieures a conduit, bien à tort, de nombreux auteurs à faire dériver les plastes des mitochondries, tandis que si nous tenons compte des données phylogénétiques, nous arrivons à une toute autre conception au sujet de l'évolution du plastidome.

L'histoire phylogénétique des plastes a été esquissée, depuis l'ouvrage magistral, mais ancien, de SCHIMPER, par divers auteurs, en particulier par EMBERGER (1929) et plus récemment par CHADEFAUD (1935-41) qui envisage surtout le problème chez les Algues (1).

EMBERGER a formulé d'intéressantes considérations sur les formations cellulaires qui pouvaient, chez les Organismes primitifs, représenter le chondriome actuel et il admet, contrairement à l'opinion commune, que la dualité du chondriome originel n'est rien moins que prouvée. Il est, dit-il, « plus rationnel de croire à un chondriome primitif unitaire » et les plastes seraient dérivés de ce chondriome indifférencié et simple. Nous sommes d'accord avec EMBERGER pour rejeter l'idée d'un chondriome double dès l'origine, mais rien n'empêche, à notre avis, d'admettre que les Végétaux primitifs possédaient à la fois un chondriome et un plastidome déjà indépendants. Dire en effet que les plastes dérivent d'un chondriome homogène ancestral, c'est précisément adopter d'emblée ce qu'il faudrait en réalité démontrer, à savoir la parenté entre le chondriome et le plastidome : or nous ne sommes pas convaincu de cette parenté d'après l'examen de la nature actuelle. Aussi sommes-nous d'avis que, partant d'une base aussi contestable, l'évolution des plastes telle que la conçoit EMBERGER est peu vraisemblable. Nous allons, quant à nous, tenter d'esquisser le schéma de cette évolution, tout en reconnaissant la grande part d'hypothèse que comportent nécessairement de semblables spéculations.

Il est certainement très délicat de tirer des conclusions phylogénétiques à partir des Protistes d'une manière générale et à partir de leur constitution cellulaire en particulier, car beaucoup de ces Protistes, loin aujourd'hui de nous apparaître primitifs, semblent eux-mêmes le résultat d'une longue évolution. Cependant il n'est pas plus déraisonnable d'établir la dérivation d'un constituant cellulaire à travers la série évolutive que de l'envisager pour l'organisme entier. Ou bien il faut renoncer à toute spéculation phylogénétique, ou bien il faut l'admettre aussi bien pour l'organisme entier que pour ses constituants.

Nous ignorons, sans doute, comment était constitué le plastidome des Organismes primitifs ; cependant il semble logique d'admettre qu'il pouvait être comparable à celui des Algues actuelles du groupe des Volvocales par exemple, puisque ce groupe d'Algues paraît représenter la souche des Chlo-

(1) GUILLIERMOND (1938, p. 118 en note) considère, par contre, que « la phylogénie des chloroplastes nous échappe complètement » et qu'en cytologie toute considération de cet ordre doit être rejetée.



rophycées et partant, des Végétaux chlorophylliens (Chlorophytes) dans leur ensemble. Bien entendu, le chloroplaste des Volvocales ne saurait correspondre à un état vraiment archaïque lequel devrait être recherché dans une manière de *chromatoplasma* analogue à celui qui forme la région assimilatrice des Cyanophycées actuelles. On peut concevoir que la délimitation et l'individualisation d'une partie de ce *chromatoplasma* ait pu conduire d'emblée à un type de chromatophore de grande taille et en forme de plaque pariétale assez voisin de celui des Chlorophycées. Ceci étant admis, le chloroplaste complexe pourvu d'une région différenciée constituant le pyrénôïde, comme il se rencontre chez les Chlorophycées actuelles, pourrait être pris pour type du plastidome primitif dont il serait possible de faire dériver les formes, en général plus simples, rencontrées dans les Végétaux plus évolués. Cette dérivation n'est pas une simple vue de l'esprit : elle se fonde sur un grand nombre d'états transitionnels rencontrés, entre les plastes pourvus de pyrénôïdes et ceux qui en sont dépourvus, entre les plastes volumineux, compliqués morphologiquement et ceux dont l'apparence est celle de simples disques ou de rubans chlorophylliens. Il n'est pas douteux que le plastidome a évolué vers un état morcelé et simplifié, atteint finalement chez les Végétaux Supérieurs, où il ne garde plus trace, semble-t-il, de la constitution primitive. L'évolution a conduit également du chloroplaste au leucoplaste et non inversement, et ceci est très important, car l'état du plastidome dans les organes incolores nous paraît dérivé et non primitif comme beaucoup d'auteurs ont eu le tort de l'admettre.

Lorsqu'on étudie les méristèmes des Phanérogames, on est naturellement amené à considérer les chloroplastes des cellules adultes comme provenant des petits leucoplastes des cellules embryonnaires ; mais il ne faut pas perdre de vue qu'il s'agit là d'une évolution morphologique et actuelle et non phylogénétique et ancienne. Sa valeur explicative est très limitée. On sait d'ailleurs que, dans les tissus d'un Végétal Supérieur, les plastes, sont susceptibles, suivant les circonstances, de subir aussi bien la transformation de chloroplaste à leucoplaste que le changement inverse. Même au cours du développement, il peut être inexact d'attribuer aux leucoplastes le caractère de *primordia* vis-à-vis des chloroplastes, et il est parfois aussi vrai de dire que les leucoplastes dérivent des chloroplastes au cours de l'évolution des tissus. Si les plastes sont généralement de petite taille et dépourvus de chlorophylle (leucoplastes) dans beaucoup de méristèmes, c'est probablement en raison des caractères propres à ces tissus dont les cellules sont en voie d'active prolifération ; cette circonstance entraîne une multiplication rapide des plastes, donc leur maintien à l'état d'éléments petits et nombreux. Dès que la prolifération cellulaire cesse, ou se ralentit, les plastes commencent à s'accroître et à se différencier. Leur état est donc fonction de celui de la cellule. Comme les tissus incolores et les tissus embryonnaires tirent souvent leur origine, en dernière analyse, de tissus colorés et de tissus adultes, lesquels sont engendrés eux-mêmes par des tissus incolores et des méristèmes, on voit qu'il est tout aussi naturel de considérer les leucoplastes comme des chloroplastes réduits que d'admettre l'inverse.



Un exemple emprunté aux Phanérogames nous montrera comment l'application un peu rapide de la loi de récapitulation peut conduire à des erreurs. Chez les Papilionacées comme le Haricot ou le Lupin, l'embryon, observé au cours de son premier développement dans la graine avant maturité, est d'un beau vert et toutes ses parties, régions initiales comprises, renferment des chloroplastes. Par contre la chlorophylle disparaît dans la graine mûre et, dans la graine en germination, la radicule en est dépourvue : son méristème ne contient que des leucoplastes ou de petits amyloplastés. Si l'on ne tenait pas compte du développement embryonnaire précédant la maturation, on pourrait supposer que les plastes des cellules adultes dérivent toujours de petits leucoplastes ou même de chondriosomes. En réalité, dans les radicules, les méristèmes n'ont pas un caractère primitif et ils se sont différenciés secondairement au cours du développement embryonnaire. La notion de méristème ne semble pas applicable, d'ailleurs, aux premiers états de l'embryon qui est formé tout d'abord par un groupe de cellules toutes semblables, dont les caractères ne sont pas nécessairement ceux qu'on attribue généralement aux méristèmes. C'est ainsi que l'œuf lui-même et les premiers éléments qui en dérivent peuvent fort bien renfermer de grandes vacuoles et des amyloplastés.

Une conclusion s'impose au sujet de l'évolution actuelle du plastidome dans les organes et dans les tissus : c'est qu'elle est conditionnée par l'état physiologique des cellules et qu'il faut renoncer à y voir une récapitulation de l'évolution phylogénétique.

La portée des considérations tirées du développement actuel des plastes étant ainsi réduite à sa juste valeur, revenons à l'étude de la série évolutive des Végétaux : or celle-ci nous montre que les plastes incolores et de petite taille ont dû être précédés, au cours de l'évolution, d'un plastidome chlorophyllien et différencié tel que celui des Algues. L'évolution, dans ce cas, a été simplificatrice et, si certains s'en étonnaient, nous pourrions rappeler que la cellule des Organismes inférieurs possède ordinairement une organisation plus complexe que celle des Végétaux Supérieurs. Comme nous le faisons remarquer il y a quelques années (1), l'absence de structure pluricellulaire chez les Protophytes se trouve compensée par une différenciation à l'intérieur de la cellule. Vis-à-vis des Protistes, et *au point de vue cellulaire* s'entend, les Végétaux Supérieurs apparaissent en quelque sorte simplifiés. Si l'on admet ce point de vue général, il ne semblera pas surprenant que le plastidome des Algues soit plus complexe que celui des Plantes Supérieures.

Le plastidome a donc évolué dans la série végétale sans liaison aucune avec le chondriome. Cette dernière formation a d'ailleurs elle-même fort peu évolué, car elle a conservé des caractères à peu près semblables chez tous les Végétaux. Peut-être pourrait-on tenir compte d'une fréquence plus grande chez les Algues et les Organismes unicellulaires des états filamenteux et réticulés du chondriome et considérer ces états comme primitifs, mais la

(1) Traité d'Algologie, 1933, p. 359.



différence paraît peu marquée ; d'autre part il ne manque pas d'exemples, même chez les Phanérogames, de chondriosomes longuement filamenteux et même ramifiés. On peut donc dire que le chondriome a manifesté un pouvoir évolutif relativement faible comparé à celui du plastidome. C'est que le chondriome est, en définitive, sans relation aucune très probablement avec le système des plastes. Il diffère du plastidome notamment par sa faculté de régénération à partir du cytoplasme et cette possibilité d'une formation *de novo* rapproche les mitochondries des éléments du paraplasme, tandis qu'elle les éloigne nettement des plastes dont la continuité génétique semble fermement établie. En face de ces résultats, les caractères communs ou les analogies de constitution physico-chimique entre plastes et mitochondries ne sont sans doute que le témoignage d'une origine cytoplasmique commune.

## BIBLIOGRAPHIE

- ALLEN, C. E. — Cell structure, growth and division in the antheridia of *Polytrichum*. Arch. f. Zellf. u. mik. Anat., 1912, **8**, 121-188.
- The spermatogenesis of *Polytrichum juniperinum*. Ann. of Bot., 1917, **31**, 269-293.
- ALTMANN. — Die elementarorganismen. Leipzig, 1894.
- ALVARADO, S. — Die entstehung der plastiden aus chondriosomen in den paraphysen von *Mnium cuspidatum*. Ber. d. d. bot. Gesell., 1923, **41**, 85.
- ANDERSON, L. E. — Mitochondria in the life cycle of certain higher plants. Amer. Journ. of Bot., 1936, **23**, 490-500.
- Cytoplasmic inclusions in the male gametes of *Lilium*. Amer. Journ. of Bot., 1939, **26**, 761.
- BEAUVÉRIE, J. — Quelques aspects de la dégénérescence des plastes. Application au parasitisme. Contribution à l'étude de l'immunité chez les Végétaux. Rev. génér. Bot., 1928, **40**, 206-225.
- Etudes de cytologie expérimentale : Action de l'eau distillée sur les chromoplastes de Renonculacées. Rev. gén. de Bot., 1937, **49**, 469.
- La structure granulaire des grains de chlorophylle. Rev. de cyt. et de cytophys., 1938, **3**, 80.
- BECKER, W. A. — Ueber die Doppelbrechung der Chromatophorer. *Protoplasma*, 1937, **29**, 203.
- BEIZUNG, E. — Recherches sur l'amidon et les grains chlorophylliens. Ann. Sc. Natur. Bot., 1887, VII, **5**, 1-9-310.
- BENDA, C. — Ueber die spermatogenese der Vertebraten. Verh. d. phys. Ges. zu Berlin, 1897-1898.
- Die *mitochondria*. Ergebn. d. Anat. u. Entwkl., 1902, **12**, 743.
- BIEBL, R. — Weitere untersuchungen über die wirkung der  $\alpha$ -strahlen auf die pflanzenzelle. *Protoplasma*, 1940, **35**, 187.
- BIECHELER, M<sup>lle</sup> B. — Mise en évidence d'un réseau mitochondrial chez quelques Périдиниens autotrophes. C. R. Ac. Sc., 1934, **199**, 1241.
- BONNET. — *L'ergastoplasma* chez les Végétaux. Anat. Anz., 1911, **39**, 67.
- BOWEN, R. H. — Studies on plant protoplasma. I et II. Zeitschr. f. Zellf. u. mikr. Anat., 1928, **6** et 1929, **9**.



- BOWEN, R. H. — Notes on the chondriosome-like bodies in the cytoplasm of *Equisetum*. Ann. Bot., 1929, **43**, 309-327.
- The distribution of the plastidomé during mitosis in plerome-cells of *Ricinus*. La Cellule, 1929-1930, **39**, 123-156.
- BOWEN, R. H. et BUCK, H. L. — Notes on cytoplasmic structure in the Gymnosperms. Ann. of Bot., 1930, **44**, 565.
- BUVAT, R. — Sur la dédifférenciation des cellules chlorophylliennes dans les boutures de feuilles de *Brimeura amethystina*. C. R. Ac. Sc., 1941, **213**, 660.
- Phénomènes de dédifférenciation épidermiques dans les boutures de feuilles de *Brimeura amethystina*. C. R. Ac. Sc., 1941, **213**, 314.
- CARTER, N. — Studies on the chloroplasts of Desmids. Ann. of Bot., 1919-1920, **33**, 216 et **34**, 265.
- GHADÉFAUD, M. — Le cytoplasme des Algues vertes et des Algues brunes, ses éléments figurés et ses inclusions. Thèse, Paris, 1935.
- Les chondriosomes et les plastes des Caulerpes. C. R. Ac. Sc., 1936, **203**, 950.
- Eléments mitochondriaux actifs et inactifs chez les Diatomées du genre *Fragilaria*. C. R. Ac. Sc., Paris, 1939, **208**, 1422.
- Les pyrénoides des Algues et l'existence chez ces Végétaux d'un appareil cinétique intraplastidial. Ann. des Sc. Natur. Bot., 1941, 11 S., **2**, 1-44.
- Observations cytologiques sur quelques *Polytoma*. Rev. de Cytol., 1944, **7**, 1-13.
- Les mitochondries des Euglènes. Bull. Soc. Bot. Fr., 1944, **91**, 174-176.
- CHALAUD, G. — Le cycle évolutif de *Fossambronia pusilla*. Rev. génér. de Bot., 1928-1929, **41**, 342.
- CHATTON, E. — Le chondriome périmoléculaire et radiaire du Rhizopode protéomixé *Paradinium Poucheti*. C. R. Soc. Biol., 1940, **134**.
- CHATTON, E. et BRACHON, S. — Les relations du chondriome avec l'infraciliature chez divers Ciliés ; mitochondries ciliaires et parabasaux. C. R. Soc. Biol., 1935, **118**, 958.
- CLAUDE, A. et FULLAM, E. F. — An electron microscope study of isolated mitochondria. Journ. Exp. Méd., 1945, **81**, 51-62.
- CONSTANTINESCO, D. — Sur l'évolution du chondriome du sac embryonnaire de *Digitalis purpurea* L. C. R. Ac. Sc., 1943, **216**, 206.
- COURCHET. — Recherches sur les chromoléucites. Ann. Sc. Nat. Bot., 1888, 7<sup>e</sup> S., **7**, 263-374.
- COWDRY, E. V. — The vital staining of mitochondria with janus green and diethylsafranin in human blood cells. Intern. Monatschr. f. Anat. u. Physiol., 1914, **31**, 267-286.
- The independence of mitochondria and the *Bacillus radicolica* in root nodules. Amer. J. Bot., 1923, **31**, 339-345.
- General Cytology, 1925 (bibliographie importante sur le chondriome).
- COWDRY, N. H. — A comparison of mitochondria in plant and animal cells. Biol. Bull., 1917, **33**, 196-228.
- The cytology of Myxomycetes with special reference to mitochondria. Biol. Bull., 1918, **35**, 71-94.
- CZURDA, V. — Morphologie und Physiologie des Algenstärkekernes. Beih. z. bot. Centr., 1929, **45**, 197-270.



- DA CUNHA, G. — Sur l'origine mitochondriale de la sécrétion nectarifère chez *Ricinus communis* L. C. R. Soc. Biol., 1937, **125**, 563.
- Noch einiges über die Herkunft der Plastiden. Biol. Soc. Brot., 2 S., 1942, **16**, 161.
- DANGEARD, P. — Recherches de biologie cellulaire. Le Botaniste, 1923, **15**.
- Quelques remarques nouvelles sur le cytoplasme des Spirogyres. Rev. algol., 1925, **1**.
- Observations cytologiques sur les poils foliaires à forme de paraphyses des Polytrics. Bull. Soc. bot. Fr., 1925, **72**, 125-130.
- Plastides et cytosomes chez le *Fontinalis antipyretica*. Bull. Soc. bot. Fr., 1925, **72**, 5-8.
- Sur l'existence de deux variétés du *Spirogyra fluviatilis* Hilse et sur le cytoplasme de ces Algues. Le Botaniste, 1930, **22**, 15-32.
- Le mouvement protoplasmique et les cytosomes chez les Diatomées. Ann. de Protistol., 1931, **3**, 295.
- Traité d'Algologie. Paris, 1933.
- Sur la présence de pyrénoides chez quelques Vauchéries. C. R. Ac. Sc. 1937, **205**, 1429.
- Les plastides et les chondriosomes dans l'albumen du Ricin. Mélanges-Scientifiques offerts à M. Luc Picart. Ed. Delmas, Bordeaux, 1938.
- Le genre *Vaucheria* spécialement dans la région du Sud-Ouest de la France, Le Botaniste, 1939, **29**, 183-265.
- Recherches sur les enclaves iridescentes de la cellule des Algues. Le Botaniste, 1940, **31**, 21-64.
- Recherches sur les modifications du protoplasme dans les conditions permettant la survie de la cellule. Le Botaniste, 1942, **31**, 189-266.
- Observations sur la structure des chloroplastes. C. R. Ac. Sc. Paris, 1944, **219**, 626.
- Recherches sur la structure des plastides dans les organes des plantes panachées. C. R. Ac. Sc., 1946, **222** 1306.
- DANGEARD, P. et EYME, J. — Les plastides et les mitochondries dans la cellule apicale de quelques Muscinées. Ibid., 335-336.
- DANGEARD, P. A. — Observations sur le chondriome des *Saprolegnia*, sa nature, son origine et ses propriétés. Bull. Soc. Myc. Fr., 1916, **32**, 87-96.
- Sur la nature du chondriome et son rôle dans la cellule. C. R. Ac. Sc., 1918, **166**, 439-446.
- Sur la distinction du chondriome des auteurs en vacuome, plastidome et sphérome. C. R. Ac. Sc., 1919, **169**, 1005-10.
- Vacuome, plastidome et sphérome chez *Selaginella Kraussiana*. C. R. Ac. Sc., 1920, **170**, 301-306.
- Vacuome, plastidome et sphérome dans l'*Asparagus verticillatus*. C. R. Ac. Sc., 1920, **171**, 69-74.
- Recherches sur la structure de la cellule dans les Iris. C. R. Ac. Sc., 1922, **174**, 1654-1659.
- Sur la reproduction sexuelle du *Marchantia polymorpha* dans ses rapports avec la structure cellulaire. C. R. Ac. Sc., 1924, **178**, 267-271.
- La structure des Vauchéries dans ses rapports avec la terminologie nouvelle des éléments cellulaires. La Cellule, 1924, **35**, 239.
- Mémoire sur la terminologie des éléments cellulaires et son application à l'étude des Champignons. Le Botaniste, 1930, **22**, 325.



- DEHORNE, A. — Chondriocotes et dictyosomes dans une catégorie de cellules à mucus des glandes parapodiales chez *Nereis versicolor*. C. R. Soc. Biol., 1937, **125**, 595.
- Formes sécrétantes du chondriome modifié. C. R. Soc. Biol., 1938, **128**, 964.
- Un exemple de modification du chondriome dans le sens d'un apport figuré à la prosécrétion. C. R. Soc. Biol., 1939, **130**, 892.
- DOMBRAY, P. — Contribution à l'étude des corps oléiformes des Hépatiques des environs de Nancy. Thèse, Paris, 1926.
- DOUTRELIGNE, J. — Note sur la structure des chloroplastes. Kon. Akad. Vetens. Amst. Proc., 1935, **38**, 886.
- DUBREUIL, G. — Transformation directe des mitochondries et des chondriocotes en graisse dans les cellules adipeuses. C. R. Soc. Biol., 1911, **70**, 264.
- DUESBERG, J. — Les chondriosomes des cellules embryonnaires du poulet et leur rôle dans la genèse des myofibrilles. Arch. f. Zellf., 1910, **4**.
- DUCHAUSOY, M<sup>lle</sup> L. — Recherches sur les constituants morphologiques du cytoplasme et, en particulier, du chondriome chez un Hyménomycète : *Coprinus macrorhizus* Pers. Rev. de cytol. et de cytophys., 1936, **2**, 337.
- EMBERGER, L. — Recherches sur l'origine et l'évolution des plastides chez les Ptéridophytes. Arch. Morph. gén. et exp., 1921, **1**, 1-190.
- Recherches sur le protoplasme des Lycopodiées. Arch. d'Anat. micr., 1923, **19**, 309.
- Nouvelles recherches sur le chondriome de la cellule végétale. Rev. gén. de Bot., 1927, **39**, 341 et 420.
- La valeur morphologique des plastes végétaux. Arch. d'Anat. microsc., 1929, **25**, 426.
- FAULL, A. F. — Elaioplasts in Iris : a morphological study. Journ. of the Arnold Arb., 1935, **16**, 225-267.
- FAURÉ-FRÉMIET, E. — Mitochondries et sphéropastes chez les Infusoires Ciliés. C. R. Soc. Biol., 1907, 523.
- Etude sur les mitochondries des Protozoaires et des cellules sexuelles. Arch. d'Anat. microsc., 1910, **11**, 457.
- Etudes cytologiques sur quelques Infusoires des marais salants du Croisic. Ibid., 1912, **13**, 402-480.
- FAURÉ-FRÉMIET, E., MAYER, A. et SCHAEFFER, G. — Sur les réactions chimiques des mitochondries. C. R. Soc. Biol., 1909, **67**, 769-771.
- FELDMANN, J. — Sur la classification de l'ordre des Siphonocladales. Rev. génér. Bot., 1938, **50**, 571.
- FILHOL, J. — Recherches sur la nature des lépidosomes et les phénomènes cytologiques de la sécrétion chez les Gastéropodes pulmonés. Arch. d'Anat. microsc., 1938, **34**, 155.
- FORENBACHER, A. — Die chondriosomen als chromatophorenbildner. Ber. d. d. bot. Gesell., 1911, **29**, 648.
- GALSTON, A. W. — The isolation, agglutination and nitrogen analysis of intact oat chloroplasts. Amer. Journ. Bot., 1943, **30**.
- GAUTHERET, R. — Recherches sur la réduction du nitrate d'argent par les chloroplastes. C. R. Ac. Sc., Paris, 1934, **198**, 1252.
- Recherches sur la formation de chlorophylle dans les racines et la rédu c-



- tion des sels d'argent par les chloroplastes. Thèse, Paris, 1935 et Rev. génér. Bot., 1935, **47**.
- GAVAUDAN, P. — Recherches sur la cellule des Hépatiques. Le Botaniste, 1930, **22**, 105-294.
- GEITLER, L. — Zur Morphologie und Entwicklung der Pyrenoïde. Arch. f. Protistenk., 1926, **56**.
- Chromatophor, chondriosomen, plasmabewegung und Kernbau von *Pinnularia nobilis* und einigen anderen Diatomeen nach lebend Beobachtungen. Planta, 1937, **27**, H. 4, 534.
- Der Chromatophorenbau der Diatomeen *Gyrosigma attenuatum* und *Nitzschia sigmoïdea*. Beih. z. bot. Centralbl., 1937, **57**, 425.
- GEITLER, L. — Ueber den Granenbau der Plastiden. Planta, 1937, **26**, 463.
- GIROUD, A. — Le chondriome. Recherches sur sa constitution chimique et physique. Arch. Anat. micr., 1925, **21**, 145.
- GIROUD, A., RATISMAMANGA, R. et LEBLOND, C. P. — Signification de la réduction des sels d'argent au niveau des plastes chlorophylliens. C. R. Soc. Biol., 1934, **117**, 614.
- GRANICK, S. — Quantitative isolation of chloroplasts from higher plants. Amer. J. Bot., 1938, **25**, 558-561.
- GUIGNARD, L. — Sur l'existence de corps protéiques particuliers dans le pollen de diverses Asclépiadacées. C. R. Ac. Sc., Paris, 1923, **175**, 1015.
- GUILLIERMOND, A. — Sur les mitochondries des cellules végétales. C. R. Ac. Sc., 1911, **153**, 199.
- Sur l'origine des leucoplastes et sur les processus cytologiques de l'élabo-ration de l'amidon dans le tubercule de Pomme de terre. C. R. Ac. Sc., 1911, **153**, 1492.
- Recherches sur le mode de formation de l'amidon et sur les plastes des Végétaux. Arch. d'Anat. microsc., 1912, **14**, 310.
- Observations vitales sur le chondriome des Végétaux. Rev. gén. de Bot., 1919, **31**, 372-413.
- Sur la coexistence dans la cellule végétale de deux variétés distinctes de mitochondries. C. R. Soc. Biol., 1920, **83**, 408-411.
- Sur la coloration vitale des chondriosomes. C. R. Soc. Biol., 1923, **88**, 527-529.
- Recherches sur l'évolution du chondriome pendant le développement du sac embryonnaire et des cellules-mères des grains de pollen dans les Liliacées et sur la signification des formations ergastoplasmiques. Ann. des Sc. Natur., 1924, **6**, 5.
- Sur l'emploi des méthodes argentiques pour la coloration des plastes et sur les propriétés réductrices des chloroplastes. C. R. Soc. Biol., 1931, **106**, 270.
- Les constituants morphologiques du cytoplasme : le chondriome. Act. scient. et ind., 1934, **170**.
- Remarques sur la coloration vitale des cellules épidermiques des écailles bulbaires d'*Allium Cepa* par le vert Janus et par les violets de Dahlia et de méthyle. Hommage au Prof. Teodoresco, Bucarest, 1937.
- La coloration vitale des chondriosomes. Bul. Hist. appl., 1940, **17**, 225-237.
- Données actuelles sur la signification physiologique des chondriosomes. Ibid., 1941, **18**, 91-104.



- Cytoplasm. Un vol. de 250 p. *Chronica botanica*. C<sup>o</sup>, éd., Waltham U. S. A. 1941.
- GUILLIERMOND, A. et GAUTHERET, R. — Sur le prétendu pouvoir réducteur propre des chondriosomes vis-à-vis du vert *Janus. C. R. Ac. Sc.*, 1939, 1061.
- HEITZ, E. — Gerichtete Chlorophyllscheiben als strukturelle Assimilations einheiten der chloroplasten. *Ber. d. d. bot. Gesell.*, 1936, **54**, 362-368.
- Untersuchungen über den Bau der Plastiden. I Die gerichteten chlorophyllscheiben der Chloroplasten. *Planta*, 1937, **27**, 134.
- HOLLANDE, A. — Le chondriome des Eugléniens et des Cryptomonadines *C. R. Ac. Sc.*, Paris, 1940, **210**, 317.
- Etude cytologique et biologique de quelques Flagellés libres. Thèse, 1942.
- HOLLANDE, A. Ch. et M<sup>me</sup> G. — La structure des chloroplastes. *Zeitschr. f. Zellf. u. mikr. Anat.*, 1940-1941, **31**, 648-652.
- HOSSELET, C. — Les éléments du chondriome dans les espaces nerveux intercellulaires et dans le nerf, chez les Insectes. *C. R. Soc. Biol.*, 1929, **101**, 85.
- Colorations vitales du chondriome réticulé. *C. R. Soc. Biol.*, 1929, **101**, 1014.
- Contribution à l'étude du chondriome chez les Insectes. *Arch. Zool. exp. et gén.*, 1931-1932, **72**.
- HOVASSE, R. — Quelques données nouvelles sur *Eudorina illinoisensis* Kofoid. *Bull. Biol. Fr. et Belg.*, 1937, **81**, 220.
- Nouvelles recherches sur les constituants cytoplasmiques des Volvocales : Les Chlamydomonadinées. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 1938, **63**, 357.
- HOVEN, H. — Contribution à l'étude du fonctionnement des cellules glandulaires. *Arch. f. Zellf.*, 1912, **8**, 555.
- JONES, R. — The nature and relative specific gravities of the inclusions in ultracentrifuged cells of *Elodea* and *Triticum*. *La Cellule*, 1938, **47**, 61-77.
- JOYET-LAVERGNE, Ph. — Glutathion et chondriosomes. *Protoplasma*, 1929, **6**, 84-112.
- Recherches sur la catalyse des oxydo-réductions dans la cellule vivante. *Protoplasma*, 1935, **23**, 50-69.
- Une nouvelle technique pour la recherche du chondriome et du nucléole dans la cellule vivante. *C. R. Soc. Biol.*, 1937, **125**, 598.
- Le rôle du chondriome dans la respiration. *Rev. génér. Bot.* 1938, **49**, 45-51.
- JUNGERS, V. et DOUTRELIGNE, J. — Sur la localisation de la chlorophylle dans les chloroplastes. *La Cellule*, 1941-1943, **49**, 407-418.
- KIYOHARA, K. — Ueber « osmiophile Plättchen » Bowens in Pflanzlichen Zellen. *Cytologia*, 1930, **2**, 328.
- KNIGHT, M. — Studies on the Ectocarpaceae, II *Trans. Roy. Soc., Edinb.*, 1929, **56**.
- KNUDSON, L. — Has the chloroplast a semipermeable membran? *Amer. J. Bot.*, 1936, **23**, 694.
- KÜSTER, E. — Anisotrope Plastiden. *Ber. d. d. bot. Gesell.*, 1933, **51**, 523.
- Anisotrope Plastiden und Zellkerne. *Ibid.*, 1934, **52**, 626.
- Pathologie der Pflanzenzelle, t. I. Pathologie des Protoplasmas, t. II. Pathologie des Plastiden. Berlin, 1929-1937.
- Anisotrope Plastiden. *Zeitschr. f. wiss. Mikr.*, 1937, **54**, 88-94.



- KUSUNOKI, S. et KAWASAKI, Y. — Beobachtungen über die chloroplastenteilung bei einigen Blütenpflanzen. *Cytologia*, 1936, **7**, 530.
- LAGUESSE, E. — Méthode de coloration vitale des chondriosomes par le vert Janus. C. R. Soc. Biol., 1912, **73**, 150-153.
- LAGUESSE, E. et DEBEYRE, A. — Sur les formes des chondriosomes dans quelques glandes salivaires par le vert Janus. *Ibid.*, 153-155.
- LARZ, H. — Beiträge zur pathologie der chloroplasten. *Flora*, 1942, **135**, 319-355.
- LA VALETTE SAINT-GEORGE (VON). — Spermatologische Beiträge. *Arch. f. mikr. Anat.*, 1885, **25**, 581-593.
- LEVI, G. — La costituzione del protoplasma studiata su cellule viventi coltivate *in vitro*. *Arch. d. Fisiol.*, 1916, **14**, 101-112.
- LEWISS, W. H. et LEWIS, M.-R. — Mitochondria and other cytoplasmic structure in tissue cultures. *The Amer. Journ. of Anat.*, 1914, **17**, 339.
- Behavior of cells in tissue cultures. in C. E. Cowdry, *General cytology*-1924.
- LEWITSKY, C. — Ueber die chondriosomen in pflanzlichen Zellen. *Ber. d. d. bot. Gesell.*, 1910, **28**, 538.
- Die chloroplastenanlagen in lebenden und fixierten Zellen von *Elodea canadensis*. *Ber. d. d. bot. Gesell.*, 1911, **29**, 685.
- Ueber die chondriosomen bei den Myxomyceten. *Zeitsch. f. Bot.*, 1924, **16**, 65.
- Die chondriosomen in der gonogenese bei *Equisetum palustre* L. *Planta*, 1926, **1**, 301.
- LUBLINEROWNA, K. — Ueber die plastiden in der Eizelle von *Podophyllum peltatum*. *Acta Societ. Botan. Polon.*, 1927, **12**, 449-460.
- LUXENBURG, A. — Recherches cytologiques sur les grains de pollen chez les Malvacées. *Bull. Acad. polon. Sc. et L., Cl. Math. et Sc. Nat., S.B.*, 1927, 365-392.
- Mc ALLISTER, F. — The pyrenoid of *Anthoceros*. *Amer. Journ. of Bot.*, 1914, **1**, 79-95.
- MAIGE, A. — Variations de l'imbibition plastidale. C. R. Ac. Sc., 1935, **200**, 254.
- Nouvelles observations sur l'évolution des plastes amylogènes. C. R. Ac. Sc., 1935, **200**, 1618.
- MANGENOT, G. — Recherches sur les constituants morphologiques du cytoplasme des Algues. *Arch. Morph. gén. et exp.*, 1922, **9**, 1-340.
- Sur les oosphères, les tubes polliniques et la fécondation chez le Pin maritime. C. R. Ac. Sc., 1938, **206**, 365.
- MANUEL, M<sup>lle</sup> J. — Recherches sur la formation des stérides dans les chloroplastes de certaines Cactées. *Rev. génér. Bot.*, 1936, **48**, 49.
- MASCRÉ, M. — Nouvelles remarques sur la fixation du chondriome de la cellule végétale. C. R. Ac. Sc., 1929, **188**, 811.
- MAYER, A. — Ueber Chlorophyllkörner. *Bot. Zentralbl.*, 1882, **12**, 314.
- Morphologische und physiologische Analyse der Zelle der Pflanzen und Tiere. Jena, 1920.
- MAYER, A. et SCHAEFFER G. — Une hypothèse de travail sur le rôle physiologique des mitochondries. C. R. Soc. Biol., 1913, **74**, 1384.
- MEERSSMAN, F. — Le chondriome de la cellule hépatique chez le Cobaye normal. *Bull. Hist. appl.*, 1939, **16**, 215.
- MEITES, M. — Hétérogénéité structurale du chondriocente chez le *Lupinus albus*. C. R. Ac. Sc., 1944, **218**, 241.



- MENKE, W. — Choloplasten-studien. 2. Mitteilung. *Protoplasma*, 1934, **22**, 56-62.
- Die lamellarstruktur der chloroplasten im ultravioletten Licht. *Die Naturwiss.*, 1940, **28**, 158-159.
  - Dichroismus und doppelbrechung der plastiden. *Biolog-Zentralbl.*, 1943, **63**, 350-70.
- MENKE, W. et JACOB, E. — Untersuchungen über das protoplasma grüner pflanzenzellen IV. Die lipoide der spinatchloroplasten. *Zeitschr. f. phys. Chem.*, 1942, **272**, 227-231.
- MENKE, W. et KÜSTER, H. J. — Dichroismus und doppelbrechung vergoldeter chloroplasten. *Protoplasma*, 1938, **30**, 283-290.
- MEVES, Fr. — Ueber den von La Valette Saint-George entdeckten Nebenkern (Mitochondrien Körper) der Samenzellen. *Arch. f. mikr. Anat.*, 1900, **56**, 553-606.
- Ueber das Vorkommen von Mitochondrien bzw. chondriomiten in Pflanzenzellen. *Ber. d. d. bot. Gesell.*, 1904, **22**, 284.
  - Ueber mitochondrien in den Zellen junger embryonen. *Anat. Anz.*, 1907, **31**, 399-407 ; 561-569.
  - Was sind die Plastosomen ? *Arch. f. mikr. Anat.*, 1914-1915, **85**, 279 et **87**, 287.
  - Historisch-Kritische Untersuchungen über die plastosomen der pflanzenzellen. *Arch. Mikr. Anat.*, 1917, **90**, 249-323.
  - Zur Kenntniss des Baues pflanzlicher Spermien. *Ibid.*, 1918, **91**, 273-311.
  - Ueber Umwandlung von Plastosomen in Sekret kugelchen nach Beobachtungen in Pflanzenzellen. *Arch. mikr. Anat.*, 1918, **90**, 445-462.
- MILOVIDOV, P. F. — Influence de la centrifugation sur les chondriosomes et les Bactéries symbiotiques. *Arch. d'Anat. microsc.*, 1928, **24**, 415.
- Coloration différentielle des Bactéries et des chondriosomes. *Arch. d'Anat. microsc.*, 1928, **24**, 19.
  - Sur les méthodes de double coloration du chondriome et des grains d'amidon. *Ibid.*, 1928, **24**, 19-31.
- MIRANDE, M. — Sur la nature de la sécrétion des stérinoplastes du Lis blanc. *C. R. Ac. Sc.*, 1923, **176**, 769.
- MIRIMANOFF, A. — A propos de la réaction de Molisch. *Rev. génér. Bot.*, 1938, **50**, 333.
- Remarques sur la réduction du nitrate d'argent au niveau des chloroplastes. *Rev. génér. Bot.*, 1939, **51**, 133.
  - Quelques propriétés des chloroplastes en relation avec leur structure granulaire. *Bull. Soc. Bot. Genève*, 1940, **30**, 236.
- MOLISCH, H. — Das Chlorophyllkorn als Reduktions Organ. *Sitz. ber. Akad. Wiss. Wien*, 1918, **127**, 449-472.
- MONNÉ, L. — Ueber die élektive Vitalfärbung des Vakuoms und der Mitochondrien sowie... *Arch. exp. Zellf.*, 1942, **24**, 373.
- MOREAU, M<sup>me</sup> F. — Les mitochondries chez les Urédinées. *Rev. gén. de Bot.*, 1914, **76**, 421.
- MOTTE, J. — Contribution à la connaissance cytologique des Muscinées. *Ann. Sc. Natur. Bot.*, 1928, **20**, 293-543.
- La cytologie des Muscinées dans ses rapports avec la Cytologie générale. *Rev. Bryol.*, 1929, **2**, 167-206.
  - Cytologie, dans Verdoorn, *Manual of Bryology*, 1932.



- MOTTIER, D. M. — Chondriosomes and the primordia of chloroplasts and leucoplasts. *Ann. of Bot.*, 1918, **32**, 91-114.
- On certain plastids, with special reference to the protein bodies of *Zea*, *Ricinus* and *Conopholis*. *Ann. of Bot.*, 1921, **35**, 349-364.
- MÜLLER, K. — Untersuchungen über die Olkörper der Lebermoose. *Ber. d. d. bot. Gesell.*, 1939, **57**, 326-370.
- NEWCOMER, E. H. — Concerning the duality of the mitochondria. *Amer. J. Bot.*, 1946, **33**, 684.
- NOACK, K. L. — Untersuchungen über die individualität der plastiden bei Phanerogamen. *Zeit. f. Bot.*, 1924, **13**, 1-35.
- NOACK, K. et LIEBICH, H. — Die Eisengarnitur der Chloroplasten vom Spinat. *Naturw.*, 1941, **29**, 302.
- NOACK, K. et TIMM, E. — Vergleichende Untersuchung der Proteine in den Chloroplasten und im Cytoplasma des Spinatblattes. *Naturwiss.*, 1942, **30**, 453.
- NOEL, R. — Recherches histo-physiologiques sur la cellule hépatique des Mammifères. *Arch. Anat. microsc.*, 1923, **19**, 1-158.
- NOEL, R. et MANGENOT, G. — La fonction élaboratrice du chondriome. *Bull. Hist. appl.*, 1925.
- PARAT, M. — Contribution à l'étude morphologique et physiologique du cytoplasme de la cellule animale. *Arch. d'Anat. microsc.*, 1928, **24**, 73.
- PEKAREK, J. — Die lokalisation des Silbernitrat. reduktors in den Chloroplasten. *Protoplasma*, 1938, **30**, 534.
- PENSA, A. — Alcune formazioni endocellulari dei vegetali. *Anat. Anz.*, 1910, **37**, 325.
- PETERLER, K. — Amöboide Formänderungen der Diatomeenplastiden. *Protoplasma*, 1939, **32**.
- PORTIER, P. — Les symbiotes. Paris, 1919, 315 p.
- PY, G. M<sup>lle</sup>. — Recherches cytologiques sur l'assise nourricière des microspores et les microspores des plantes vasculaires. *Rev. génér. Bot.*, 1932, **44**, 317.
- RAM SARAN, D. — The cytoplasmic inclusions in the oogenesis. *Zeitschr. f. Zellf. u. mikr. An.*, 1939-1940, **30**, 36.
- RANDOLPH, L. F. — Cytology of chlorophyll types of Maize. *Bot. Gaz.*, 1922, **78**, 337-374.
- REGAUD, C. — Participation du chondriome à la formation des grains de ségrégation dans les cellules des tubes contournés du rein. *C. R. Soc. Biol.*, 1909, **66**, 1034.
- RISCHKOW, V. — Mutations et maladies des chloroplastes. Charkow, 1935, 370 p. 71 fig.
- ROBERTS, E. A. — The structure of the chloroplast and the location of the chlorophyll. *Bull. Torrey Bot. Club.*, 1940, **67**, 535-541.
- RUDOLPH, K. — Chondriosomen und chromatophoren. *Ber. d. d. bot. Gesell.*, 1912, **30**, 605-629.
- RUHLAND, G. et WETZEL, K. — Der Nachweis von chloroplasten in den generativen zellen von pollenschläuchen. *Ber. d. d. bot. Gesell.*, 1924, **42**, 3.
- SALAZAR, A. L. — Sur la question chondriome et plastidome. *Anat. Anz.*, 1943, **94**, 284-287.



- SAPEHIN, A. — Ueber das Verhalten der plastiden in sporogenen Gewebe. Ber. d. d. bot. Gesell., 1911, **29**, 491-496.
- Ein beweis der individualität der plastide. Ber. d. d. bot. Gesell., 1913, **31**, 321-324.
- Untersuchungen über die individualität der plastiden. Arch. f. Zellf., 1915, **13**, 319-398.
- SAUVAGEAU, C. — Sur le mouvement propre des chromatophores. C. R. Ac. Sc., 1917, **165**, 158.
- SAVELLI, R. — Remarques optiques sur les plastes. *Protoplasma*, 1937, **28**, 1-8.
- Sur la distribution du carotinoïde rouge dans les chlorochromoplastes. *Protoplasma*, 1937-1938, **29**, 601.
- SAVELLI, R. et CARUSO, C. — Osservazioni sulla birefrangenza dei Plastidi. *Protoplasma*, 1939, **32**, 1-8.
- SCHERRER, A. — Die chromatophoren und chondriosomen von *Anthoceros*. Ber. d. d. bot. Gesell., 1913, **31**, 493-500.
- Untersuchungen über Bau und Vermehrung der Chromatophoren und das Vorkommen von Chondriosomen bei *Anthoceros*. *Flora*, 1914, N. F., **7**, 1-56.
- SCHIMPER, A. F. W. — Ueber die Entwicklung der chlorophyllkörner und farbkörper. Bot. Zeit., 1883, **41**, 105, 121, 137, 153.
- Untersuchungen über die Chlorophyllkörper und die ihnen homologen Gebilde. Jahr. f. wiss. Botan., 1885, **16**, 1-247.
- SCHMIDT, W. J. — Neuere polarisationsoptische Arbeiten auf dem Gebiete der Biologie. *Protoplasma*, 1942, **37**, 86-153.
- SCHMITZ, Fr. — Beiträge zur Kenntniss der Chromatophoren. Jahrb. f. wiss. Botan., 1884, **15**, 1-177.
- SENJANINOVA. — Origin of plastids during sporogenesis in Mosses. Zeitschr. f. Zellf. u. mikr. Anat., 1927, **6**, 464-492.
- SOKOLSKA, J. — Etude du chondriome et du vacuome des cellules femelles de *Liobunum rupestre* Herbst. C. R. Soc. Biol., 1931, **108**, 1068.
- SOROKIN, H. — Mitochondria and plastids in living cells. Amer. Journ. of Bot., 1938, **25**, 28-33.
- The distinction between *mitochondria* and plastids in living epidermal cells. Amer. J. Bot., 1941, **28**, 476.
- STRÜGGER, S. — Die vitalfärbung der chloroplasten von *Helodea* mit Rhodaminen. *Flora*, 1936-1938, **31-32**, 113.
- Die vitalfärbung des protoplasmas mit Rhodamin B und 6 G. *Protoplasma*, 1938, **39**, 85-100.
- VARITCHAK, B. — Contribution à l'étude du développement des Ascomycètes. Le Botaniste, 1931, **23**, 1-184.
- VIGNOLI. — Leucoplasti lipidici dell epidermide di alcune Agavi. Lavori R. Inst. Bot. Palermo, 1938, **9**, 17.
- VOLKONSKY, M. — Les constituants cytoplasmiques de *Polytoma uvella* Ehrb. Existence d'un leucoplaste. C. R. Soc. Biol., 1930, **105**, 619-623.
- WAGNER, N. — Sur la formation *de novo* des chondriosomes dans le cytoplasme des cellules-mères du pollen chez les Angiospermes. *Biologia generalis*, 1927, **3**, 15.
- WALLIN, J. E. — On the nature of mitochondria I-III. Amer Journ. of Anat., 1922, **30**, 203 et 451.
- WEBER, F. — Doppelbrechung der chloroplasten von *Anthoceros*. *Protoplasma*, 1936, **26**, 312.



- Die doppelbrechung der chloroplasten. *Protoplasma*, 1937, **27**, 280-283.
  - Silber-reduktion der Chloroplasten. *Protoplasma*, 1938, **29**, 427.
  - WEIER, T. E. — A study of the moss plastid after fixation by mitochondrial-osmium and silver technique. *La Cellule*, 1931, **40**, 261 et **41**, 51.
  - The structure of the chloroplast of *Pellionia pulchra*. *Cytologia*, 1936, **7**, 504-509.
  - The structure of the non-starch containing bett chloroplasts. *Amer. Journ. Bot.*, 1936, **23**, 645-652.
  - Factors affecting the reduction of siver nitrate by chloroplasts. *Americ. Journ. of Bot.*, 1938, **25**, 501.
  - The structure of the chloroplast. *The Botan. Rev.*, 1938, **4**, 497.
  - Viability of cells containing chloroplasts with an optically homogeneous or granular structure. *Protoplasma*, 1938, **31**, 346.
  - WIELER, A. — Ein beitrug zur entwicklungs geschichte der stärkekörner. *Protoplasma*, 1938, **30**, 139.
  - WILSON, M. — Spermatogenesis in the *Bryophyta*. *Ann. of Bot.*, 1911, **25**, 415-457.
  - WILSON, E. B. — The cell. Mac Millan, N. Y., 1928.
  - YASUI, K. — Studies on the maternal Inheritance of Plastid Characters in *Hosta japonica*. *Cytologia*, 1929, **1**.
  - YUASA, A. — Studies in the Cytology of *Pteridophyta*. *Jap. Jour. Bot.*, 1937, **5**, 17-35.
  - Critical observations on the origin of the blepharoplast and centrosome in plants. *Japan. Journ. of Bot.*, 1939, **10**, n° 3, 259.
  - Studies in the cytology of *Pteridophyta* XVIII. The structure of the chloroplast of some Pteridophytic plants. *Jap. Jour. Bot.*, 1940, **10**, 465-477.
  - ZIMMERMANN. — Beiträge zur morphologie und physiologie des Pflanzenzelle. 1890.
  - ZIRKLE, C. — The structure of the chloroplast in certain higher plants. *Amer. Journ. Bot.*, 1926, **13**, 301-320.
-



## CHAPITRE IV

# Le noyau cellulaire.

---

### I. — MORPHOLOGIE ET STRUCTURE

Le noyau est un élément important de la cellule : certains disent même, non sans raison peut-être, le plus important de la cellule. Ce qui est certain, c'est que toute cellule possède un ou plusieurs noyaux (à part certaines exceptions notables, mais limitées aux Bactéries et aux Cyanophycées et qui sont d'ailleurs discutables).

Le noyau apparaît dans la cellule vivante comme une vésicule ordinairement sphérique ou oblongue limitée par une fine *membrane* et dans laquelle on distingue généralement une ou plusieurs vésicules plus petites les *nucléoles* (fig. 51). On peut désigner sous le nom de *nucléoplasme* (*karyoplasma* de FLEMMING), la substance nucléaire à l'exclusion des nucléoles, enveloppée par la membrane. Nous verrons que le nucléoplasme est une substance complexe dans laquelle on distingue au moins deux éléments : la *chromatine* et la *caryolymphe* ou suc nucléaire.

La forme, la taille du noyau, varient dans des proportions importantes et, d'une manière générale, le noyau, à cet égard, se comporte comme la cellule dans laquelle il se trouve, s'allongeant considérablement dans les cellules longues et gardant une forme globuleuse dans les cellules isodiamétriques. Ces rapports de forme et de taille entre le noyau et le cytoplasme ont conduit à penser qu'il existait un *rapport nucléoplasmatique* plus ou moins constant (cf. p. 160).

La forme du noyau peut présenter des dispositions anormales dans certaines cellules (fig. 53) sans cause définie parfois, mais également aussi en relation avec l'activité sécrétrice des cellules ou avec leur état pathologique (cellules parasitées, cellules à mycorhizes) (fig. 52).

#### a) La membrane nucléaire.

Avant d'étudier la structure du noyau proprement dite, nous devons parler brièvement de la membrane nucléaire, dont l'existence en tant que paroi distincte a pu être mise en doute par certains cytologistes : ce seul fait indique qu'il s'agit d'une pellicule d'une minceur extrême au sujet de laquelle les données d'observation sont naturellement insuffisantes ; mais,



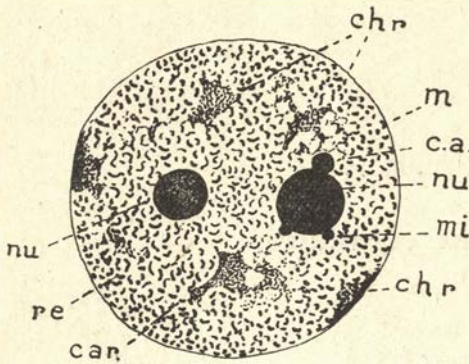


FIG. 51. — Image synthétique et demi-schématique d'un noyau cellulaire : *nu*, nucléoles ; *c. a.*, corps annexe nucléolaire ; *mi*, micronucléoles ; *chr*, chromocentres ; *re*, réticulum de chromatine figuré ici sous forme d'éléments arqués, indépendants ; *car*, caryolymphe dans les intervalles du réticulum.

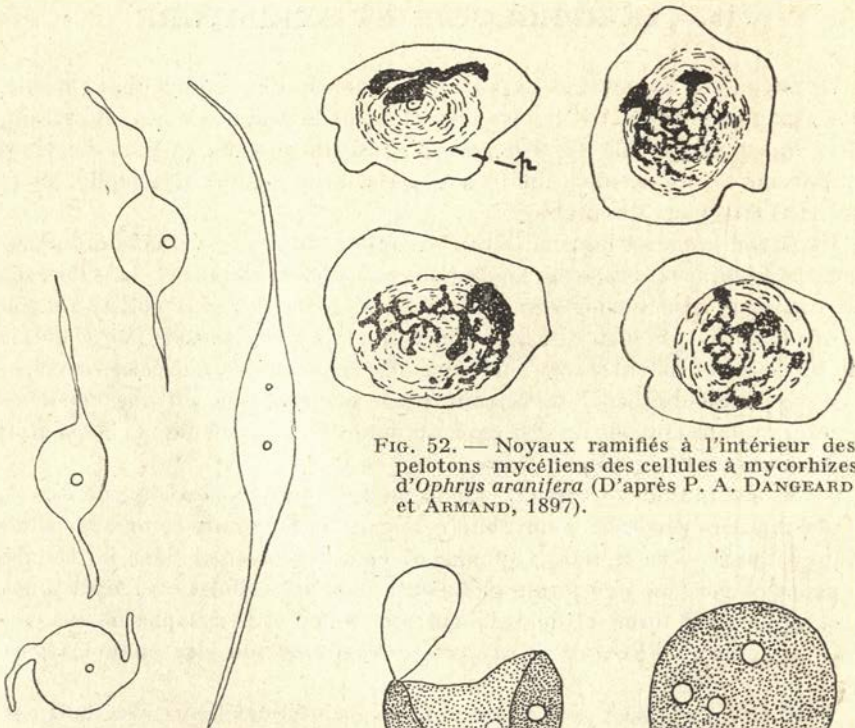
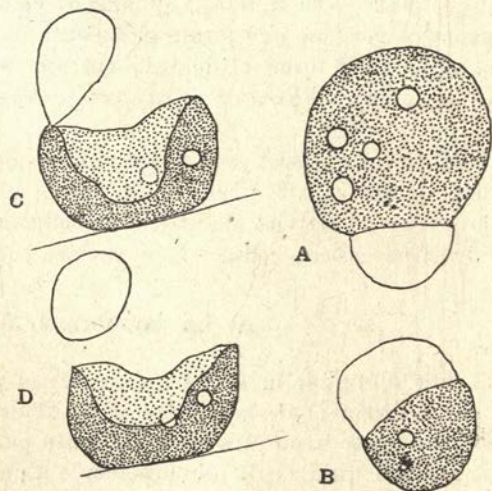


FIG. 52. — Noyaux ramifiés à l'intérieur des pelotons mycéliens des cellules à mycorhizes d'*Ophrys aranifera* (D'après P. A. DANGEARD et ARMAND, 1897).

FIG. 53. — Noyaux déformés et lobés dans l'épiderme des écailles bulbaïres d'un Narcisse ;  $\times 1.500$ , *in vivo*.

FIG. 54. — Noyaux « vésiculés » d'*Allium Cepa* à la suite d'un traumatisme : A, B, noyaux montrant une vésicule claire limitée par une fine membrane ; C et D, un même noyau à deux stades successifs de l'isolement de la vésicule,  $\times 1.500$ .





par divers procédés, il est possible de montrer la réalité d'une membrane nucléaire distincte (1).

Tout d'abord les expériences de microdissection (CHAMBERS) ont montré qu'il existait, à la limite du territoire nucléaire, une paroi résistante et élastique s'opposant à la pénétration de l'aiguille à micirurgie. Cette membrane, isolée mécaniquement dans un milieu physiologique, montre une texture relativement ferme ; dans la cellule vivante, cet état physique est plus difficile à déterminer. D'autre part certains traumatismes peuvent produire à la surface du noyau la séparation entre la membrane et la substance du karyoplasme (fig. 54) ; il en résulte la formation d'ampoules ou de vésicules ; parfois, dans ces conditions, la membrane nucléaire a pu être délamée en deux couches et il est possible parfois d'obtenir son isolement (P. DANGEARD 1943). Les noyaux vésiculeux, observés par MOLISCH (1901) dans certains laticifères, mettent également en évidence une membrane nucléaire distincte. Sans doute tous les faits de ce genre ne sont pas également probants, surtout lorsqu'on fait intervenir des données de la pathologie cellulaire, néanmoins la plupart des cytologistes admettent aujourd'hui que le noyau est bien enveloppé par une paroi propre, dont la nature exacte n'est pas précisée, et qui est difficilement séparable du karyoplasma (2).

La membrane nucléaire n'a qu'une existence transitoire dans la vie des noyaux, car elle disparaît, comme l'on sait, en général, au cours de la mitose pour se reformer ensuite (voir ch. V) : ce n'est donc pas un constituant nucléaire permanent.

### b) La structure du noyau au repos : le nucléoplasme.

Le noyau est un élément permanent de la cellule, c'est-à-dire que tout noyau provient d'un autre noyau par voie de division : il y a là un fait cytologique depuis longtemps établi. Dans les tissus jeunes, où la multiplication cellulaire est intense, les noyaux se divisent eux-mêmes activement et, pour cette raison, il est impossible de les trouver autrement que dans un état de division, ou dans l'état de court repos compris entre deux divisions et qu'on appelle l'*interphase* ou *intercinèse*. Dans les tissus un peu éloignés des foyers de multiplication active, les noyaux ne se divisent plus ou ne le font qu'à des intervalles éloignés. Ces noyaux sont dits à l'état de repos et ils sont appelés encore *noyaux quiescents*. Malgré cette appellation, ces noyaux ne doivent pas être considérés comme inactifs, bien au contraire, car ils pren-

(1) Il faut mettre à part certains cas très exceptionnels comme celui des noyaux d'un Foraminifère du genre *Iridia* dont la membrane est apparemment formée de deux couches distinctes : la plus externe, qui est aussi la plus épaisse (0,8  $\mu$ ) est formée d'une substance réfringente, anhiste, faiblement colorable, tandis que la plus interne, très mince, se colore fortement « et possède les mêmes affinités tinctoriales que les nucléoles » (LE CALVEZ, 1939).

(2) La membrane nucléaire se signale encore par sa double réfringence (MONNÉ, 1939-1942) dans certains cas, comme dans les ovocytes et les spermatoocytes des Pulmonés. STRUGGER (1938) a signalé qu'elle se colorait vitalement par la rhodamine B, ce qui pourrait être dû à sa teneur en lipoides.



nent alors une part importante au métabolisme de la cellule ; c'est pourquoi cette période de la vie des noyaux est parfois appelée la *phase métabolique* ; c'est encore le « resting stage » des auteurs de langue anglaise. Bien que la structure des noyaux au repos définitif et celle des noyaux interphasiques ne semblent pas bien souvent différer essentiellement, il est préférable,

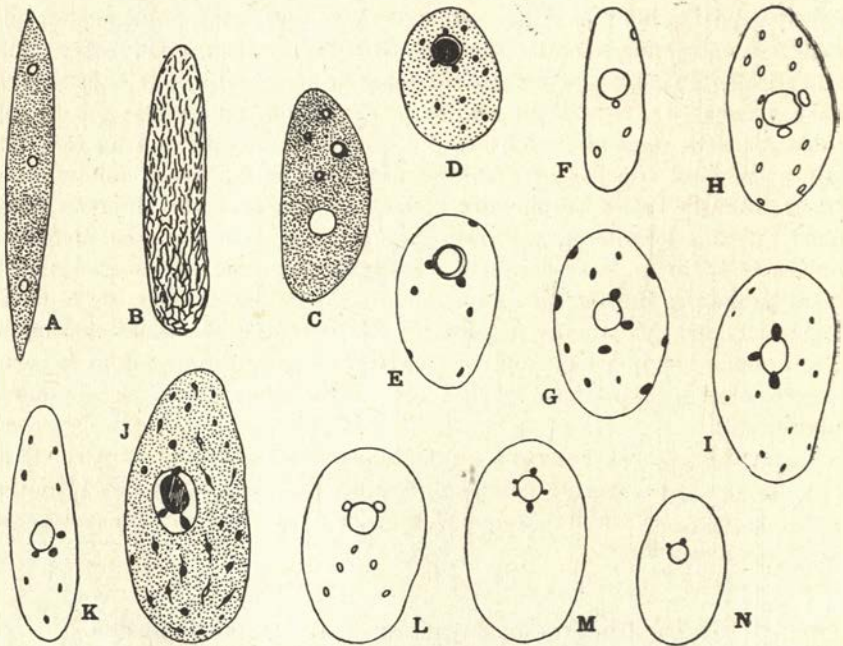


FIG. 55. — Divers types de noyaux de cellules végétales observés dans les poils radicaux : A, Blé, *in vivo* ; B, Orge, carmin-acétique ; C, *Vicia Faba*, montrant le nucléole et plusieurs chromocentres, carmin-acétique ; D, Maïs, fix. Benda-Meves ; E, Maïs, carmin-acétique ; F, Haricot, *in vivo* ; G, Haricot, montrant divers chromocentres fixés sur le nucléole ou répartis contre la paroi nucléaire, carmin-acétique ; H, Courge, *in vivo* ; I, Courge, carmin-acétique ; J, le fond nucléaire a été figuré très finement granuleux et les chromocentres montrent des prolongements filiformes, carmin-acétique ; K, *Sinapis nigra*, carmin-acétique ; L, *Tropaeolum majus*, *in vivo* ; M, *Cyclanthera pedata*, carmin-acétique ; N, *Ipomaea purpurea*, carmin-acétique ;  $\times$  1.200.

quand on le peut, avec la majorité des cytologistes, de distinguer soigneusement ces deux états du noyau.

Le noyau au repos, comme le montre l'observation vitale ou l'observation après fixation, est constitué, le plus souvent, d'une sorte de réticulum ou de charpente de chromatine (1) dans un milieu plus fluide et achromatique

(1) La charpente de chromatine présente, suivant les régions, de grandes différences d'affinités pour les couleurs basiques d'aniline : aussi a-t-on distingué depuis longtemps une *basichromatine* qui fixe fortement ces colorants et une *oxychromatine* (*linine*, *achromatine*) qui se colore au contraire par les colorants acides. Cette distinction est le plus souvent abandonnée aujourd'hui, sans doute par suite de l'emploi, devenu très restreint, des « doubles » ou des « triples colorations » faisant intervenir en combinaisons des colorants acides et basiques. Au sens moderne, la chromatine correspond, pour beaucoup



la *caryolympe* (encore appelée *enchylème*) ou *suc nucléaire*. Suivant la plus ou moins grande abondance de caryolympe, le noyau pourra sembler plus ou moins dense, ou parfois même presque vésiculeux. Tous les noyaux cependant ne sont pas apparemment pourvus d'un réticulum ou d'une charpente de chromatine régulière ; certains d'entre eux semblent très pauvres en chromatine, laquelle se trouve principalement localisée dans certains corpuscules qu'on appelle des *chromocentres* ou des *prochromosomes* (*euchromocentres*). Dans les noyaux de ce type, dont la structure exacte est d'ailleurs encore discutée, toute la chromatine, ou presque, peut paraître rassemblée dans les chromocentres, le reste du noyau étant occupé par un nucléoplasme (1) sans structure visible ; ou bien les chromocentres sont reliés évidemment entre eux par un réticulum, de sorte qu'il existe tous les intermédiaires entre les noyaux à réticulum de chromatine et sans chromocentres et les noyaux à chromocentres nettement distincts et paraissant indépendants (fig. 55). Mais, avant de pousser plus loin l'étude de la structure du noyau, nous devons dire un mot des méthodes employées pour la connaître : comme pour le cytoplasme, en effet il convient d'être très prudent dans l'interprétation des résultats.

#### 1. — MÉTHODES CARYOLOGIQUES.

Certains cytologistes ont attribué à l'action des fixateurs les structures observées dans le noyau (structure réticulée, granuleuse ou réticulée-granuleuse) ; ils ont soutenu que le noyau était homogène à l'état vivant et que, sous l'influence d'un fixateur se produisait inévitablement une coagulation des substances colloïdales du nucléoplasme, responsable des structures observées. Par exemple SCHAEDE (1926) pense que les structures réticulées et alvéolaires des noyaux au repos morts, et surtout des noyaux au repos fixés, sont des dispositions artificielles. Sur le vivant, la structure serait le plus souvent celle d'un sol et, par la mort ou la fixation, il se ferait une transformation en un gel dans lequel les gouttelettes de caryotine (2), précédemment dispersées, fusionneraient et s'anastomoseraient pour donner une sorte de treillis ou de trame. Dans certains cas cependant, il admet que le noyau vivant pourrait représenter un gel. Les chromocentres pourraient être des artefacts nés de la fusion de gouttelettes de caryotine.

STRUGGER (1930, 1932) a développé une interprétation analogue du noyau en se plaçant au point de vue de la chimie colloïdale. Dans le noyau au repos

de cytologistes, à la substance colorable du noyau, les nucléoles exclus, et qu'elle soit basophile ou oxyphile (WILSON, 1928, p. 90). Pour certains auteurs, enfin, la chromatine ne doit être définie, ni par ses propriétés tinctoriales, ni par sa nature chimique, mais elle doit être considérée comme la substance destinée à former les chromosomes. Nous verrons plus loin (p. 204) qu'on est revenu récemment à une séparation entre *euchromatine* et *hétérochromatine* qui n'est pas sans rappeler la vieille distinction entre *basichromatine* et *oxychromatine*.

(1) Nous continuerons à employer le terme de nucléoplasme dans le cas de ces noyaux à chromocentres, en lui attribuant, comme on voit, un sens plus restreint que pour les noyaux du type courant.

(2) Le mot de caryotine est un terme à peu près synonyme de chromatine créé par LUNDEGARDH (1912).



il y aurait, en dehors des nucléoles, deux complexes de phases, à savoir la caryolympe et la caryotine. La caryolympe représenterait le milieu de dispersion pour le deuxième constituant, la caryotine (1). Suivant que cette dernière serait dispersée d'une manière amicroscopique dans le suc nucléaire, ou bien coagulée, le noyau apparaîtrait homogène ou sous forme d'un réticulum. Enfin rappelons que, d'après BANK (1941), le noyau pourrait être assimilé à un système coacervé.

Cette façon de comprendre la structure nucléaire, en l'assimilant à celle d'un simple système colloïdal, appelle de nombreuses réserves. Il est bien certain que les noyaux sont formés de substances à l'état colloïdal et que par conséquent la fixation détermine une coagulation de ces substances ; mais on ne saurait nier l'existence dans les noyaux d'une structure préexistante à la fixation, puisqu'on l'observe déjà très souvent dans les noyaux vivants et que les chromocentres également peuvent être vus dans les noyaux intacts. Il est donc nécessaire que nous indiquions maintenant les conditions d'une bonne observation vitale des noyaux et les résultats obtenus dans des recherches de ce genre.

## 2. — OBSERVATIONS VITALES.

L'observation vitale des noyaux peut donner prise à certaines critiques et il importe de se mettre à l'abri des causes d'altération possibles au cours de l'examen des cellules vivantes. Pour entraîner la conviction, les recherches de cette nature doivent être poursuivies sur des organes intacts, vivants, autant que possible dans les conditions naturelles. C'est pourquoi les recherches vitales classiques sur les poils staminaux de *Tradescantia* (TELEZINSKI, 1930 ; BÉLAR, 1929) n'ont pas toujours satisfait les cytologistes, d'autant plus que ces auteurs ont admis que la structure du noyau pouvait changer sous l'influence de très minimes actions comme la pression, l'hypotonie, l'éclairage intense, etc. (1).

Parmi les recherches qui tiennent le mieux compte des nécessités de l'observation vitale, nous citerons de préférence celles du cytologiste belge MARTENS (1927-1929) qui n'a négligé aucune précaution en vue d'échapper aux critiques habituelles et d'arriver à obtenir des résultats incontestables : c'est ainsi qu'il a pratiqué l'observation sur des radicules encore rattachées à la plante, ou encore, dans les mêmes conditions, sur des stigmates plumeux de Graminées.

Ces observations, d'un caractère minutieux, ont montré que beaucoup de noyaux, loin d'être homogènes, avaient une structure finement réticulée, *in vivo*. Cette structure est tout à fait comparable à celle qui résulte de l'emploi des bons fixateurs sur le noyau, et par conséquent, ces recherches ont montré que la fixation, suivie de coloration, méthode souvent indispen-

(1) Dans cet ordre d'idées on cite souvent l'expérience relatée par KLEBS (Untersuch. bot. Inst. Tüb., 1883) d'après laquelle une simple pression sur le noyau d'une Euglène peut rendre celui-ci momentanément homogène.



sable des études nucléaires, donnait des résultats plus fidèles qu'on aurait pu le croire.

GUILLIERMOND et GAUTHERET (1936), plus récemment, ont observé les noyaux des poils radicaux de Blé et de Radis sur des plantules développées dans des boîtes de Pétri munies d'une fenêtre en verre mince. Il est possible, avec cette technique, d'examiner aux plus forts grossissements des poils radicaux intacts. Une méthode tout aussi rigoureuse et encore plus simple a été employée par nous : elle consiste à faire croître des radicules dans l'eau entre lame et lamelle, sans les séparer des plantules : les poils absorbants se

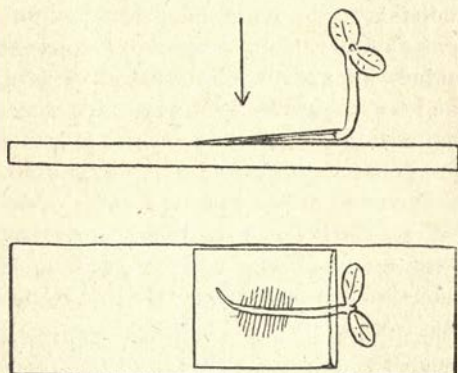


FIG. 56. — Schéma du dispositif très simple permettant l'observation vitale des poils absorbants de diverses plantules et l'action de divers facteurs sur la structure cellulaire.

développent bien dans ces conditions et leur vitalité ne peut être mise en doute (P. Dangeard, 1941) (fig. 56).

L'observation vitale des noyaux, comme nous venons de le voir, a donné lieu à des recherches d'un caractère particulièrement délicat : il était en effet nécessaire de répondre à certaines critiques par une technique aussi rigoureuse que possible. Cependant il est permis de se demander s'il est toujours nécessaire de s'entourer de précautions aussi sévères pour éviter l'altération des noyaux. Autrement dit est-on bien certain que les noyaux sont toujours très sensibles aux moindres variations de milieu et qu'ils sont exposés à subir des changements de structure appréciables du fait de minimes changements de ce milieu ? Il est certain qu'il ne peut y avoir d'inconvénient à s'entourer dans l'observation vitale de garanties même superflues, cependant on aimerait savoir jusqu'à quel point elles sont indispensables ; or les recherches poursuivies récemment nous permettent de conclure à une stabilité de la structure des noyaux beaucoup plus grande qu'on ne l'imagine d'ordinaire : c'est ainsi que les noyaux dans les poils absorbants de *Zea Mays* ne modifient pas leur structure visible au cours d'un séjour de plus de 24 heures entre lame et lamelle, sur des lambeaux de tissu radicaire isolés avec précaution. On peut noter aussi, ce qui est très important, que le noyau ne modifie pas sa structure sensiblement, tant que



la circulation cytoplasmique est conservée. Ceci n'est pas de nature à faire négliger les précautions habituelles dans ce genre d'observation, mais nous renseigne utilement sur le degré de résistance du noyau aux causes d'altération.

L'observation vitale des noyaux permet de se rendre compte déjà qu'il existe des types assez divers de structure nucléaire. Alors que certains noyaux (poils absorbants des plantules de Blé, stigmates de Graminées, etc.) montrent *in vivo* une structure évidemment réticulée ou granuleuse ; d'autres noyaux (Radis, Courge, certains tissus d'*Elodea*, etc.) semblent dépourvus de tout réseau et apparaissent homogènes et hyalins.

D'autre part, dans la cellule animale, les noyaux vivants, dans les meilleures conditions d'observation, se montrent souvent tout à fait homogènes et sans structure apparente. C'est surtout à propos de ces noyaux, dits homogènes, que les cytologistes ne sont pas d'accord, car ils permettent toutes sortes de suppositions en ce qui concerne leur structure réelle. Il ne faut pas oublier que l'observation vitale des noyaux est difficile et qu'elle nous renseigne très imparfaitement, et que, d'autre part, l'absence de structure peut résulter d'une réfringence semblable des divers constituants du nucléoplasme. Ne voit-on pas, assez souvent, les nucléoles impossibles à distinguer *in vivo*, alors qu'ils existent pourtant de toute évidence.

Certains noyaux, homogènes *in vivo*, ne laissent rien distinguer en dehors des nucléoles et de la membrane (noyaux d'*Elodea*, de *Cyclanthera*, de Pavot, etc.) ; d'autres, tout en ayant un nucléoplasme homogène, montrent des chromocentres ou des prochromosomes en nombre variable et généralement d'une observation délicate (Courge, Radis, *Arum italicum*, Haricot, Capucine, etc.). L'un des meilleurs objets pour cette démonstration est le noyau de la Courge, surtout dans les poils aériens où les chromocentres sont très clairement visibles et particulièrement gros ; certains d'entre eux sont rattachés aux nucléoles (fig. 55, I, 5). Mais, en dehors de quelques exemples favorables, le nombre et la forme des chromocentres sont très difficiles à apprécier par la méthode vitale et nous serons obligés de revenir sur cette question en étudiant les noyaux fixés et colorés.

L'observation vitale des noyaux s'est donné comme but dans ces dernières années de vérifier une théorie générale, née de l'étude de la division nucléaire, la théorie du *chromonéma*. Comme cette théorie ne peut pas être séparée de l'étude des chromosomes, qui sera faite dans le chapitre suivant, nous n'examinerons pas ici dans quelle mesure une structure chromonématique peut être retrouvée dans le noyau au repos (voir p. 219). Il est très exceptionnel, d'ailleurs, que les chromosomes soient reconnaissables comme tels et à peine modifiés dans le noyau au repos. FERNANDES (1939) a décrit une de ces anomalies dans laquelle un chromosome est resté visible dans un noyau quiescent, n'ayant pas subi les transformations habituelles.

Nous venons de voir quelles sont les conditions requises pour une observation vitale rigoureuse des noyaux et nous avons exposé les résultats apportés par cette méthode dans l'étude de la structure nucléaire. La méthode expérimentale combinée avec l'observation permet, comme nous allons le montrer, de pénétrer plus avant dans l'étude des propriétés carac-



téristiques des noyaux. Certaines données expérimentales semblent en effet montrer la possibilité, pour le noyau, de modifier sa structure dans les limites d'une vitalité pleinement conservée ou seulement diminuée momentanément. Les changements obtenus dans la deuxième alternative correspondraient à ce que BECKER (1938) appelle des modifications dans les limites de la « pathologie curable ».

### 3. — CHANGEMENTS DE STRUCTURE RÉVERSIBLES DANS LE NOYAU.

Il ne manque pas d'observations sur des changements de cette sorte dans lesquels la structure du noyau peut être modifiée par voie expérimentale d'une manière réversible, mais nous établirons, parmi ces observations, une distinction qui nous paraît indispensable : en effet les changements de structure réversibles n'ont pas la même signification suivant qu'ils ont lieu, ou non, dans une cellule incontestablement vivante. Or les auteurs n'ont pas toujours pris soin de s'assurer que les cellules modifiées étaient capables de reprendre ultérieurement l'état d'entière vitalité.

Les résultats obtenus par BĚLAR (1930), que nous examinerons tout d'abord, ne nous paraissent pas répondre toujours à cette condition de vitalité conservée. Ce savant a décrit en effet, chez le *Tradescantia virginica*, un changement de structure réversible du noyau et du protoplasme à la suite d'une action mécanique (pression, voisinage d'une blessure) ; le noyau et le protoplasme deviennent plus réfringents et la structure est rendue homogène, mais la récupération de l'état initial est possible et le phénomène est qualifié de « reversible entquellung ». On peut trouver beaucoup d'analogie entre cette expérience et celle de KLEBS (1883), déjà citée, sur le noyau des Euglènes qui peut être rendu homogène, d'une manière réversible, au moyen d'une pression ménagée entre lame et lamelle. Cependant, pour l'expérience de KLEBS, il faut le reconnaître, le critérium de vitalité est assuré par l'observation de la reprise des mouvements chez l'Euglène, tandis que cette preuve manque chez le *Tradescantia*.

D'autres modifications du noyau de *Tradescantia*, comme l'accentuation de la structure, la formation d'une auréole autour du nucléole, peuvent, d'après BĚLAR, faire retour à l'état antérieur par la plasmolyse, mais la cyclose ne reparait pas. La réversibilité de ces changements d'états colloïdaux n'est donc pas ici strictement vitale (1).

Les modifications du noyau observées par BĚLAR n'appartiennent donc pas toujours sans doute au domaine de la vie, bien que ce cytologiste leur ait appliqué le nom d'« artefakt vital ». Il aurait fallu en effet limiter l'emploi de ce terme aux cellules capables de reprendre l'état antérieur de pleine vitalité.

Les premières observations précises sur des changements de structure

(1) La formation d'un espace clair autour des nucléoles (auréole périnucléolaire), qui est un signe précoce de l'altération d'un noyau, serait due, d'après MARTENS (1929), non à une contraction du nucléole, mais à une rétraction du nucléoplasme.



réversibles dans les noyaux semblent dues à des zoologistes dans des travaux qui sont restés peu connus des botanistes : d'après ZEIGER (1935), on devrait ces observations, que lui-même confirme, à Van HERVERDEN (1924). Ce savant, en traitant les cellules épithéliales de larves vivantes de Grenouille par de l'acide acétique dilué, a montré que les noyaux, invisibles *in vivo*, deviennent très apparents, puis disparaissent de nouveau par le retour dans l'eau de conduite ; les structures que l'acide acétique fait apparaître sont d'abord la membrane nucléaire, puis des grains de chromatine et finalement une structure réticulée faiblement marquée. Van HERVERDEN attribue ce phénomène à la formation d'un gel réversible de certains colloïdes nucléaires, lequel gel se transformerait en un coagulat irréversible par l'action plus prolongée du traitement acétique. ZEIGER, en reprenant ces expériences sur les larves d'Amphibiens, montre que l'acide acétique dilué (0,05-0,1 %) rend visible tout d'abord la membrane des noyaux, puis les nucléoles, et finalement des corpuscules que l'auteur assimile aux *netznoten* de Flemming. Toutes ces structures sont totalement réversibles et peuvent disparaître, dans l'ordre inverse, par retour dans l'eau de conduite.

Des observations de même nature ont été enregistrées pour diverses cellules végétales. Ainsi, d'après STROHMEYER (1935), dans les noyaux d'*Elodea* qui sont presque sans structure, on pourrait noter la présence d'une sorte de structure filamenteuse au moyen d'une coagulation réversible par l'acide acétique dilué (1). Il serait donc possible, d'après cet auteur, de provoquer un certain changement de structure dans le noyau, sans que ce dernier, ou la cellule elle-même, n'aient rien perdu de leur vitalité. Un peu du même ordre sont les données apportées par SHINKE (1937) pour les cellules stomatiques de *Tradescantia*, où l'apparence des noyaux changerait suivant l'état physiologique de ces cellules, c'est-à-dire suivant leur taux d'hydratation. Cet auteur admet aussi l'existence de changements de structure réversibles. Plus récemment citons les travaux de CHAMBERS et BLACK (1941).

Les constatations précédentes ne sont pas absolument une nouveauté : la plupart de ceux qui ont fait des observations vitales prolongées ont vu les noyaux subir parfois, à la longue, certains changements de structure, mais ces changements, il faut le reconnaître, précèdent presque toujours de peu la mort des noyaux. Dans le *Vicia Faba* nous avons observé à plusieurs reprises que les noyaux des poils absorbants apparaissaient granuleux dans l'eau de conduite et qu'ils pouvaient prendre un aspect homogène, par suite d'hydratation, quelques instants avant la destruction des poils. Il est certain que des noyaux incontestablement vivants peuvent montrer des changements de structure légers, dont la cause est sans doute d'ordre physiologique, mais il est très difficile de faire une distinction entre ces changements et ceux d'ordre pathologique, à plus forte raison reconnaître ceux qui sont des altérations momentanées et pour ainsi dire fugitives. Il est permis également de penser que les structures différentes présentées par un même

(1) Il vaudrait mieux sans doute ici parler de *floculation réversible*, car on admet, en général, que la coagulation d'un milieu à l'état colloïdal est irréversible.



noyau, suivant le milieu dans lequel il est placé, proviennent d'un changement dans les conditions de visibilité de certains constituants cellulaires, plutôt que d'un remaniement total de l'organisation nucléaire comme serait

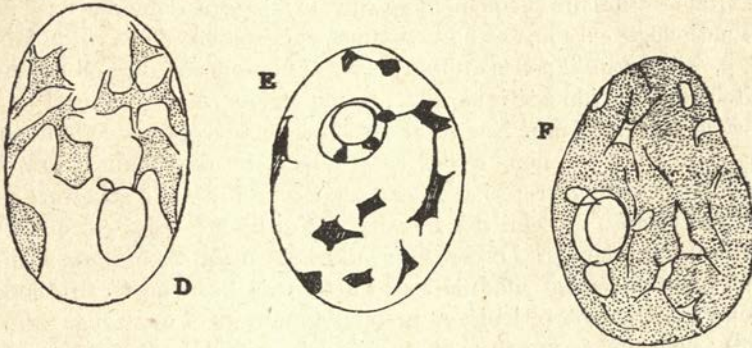


FIG. 57. — Structure d'un noyau à chromocentres (poils épidermiques de *Bryonia dioica*) : D, *in vivo* montrant les chromocentres comme des masses floues, irrégulières, anastomosées, reliées au nucléole ; E, après l'action du carmin acétique ; F, noyau dont le nucléoplasme est devenu granuleux et dont les chromocentres, par contre, ont pris une apparence homogène après un traitement par de l'eau acétifiée à 1 p. 100 durant trois minutes ; les modifications observées se sont montrées réversibles.  $\times 1200$  (D'après P. D., 1941).

une coagulation. Nous en voyons une preuve dans ce que nous dit MARTENS (1929) au sujet des noyaux microsporocytaires de *Tradescantia virginica*, lesquels sont optiquement vides dans une solution isotonique, ou

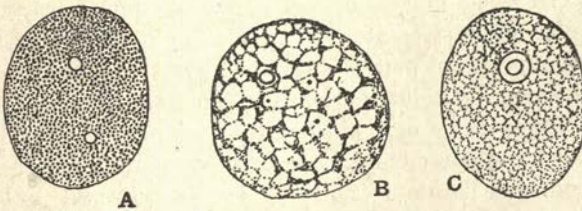


FIG. 58. — Changements de structure réversibles dans les noyaux des poils staminaux de *Tradescantia* : A, le noyau normal observé *in vivo* ; B, le même noyau après l'action de l'acide acétique dilué ; C, le noyau, après lavage, récupère peu à peu sa structure antérieure.

hypotonique de saccharose et, par contre, laissent voir une structure granuleuse ou filamenteuse, après immersion dans le liquide de Ringer. Ces modifications sont réversibles et toute la cellule reprend son aspect primitif si le nouveau milieu est remplacé par de l'eau sucrée. D'après MARTENS, le liquide de Ringer soumet la cellule à « une déshydratation légère qui, sans doute par modification des indices de réfraction, permet la mise en évidence de corps figurés matériellement préexistants ».



On peut tenir compte également de ces considérations pour les changements de structure réversibles que nous avons décrits récemment dans divers noyaux (*Cucurbita*, *Bryonia*, *Tradescantia*, etc., fig. 57). En effet nous avons toujours pris soin de décrire ces changements dans les conditions d'une vitalité cellulaire pleinement retrouvée. Ils sont donc dans les limites de la « pathologie curable » et nous sommes entièrement de l'avis de BECKER (1938, p. 451) lorsqu'il pense qu'une plasmolyse modérée, ou une floculation transitoire par l'acide acétique dilué, ne changent rien d'essentiel au plan de la structure nucléaire. Nos résultats dans cette voie peuvent donc être comparés à ceux que nous avons cités plus haut de STROHMEYER et de SHINKE. Nous distinguerons ici le cas d'un noyau du type à structure accentuée (*Tradescantia*) et celui des noyaux optiquement vides (n. euchromocentriques). Or, chez les *Tradescantia*, dans les poils staminaux, le noyau peut être profondément modifié sous l'action de l'eau acétique diluée : il devient grossièrement réticulé et prend l'apparence d'un noyau mal fixé (fig. 58) ; pourtant ce noyau peut ensuite récupérer l'état antérieur d'aspect dense et finement granuleux dans une cellule à cyclose retrouvée (P. DANGEARD, 1941). La structure chromonématique (1), dont on a de bonnes raisons de supposer l'existence dans les noyaux au repos de *Tradescantia*, se montre donc extrêmement modifiable. Les observations de même ordre, que nous avons faites sur les noyaux des poils de Courge traités par l'acide acétique dilué, montrent également la possibilité de provoquer un changement de structure réversible de ces noyaux. L'interprétation des faits est peut-être cependant un peu plus délicate, étant donné qu'il s'agit, dans cet exemple, de noyaux du type homogène (euchromocentrique), dans lesquels beaucoup de cytologistes n'admettent pas la présence d'un réseau de chromatine. L'apparition d'une structure, sous l'action de l'eau acétique, pourrait donc être due à une floculation réversible dans la caryolymphe ou bien encore, plus probablement, à la révélation d'une structure préexistante, invisible auparavant pour des raisons physiques. On sait en effet que le taux d'imbibition des colloïdes dépend pour une grande part du pH et l'action de l'acide acétique peut ainsi s'expliquer par un effet direct sur la teneur en eau des constituants nucléaires. Il est même probable, et ce sera notre conclusion, que l'acide acétique (et les fixateurs en général) déterminent dans le nucléoplasme deux sortes de modifications : 1° la révélation d'une structure invisible ou peu visible auparavant et 2° une floculation suivie d'une coagulation des divers constituants colloïdaux. De la sorte, dans toute fixation, il y a deux parts : la mise en évidence et l'accentuation d'une structure réelle, naturelle, et la formation de détails artificiels par contraction, précipitation ou coagulation.

#### 4. — COLORATION VITALE DU NOYAU.

La coloration vitale des noyaux a été tentée à diverses reprises depuis les travaux de l'américain CAMPBELL (1888) qui employait le violet Dahlia et la

(1) Pour le sens du terme de chromonéma voir p. 219 et seq.



mauvéine sur des noyaux en mitose de *Tradescantia*. Beaucoup d'autres colorants ont été employés encore, avec plus ou moins de succès, comme les éosines, la fuchsine, le rouge neutre et le bleu de méthylène. Le nucléole est l'élément nucléaire le plus facile à colorer. STRUGGER (1938) a coloré la membrane nucléaire avec la rhodamine B, la chromatine avec des colorants basiques et le suc nucléaire avec des colorants acides ; plus récemment (1940) le même auteur a signalé que l'akridinorange colorait les chromosomes sans troubler le déroulement de la mitose (1), dans les poils staminateux de *Tradescantia* : la mitose ne serait même pas ralentie et conserverait la même vitesse sensiblement que dans les cellules normales. Une coloration incontestablement vitale paraît encore avoir été obtenue par GICKLHORN (1930) qui a coloré les chromosomes vitalement avec des solutions d'érythrosine et d'éosine additionnées de petites doses d'acide acétique ou borique. Les mitoses pouvaient même se poursuivre ainsi pendant un certain temps.

Rappelons que nous avons signalé autrefois la coloration vitale des chromosomes par le rouge neutre dans les cellules-mères du pollen de *Ginkgo biloba* (1923). BECKER et SKUPIENSKI ont observé la coloration vitale des noyaux du *Basidiobolus ranarum* par le rouge neutre (1935) et STRUGGER (1941) a cultivé le *Didymium nigripes* à partir de myxamibes dont le plasma et le noyau étaient colorés vitalement.

Cependant de nombreux cytologistes sont demeurés sceptiques au sujet de la possibilité d'une véritable coloration vitale du noyau. Pour eux il ne saurait être question pour le noyau que de coloration post-vitale. Les essais dans cette direction doivent en effet être soumis à une critique sérieuse et tout d'abord il s'agirait de savoir ce que l'on entend au juste par noyau vivant, noyau parfaitement normal, noyau légèrement altéré : un grand nombre de cytologistes ont considéré que le noyau était encore vivant, si la cellule était elle-même encore plasmolysable, ou bien encore ils se sont basés sur le fait d'une cyclose conservée dans le cytoplasme. Cependant, étant donné qu'une cellule énucléée conserve son mouvement cytoplasmique et garde la faculté d'être plasmolysée, il est difficile de garantir l'intégrité du noyau d'après ces deux propriétés cellulaires : en effet rien n'empêche d'admettre l'existence d'un noyau nécrosé dans un cytoplasme encore parfaitement vivant (2).

Il est donc nécessaire de faire intervenir, si possible, d'autres preuves de la vitalité des noyaux : l'absence d'un changement de structure dans le noyau n'est pas un élément décisif, car le noyau peut être altéré et même tué sans subir des modifications de structure toujours très appréciables, comme on le voit dans certaines fixations par les vapeurs d'acide osmique ;

(1) Cette coloration n'est visible qu'avec l'aide du microscope à fluorescence.

(2) A dire vrai on n'est pas très fixé sur les possibilités d'existence d'un noyau mort dans une cellule à vitalité conservée et il est possible qu'un noyau nécrosé soit le siège d'une diffusion de substances toxiques pour le reste de la cellule. Ainsi le cas d'une cellule privée de noyau n'est pas exactement comparable à celui d'une cellule contenant un noyau mort.



on en arrive à ne tenir pour normaux que des noyaux susceptibles de se diviser, mais il est difficile de s'astreindre à une règle aussi sévère, car le cytologiste a souvent l'occasion d'étudier des noyaux de cellules différenciées qui ne se divisent plus ou ne se divisent qu'à de longs intervalles.

Nous pensons toutefois que la coloration du noyau, obtenue avec certaines précautions, par le violet dahlia, est bien vitale au début, mais qu'elle ne tarde pas à entraîner une altération, de sorte qu'elle devient rapidement post-vitale. La cyclose disparaît assez vite, mais la plasmolyse reste possible dans les cellules dont le noyau est coloré post-vitalement. Parmi les résultats d'une coloration franchement vitale nous citerons la coloration du nucléole par le rouge neutre et celle du nucléoplasme par le violet dahlia. Autrefois (P. DANGEARD, 1923) nous avons montré que les noyaux en état d'activité amoindrie, comme ceux des cellules d'albumen de la graine au repos, se coloraient par le violet dahlia d'une manière élective et dans la cellule apparemment vivante. Il ne semble pas que cette idée d'une différence, vis-à-vis des colorants vitaux, entre noyaux actifs ou dormants, ait été reprise depuis cette époque. Nous avons enfin récemment observé la coloration du noyau des anthérozoïdes d'*Osmunda regalis* par le rouge neutre, et nous avons constaté que les gamètes mâles, ainsi colorés, demeurent très mobiles. A ce propos, on peut rappeler que CAMPBELL (1888) a coloré les anthérozoïdes de *Nitella*, de *Chara*, et de diverses Fougères par le violet de méthyle, le violet Dahlia, la mauvéine et qu'il a observé leur motilité conservée pendant un certain temps dans ces conditions. Nos observations confirment donc, sur un point important, celles de CAMPBELL, dont l'exactitude avait pu être mise en doute et elles en soulignent l'intérêt. Il n'est plus possible aujourd'hui de refuser au noyau la propriété de fixer les colorants vitaux dans certaines circonstances.

##### 5. — LES PROCÉDÉS DE FIXATION DU NOYAU.

L'observation vitale, dans les conditions les plus favorables, se révèle malgré tout insuffisante dans l'étude des noyaux ; d'autre part elle est d'un maniement délicat et surtout elle s'applique seulement à quelques objets spécialement choisis. L'emploi des méthodes de fixation suivies de colorations s'impose donc, malgré ses inconvénients, dans la plupart des cas.

Il existe de nombreuses formules de liquides fixateurs préconisées pour l'étude des noyaux : mais un petit nombre seulement sont retenues par la majorité des cytologistes. Le degré de confiance accordé à ces divers fixateurs a beaucoup varié suivant les époques et suivant les écoles : il y a une trentaine d'années le liquide de Flemming, le micro-formol de Bouin, l'alcool-acétique de Carnoy ralliaient la majorité des suffrages et actuellement encore ces fixateurs, surtout les deux premiers, sont encore très employés. L'alcool et les mélanges déshydratants contenant de l'alcool sont bien souvent rejetés (DARLINGTON, 1933). L'acide acétique, malgré ses qualités pénétrantes, est également suspect, car on lui reproche d'altérer les structures délicates et le liquide de Flemming modifié par suppression de l'acide acétique, ou



par une diminution de sa teneur en cet acide (type fixateur de Benda), est actuellement en faveur.

Il y a quelques années certains auteurs ont tenté même d'introduire en caryologie les fixateurs dits cytoplasmiques ou mitochondriaux, comme le liquide de Regaud ou de Helly (EICHORN, DOUTRELIGNE). Cependant le Regaud semble bien constituer un fixateur nucléaire imparfait (P. DAN-GEARD, 1937), car nous avons observé qu'il rend homogène la plupart des noyaux, même ceux qui possèdent une structure certaine, reconnaissable *in vivo*. Le formol seul agit de même, en rendant homogène le nucléoplasme (MASCRIÉ, 1927). Etudiant l'action de divers acides employés seuls ou associés au formol sur les noyaux au repos, cet auteur fait remarquer que les acides, employés seuls, font apparaître une structure réticulée ; avec ces acides mêlés au formol, ces mêmes noyaux apparaissent avec une structure granulaire ou parfois même presque homogène. Le formol aurait donc pour effet de détruire le réseau des noyaux au repos. Cette action du formol est indiscutable, comme nous avons pu l'observer dans divers exemples.

Il faut d'autre part noter qu'à l'opposé des cytologistes précédents qui ont recherché les milieux fixateurs doux et nuancés, d'autres auteurs assurent avoir obtenus de bons résultats au moyen de fixateurs d'une toute autre conception, comme le carmin-acétique suivant Belling (1923) (1) ou la « Koch-méthode » de Heitz (1926) qui consiste essentiellement à traiter le matériel cytologique par du carmin-acétique à chaud. Ces méthodes, particulièrement la dernière, s'expliquent par l'intention d'obtenir, en plus de la fixation, une macération des tissus qui, jointe à une pression exercée, dissocie les cellules et en permet l'examen, sans être obligé de recourir à l'habituelle méthode des coupes après inclusion. Elles s'appliquent également à l'examen du contenu des anthères par la méthode des frottis (smear-methods).

Beaucoup d'auteurs pensent que les méthodes au carmin-acétique conviennent surtout à la mise en évidence et à la numération des chromosomes et qu'elles ne sauraient donner une idée exacte de la structure nucléaire dans les diverses phases de la division et pendant le repos. Cependant GEITLER (1938), tout en reconnaissant que ces méthodes produisent des structures artificielles, est d'avis que ces artefacts sont « significatifs » et indispensables dans l'étude fine des noyaux et particulièrement de leurs chromomères. De fait, les travaux de BELLING (1928-1932) sur les Liliacées, où la structure chromomérique est particulièrement décrite, ont été poursuivis au moyen de ces méthodes, et la réalité des chromomères que décrivait BELLING est, semble-t-il, incontestable.

Les résultats, en apparence contradictoires, que nous venons d'énumérer à propos des fixateurs, ne le sont peut-être pas autant qu'on pourrait le croire si l'on tient compte du fait que les fixateurs du type carmin-acétique, pénètrent très rapidement et fixent par conséquent d'une manière presque instantanée, ce qui a l'avantage d'éviter les altérations bien connues pro-

(1) A signaler également l'orcéine-acétique préconisé récemment par LA COUR (1941).



duites par l'introduction lente de certains autres liquides théoriquement supérieurs.

Un moyen d'apprécier directement l'action des fixateurs sur le noyau a été développé dans une série de travaux du cytologiste belge MARTENS sous le nom de méthode de la fixation contrôlée : il consiste à réaliser la fixation *sous l'objectif*, l'œil ne quittant pas un instant l'oculaire, en introduisant le liquide fixateur sur le bord de la lamelle. MARTENS (1927) conclut de ses observations que le fixateur (en l'espèce le picroformol de Bouin ou le liquide de Benda) n'entraîne aucun bouleversement, aucun déplacement des éléments figurés que contient le noyau et celui-ci, une fois fixé, « garde donc le même aspect général *filamenteux-réticulé* que décelait l'examen vital.

Les travaux de MARTENS ont apporté un appui appréciable aux cytologistes en démontrant que les images du noyau obtenues avec les fixateurs usuels ne sont pas tellement loin de la réalité. Cependant on peut faire à la méthode de la fixation contrôlée une objection qui ne nous semble pas sans valeur. En effet l'introduction d'un liquide fixateur sur le bord d'une préparation (montée dans l'eau préalablement, ou dans un milieu isotonique) fait arriver au contact des éléments vivants un liquide déjà modifié et certainement très dilué ; on peut donc penser que l'effet produit sur les noyaux risque d'être différent de celui qui serait déterminé par l'immersion directe dans ce fixateur. Les résultats obtenus par MARTENS ne peuvent donc pas, à notre avis, être considérés comme donnant une idée tout à fait exacte de l'action d'un fixateur de formule fixe et bien précisée.

### c) Nucléoles et micronucléoles.

Les nucléoles sont de petits corps ordinairement globuleux insérés dans la masse du noyau et souvent directement reconnaissables par suite de leur réfringence un peu plus élevée que celle du caryoplasme. Le nombre des nucléoles est variable suivant les types de noyaux : assez souvent il n'existe qu'un seul nucléole et ce nucléole unique peut être parfois très volumineux. Aucune règle bien nette, quoi qu'on ait pu dire, ne semble présider à la disposition des nucléoles ; quant à leur rôle, il est toujours très discuté, néanmoins on s'accorde pour voir dans la substance nucléolaire une sorte de réserve utilisée au moment de la division nucléaire. Il n'est pas possible d'ailleurs d'apprécier ce rôle autrement qu'en fonction du cycle nucléaire total, comme nous le verrons plus loin.

La substance nucléolaire (*pyrénine, nucléoline, plastine*), nettement différente de la substance du réseau (*réticuline*) ou des chromosomes (chromatine), doit être soigneusement distinguée des formations chromatiniennes du noyau au repos, tels que *chromocentres, pseudonucléoles, prochromosomes* ; la réaction de Feulgen peut être utilisée dans ce but, car les nucléoles sont Feulgen-négatifs (1) et l'on n'y trouve jamais d'acide thymonucléique. Les

(1) Les données contraires telles que celles apportées par deux auteurs japonais YAMAHARA et SUEMATSU (1936) ne sont guère probantes et elles n'ont pas pu être confirmées. MILOVIDOV (1940) qui a employé concurremment la méthode d'isolement des nucléoles par centrifugation suivant NEMEC et la technique de Feulgen est formel à cet égard. Cependant l'existence, dans certains cas, d'enclaves Feulgen-positives au sein des nucléoles paraît bien établie.



nucléoles doivent être composés de protides et vraisemblablement de protides phosphorés (GERSCH, 1940). D'autre part ils seraient riches en albuminoïdes d'un type basique (histones). Il est probable que les nucléoles renferment également une certaine proportion d'acides nucléiques, lesquels seraient du type à ribose, c'est-à-dire comparables aux acides nucléiques cytoplasmiques (CASPERSSON, J. BRACHET). La plus ou moins grande abondance de ces acides pentosenucléiques permettrait de rendre compte des différences constatées entre les nucléoles sous le rapport de la basophilie (1). En effet; s'il est bien connu que les nucléoles fixent en général les colorants acides, cette propension à l'oxyphilie n'a rien de caractéristique, puisqu'on voit des nucléoles, suivant le fixateur employé, se montrer tantôt oxyphiles et tantôt basophiles. D'après nombre de cytologistes il faudrait établir des distinctions entre les nucléoles suivant leur nature et suivant leur évolution au cours de la mitose. Ces questions seront envisagées plus loin (p. 191), ou en relation avec l'évolution des Organismes inférieurs. Chez les Protistes en effet, le nucléole présente souvent une évolution particulière et sa substance peut même se trouver associée parfois, à certains stades, avec celle des chromosomes.

Le nucléole est souvent accompagné de corpuscules plus petits qui lui sont adjacents, ou qui semblent reliés par un prolongement à la masse nucléolaire. Certains auteurs ont réservé le nom de *miconucléoles* à ces formations, entendant ainsi qu'il s'agit d'éléments dérivés du nucléole par fragmentation ou bourgeonnement. C'est ainsi que dans les noyaux du Cotonnier, EICHORN décrit un gros nucléole sphérique et central auquel est accolé très régulièrement un granule chromatique de petite taille. Le *Sinapis nigra* présente également, d'après le même auteur (1933), à la périphérie du nucléole, une petite protubérance qui constitue, à n'en pas douter, une excroissance locale du nucléole. D'après lui, le corpuscule paraissant accolé au nucléole fait, en réalité, partie intégrante de ce dernier et il ne serait, en définitive, qu'une petite protubérance de ce nucléole. Il en serait de même dans le Lupin. GAVAUDAN et YU-CHIH-CHEN (1936), M<sup>me</sup> EFTIMIU-HEIM (1937), ont décrit de ces corpuscules sous le nom de *miconucléoles* dans le Haricot et dans les Cucurbitacées. Nous en avons nous-même signalé quelques exemples (1937).

L'existence de protubérances nucléolaires, de sortes de bourgeons formés à la surface du nucléole n'est pas douteuse; il peut s'agir dans certains cas d'une sorte de lobation du nucléole ou de l'amorce d'une division très inégale du corps nucléolaire. D'autres fois, ce qu'on a appelé *miconucléole* se présente comme un corpuscule parfaitement sphérique et très petit relativement à la masse du nucléole au contact duquel il se trouve situé; ces *miconucléoles* ne sont pas généralement isolés, mais souvent multiples, et on les a vus parfois se détacher et venir à l'occasion occuper les pôles du fuseau de division, comme s'il s'agissait de centrosomes.

Il est difficile, dans l'état actuel de nos connaissances, de formuler un

(1) Si l'on détruit en effet les acides pentosenucléiques par un traitement à la *ribonucléase* la basophilie du nucléole disparaît (J. BRACHET) et cette perte de basophilie est bien due, semble-t-il, à la disparition élective de l'acide ribonucléique.



jugement au sujet des protubérances nucléolaires et des micronucléoles. Sans aucun doute, des formations différentes ont pu être confondues sous un même nom, car il est parfois délicat de s'assurer de la véritable nature des corps annexes nucléolaires ; il est même probable que plusieurs soi-disant micronucléoles ne sont rien d'autres que des chromocentres adjacents au nucléole. GHIMPU (1930) en figure chez l'*Hordeum bulbosum* et il note que leurs réactions sont les mêmes que celles de la chromatine. D'après nos observations (1937), et celles de beaucoup d'autres auteurs, la présence de corps annexés aux nucléoles et de nature chromocentrique est fréquente

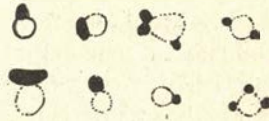


FIG. 59. — Attachement des chromocentres (en noir) sur les nucléoles (contour pointillé) dans le *Fontinalis antipyretica* (Muscinées) méth. de Feulgen (D'après MILOVIDOV, 1940).

(fig. 59) et ce fait doit être attribué à la persistance, dans le noyau au repos ou en interphase, d'une région chromosomique (chromocentre) en relation avec le nucléole. Cette question se rattache à celle des chromosomes particuliers qui jouent un rôle dans l'élaboration des nucléoles ou qui, tout au moins, leur sont liés au cours de la mitose (voir p. 215). Leur nombre correspond à celui des chromosomes particuliers satellitifères. Nous reviendrons sur cette question à propos des noyaux à structure chromocentrique ou pro-chromosomique. En tous cas, afin d'éviter toute confusion dans les termes nous réserverons ici le nom de micronucléoles aux corps annexes de même nature que le nucléole principal et qui peuvent être tangents à sa surface ou sans relation avec lui (fig. 70, 12 et 13).

#### d) Etat physique du noyau.

Le noyau correspond à une partie relativement dense de la cellule, comme le montrent les expériences de centrifugation. On peut en effet, par la force centrifuge, déplacer le noyau à l'intérieur de la cellule et constater qu'il s'agit d'un corpuscule nettement plus lourd que le reste du cytoplasme. NEMEC (1929) a fait des expériences classiques à ce sujet, montrant en outre que le nucléole et le réticulum sont plus lourds spécifiquement que le suc nucléaire. Grâce à cette propriété, la déformation du réticulum à la suite de la centrifugation, peut être mise en évidence dans des noyaux tels que ceux du Maïs. Cette expérience semble bien montrer que le réticulum est préformé, bien qu'il soit invisible dans les noyaux observés vivants.

On notera toutefois, à propos de cette expérience, que les noyaux dans le Maïs, dont le nucléoplasme est sensiblement homogène *in vivo*, n'appar-



tiennent pas pourtant au type des noyaux vraiment homogènes et à pro-chromosomes. Il serait très intéressant d'appliquer la méthode de Nemeec à la mise en évidence d'un réticulum dans des noyaux de ce dernier type

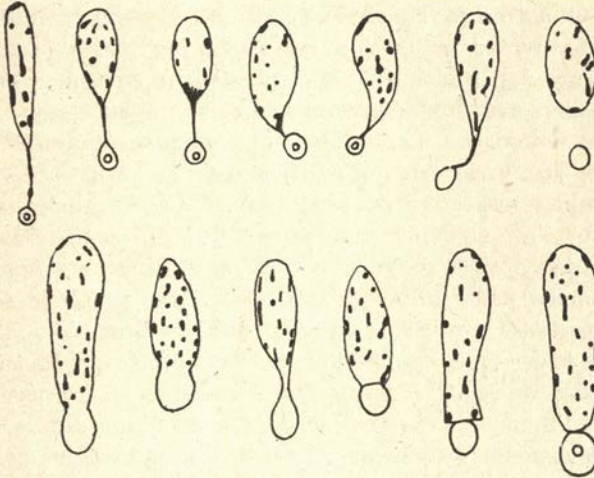


Fig. 60. — Effet de la centrifugation sur des noyaux euchromocentriques : la rangée du haut correspond au *Cucumis sativus*, celle du bas à *Cucurbita Pepo*.  $\times 1.000$  env. (D'après MILOVIDOV, 1940).

(Lupin, Courge, Haricot, Ricin, etc.). MILOVIDOV (1940), précisément, a soumis dernièrement des noyaux de plusieurs Cucurbitacées à l'action d'une force centrifuge suffisante pour déplacer le nucléole et même pour l'extraire

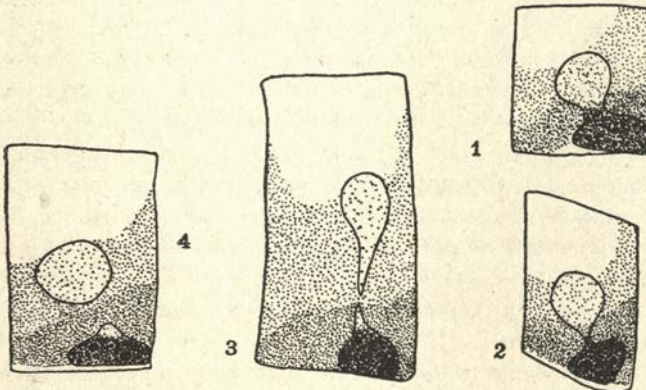


Fig. 61. — Effet de la centrifugation sur le noyau d'une cellule d'*Allium Cepa* : le noyau est venu s'aplatir contre la paroi cellulaire et une vésicule claire entourée d'une membrane s'est détachée (D'après LUYET et ERNST, tiré d KÜSTER).

de la cellule au travers de la membrane nucléaire étirée par son passage (fig. 60). Les figures qu'il donne ne révèlent aucune trace d'un réticulum, même après coloration (hématoxyline ou méthode Feulgen). On pourrait en



conclure à l'absence, tout au moins, d'un réseau chromatique développé dans ces noyaux. On remarquera cependant que les recherches dont il vient d'être question n'étaient pas faites en vue de résoudre ce problème de structure et que, dans ces conditions, un faible réticulum aurait pu rester inaperçu. Dans un autre type de noyaux (*Allium*) LUYET et ERNST (1934) ont réussi à séparer, par centrifugation, une partie plus dense (nucléoplasme et nucléoles) et une partie plus liquide et plus légère (suc nucléaire) (fig. 61). Toutes ces expériences font donc apparaître le noyau comme un système physiquement hétérogène. Les différences constatées, suivant les noyaux, semblent dues aux variations qui existent dans les proportions relatives et dans l'importance respective du réticulum et du suc nucléaire. Des faits analogues ont été mis en évidence au moyen de la microdissection.

Dans les expériences de microdissection, en effet, les noyaux se comportent d'une manière assez différente suivant les cas : tantôt le noyau paraît avoir une consistance très ferme, au point qu'il est possible de le débiter en tranches et de le découper comme une matière épaisse, tantôt au contraire, au moins en état de repos, il se présente comme un corps aisément déformable, presque fluide (CHAMBERS) et, à la suite d'une piqure, le contenu liquide est violemment projeté par l'orifice et il se disperse avant d'avoir eu le temps de se coaguler (observation de SCARTH, 1927, sur les noyaux de *Spirogyra*).

On peut penser que ces différences tiennent à la plus ou moins grande abondance de suc nucléaire ou caryolympe ; le nucléoplasme, dans les noyaux de *Spirogyra* dont le contenu se comporte comme un liquide, doit être formé surtout de caryolympe et l'on sait par ailleurs que ces noyaux sont pauvres en chromatine et ne laissent voir aucune structure *in vivo*.

Le noyau est donc un globule de matière hétérogène et souvent assez compacte, ce qui ne l'empêche pas d'être capable, en général, de subir des déformations dans la cellule vivante : on a cité de nombreux exemples des changements de forme subis par le noyau et qui peuvent aller jusqu'à l'étirer en filaments ; les noyaux des basides peuvent ainsi passer au travers de stérigmates très étroits pour se rendre dans les basidiospores et le noyau des Levûres passe, en s'étirant, dans le canal très fin qui relie la cellule-mère au bourgeon nouvellement formé. On a signalé également, à diverses reprises, les déformations parfois extraordinaires subies par les noyaux de certains tissus parasités, ou celles des noyaux multilobés et aranéiformes des cellules pénétrées par un Champignon endophyte dans les Orchidées (fig. 52) (DANGEARD et ARMAND).

La nature assez dense toutefois de la substance, ou plutôt des substances nucléaires, s'oppose à ce que ces déformations se fassent rapidement, sauf cas exceptionnels et de même on comprend que l'intérieur du noyau ne soit pas le siège, en général et en dehors de la période mitotique, de déplacements bien apparents des éléments figurés : autrement dit on n'observe pas, dans le noyau, de cyclose comparable à celle du cytoplasme. Le cas d'une cyclose intranucléaire, signalé par M<sup>lle</sup> BIECHELER (1935) chez les Péridiniens, correspond à la période prophasique et se trouve par conséquent lié au



phénomène mitotique où, nécessairement, se produisent des mouvements à l'intérieur des noyaux ; dans le cas des Périдиниens signalés, ces mouvements seraient simplement plus rapides et plus intenses que d'ordinaire.

Dans les noyaux quiescents des Plantes supérieures le seul exemple de changements d'état appréciables à l'observation ordinaire semble être celui qui a été indiqué par MALVESIN-FABRE (1941) et par nous-même chez l'*Arum italicum* (fig. 62), où la configuration des chromocentres composés subit des modifications relativement rapides dans les noyaux vivants. Par contre, dans les

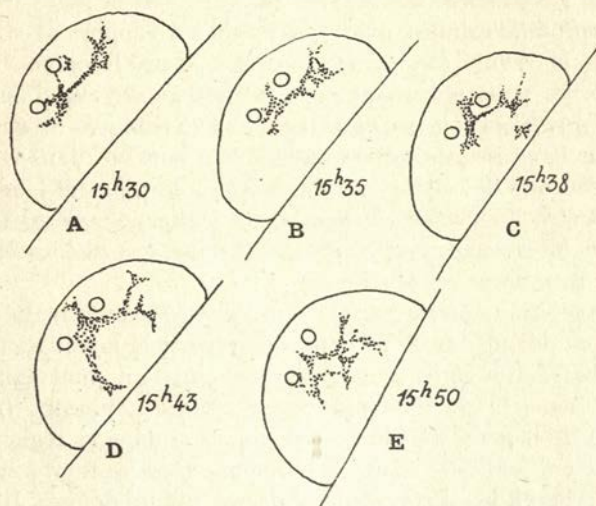


FIG. 62. — Observation, à divers intervalles de temps, d'un même noyau d'une cellule de la gaine foliaire de l'*Arum italicum*, montrant les changements d'aspects du réseau chromocentrique (au voisinage des chromocentres s'observent deux nucléoles) *in vivo* ;  $\times 1.200$ .

cellules animales, nous pouvons relever l'observation de SHIWAGO (1926) qui, en photographiant des noyaux vivants de lymphocytes de Grenouille, à quelques secondes d'intervalle, a constaté des changements très notables dans leur charpente nucléaire. Nous pensons que des observations de ce genre pourront être multipliées, à condition de s'adresser à des noyaux de structure appropriée, comme les noyaux à réseau chromocentrique. Des mouvements browniens de certaines particules ont été parfois signalés dans le noyau vivant, mais le fait est rare sans conteste, à supposer même qu'il ne soit pas toujours de nature pathologique et causé par la création de vacuoles artificielles au sein du nucléoplasme.

## II. — ROLE DU NOYAU

Le rôle du noyau dans la cellule est important et complexe, et tout d'abord la précision avec laquelle se trouve répartie la chromatine au cours de la division nucléaire, démontre amplement l'existence, dans le noyau, d'une substance dont les fonctions sont absolument nécessaires à la vie de la cel-



tule et à la transmission des propriétés particulières d'où découle l'hérédité. Cependant le noyau n'est pas seulement, par sa chromatine et par ses chromosomes, le support matériel des qualités particulières de l'organisme (propriétés héréditaires), mais il joue encore certainement un rôle important dans le métabolisme. Un certain nombre de faits bien constatés ne laissent aucun doute sur la participation du noyau aux phénomènes de synthèse dont la cellule est le siège ; néanmoins, le mode d'action du noyau en liaison avec le cytoplasme est encore peu connu.

L'attention a été attirée, depuis HABERLANDT, sur la place occupée par le noyau dans certaines cellules, place qui paraît en rapport avec une activité spéciale dans la cellule (croissance localisée, épaissement de la membrane). Dans les poils absorbants des racines le noyau, d'après HABERLANDT (1877), se tiendrait au voisinage de l'extrémité, ce qui prouverait son action sur la croissance, celle-ci ayant lieu surtout dans la région apicale. Dans beaucoup de cellules qui épaississent localement leur membrane, le noyau peut être observé au voisinage de la région épaissie. On en a conclu que le noyau intervenait particulièrement dans les phénomènes de synthèse dont la membrane est le siège.

La règle de position donnée par HABERLANDT se trouve malheureusement très souvent en défaut : dans les poils absorbants le noyau se trouve bien, presque toujours, situé dans la région apicale, mais il peut aussi demeurer constamment dans la partie basale chez certaines plantes (*Hydrocharis morsus-ranae*). Lorsque le noyau se trouve placé dans la région apicale, il n'occupe pourtant jamais le sommet lui-même, mais se tient à une distance variable et qui paraît assez constante pour une plante donnée. Il serait désirable, pour expliquer des faits de ce genre, que la zone de plus forte croissance soit exactement déterminée pour les divers poils radicaux, ce qui ne semble pas être le cas.

#### a) La mérotomie et la vie du cytoplasme énucléé.

On a cherché depuis longtemps à se rendre compte de l'importance du noyau dans le fonctionnement cellulaire, en obtenant par différents moyens des cellules privées de noyau. Pour les Protozoaires, les célèbres expériences dites de *mérotomie*, dues à BALBIANI (1889), ont montré que si l'on découpe un gros Infusoire (tel qu'un *Stentor*) en plusieurs tronçons, seuls les fragments pourvus d'un noyau (ou d'une partie du noyau) sont capables de survivre et de régénérer un individu complet : les fragments sans noyau, après avoir vécu un certain temps sans s'accroître ne tardent pas à périr.

Avec des Amibes soumises à la mérotomie on a obtenu des fragments sans noyau, chez lesquels la mort survient plus ou moins vite et naturellement le noyau n'est jamais régénéré. Avec les Gromies, d'après P. A. DANGEARD (1895, p. 225), il peut y avoir ingestion de proies par des fragments énucléés. Les expériences de *nucléophagie*, dues à P. A. DANGEARD (1895),



semblent indiquer une plus longue survie du protoplasme en l'absence du noyau que dans les cas de mérotomie : ainsi une Amibe dont le noyau a été détruit par un parasite endocaryen (*Nucleophaga amæbae*), peut encore vivre longtemps en ingérant des proies, les digérant et continuant à émettre des pseudopodes. Le sort final des Amibes ainsi parasitées n'a pas été malheureusement poursuivi ; leur survie dans tous les cas paraît être de longue durée. G. LAVIER (1935) a décrit encore, récemment, l'effet du parasitisme d'un *Nucleophaga* sur les noyaux de l'*Entamoeba ranarum*. Les noyaux parasités s'hypertrophient et la cellule elle-même voit sa taille augmentée en même temps que son activité est accrue par la capture de proies plus nombreuses et plus grosses.

Dernièrement COMANDON et DE FOMBRUNE (1939) ont réussi à extirper le noyau chez une amibe au moyen du micromanipulateur pneumatique et ils ont constaté la survie des cellules énucléées pendant plusieurs jours, mais la motilité est fortement diminuée dès le début et l'intensité des courants internes s'amoindrit. La greffe nucléaire rétablit les courants cytoplasmiques et la reptation normale chez une amibe énucléée depuis peu. Les résultats obtenus rappellent ceux de C. V. TAYLOR (1923), dans des expériences analogues, chez un Infusoire Cilié du genre *Euplotes*.

Dans les cellules entourées d'une membrane, c'est généralement en employant la plasmolyse qu'on s'est efforcé d'obtenir des fragments cellulaires sans noyaux. En soumettant à une solution plasmolysante concentrée diverses cellules favorables (poils radicaux, tubes polliniques, cellules d'*Elodea*, Algues *Spirogyra*) divers auteurs ont obtenu des portions de protoplasme (*protoplastes*) dépourvues de noyaux et ils ont contrôlé la survie de ces fragments pendant des jours et parfois pendant des semaines : le mouvement de circulation cytoplasmique est conservé, l'assimilation chlorophyllienne et l'utilisation de l'amidon pourraient encore se produire, mais le fragment énucléé ne s'entoure pas d'une membrane nouvelle, différant en cela du fragment pourvu d'un noyau lequel ne tarde pas à sécréter une membrane cellulosique (KLEBS, 1887, 1888 ; HABERLANDT, 1887). Les fragments énucléés, d'après ces auteurs, ne pourraient effectuer ni la synthèse de la cellulose, ni celle de l'amidon (1).

Cependant des observations plus récentes n'ont pas permis de vérifier la généralité de la règle posée par KLEBS et HABERLANDT : ainsi d'après les travaux de PALLA (1889, 1890, 1904, 1906) et d'ACQUA (1891) des fragments de protoplastes énucléés, dans les tubes polliniques, peuvent se revêtir d'une membrane cellulosique. COUPIN, plus récemment, a même prétendu (1909) que des poils radicaux à noyaux dégénérés s'accroissaient encore ; mais les noyaux très déformés que COUPIN considère comme dégénérés sont susceptibles encore sans doute d'apporter leur contribution à la vie cellulaire. Il n'est pas douteux que les résultats plus ou moins contradictoires de différents auteurs au sujet des possibilités vitales d'un fragment

(1) D'après KATIC (cité par KÜSTER, 1937) des fragments de cellules sans noyau peuvent produire du tannin et de l'anthocyane. Les facultés de synthèse d'une cellule privée de noyau ne sont donc pas complètement abolies.



sans noyau n'infirmen en rien cette règle générale de la nécessité du noyau ; on peut supposer que seul le noyau, ou l'ensemble noyau-cytoplasme, est capable de produire certaines substances indispensables aux synthèses, mais qu'en l'absence de noyau le cytoplasme peut, pendant un certain temps, utiliser les réserves existant avant l'énucléation.

Nous avons pu récemment (P. DANGEARD, obs. inéd.) obtenir des fragments de cellules sans noyau chez certains objets favorables au moyen d'une section appropriée : ainsi, dans l'*Hydrocharis morsus ranae*, les poils radicaux, dont la taille est relativement élevée, gardent toujours leur noyau dans la partie basale au niveau de l'assise pilifère, ce qui permet facilement de séparer, au moyen d'un scalpel, la région apicale dépourvue de noyau ; or celle-ci peut vivre un certain temps dans ces conditions avec une cyclose conservée ; au bout de quelques heures cependant le mouvement cytoplasmique se ralentit beaucoup et la cellule meurt plus ou moins vite. Cette méthode, par ablation, ne paraît pas avoir été pratiquée fréquemment ; elle présente certains avantages sur la méthode classique de la plasmolyse : comme de permettre l'étude de la réparation des membranes.

Nous citerons encore, dans le même ordre de recherches, les travaux de GERASSIMOV et de VAN WISSELINGH (1909) qui ont obtenu des cellules privées de noyaux chez les Conjuguées (*Spirogyra*) en faisant agir les basses températures. Le même résultat peut encore être obtenu chez les Plantes Supérieures par l'emploi des anesthésiques (NEMEC).

Chez les Algues Siphonées du genre *Acetabularia*, HÄMMERLING (1934-1939) a montré que le noyau, unique et très gros, se trouvait placé dans la région fixatrice du thalle, ce qui permet de l'éliminer facilement ; or les thalles privés de noyau peuvent vivre plusieurs mois et même s'accroître, sans toutefois régénérer la partie reproductrice, c'est à-dire le chapeau. La greffe, sur l'*Acetabularia mediterranea* ainsi énucléé, du noyau d'une espèce différente (*A. Wettsteini*) a permis d'obtenir un chapeau du type de cette dernière espèce, ce qui met en évidence le rôle important du noyau dans la morphogénèse. Cette action du noyau pourrait être due à des substances qui diffuseraient au travers de la membrane nucléaire après avoir pris naissance aux dépens d'une sorte de collaboration entre le noyau et le cytoplasme. Ces substances diffusibles pourraient être appelées des « nucléohormones ». D'après J. BRACHET (1938) l'action morphogénétique du noyau s'exercerait par des substances dérivant des nucléoprotéides. Tout ce domaine est encore assez conjectural.

#### b) La part du noyau dans le métabolisme.

Si l'on a pu étudier assez facilement l'évolution du cytoplasme en l'absence de noyau, il n'en a pas été de même pour l'autre alternative, qui consiste à suivre la destinée d'un noyau privé de son entourage normal de cytoplasme. Or l'on connaît une circonstance où des noyaux expulsés naturellement du cytoplasme qui les renfermait semblent survivre assez longtemps.



c'est, comme nous l'apprend C. SAUVAGEAU (1921), dans les oogones des *Cystoseira* : les noyaux surnuméraires dans l'oogone (ici au nombre de 7) sont éliminés de la future oosphère, et on les retrouve dans le liquide extérieur où ils se maintiennent en bon état pendant un certain temps. Cette expérience naturelle, malgré tout son intérêt, est difficile à interpréter étant donné qu'il n'existe pas de critérium bien certain de la vitalité d'un noyau isolé et que, d'autre part, il est toujours difficile d'affirmer qu'un noyau n'emporte pas avec lui un peu de cytoplasme. Néanmoins, rien n'empêche d'admettre qu'un noyau privé de cytoplasme puisse survivre assez longtemps.

L'importance du noyau dans le métabolisme, ressort, comme nous l'avons vu, des expériences de mérotomie, d'après lesquelles la part du noyau dans l'activité cellulaire semble dirigée surtout vers les formes les plus hautes de ce métabolisme qui englobent les synthèses, l'assimilation, la croissance et la reproduction. La partie la plus banale de ce métabolisme (par exemple la respiration, la digestion, certaines synthèses) peut s'exercer en l'absence du noyau. Ces fonctions de la vie végétative qui persistent dans le cytoplasme énucléé, peuvent sans doute se maintenir aussi dans le noyau isolé ; mais, si l'on en croit certaines expériences encore peu nombreuses (J. BRACHET, 1938), elles y semblent très réduites et très diminuées en l'absence de cytoplasme. Le noyau ne semble pas, en particulier, être un lieu d'activité respiratoire intense et il n'apparaît pas comme le centre privilégié des oxydations de la cellule, comme on l'a cru autrefois ; il ne serait pas non plus un foyer d'actions diastasiques spécialement développé, si l'on en juge d'après le comportement de vésicules germinatives isolées de leur cytoplasme. Le noyau, privé de son cytoplasme, semble donc encore plus « infirme » que le cytoplasme sans noyau.

Le rôle du noyau dans le métabolisme cellulaire, d'après certains cytologistes, se signifierait d'une façon particulièrement évidente, dans certains cas, par l'émission, au travers de la membrane nucléaire, de corpuscules figurés destinés à émigrer dans le cytoplasme. Sans parler ici des formations chromidiales dont il sera question ailleurs (voir p. 274), il faudrait admettre par exemple, dans certaines circonstances, la production de véritables substances de réserve cytoplasmiques aux dépens des constituants nucléaires et surtout des nucléoles. La participation active du noyau à la sécrétion a été ainsi soutenue par de nombreux auteurs : citons, par exemple, le cas des chenilles de Lépidoptères où les nucléoles sortiraient du noyau des cellules séricigènes pour se transformer en boules de sécrétion. Cependant GRASSÉ et LESPÉRON (1934) ne trouvent aucune preuve, dans leurs préparations, de la réalité de pareilles extrusions. La question des extrusions nucléolaires est donc loin d'être réglée, comme le pensait déjà WILSON (1925). On sait encore que l'origine du vitellus de certains oocytes a été attribuée à des corpuscules de nature nucléolaire, déversés au sein du cytoplasme après avoir traversé la membrane nucléaire, et dernièrement encore deux élèves de l'école de Dublin, SINGH, B. M. et BOYLE, W. (1940) ont décrit la formation du vitellus chez le *Gasterosteus aculeatus* aux dépens d'extrusions nucléolaires.



Il est incontestable que, dans bien des cas, l'activité sécrétoire d'une cellule peut être mise en parallèle avec des changements très perceptibles du volume ou des propriétés chromatiques des constituants nucléolaires. De là à voir une relation directe entre ces changements et les phénomènes sécrétoires il n'y a pas loin. Nous attirons l'attention ailleurs sur les variations subies par les chromocentres au cours de certains phénomènes (voir p. 168); on pourrait faire les mêmes remarques au sujet des nucléoles dont on a remarqué, maintes fois, le plus grand développement dans les cellules sécrétrices ou élaboratrices. Mais que les changements ainsi manifestés puissent se traduire par des extrusions nucléaires ou nucléolaires à l'intérieur du cytoplasme, c'est ce qui ne semble pas démontré à la plupart des cytologistes. D'une manière générale on n'admet guère, à tort ou à raison, le passage de corpuscules figurés au travers d'une membrane nucléaire intacte et c'est sous la forme d'échanges plus discrets, constitués par des substances solubles que s'établiraient pense-t-on les relations métaboliques entre les noyaux et les cytoplasmes.

### III. — LES VARIATIONS DANS LA TAILLE DU NOYAU ET LE RAPPORT NUCLÉO-PLASMATIQUE

Nous avons dit plus haut qu'on avait de bonnes raisons de penser que les variations dans la taille des noyaux, suivant les tissus, pouvaient être dues assez souvent à la plus ou moins grande abondance de la caryolymphe; cependant tel n'est pas certainement le mode unique de variation dans la taille des noyaux; d'autre part, le problème de l'augmentation du volume nucléaire, ou de sa diminution, peut se poser de bien des manières différentes et dans ces dernières années plusieurs ordres de recherches ont envisagé les changements quantitatifs de la substance nucléaire. Les travaux de MAIGE (1922-23) sur les variations du volume nucléaire en fonction de la nutrition sont à citer ici. D'après ce savant, dans les tissus en inanition, le noyau est susceptible de subir une diminution considérable de son volume. L'auteur se place strictement au point de vue physiologique et il ne cherche pas à déterminer quels sont les constituants nucléaires dont la diminution est principalement en cause dans ce phénomène. Il étudie aussi l'influence de la température sur la décroissance du noyau par inanition.

Tout autres sont les préoccupations de cytologistes, comme GEITLER, (1939-40) qui voient dans les changements de volume subis par les noyaux, soit la conséquence d'une polyploïdie somatique (voir p. 237), soit un effet de l'accroissement de la caryolymphe, soit encore le résultat d'une augmentation de taille des chromosomes.

L'action du noyau dans la cellule se manifeste d'une manière assez frappante dans un rapport significatif que l'on a cru trouver; dans certains cas, entre le volume du noyau et celui du cytoplasme, ce que R. HERTWIG (1903)



a nommé, le *rappor nucléoplasmique* (1). Ce rapport est évidemment difficile à évaluer, car si le volume du noyau est assez facile à obtenir, celui du cytoplasme ne peut être estimé que d'une manière très approximative, surtout dans une cellule largement vacuolisée. Le volume du noyau, d'autre part, tient à des causes complexes (voir p. 241) et pas seulement à la quantité plus ou moins importante de chromatine ou d'éléments chromosomiens, mais surtout, bien souvent, à l'importance plus ou moins grande du suc nucléaire; de sorte que certains auteurs ont cru devoir tenir compte dans l'établissement du rapport nucléoplasmique de la masse des chromosomes et non de celle du

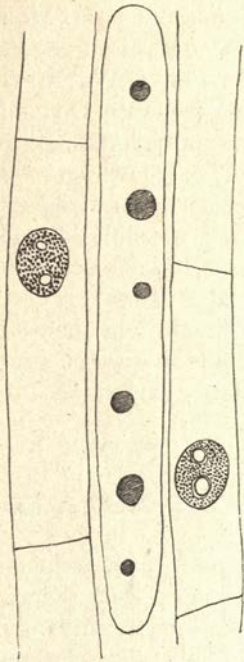


FIG. 63. — Noyaux de tailles différentes dans des cellules voisines chez la plantule de *Pinus maritima*; le noyau géant appartient à un tube sécréteur  $\times 1.500$ .

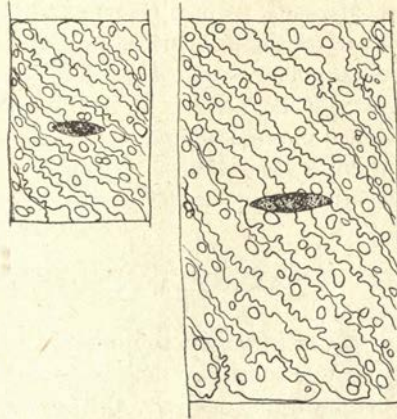


FIG. 64. — La relation nucléoplasmique dans les cellules de *Spirogyra bellis* ayant l'une, le nombre normal, l'autre, le nombre doublé de chromosomes (D'après GERASSIMOFF).

noyau pris dans son entier (BAILEY, 1920). On se contentera donc le plus souvent de considérations sur le rapport du volume du noyau comparé à celui de la cellule entière : c'est le *rappor cytonucléaire* de certains auteurs (SINNOTT et TROMBETTA, 1936 ; TROMBETTA, 1939).

Un fait qui semble bien établi, c'est que le rapport nucléoplasmique varie grandement suivant le type cellulaire envisagé : dans les méristèmes, le noyau est relativement très important par rapport à la masse cytoplasmique et, tout au contraire, les cellules adultes à larges vacuoles ont un cytoplasme relativement abondant par rapport à la taille du noyau. Le

(1) On dit encore *nucléoplasmique*.



rapport nucléoplasmatique pourrait donc représenter une propriété assez caractéristique d'une catégorie cellulaire donnée. Pour cette raison ce rapport peut figurer parmi les indices remarquables groupés sous le nom de *constantes cellulaires*.

L'influence du noyau, et surtout de sa constitution chromosomique, sur la taille des cellules, est hors de doute dans certains cas, comme dans celui, qui est classique, des cellules de *Spirogyra* étudiées par GERASSIMOW (fig. 64) L'un des exemples les plus typique nous est encore offert dans les Mousses polyploïdes (voir p. 354) dont les cellules augmentent de grosseur régulièrement suivant l'importance du stock chromosomique. FR. V. WETTSTEIN a donné de ces faits une démonstration particulièrement probante. On connaît de nombreux cas où cette loi se vérifie chez les plantes polyploïdes. La grosseur des grains de pollen et de leurs cellules-mères peut se trouver en relation directe avec le nombre des chromosomes comme dans les diverses espèces du genre *Myosotis*, d'après GEITLER (1936). La grosseur des cellules de méristème varierait dans le même sens. Dans le genre *Lycoris*, la taille des cellules-mères du pollen et celle des grains de pollen serait, d'après INARYAMA (1934) proportionnelle, non pas au nombre des chromosomes, mais à la quantité de substance chromosomienne. La taille des cellules épidermiques et surtout des cellules stomatiques suit encore la même loi de correspondance avec l'état des noyaux chez les plantes polyploïdes (Cf. p. 355).

#### IV. — CONSTITUTION CHIMIQUE DES NOYAUX

Les noyaux formant toujours un système hétérogène ne sont pas constitués par une substance définie, mais par divers matériaux agencés suivant une structure particulière. On est ainsi conduit à distinguer, suivant une première approximation, la substance nucléolaire, la substance chromosomique, c'est-à-dire la chromatine (1) représentée par le réticulum ou les chromocentres du noyau au repos et la substance de la caryolympe. Il ne peut être question d'opérer cette distinction lorsqu'on procède à des analyses globales (2), mais, comme la chromatine représente la plus grande partie de la substance nucléaire, au moins à certains stades, on est arrivé néanmoins par des méthodes purement chimiques à des précisions intéressantes sur la constitution de la substance chromosomique.

(1) On ne s'entend guère au sujet de l'acception du terme de chromatine, car, depuis sa création déjà ancienne par FLEMMING (1879), il a été diversement interprété. D'après BELAR (cité par DARLINGTON, 1935) la signification du mot chromatine devrait se fonder, non sur des propriétés de coloration ou de morphologie, mais sur la morphogénétique ; autrement dit la chromatine serait essentiellement la substance des chromosomes, ou encore la substance qui, dans le noyau au repos, est destinée à donner les chromosomes. Cette conception est celle qu'avait adoptée BOVERI autrefois, mais elle ne paraît pas s'être imposée. Dans l'acception la plus courante la chromatine est la partie du noyau qui est fortement colorable par les couleurs basiques et qui constitue une part notable des chromosomes ou du réticulum destiné à les former. La localisation de la chromatine coïncide d'autre part avec celle de l'acide thymonu cléique, au moins dans l'ensemble (chromatin vraie de certains auteurs).

(2) Cependant il semble qu'on ait réussi à isoler des chromosomes, en vue de les analyser, au moyen de la centrifugation (A. CLAUDE et J. S. POTTER, 1943; MIRSKY et POLLISTER, 1943).



a) Les constituants chimiques fondamentaux : nucléoprotéides et acides nucléiques.

Lorsqu'on soumet à l'analyse des organes ou des tissus composés en grande partie de noyaux (thymus, organes lymphoïdes des Vertébrés,

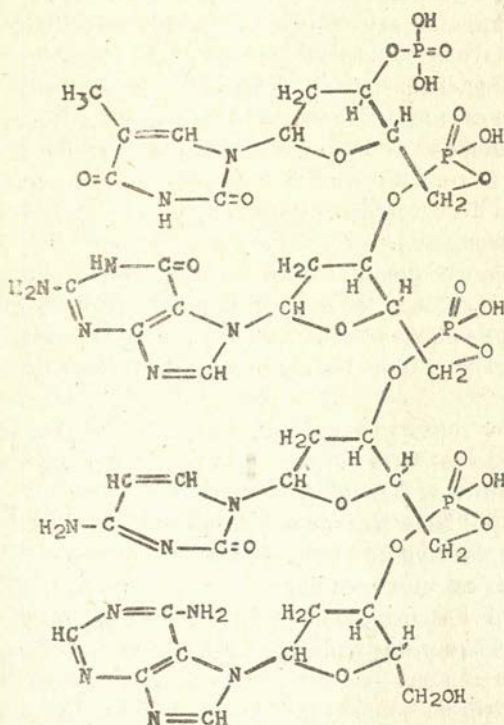


FIG. 65. — Configuration probable de l'acide thymonucléique. Dans chaque nucléotide le désoxyribose (sucre en C5) est uni à une base, soit purique, soit pyrimidique et à l'acide orthophosphorique (il y a alternance des purines et des pyrimidines) D'après GULICK, 1941k.

glandes mâles de certains Poissons) on obtient une classe de corps appelés *nucléoprotéides*, déjà notés à propos du cytoplasme, mais qui, dans le cas des noyaux, tiennent certainement une place plus importante. Dans la molécule des nucléoprotéides interviennent les acides nucléiques en combinaison avec des substances protéiques basiques du type des protamines ou des histones, ou plus complexes ; quant aux acides nucléiques, nous les connaissons depuis les recherches de KOSSEL (1911) et de LEVENE comme formés par l'union de quatre acides plus simples, ou *nucléotides*, chaque nucléotide résultant de l'union de l'acide ortho-phosphorique, d'un sucre (pentose) et d'une base organique purique ou pyrimidique : ce sont donc des tétranucléotides. Des



acides nucléiques ont pu être extraits également de la Levure de bière, du germe de Blé, de différentes Bactéries, des phages et des virus.

Or il y a lieu de distinguer, en particulier, l'acide nucléique retiré de la Levure de bière et du grain de blé (*acide zymonucléique*) et l'acide nucléique retiré du thymus et des glandes mâles des Vertébrés (Poissons), ou *acide thymonucléique* (1). Le premier comprend dans sa molécule un pentose, le d-ribose, tandis que pour le second le sucre correspondant est le d-2-ribose ou *thyminose* (il s'agit d'un désoxypentose dans lequel l'oxydrile OH, fixé sur l'un des carbones, est remplacé par un atome d'hydrogène). Les acides nucléiques des noyaux sont principalement du type de l'acide thymonucléique, mais les acides pentosenucléiques n'y font pas défaut (nucléole et même chromosomes) ; les acides à ribose se rencontrent néanmoins surtout en dehors du noyau, dans le cytoplasme, comme dans le cas de l'acide zymonucléique de la Levure. Ce sont eux également qui constituent les substances basophiles du cytoplasme dans certaines cellules animales (oocytes, cellules glandulaires, etc.).

L'acide thymonucléique n'avait été caractérisé chimiquement, jusqu'à une date récente, que dans les noyaux des cellules animales. Un travail de FEULGEN, BEHRENS et MADHIHASSAN (1937) a signalé pour la première fois l'acide thymonucléique dans les noyaux des cellules végétales (germes de Seigle).

Parmi les acides nucléiques entrant dans la composition des noyaux le plus connu est l'acide thymonucléique, extrait en particulier du thymus, mais que l'on a retiré également du sperme de Poissons, des Levures et des Bactéries et dont les bases organiques des quatre nucléotides sont respectivement l'adénine, la thymine, la guanine et la cytosine. L'acide nucléique retiré du pancréas est plus compliqué, car il comprend, en plus de l'acide thymonucléique, de l'acide guanilique dont la base organique est la guanine.

Des acides nucléiques particuliers entrent donc dans la composition des noyaux où ils représentent plus spécialement, au moins pour une large part, la substance des chromosomes (2). Aussi leur a-t-on attribué une grande

(1) On a aujourd'hui des données assez précises sur la chimie spatiale de l'acide thymonucléique. La molécule minima est un tétranucléotide de Pm. 1254, mais une molécule, en solution fraîchement extraite, apparaît hautement polymérisée, avec un Pm. de 500.000 ou de 1.000.000 équivalent à 500 fois environ la molécule minima, soit 2.000 nucléotides. Cette super-molécule est longue et mince (6 à 7.000 Å sur  $15 \times 7,5$  Å). Les nucléotides, dans cette molécule géante, sont étroitement empilés les uns sur les autres (fig. 65).

(2) Il résulte des travaux récents de STEDMAN E. et ELLEN (1943) qu'il existe dans les noyaux, en dehors de la protamine et de l'acide desoxyribose-nucléique, un type nouveau de protéine (*chromosomine*) qui serait le principal constituant des chromosomes et s'identifierait avec la chromatine. La chromosomine a été obtenue à partir de sperme de poisson et elle est caractérisée par une grande proportion de triptophane ; elle a une acidité marquée ; elle est soluble dans les alcalis et elle est précipitée de ces solutions par les acides. Elle est colorée en bleu par l'hématoxyline et d'une manière caractéristique par la méthode de Feulgen. Dans sa molécule entrent, pour 25 %, des acides aminés basiques (lysine, arginine, histidine). La propriété des chromosomes de se colorer par les colorants basiques et par le réactif de Feulgen serait due, plus à la chromosomine qu'au contenu d'acide nucléique. Cependant H. G. CALLAN (1943), T. CASPERSON (1944) et J. BRACHET (1946) ont montré, par les faits expérimentaux que la critique de STEDMAN concernant l'action de la méthode de Feulgen n'était pas fondée.



importance, comme aux chromosomes d'ailleurs. Aujourd'hui on croit moins, en général, à l'importance exclusive des acides nucléiques, au sein des chromosomes, et les généticiens sont plutôt amenés à situer ailleurs le support des gènes. C'est qu'en effet les acides nucléiques ont une constitution trop uniforme pour former le point d'appui de particules aussi actives que les gènes. Il vaudrait mieux admettre, suivant certains, que les gènes sont fixés sur de longues chaînes de polypeptides, sous forme de chaînes latérales, et que les acides nucléiques, constituants de la chromatine, ne représentent qu'une substance exactement moulée sur la précédente. Ainsi la localisation de la chromatine conserverait bien l'importance qu'on lui a reconnue depuis longtemps en Cytologie, mais cette importance ne tiendrait pas au fait qu'elle serait elle-même la substance des gènes, ou le support des gènes, mais au fait qu'elle accompagnerait dans ses moindres détails cette substance elle-même.

FREY-WYSSLINGH (1938) a formulé une hypothèse ingénieuse pour expliquer cette localisation des acides nucléiques au voisinage des gènes pendant la mitose : d'après lui, en effet les acides nucléiques s'amasseraient sur l'emplacement occupé par les gènes (figurés par les groupements latéraux le long des chaînes de polypeptides) de façon à les masquer et à neutraliser leur activité au cours de la carycinèse.

D'après CASPERSSON (1939), il y aurait une corrélation entre la production d'acides nucléiques et la multiplication des gènes, et le chromonéma, ou filament chromosomique fondamental, serait le lieu de la synthèse des acides nucléiques, plus ou moins active suivant les régions. Notons cependant que, suivant J. BRACHET (1944), l'acide thymonucléique pourrait être un constituant constant des gènes, contrairement à ce que pensent en général les généticiens.

#### 1. — RECHERCHE ET DISTINCTION DES ACIDES NUCLÉIQUES.

Il résulte de la constitution des acides nucléiques intra-nucléaires (acides thymonucléiques) qu'une faible hydrolyse suffit à y séparer les bases pures de l'acide thymique. Ce dernier corps, dont le glucide constituant est le d-ribose, à des propriétés aldéhydiques qui peuvent alors être caractérisées par la réaction de Schiff (coloration violette par la fuchsine, sulfureuse). C'est le principe de la méthode de Feulgen et Rossenbeck (1924) connue encore sous le nom de réaction nucléale et qui rend les plus grands services en Cytologie.

Les acides nucléiques prenant part à la constitution des chromosomes, et plus précisément l'acide thymonucléique, peuvent donc être caractérisés au moyen de la méthode de Feulgen et Rossenbeck. Souvent cette réaction est considérée comme étant caractéristique de la chromatine ou substance chromosomique, mais ce n'est pas tout à fait exact : en effet, d'après divers auteurs, il existerait de la chromatine dépourvue d'acide thymonucléique (euchromatine) et ne donnant pas, par conséquent, de réaction nucléale positive. SCHAEDE (1936) qui adopte pour la chromatine le terme de *karyotine*,



créé par LUNDEGARDH, distingue trois sortes de karyotine suivant que cette substance se montre *nucléale*, *oligonucléale* ou *anucléale*. Nous reviendrons sur cette question dans le chapitre suivant (p. 204).

Plusieurs auteurs ont signalé des noyaux qui ne donnent pas la réaction nucléale : par exemple les noyaux sexuels femelles, comme les noyaux des œufs de nombreux animaux pendant le grand accroissement, ou les noyaux du sac embryonnaire des Liliiflores. SHINKE et SHIGENAGA (1933) et PETTER (1933) ont noté un résultat négatif de la réaction nucléale chez les *Spirogyra* ; cependant GEITLER (1935) a coloré les chromocentres dans les noyaux de plusieurs espèces. Chez les Foraminifères, comme l'indique LE CALVEZ (1939), la méthode de Feulgen ne colore bien souvent aucune région du noyau. BOAS et BIECHELE n'ont obtenu qu'une réaction négative ou douteuse chez l'*Elodea canadensis*, mais, par contre, MILOVIDOV (1936) a signalé une réaction positive, typique et élective dans les jeunes bourgeons d'*Elodea densa*, tandis que le résultat serait beaucoup moins net dans les cellules âgées. D'après cet auteur, l'absence de réaction nucléale constatée à différentes reprises, tiendrait, soit à une technique défectueuse, soit à un temps d'hydrolyse insuffisant, soit à la présence de corps tels que les tanins capables de gêner ou d'empêcher la réaction. En réalité on ne sait pas très bien pourquoi, dans certains noyaux, ou à certains stades de l'évolution des noyaux, comme dans les oocytes, la réaction nucléale se montre négative (1).

Dans un autre ordre d'idée, on a indiqué la coloration par la méthode de Feulgen d'éléments cellulaires autres que le noyau (membrane, plastes) ; mais, dans tous les exemples de ce genre, il est probable que la réaction violette du réactif de Schiff se fut produite également sans hydrolyse préalable. Le fait a été démontré, en tous cas, pour la membrane des Lycopodes, Sélaginelles et *Lygodium* (MILOVIDOV, 1940). Le blépharoplaste, malgré ses rapports avec les cellules reproductives, se montre Feulgen-négatif, d'après YUASA (1936), ce qui d'après cet auteur, prouverait qu'il n'y a pas de connection génétique entre le noyau et le blépharoplaste. Il reste, à notre connaissance, l'exemple de l'appareil parabasal des Flagellés qui, d'après DUBOSCO et GRASSÉ, manifeste une réaction nucléale positive. Finalement, nous voyons que la méthode de Feulgen peut servir à caractériser la substance chromosomienne dans la plupart des cas (chromatine à ribodésose).

Une autre méthode pour localiser les acides nucléiques du noyau est la spectroscopie en lumière U. V. qui a été employée récemment par CASPERSON (1936) Elle repose sur le fait que ces acides, par suite de la présence d'un groupe pyrimidine dans leur molécule, absorbent fortement les radiations ultra-violettes dont la longueur d'ondes est aux environs de 2600 Å. Il est donc possible de distinguer les acides nucléiques, d'étudier leur répartition dans la cellule et même de les doser, au moyen de l'absorp-

(1) D'après un travail récent de J. BRACHET (1940), sur la localisation de l'acide thymonucléique pendant l'oogénèse et la maturation chez les Amphibiens, la colorabilité des éléments nucléaires par la méthode de Feulgen se conserverait en réalité pendant toute la durée de l'oogénèse, bien que son intensité soit réduite au milieu de cette période, par suite de la grande dispersion de la chromatine. Cette conclusion semble pouvoir être étendue à d'autres cas d'oogénèse.



tion en lumière ultra-violette. Dans ce but la cellule étudiée est photographiée avec l'aide d'un microscope à ultra-violet ; on mesure au microphotomètre le noircissement de la plaque, ce qui permet de connaître le coefficient d'absorption des différentes régions de la cellule. La méthode de CASPERSSON peut s'appliquer à de très petits détails cellulaires, mais elle a le désavantage de ne pas permettre une distinction entre les différents acides nucléiques.

La méthode montre que les chromosomes, pendant la division, sont associés à une forte proportion d'acide nucléique. Quand le noyau se prépare à la division la quantité d'acide nucléique augmente. On a pu étudier aussi les chromosomes géants de la *Drosophile* et montrer que la structure en bandes provient de ce que les chromosomes sont formés, alternativement, de bandes pauvres et de bandes riches en acides nucléiques. Par un procédé de digestion au moyen d'enzymes spécifiques, on peut isoler les disques et voir qu'ils sont formés d'acides nucléiques.

La méthode d'attaque des constituants nucléaires par diverses diastases, dans un but d'analyse, a été souvent employée en se fondant sur la propriété des acides nucléiques de résister à la digestion pepsique : c'est ainsi que MAZIA et JAEGER (1939) ont montré que les chromosomes de la *Drosophile* étaient entièrement dissous par la trypsine, tandis qu'ils résistaient à l'action de la pepsine, ce qui montre qu'ils sont formés en grande partie par des acides nucléiques. FROLOVA (1941) a étudié la structure fine des chromosomes après une action enzymatique (nucléase et pepsine). J. BRACHET (1940-41) a préconisé l'emploi de la *ribonucléase*, enzyme spécifique qui dissout les acides ribonucléiques. Il est avantageux de combiner cette action de la ribonucléase avec celle d'un colorant (1).

## 2. — L'EMPLOI DES COLORANTS ET LA CHROMATINE DES HISTOLOGISTES.

Un problème assez difficile est celui de savoir comment les divers éléments dont nous venons de parler sont répartis dans le noyau. La méthode de CASPERSSON, utilisant l'absorption en lumière U.V. peut être précieuse dans ce but, mais il faut le plus souvent se contenter de l'analyse cytochimique et de l'emploi, de réactifs colorants : or ceux-ci réagissent en fonction du caractère plus ou moins basique des protéines nucléaires et suivant aussi le pH des solutions. On a reconnu depuis longtemps que les nucléoles étaient en général *oxyphiles*, comme le cytoplasme, et se coloraient par les colorants acides d'aniline (éosine, fuchsine acide, vert lumière) ; la chromatine, au contraire, ou du moins cette partie de la chromatine qu'on appelle la *basichromatine*, est *basophile* et se colore intensément par les couleurs basiques d'aniline

(1) Récemment, une nouvelle réaction nucléale a été préconisée par J. TURCHINI, P. CASTEL et KHOU VAN KIEN (1944) : elle consiste dans l'emploi des fluorones qui ont la propriété de donner, avec les sucres, des réactions colorées, et, particulièrement avec le ribodésose, une coloration bleu violacé ou violette après hydrolyse. Cette technique permet de localiser et de distinguer les acides thymo- et zymonucléiques.



(safranine, vert de méthyle, violet de gentiane, fuchsine basique). Sur ces propriétés, bien connues des cytologistes, sont fondées les techniques de double ou de triple coloration dont le type est la triple coloration de Fleming (safranine, violet de gentiane, orange G), ou la double coloration vert de méthyle-fuchsine acide.

Aujourd'hui, dans la technique des caryologistes, on emploie plutôt l'hématoxyline de Heidenhain qui se fixe fortement, après mordantage par l'alun, sur les chromosomes et les nucléoles ou bien le violet de Gentiane de Newton, ou encore la double coloration safranine-vert lumière (1). Il existe d'ailleurs un grand choix de méthodes pouvant être utilisées dans la coloration des noyaux et celles dont l'emploi est le plus simple donnent parfois d'excellents résultats, comme les colorations par le vert de méthyle-acétique ou le carmin-acétique. On peut même considérer, dans une certaine mesure, la méthode rapide au carmin-acétique comme pouvant remplacer la méthode de Feulgen pour la mise en évidence de la chromatine riche en acide thymonucléique. Les nucléoles restent généralement incolores et ne fixent pas le carmin.

Les méthodes histologiques fondées sur l'emploi des colorants n'ont qu'une valeur assez limitée au point de vue histochimique; néanmoins elles conduisent à certaines distinctions très utiles au sujet des constituants nucléaires. Elles ont, par contre, l'inconvénient de fixer l'attention sur des particularités de coloration qui ne sont pas forcément essentielles: c'est ainsi qu'on a fait jouer, pendant longtemps, un rôle excessif à la substance la plus chromatique du noyau (basichromatine), alors qu'on tend à admettre aujourd'hui que cette chromatine serait peut-être un simple revêtement de la substance des gènes localisée dans les chromosomes. Les variations souvent considérables de cette chromatine, suivant l'état physiologique, ne parlent pas en faveur de son rôle comme substance héréditaire, et comme aujourd'hui la méthode de Feulgen a permis de s'assurer que la basichromatine des anciens s'identifiait plus ou moins avec la chromatine thymonucléique; il en résulte que ce qui est valable pour l'une est sensiblement valable pour l'autre. Or il existe certains noyaux au repos particulièrement riches en chromatine, à l'état de chromocentres nombreux et de grande taille, sans que ce fait puisse évidemment être en rapport avec une activité génique particulière (noyaux dans les cellules sécrétrices, noyaux du tissu des galles, noyaux du tapis de l'anthere, etc.) (fig. 66). Dans les *Drosera*, d'après ROSENBERG (1904), le nombre et le volume des chromocentres varieraient d'une manière importante suivant l'état physiologique. Dans de tels exemples la chromatine semble se comporter comme une substance de réserve banale et posséder un rôle trophique. Le contraste apparaît marqué entre cette activité d'ordre métabolique et le rôle de substance héréditaire auquel la destinaient les anciens cytologistes. GEITLER (1938), qui rapporte certains

(1) Signalons aussi la double coloration vert de méthyle-pyronine employée par J. BRACHET dans ses études sur l'oogénèse des Amphibiens et qui lui a permis de faire une distinction entre l'acide thymonucléique qui prend le vert de méthyle et l'acide ribonucléique qui fixe la pyronine.



de ces faits relatifs à l'augmentation de la chromatine thymonucléique dans les noyaux au repos, reconnaît leur caractère inexpliqué jusqu'à présent. De nouvelles recherches sont nécessaires dans cette direction. D'après CASPERSON (1941) la richesse en acide nucléique caractériserait les cellules où se fait une synthèse importante d'albuminoïdes, et l'acide thymonucléique dans les noyaux serait lié, d'une certaine manière, à la reproduction de la charpente protéidique caractéristique des chromosomes. Les acides nucléiques et même thymonucléiques n'apparaissent plus en tous cas aujourd'hui aux cytologistes que comme des substances accompagnant parfois fidèlement la matière des gènes dont le support serait l'hypothétique *genonema*. Nous reviendrons sur la constitution des différentes parties du noyau à propos de la mitose. Le noyau est en effet un système dynamique, et il est impossible d'en donner une image complète sans tenir compte des changements opérés au cours de la caryocinèse.

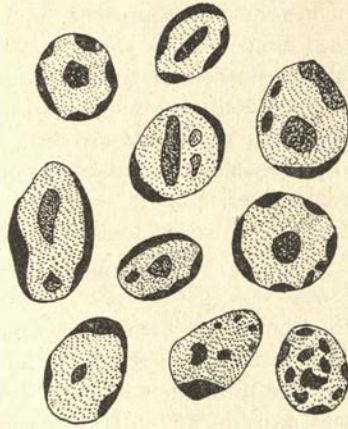


FIG. 66. — Différents aspects du noyau dans les glandes annexes séricigènes de l'*Hydrophilus pistaceus* : la chromatine est en noir ; la pyrénine en gris (fix. subl. acét. ; méth. de Mann,  $\times 3.000$ ) (D'après LESPÉRON).

### b) Les constituants chimiques accessoires des noyaux.

En dehors des nucléoprotéides qui forment une partie importante du réticulum de chromatine et des chromosomes, et qui se rencontrent aussi sans doute dans le suc nucléaire et dans les nucléoles, les noyaux renferment certainement d'autres protéides et aussi des lipo-protéides. Ces dernières pourraient être réparties à la périphérie, surtout peut-être comme constituants de la membrane nucléaire. La caryolymphe, les nucléoles, semblent formés en majorité de protéines plus simples. Parfois ces protéines, dont le rôle est probablement surtout trophique, se présentent à l'état cristallisé, sous forme de *cristalloïdes protéiques* (fig. 67), soit à la place du nucléole, soit encore dans le suc nucléaire. De nombreux

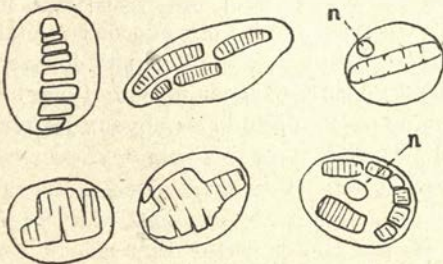


FIG. 67. — Cristalloïdes intranucléaires observés *in vivo* dans l'épiderme des feuilles de *Lathræa clandestina* ; n, nucléole.  $\times 1.500$ .



exemples ont été cités de ces cristalloïdes intranucléaires, surtout chez les Végétaux (voir à ce sujet TISCHLER, 1934 ; ZIMMERMANN, 1896), mais aussi chez les Animaux. Enfin W. BERG (1935) a décrit récemment l'existence d'inclusions graisseuses ou pigmentaires dans les noyaux des cellules hépatiques humaines. Ces gouttelettes se trouveraient le plus souvent dans le nucléole. La nature lipidique de certaines substances nucléaires se trouve confirmée d'ailleurs par des observations récentes de HIRSCHLER (1942) sur la réduction de l'acide osmique par les noyaux : pour ce savant, des traces de lipoides s'observeraient dans les chromosomes et sans doute dans les chromomères.

### c) Constituants minéraux des noyaux.

Le phosphore est, bien entendu, important. Le chlore fait défaut. Le sodium est très douteux et le potassium n'a pas été observé avec certitude. Par microincinération, des cendres d'alcalino-terreux ont été constatées dans le noyau (POLICARD). Le calcium et le magnésium sont donc très probables. La présence de fer est très discutée; s'il existe, comme constituant d'enzymes telles que des catalases ou des peroxydases, c'est sans doute à l'état de traces. Les cendres de noyaux et de chromosomes sont incolores et ne présentent pas la coloration des oxydes de fer.

## V. — LES DIVERS TYPES DES NOYAUX CHEZ LES PHANÉROGAMES

On a depuis longtemps remarqué la diversité des structures nucléaires chez les Phanérogames : nous signalerons par exemple que ZIMMERMANN, dès 1896, mettait bien en évidence, au moyen de réactifs colorants, comme le mélange fuchsine-vert d'iode, les structures nucléaires fort différentes dans des plantes telles que la Jacinthe, la Fève, la Courge, le Ricin, les *Stapelia*, les *Begonia*, l'importance du réseau et des chromocentres était parfaitement appréciée. Cependant, le fait même de cette diversité de structure n'a pas toujours obtenu l'attention qu'il mérite, car un grand nombre d'auteurs ont choisi de préférence comme objets d'étude les noyaux les plus gros, comme ceux des Monocotylédones; or, dans ces plantes, particulièrement chez les Liliiflores, les noyaux sont d'un type assez uniforme. Au contraire, chez les Dicotylédones, les types nucléaires sont plus divers et ils semblent reliés les uns aux autres par toutes sortes d'intermédiaires. Il n'y a donc pas lieu de s'étonner que plusieurs auteurs, anciennement, aient cherché à établir un classement des noyaux d'après leur structure. Déjà ROSENBERG (1904) avait distingué un type *Capsella*, caractérisé par des grains chromatiques présents dans le noyau au repos et assimilés par lui à des chromosomes véritables et un type *Fritillaria*, dépourvu de ces grains chromatiques ou n'en possédant que de très petits sur un réseau bien déve-



loppé. Plus tard, LUNDEGARDH (1912) croyait pouvoir distinguer quatre catégories de noyaux : 1<sup>o</sup> le type *Fritillaria-Allium* dépourvu de chromocentres ; 2<sup>o</sup> le type *Vicia* ressemblant au précédent, mais présentant des chromocentres ; 3<sup>o</sup> le type *Capsella-Cucurbita* correspondant aux noyaux à prochromosomes qui, d'après l'auteur, seraient en nombre constant égal à celui des chromosomes ; 4<sup>o</sup> le type *Drosera*. Cet essai de classification avait l'inconvénient d'établir un groupe particulier pour une seule plante, le *Drosera*, alors que la structure des noyaux, dans cette plante, est en relation évidente avec l'état physiologique. Pour établir un classement valable il est nécessaire en effet de laisser de côté les structures nucléaires nettement déterminées par un métabolisme spécial (cellules des glandes et des tissus sécréteurs, cellules modifiées par le parasitisme, etc.).

EICHORN, plus récemment, a distingué tout d'abord (1930) deux catégories de noyaux : ceux qui, *in vivo*, montrent l'existence d'un fin réticulum granuleux (Jacinthe, Oignon) et ceux qui paraissent optiquement vides (Iris faux Acore, certaines Orges, la Courge ou le Melon, la Pomme de terre, le Pois ou le Haricot), mais cet essai était basé sur des observations insuffisantes ; ainsi le Pois n'a pas des noyaux optiquement vides. Plus tard (1934) le même auteur a proposé de distinguer quatre types de noyaux : 1<sup>o</sup> les noyaux à réseau simple (*Vicia*, *Allium*, *Hyacinthus*, *Cyclanthera*, *Ginkgo*, etc.) ; 2<sup>o</sup> les noyaux à prochromosomes caractérisés par l'absence de tout réseau et la présence des prochromosomes (*Cucurbita*, *Thladiantha*, *Bolbostemma*, *Sinapis*, *Azolla*) ; 3<sup>o</sup> les noyaux comportant un réseau, et des chromocentres (Conifères, *Pinus*) ; 4<sup>o</sup> les noyaux dépourvus de réseau, mais possédant des chromocentres (*Fasthedera*, *Gossypium*, *Lunaria*). Cet essai d'EICHORN, comme le précédent, a l'inconvénient d'être basé sur des observations encore incomplètes.

Dans un travail sur les divers « types » de structure nucléaire et de mitose somatique, M<sup>me</sup> J. DOUTRELIGNE (1939) a montré qu'il existait des noyaux à chromocentres particuliers, les *euchromocentres* (1) et que ce type des noyaux euchromocentriques était très répandu (*Broméliacées*, *Coffea*, *Gossypium*, s'ajoutant aux plantes étudiées par elle en 1933). D'autre part, examinant la valeur du classement fait par EICHORN, elle est amenée à nier l'existence des noyaux à fond homogène et pourvus de chromocentres distingués par cet auteur ; elle montre également que le type *Pinus* n'a rien de particulièrement caractéristique. Finalement il n'y aurait lieu, d'après elle, de retenir que deux types de noyaux, comme le fait également GUILLIERMOND (1937) : le type « réticulé » et le type « euchromocentrique », avec, il est vrai, des cas intermédiaires et des variantes. Nous voilà en

(1) Les *euchromocentres*, ou chromocentres véritables, se distinguent, d'après GRÉGOIRE (1931), par leur situation à la périphérie du noyau contre la membrane nucléaire et par leur nombre qui peut être égal ou légèrement inférieur au nombre spécifique des chromosomes, mais ne le dépasse jamais. La concordance plus ou moins marquée entre le nombre des *euchromocentres* et celui des chromosomes rapproche les *euchromocentres* des prochromosomes (cf. p. 196 et seq.). La connaissance plus complète que nous avons maintenant des *euchromocentres* ne permet sans doute plus une application stricte de la définition originelle du savant belge.



somme ramené à notre point de départ, ce qui ne nous paraît pas une solution très satisfaisante et nous pensons tout de même qu'il est possible d'établir d'autres distinctions, malgré les difficultés actuelles de cette entreprise; mais, avant de faire cet essai, nous dirons encore un mot de la conception de HEITZ.

L'auteur allemand avait déjà, en 1929, distingué diverses catégories de plantes suivant la structure de leurs noyaux : c'est ainsi qu'il reconnaissait des plantes sans chromocentres et à petits chromosomes (*Cannabis*, *Melandrium*, *Silene*, *Papaver*, etc.), puis de très nombreuses Dicotylédones ayant à la fois des chromocentres et de petits chromosomes (*Peperomia*, *Pilea*, *Procris*, *Aristolochia*, *Cerastium*, *Mirabilis*, *Lupinus*, *Impatiens*, *Viola*, *Phaseolus*, *Oxalis*, etc.), enfin des plantes dépourvues de chromocentres et à grands chromosomes (*Pisum*, *Nigella*, *Delphinium*, etc.). En 1932, le même auteur établit, non plus, à proprement parler, un classement des structures nucléaires, mais un classement des chromocentres suivant leur nature : on pourrait évidemment tirer de là une répartition des structures, mais comme il y a parfois deux, ou même trois sortes de chromocentres dans un même noyau il devient difficile d'appliquer ce critérium. Cependant une classe de noyaux est distinguée d'après la position des chromocentres : ainsi les noyaux qui ont leurs chromocentres groupés à l'un des pôles du noyau sont désignés comme « kappenkerne » c'est-à-dire « noyaux à calottes » par les cytologistes de l'école allemande (GEITLER, 1937) (noyaux de *Collinsia bicolor*, *Hordeum vulgare*, *Polemonium caeruleum*), tandis que les noyaux à chromocentres « microchromosomiques » correspondraient aux noyaux euchromocentriques de GRÉGOIRE. SCHAEDE (1936) distingue aussi des « kappenkerne » (*Scorzonera hispanica*, *Pastinaca sativa*, *Collinsia*) qui ont leur chromatine polarisée et des « tröpchenkerne » (*Allium Cepa*, *Picea excelsa*) : ces derniers sont les noyaux réticulés de beaucoup d'auteurs, terme cependant jugé impropre par GEITLER qui lui substitue le mot de « chromonemakern » (type *Tradescantia*).

En 1937 nous avons décrit certains types de noyaux qui nous paraissaient nouveaux, comme ceux de *Lathræa clandestina*, d'*Arum italicum*, de *Rhizanthus* (fig. 68, 70) et nous avons fait une tentative pour grouper les structures nucléaires suivant leurs affinités probables. A cette époque nous étions déjà persuadé d'avoir ébauché un classement très provisoire : c'est pourquoi nous pouvons aujourd'hui revenir sur ce sujet et examiner les principes sur lesquels on peut s'appuyer en vue d'établir une hiérarchie des structures.

L'observation vitale, comme nous l'avons vu, permet tout d'abord de distinguer deux grandes catégories de noyaux : ceux qui apparaissent pourvus d'une structure reconnaissable (aspect granuleux ou réticulé-granuleux du nucléoplasme) et ceux qui ne montrent aucune structure du nucléoplasme et semblent par conséquent homogènes. Dans ces noyaux homogènes se voient généralement un ou plusieurs nucléoles et parfois aussi, mais difficilement, des corpuscules particuliers (chromocentres ordinaires, ou euchromocentres).

Cette distinction que l'on peut faire *in vivo*, et qu'il est bon de signaler, est



cependant très insuffisante. Sa valeur même est discutable, car rien ne prouve qu'un noyau homogène, *in vivo*, n'a pas tout de même une structure. Il est même probable qu'il en est bien ainsi : certains noyaux du type réticulé, comme ceux du Maïs, peuvent se présenter *in vivo* à l'état homogène. D'autre part les noyaux homogènes dans l'observation vitale ne sont pas toujours, comme on l'a dit, les noyaux à euchromocentres : ainsi l'*Elodea*

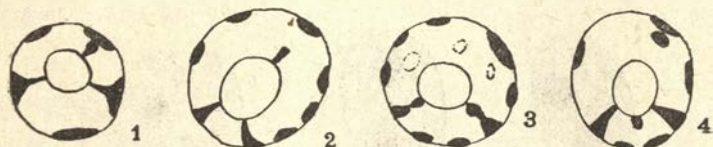


FIG. 68. — 1, 2, 3, 4, noyaux somatiques de *Lathræa clandestina* traités par la méthode de Feulgen : 1, 2, 3, après fixation Nawaschin ; 4, après fixation Benda-Meves. Le nucléole, rosé dans le premier cas, jaunâtre dans le second, a été laissé en blanc ; en noir, sont figurés les chromocentres colorés en rouge vif. Grossis. 2.000.

*canadensis*, dont les noyaux ont une apparence souvent homogène, est pourtant dépourvu d'euchromocentres.

Nous pouvons maintenant, en tenant compte non plus seulement des observations vitales, mais également de l'examen des noyaux fixés, essayer d'établir au moins un classement pratique des principales structures nucléaires. Si l'on en croit J. DOUTRELIGNE, il serait sage de ne distinguer que deux sortes de noyaux : les noyaux euchromocentriques et les noyaux réticulés et de faire abstraction en quelque manière de tous les états intermédiaires ou de transition. Mais nous ne partageons pas cette manière de voir qui conduirait à élargir beaucoup la notion d'euchromocentre et qui ne peut être somme toute qu'une position d'attente, laissant le problème non résolu. Or, dès maintenant, nous connaissons certains noyaux dont les caractères sont suffisamment marqués pour qu'ils puissent servir de « chefs de file » ; autour d'eux pourront être groupés les noyaux à structure analogue ou voisine (1). Nous distinguerons ainsi :

1° Les noyaux réticulés, à charpente de chromatine constituée par un réseau très dense, dont les éléments juxtaposés figurent à première vue des granulations ou de minuscules bâtonnets : d'où l'aspect d'ensemble granuleux, de ces noyaux. On peut citer ici les *Tradescantia*, *Tulipa*, *Hyacinthus*, des Graminées comme le Blé, l'*Arrhenaterum*, des Orchidées. Ce type de noyaux est très répandu ; d'après l'étude vitale, la structure a été considérée comme finement granuleuse, réticulée-granuleuse, ou filamenteuse-réticulée. L'observation attentive a montré cependant que ces noyaux sont en réalité constitués par une agglomération très dense de filaments réunis sans doute par de fines anastomoses (TELEZINSKI, 1930, chez *Tradescantia*). Les éléments filamenteux intervenant dans la structure seraient les

(1) Tout récemment C. DELAY (1944) a publié un essai de classification des types de structure nucléaire en se fondant sur l'importance plus ou moins grande du « réseau » : elle distingue ainsi des noyaux euréticulés, réticulés, semi-réticulés et aréticulés.



*chromonémas* (1) ; ces chromonémas seraient très lâchement et très irrégulièrement enroulés et entremêlés. Par suite de cette interprétation beaucoup d'auteurs pensent que l'expression de noyaux réticulés est impropre et qu'il conviendrait de désigner cette catégorie de noyaux sous le nom de noyaux chromonématiques (KUWADA, 1937 ; GEITLER, 1937). Cependant, comme il semble bien exister des anastomoses entre les chromonémas, nous pensons que l'expression de noyaux réticulés ou réticulés-filamenteux peut être con-

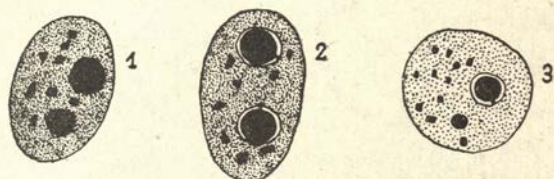


FIG. 69. — *Vicia Faba*, type de noyau réticulé à chromocentres.

servée : elle a l'avantage d'être indépendante de toute idée préconçue au sujet des chromonémas (2).

Les noyaux réticulés sont encore caractérisés par la faible proportion de caryolymphe. Leur apparence granuleuse pourrait être due, en partie, à la visibilité des chromomères.

2° Les noyaux réticulés, très analogues aux précédents comme structure d'ensemble, mais possédant sur le réseau des amas chromatiques plus importants qui se détachent du reste et qui ont reçu le nom de *chromocentres*. Dans cette catégorie, nous trouvons les noyaux d'*Allium Cepa*, de *Pinus maritima*, de *Vicia Faba* (fig. 69), de *Zea Mays*, pour ne citer que les plus connus.

Les noyaux de *Brimeura amethystina* (Liliacées), récemment étudiés par BUVAT (1942), semblent également devoir être classés ici : ils sont caractérisés par la présence de très volumineux chromocentres bien individualisés dans un réseau dense et homogène.

3° Les noyaux que nous classons ici peuvent être rattachés aux précédents, en supposant que les chromocentres prennent une grande importance, tandis que le réseau, au contraire, se réduit à peu près à des filaments d'union entre les divers chromocentres : on aura ainsi un type de noyaux à chromocentres unis entre eux en un réticulum, comme dans les *Arum* et beaucoup d'Aroïdées, la Bryone, la Jusquiame. Ces noyaux peuvent être encore interprétés comme des noyaux réticulés dans lesquels la caryolymphe

(1) Le *chromonéma* est une partie fondamentale du chromosome se présentant comme un filament chromatique, souvent enroulé en une spire très serrée à certains stades de la division nucléaire. Cette notion de chromonéma paraît bien établie aujourd'hui. Nous l'exposons dans le chapitre consacré à la mitose (voir p. 219).

(2) NEBEL (1939) affirme qu'on n'admet plus guère aujourd'hui l'existence d'anastomoses entre les chromonémas dans le noyau interphasique ; cependant il fait une réserve pour le noyau au repos proprement dit ; or c'est du noyau au repos qu'il s'agit surtout ici dans ce chapitre et nous avons vu plus haut (p. 146) que certaines expériences sur les noyaux de *Tradescantia* étaient favorables à l'existence d'un réseau de chromatine.



a pris un développement important, de sorte que la partie chromosomienne du noyau se trouve fragmentée et répartie en chromocentres plus ou moins gros. Les chromocentres s'y montrent fréquemment composés de granulations (chromomères) (fig. 70).

A ce type de noyaux se rattachent étroitement ceux de *Victoria regia* var. *cruziana*, connus depuis une étude de HEITZ (1932), et qui se distinguent par leurs gros chromocentres composés. On trouve également de ces chromocentres composés, c'est-à-dire résultant de la fusion de plusieurs chro-

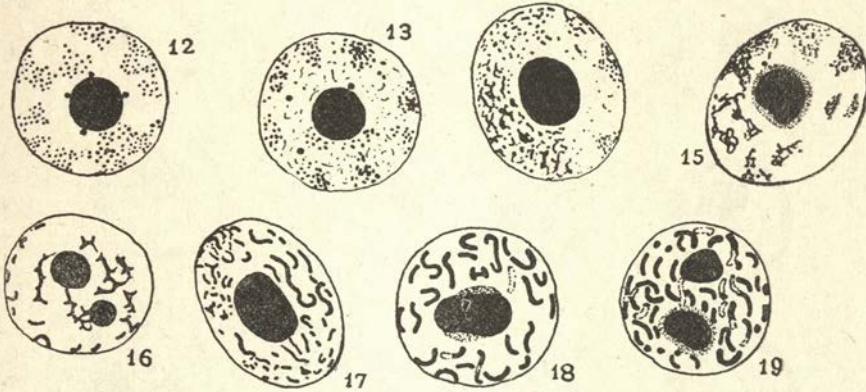


FIG. 70. — *Arum italicum*, type de noyau à chromocentres composés; 12 et 13, noyau intermitotique; 14-19, prophase. Dans les figures 12 et 13 on voit des micronucléoles.

mocentres élémentaires (sammelchromocentren), dans le *Collinsia bicolor* (HEITZ, 1932) et dans le genre *Agapanthus* (GEITLER, 1933). Dans le genre *Alectorolophus*, WITSCH (1932) a indiqué que les noyaux au repos renfermaient trois ou quatre très gros chromocentres appliqués étroitement contre la paroi nucléaire; il pensait qu'il s'agissait d'une structure créée artificiellement par les fixateurs. Cependant il n'en est rien comme nous l'avons montré (1937) et les *Alectorolophus* (*Rhinanthus*) doivent être considérés comme des plantes à chromocentres composés; ceux-ci forment souvent de véritables plaques pariétales très chromatiques. Les noyaux de *Bryonia dioica* paraissent avoir une structure assez analogue.

Le *Lathræa clandestina*, que nous avons particulièrement étudié, fournit aussi un très bel exemple de cette structure remarquable du noyau: les chromocentres sont en nombre assez variable dans les tissus somatiques, mais ce nombre est toujours très inférieur au chiffre diploïde des chromosomes; certains chromocentres ne sont pas pariétaux (fig. 71); d'autres sont rattachés au nucléole. Les noyaux de *Lathræa* ne sont donc pas du type euchromocentrique, mais du type à chromocentres composés. L'étude de la mitose, faite plus loin, permet d'en fournir la démonstration (p. 200).

Certains de ces noyaux, à chromocentres composés, rappellent les noyaux euchromocentriques par la situation périphérique de leurs chromocentres et



l'absence d'un lien visible entre les chromocentres, qui paraissent ainsi parfois indépendants. Cette disposition établit un passage avec la catégorie suivante.

4° Noyaux possédant des chromocentres périphériques, ou en majorité périphériques, appliqués contre la membrane nucléaire, à réseau non visible sur le vivant : noyaux *périchromocentriques*.

Dans ce groupe, exceptionnellement, certains chromocentres peuvent être

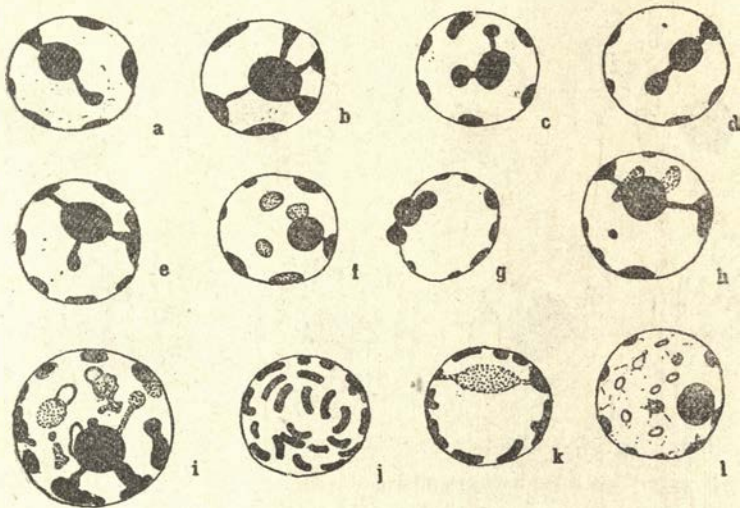


Fig. 71 a, b, c, d, e, noyaux somatiques de *Lathraea clandestina* au repos ou intermitotiques, vus en coupe optique, pour montrer le nucléole relié aux chromocentres, dont certains ne sont pas pariétaux (a, c, d, e); f, h, noyaux n'ayant qu'un petit nombre de chromocentres de tailles très inégales (ceux-ci tous figurés en noir ou en pointillé); g, noyau dont le nucléole, dérangé par le rasoir, emporte avec lui deux chromocentres; fig. i, noyau du tapis de l'anthère dont tous les chromocentres sont représentés, soit en noir (plan de la figure), soit en pointillé ou par un simple contour (autres plans); on voit aussi un corps annexe arrondi sur le nucléole; fig. j, k, un même noyau prophasique vu au plan supérieur et en coupe optique; fig. l, noyau somatique à chromocentres petits et relativement nombreux (tous représentés aux différents plans); fixation Nawaschin. Grossis. 2.000.

disposés dans l'espace compris entre le nucléole et la membrane et il existe aussi des chromocentres périnucléolaires; mais le plus grand nombre des chromocentres est réparti sur le pourtour du noyau, parfois même la totalité s'y trouve localisée (plusieurs noyaux de Broméliacées décrits par J. DOUTRELIGNE, etc.). Les noyaux qui rentrent dans cette catégorie sont tous, d'autre part, des noyaux « homogènes » *in vivo*. Ils correspondent aux noyaux sans réseau des auteurs et, dans l'ensemble, représentent les noyaux euchromocentriques au sens large, ou bien encore les noyaux dits à prochromosomes. Pour marquer la différence cependant, et pour montrer l'importance attachée à la disposition périphérique des chromocentres, nous les



appellerons *périchromocentriques*. Il s'agit d'un vaste ensemble dans lequel nous établirons les subdivisions suivantes :

a) noyaux dont le nombre des chromocentres égale celui des chromosomes, ou bien s'en rapproche beaucoup : *n. isochromocentriques*. Ex. : *Radis*, *Brassica*, *Capsella*.

b) noyaux dont le nombre des chromocentres est toujours inférieur et, souvent très inférieur à celui des chromosomes, par suite de l'absence d'hétéropycnose pour certains chromosomes : *n. oligochromocentriques*. Ex. : Ricin, Haricot, Courge, Capucine, Dattier (fig. 55, p. 138).

Il nous resterait à examiner dans quelle mesure il est possible également, chez les Protistes et dans les cellules animales, de distinguer des catégories

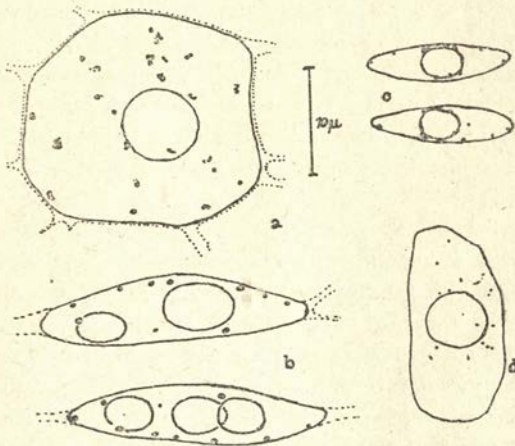


FIG. 72. — Noyaux dans trois espèces de *Spirogyra* montrant de nombreux petits chromocentres dans une substance fondamentale en apparence homogène et « vide » : a et b, *Sp. maiuscula* ; c, d, *Spirogyra* non dénommés. D'après GETTLER, 1942.

nucléaires. Pour les Organismes inférieurs, nous en parlerons dans un prochain chapitre (voir p. 362 et seq.) ; certains de leurs noyaux paraissent être du type à chromocentres (fig. 72) ; pour les cellules animales, la question nous paraît encore peu avancée : cela tient sans doute à ce que les cellules des Métazoaires se prêtent moins bien que celles des Métaphytes à l'observation vitale ; or celle-ci, comme nous l'avons vu, joue un grand rôle pour la définition des différents types nucléaires. D'après le simple examen des figures données par les cytologistes, nous pouvons déjà cependant nous assurer qu'il existe un type de structure nucléaire très répandu sans doute dans les cellules animales, c'est celui d'un réseau avec de forts empâtements chromatiques (chromocentres) aux points d'intersection des mailles ; les noyaux de divers tissus des larves de Salamandre en fournissent un excellent exemple et l'on notera que la comparaison la meilleure serait à faire avec les noyaux des *Arum*, dans la cellule végétale, (noyaux à chromocentres com-



plexes unis en un réticulum). Mais il existe certainement dans la cellule animale d'autres types de noyaux et, par exemple, d'après GEITLER (1938), les noyaux des Diptères se rattacheraient au type « Tradescantia », tandis que ceux des *Gerris* (Hétéroptères) pourraient être assimilés aux noyaux à « prochromosomes » des Végétaux. Si l'on tient compte du fait que dans la cellule animale les noyaux ont été décrits très souvent comme étant homogènes *in vivo*, il ne serait pas impossible que le type nucléaire à euchromocentres ou à « réseau léger » y soit très répandu. De nouvelles recherches pourront sans doute répondre à cette question.

---



## CHAPITRE V

### La mitose ou caryocinèse.

---

Les noyaux peuvent se présenter sous deux aspects : celui du repos, en l'absence de toute activité cinétique et celui de la division dans laquelle le noyau subit des transformations caractéristiques en vue de son partage en deux noyaux-fils. La division nucléaire vraiment essentielle par son déroulement, ses résultats et sa généralité, c'est la division, dite indirecte, ou *caryocinèse*, ou plus simplement *mitose* ; l'importance du phénomène est soulignée par son caractère quasi-universel, aussi bien chez les Végétaux que chez les Animaux et même chez les Organismes inférieurs. Certes il existe de nombreuses variantes de la mitose, depuis celle de l'Amibe et du Péridinien, jusqu'à celle des globules rouges de Triton ou des poils staminaux de *Tradescantia*. Cependant certains caractères communs à toutes ces mitoses montrent qu'il s'agit d'un phénomène foncièrement de même nature : ces caractères sont, tout d'abord, la manifestation au cours du cycle mitotique de bâtonnets ou de filaments, fortement colorables par les couleurs basiques d'aniline, les *chromosomes*. La division longitudinale, ou clivage, de ces mêmes chromosomes et leur distribution égale entre les deux noyaux-fils n'est pas moins remarquable (1), de sorte que la mitose apparaît comme un mécanisme d'une admirable précision assurant la répartition égale de la substance des chromosomes, ou chromatine, au cours de la reproduction nucléaire. Cette division permet la transmission égale, qualitative et quantitative, de la chromatine, dans les générations nucléaires successives du *soma* ou corps végétatif, d'où son nom de caryocinèse ou mitose *somatique*. Les divisions nucléaires réductrices qui amènent, dans la lignée reproductrice, la diminution de moitié du nombre des chromosomes ne sont, comme nous le verrons, que des mitoses modifiées.

Les mitoses somatiques se succèdent, à une cadence rapide, dans tous les tissus jeunes, dans les méristèmes, au cours de l'édification des organes. L'examen d'une coupe dans une extrémité de racine permet donc, en général, d'observer des noyaux aux divers stades du cycle mitotique ; or ces stades se succèdent d'une manière continue, mais, pour la commodité de la description, il a été convenu, depuis fort longtemps, d'établir dans ce cycle

(1) Il résulte d'une controverse entre Ed. VAN BENEDEN et L. GUIGNARD, au cours de l'année 1889, que FLEMMING et GUIGNARD ont découvert, en 1883, le dédoublement des chromosomes dans la division nucléaire, l'un chez les Animaux, l'autre chez les Végétaux.



certaines subdivisions qui ont reçu les noms de *prophase*, *métaphase*, *anaphase* et *télophase* (STRASBURGER, 1884 ; HEIDENHAIN, 1894). D'autre part, entre la télophase et la prophase de la division suivante, le noyau reprend une structure assez semblable à celle d'un noyau au repos proprement dit : c'est la période dite de l'*intercinèse*, ou de l'*interphase* ou de l'*intermitose* (MALVESIN, 1946).

## I. — DESCRIPTION GÉNÉRALE DE LA MITOSE DANS LE TYPE NUCLÉAIRE DES LILIACÉES (fig. 73)

Il est avantageux de décrire tout d'abord la mitose somatique en prenant pour type les noyaux à grands chromosomes tels que ceux des Liliacées (*Trillium*, *Paris*, *Allium*, Jacinthes, Fritillaires, etc.), ou d'autres familles (*Tradescantia*, *Vicia Faba*, *Podophyllum peltatum*, etc.). Les noyaux de ces plantes, par leurs dimensions, constituent des objets de choix dans l'étude du cycle mitotique ; aussi les descriptions classiques de mitoses chez les Végétaux sont-elles toujours plus ou moins basées sur un petit nombre de ces plantes qui ont été reconnues particulièrement favorables comme dans les travaux de MARTENS (1922-25), de SHARP (1929), de DARLINGTON (1935), de MENSINKAI (1939) qui peuvent servir de point de départ pour une description générale du phénomène mitotique. Après avoir donné ce schéma d'ensemble, nous verrons dans quelle mesure les recherches les plus récentes ont permis d'apporter des précisions et d'effectuer certains progrès. Il faut reconnaître d'ailleurs que, depuis une dizaine d'années, les travaux sur la mitose se limitent le plus souvent à l'étude d'une période particulière de la division, ou à la solution d'un problème volontairement restreint, ce qui s'explique, car on peut admettre que les grandes lignes du cycle mitotique sont maintenant suffisamment connues. Par contre il reste encore beaucoup à faire du côté des plantes à petits chromosomes ou à noyaux d'un type différent ou nouveau. Le point de vue morphologique dans ces études, sans avoir perdu de son importance, se trouve d'autre part, aujourd'hui, largement dépassé assez souvent par des préoccupations concernant la physiologie ou la mécanique des déplacements chromosomiques au cours de la cinèse. Dans ce courant de recherches s'inscrivent les noms de BELAR et de ses disciples, de DARLINGTON et de son école, des cytologistes japonais (KUWADA, etc.) et américains (NEBEL).

Au cours de la mitose un problème fondamental a toujours été celui de la permanence, sous une forme ou sous une autre, de l'élément chromosomique dans l'intervalle entre deux divisions. Dans l'impossibilité où l'on a été longtemps, et où l'on est encore d'ailleurs assez souvent, d'envisager une continuité fondée sur des images cytologiques, on a fait appel à des preuves indirectes, ou d'un ordre particulier, comme dans les travaux de BOVERI sur le genre *Ascaris*. Une théorie qui a bénéficié autrefois d'une certaine faveur, celle de l'*alvéolation*, et qui a trouvé son expression dans les travaux de l'école de Louvain (GRÉGOIRE, DE LITARDIÈRE), rendait compte imparfai-



tement de cette persistance par une série de transformations qui incorporeraient les chromosomes au réseau généralement reconnu dans le noyau au repos. Ces vues sont à peu près abandonnées aujourd'hui, et la pérennité des chromosomes dans le cycle nucléaire mitotique est attribuée désormais,

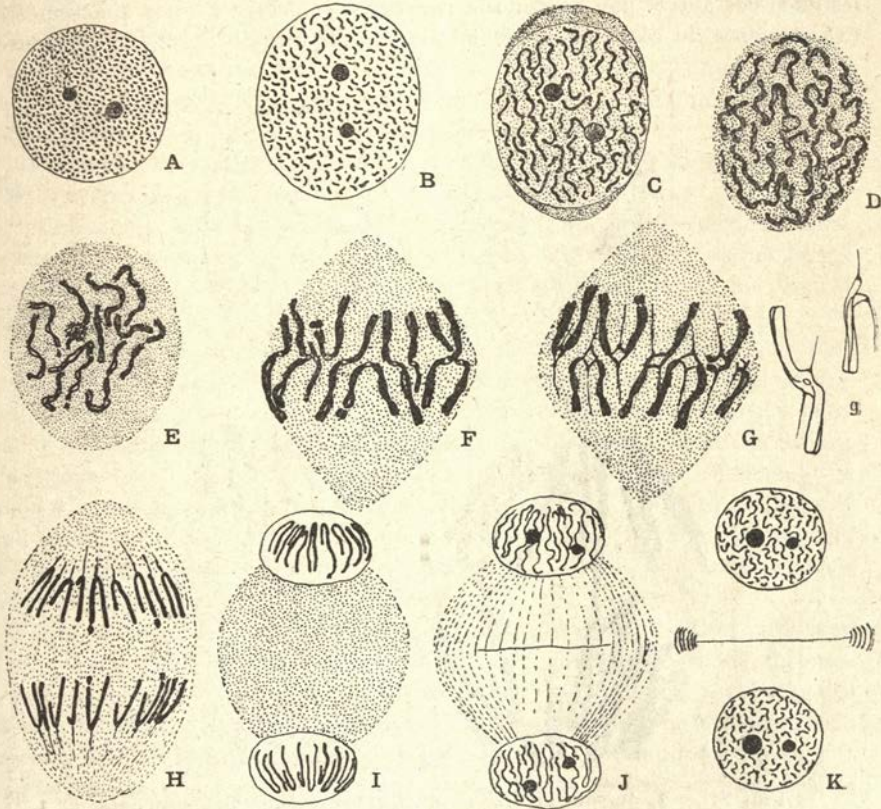


FIG. 73. — Schéma d'ensemble de la mitose dans une plante à grands chromosomes : A, intermitose ; B, C, D, E, prophases ; E, fin de prophase ou métacinèse ; F, métaphase ; G, début d'anaphase ; H, anaphase ; I, J, K, télophases. La région d'insertion est visible le long du chromosome à la métacinèse et surtout à la métaphase comme une partie plus claire ; en g, sont représentés deux chromosomes au début de l'anaphase, l'un à insertion médiane, l'autre à insertion terminale ; à la télophase noter l'apparition des nucléoles, la formation de la plaque cellulaire (J), les bourrelets membranogènes (K). N. B. Le fuseau, dans les figures F, G, H, I, a été représenté par un pointillé, bien qu'il se montre fréquemment fibrillaire après fixation.

par la plupart des cytologistes, à un constituant fondamental de ces mêmes chromosomes, l'élément chromonématique dont l'évolution est suivie à toutes les phases de la cinèse. Nous commencerons par donner une description générale de la mitose, indépendamment de toute interprétation théorique, quitte à revenir ultérieurement sur la notion de chromonéma.



La prophase débute, dans le noyau qui s'apprête à se diviser, par un gonflement, dû sans doute à une hydratation de la caryolymphe. L'augmentation de volume du noyau est donc le premier symptôme d'une entrée en mitose. Le noyau, qui présentait un réseau très dense à l'état de repos (fig. 73, A), se modifie de telle sorte que des parties du réseau se séparent les unes des autres par suite de la rupture de certaines fines anastomoses. Ces éléments du réseau, dès qu'ils ont acquis une certaine indépendance,

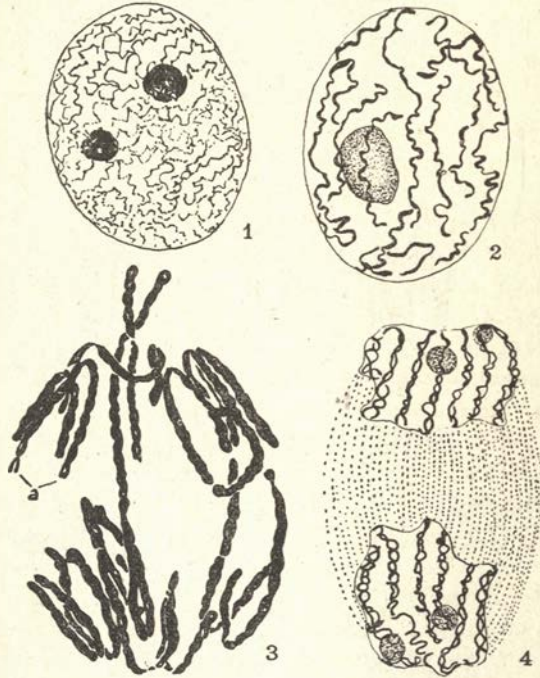


FIG. 74. — 1, noyau au repos d'*Allium ascalonicum* paraissant constitué par des filaments granuleux entremêlés plutôt que par un réseau; 2, jeune prophase montrant des filaments spiralés très allongés; 3, chromosomes à l'anaphase ayant une apparence moniliforme due à l'enroulement spiral de deux chromatides; remarquer la dualité des extrémités de certains chromosomes; 4, télophase montrant nettement la double structure spirale des chromosomes à ce stade (D'après KOSHV, 1933)  $\times 3.400$ .

montrent le caractère de filaments très fins, sinueux, ou même parfois spiralés, qui sont les chromosomes prophasiques. Ces ébauches chromosomiques, à ce stade de filaments très longs, minces et entremêlés, ont reçu le nom de *dolichonemas* (KÖRPERICH, 1930) (fig. 74, 2).

La prophase consiste donc essentiellement dans l'apparition de chromosomes aux dépens d'un réticulum de chromatine, où les chromosomes avaient visiblement perdu leur individualité et où il n'était même plus possible d'assigner à chacun d'eux un territoire déterminé dans le noyau. Les chromosomes prophasiques sont, au début, eux-mêmes assez mal délimités : étant



très longs et courbés dans divers sens, souvent à angles aigus et parfois emmêlés en une sorte de peloton, leur ensemble a pu être considéré autrefois comme un filament continu ou *spirème*, filament qui se découperait ensuite transversalement en chromosomes distincts. Ce stade spirème résulte d'une fausse apparence et il ne semble pas avoir d'existence réelle.

Or, à un certain moment de la prophase, parfois dès le début, les chromosomes longs et fins apparaissent fissurés longitudinalement, de sorte que le noyau, à ce stade, est parcouru par de longs éléments chromatiques composés de deux filaments disposés parallèlement côte à côte, ou, plus souvent, comme tordus ensemble en une spire relâchée (1).

Les chromosomes, durant la prophase, subissent ensuite un raccourcissement progressif accompagné d'un épaissement; en même temps leur caractère chromatique s'accroît; leur structure propre devient ainsi moins apparente et même leur caractère d'éléments doubles, fissurés longitudinalement, peut s'obscurcir et devenir indistinct parfois en fin de prophase.

La fin de la période prophasique se signale par la présence de chromosomes nettement plus courts et pouvant dès lors être reconnus et distingués les uns des autres par leurs caractères individuels; ils sont souvent constitués alors par deux filaments (*chromatides*) lâchement tordus ensemble (enroulement « relationnel » ou réciproque); mais, ce qui caractérise plus spécialement ce stade c'est, d'une part, la disparition de la membrane nucléaire et l'apparition d'une formation nouvelle le *fuseau achromatique* (fig. 73), d'autre part la disparition du, ou des nucléoles, dont la taille avait jusque-là diminuée progressivement au cours de la prophase.

Avant la disparition de la membrane nucléaire et l'apparition du fuseau il est possible déjà de constater une orientation générale des anses chromosomiques suivant le grand axe nucléaire. MARTENS (1929), qui a observé ce fait sur le vivant, l'attribue à une *tension bipolaire* se manifestant au sein du suc nucléaire. Par ce phénomène, les portions chromosomiques qui occupent l'équateur du fuseau, « perdent leurs sinuosités et deviennent plus droites et plus strictement parallèles ».

Le fuseau achromatique est une figure caractéristique de la métaphase et de l'anaphase; comme son nom l'indique, il s'agit d'une formation dépourvue d'affinités pour les colorants. Son apparition, en fin de prophase, débute généralement par deux sortes de capuchons, dites *calottes polaires* (fig. 75), situées en deux points opposés du noyau en division. Lorsque la membrane disparaît le fuseau se complète en s'étendant au travers de la région occupée par les chromosomes, prenant ainsi la forme d'une sorte de tonnelet. Les chromosomes, qui jusqu'alors se trouvaient dispersés, se rapprochent les uns des autres pour se disposer à l'équateur du fuseau, déterminant par leur présence une figure caractéristique qui mérite assez souvent

(1) Cette torsion a été considérée comme caractéristique, dans la théorie chromonématique que nous exposerons plus loin, sous le nom de *spirale résiduelle* (voir p. 224 et seq.); elle représenterait un héritage de l'enroulement existant précédemment à la télophase, d'où son nom; en ce sens, la prophase continue, au moins pour une part, la télophase.



le nom de *plaque équatoriale*. Ce stade correspond à la métaphase et le stade qui précède immédiatement la métaphase, alors que les chromosomes sont encore en peloton, reçoit le nom de *métacinèse*, ou de *prémétaphase* : c'est encore la période dite de « tassement équatorial » (1).

Les chromosomes métaphasiques (fig. 76) peuvent être contenus tout entiers dans le plan équatorial (auquel cas leur ensemble constitue bien une



FIG. 75. — Noyau prophasique de *Hyacinthus* montrant les calottes polaires, d'après ROBYNS (fix. et color.).

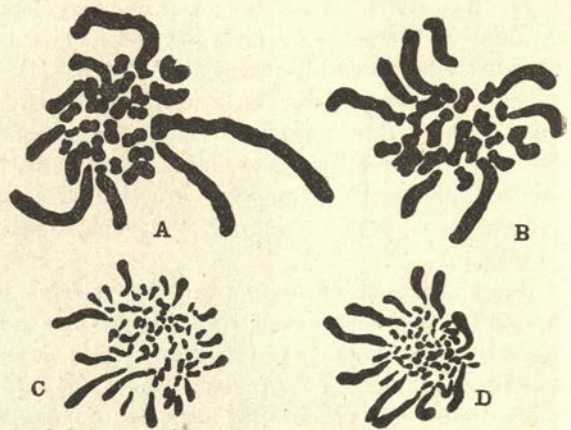


FIG. 76. — Groupes de chromosomes anaphasiques de tailles très inégales chez deux Liliacées, l'*Eucomis undulata* (A et B) et le *Beschorneria yuccoides* (C et D) (D'après M<sup>me</sup> J. KÆRPERICH, 1930).

sorte de plaque) ou, le plus souvent, surtout s'il s'agit de chromosomes allongés, ils touchent seulement à ce plan par un point déterminé qui peut se trouver par exemple vers leur extrémité, ou bien encore dans le voisinage de leur région médiane ; ce point correspond à une région bien définie du chromosome, comme nous le verrons plus loin ; le reste du corps chromosomique s'étend d'un côté ou de l'autre du plan équatorial ; toutefois il demeure au sein de la substance fusoriale et ne s'en écarte pas, comme certaines figures trop schématiques qui ont été données de ce stade tendraient à le faire croire.

Les chromosomes métaphasiques sont généralement très chromatiques, de sorte qu'à moins de traitement spécial on ne leur reconnaît aucune structure ; ils apparaissent à ce moment fissurés dans le sens longitudinal et les deux moitiés, si elles sont situées dans le plan équatorial, sont exactement superposées. C'est à ce stade métaphasique qu'il est le plus facile de compter les chromosomes dans une vue polaire de la plaque équatoriale ; l'arrange-

(1) Un caractère du noyau en fin de prophase, surtout dans les cellules allongées, est le changement de forme dans le sens de l'allongement qui lui fait prendre l'aspect d'un fuseau aux extrémités amincies, en relation parfois avec des fibrilles cytoplasmiques (fibrilles préfusoriales). Cet allongement du noyau peut être acquis dès les premières manifestations prophasiques, dans les cellules étroites.



ment des chromosomes les uns par rapport aux autres s'y montre, en général, tout à fait quelconque et M. NAWASCHIN (1936) a montré que les chromosomes, dans une plaque équatoriale, étaient disposés au hasard les uns par rapport aux autres et non groupés par paires homologues, comme certains auteurs ont cru l'observer parfois (observations sur les *Crepis*, confirmées par SCHAEDE, 1937, sur le *Galtonia candicans*) (1).

Le début de l'anaphase est marqué par la séparation des deux moitiés chromosomiques (*chromatides*), qui se détachent l'une de l'autre tout d'abord

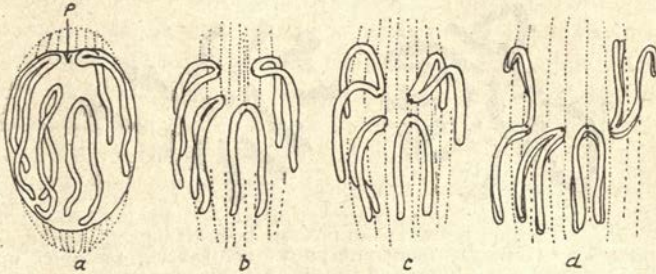


Fig. 77. — Schéma de la métacinèse : a, apparition des calottes polaires ; b, les chromosomes, dont les régions d'insertion étaient tournées vers le pôle (p), émigrent vers la région équatoriale ; c, le stade métaphasique est atteint (D'après BELAR, 1930).

au niveau de leur région d'insertion sur le fuseau. Cette séparation s'accroît et, lorsqu'elle est totale, chaque chromatide, qui est devenue un chromosome-fils, gagne respectivement les pôles opposés ; chacune d'elles, pendant cette migration, paraît réunie au pôle fusorial par un filament achromatique qui prend appui sur cette partie du chromosome dont nous avons déjà reconnu l'existence en plaque équatoriale et qu'on peut appeler la *région d'insertion* au fuseau. Ces sortes de fibrilles, déjà présentes à la métaphase, se manifestent d'une manière plus apparente à l'anaphase, donnant au fuseau un aspect strié caractéristique, surtout avec certains fixateurs (fig. 77, C).

Le point d'attache des fibrilles achromatiques, à la métaphase et à l'anaphase, suit des règles très précises qui sont toujours les mêmes pour un chromosome donné : tantôt cette région est médiane et le chromosome semble attiré en son milieu, tantôt cette région est terminale ou subterminale (fig. 73). De ces différents modes résultent des figures différentes des chromosomes filamenteux, au cours de cette partie de l'anaphase qu'on appelle parfois l'*ascension polaire*, et pendant laquelle les chromosomes-fils sont orientés et dirigés vers les pôles fusoriaux.

Le point d'union d'un chromosome avec l'équateur du fuseau (qui coïn-

(1) On connaît cependant des exemples exceptionnels de chromosomes somatiques régulièrement associés par paires homologues. Ce phénomène constitue ce qu'on appelle « l'appariement somatique », observé particulièrement chez les Diptères. En outre, dans les plaques métaphasiques groupant des chromosomes de tailles très différentes, les petits chromosomes sont généralement groupés au centre (fig. 78).



cide avec le point d'attache des fibrilles anaphasiques) est souvent marqué par une constriction, dite *constriction d'insertion*, et, dans certains cas, par la présence d'un corpuscule colorable très petit. Ce rétrécissement et ce grain chromatique marquent l'emplacement du *centromère* ou *kinétochore* sur lequel des travaux récents ont attiré l'attention (1). L'anaphase débute par la division de ce corpuscule dont le rôle semble particulièrement important (fig. 73).

La télophase (fig. 73 et 74, 4) commence lorsque les chromosomes, arrivés

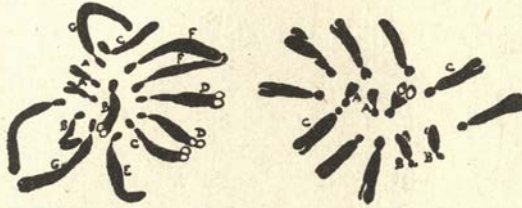


Fig. 78. — Plaques métaphasiques dans la racine de *Ercmurus spectabilis* (Liliacée) montrant pour quelques chromosomes un appariement somatique.  $\times 2.500$  (D'après UPCOTT, 1936).

aux pôles, se rapprochent les uns des autres et subissent diverses transformations qui conduisent à la reconstitution de deux noyaux-fils. Il se produit d'abord ce qu'on appelle le *tassement polaire* (GRÉGOIRE et WYGAERTS, 1903), phénomène de mise en contact des chromosomes, suivi bientôt de leur éloignement (2); quant à l'évolution des chromosomes eux-mêmes elle a été souvent décrite comme une sorte de creusement, d'alvéolisation de leur substance qui, jointe à la formation d'anastomoses entre les différents chromosomes, reconstitue un réseau nucléaire complexe (réseau de réseau). Il semble qu'en réalité, ce qui se passe est, dans ses grandes lignes, l'inverse des phénomènes prophasiques; c'est-à-dire que les chromosomes perdent peu à peu leur chromaticité et laissent voir à leur intérieur les filaments chromatiques minces qui forment leurs constituants essentiels (fig. 73). La caryolymphe reparaît, ainsi que les nucléoles, et la membrane nucléaire se reforme. Les filaments chromatiques se déroulent et s'unissent par des anastomoses pour reconstituer un réseau. Par suite de la réapparition de la caryolymphe et du gonflement qui en résulte, les noyaux-fils se gonflent et reprennent peu à peu le volume primitif. Le noyau passe dans l'interphase. En somme, si l'on s'en tient aux grands traits du phénomène, la télophase nous fait assister à une sorte de désintégration du matériel chromosomique (*catachromase*) qui s'oppose à la phase constructive de la prophase (*anachro-*

(1) Le terme de *kinétochore* a été proposé par SHARP (1935); cette même région a été appelée *centromère* par DARLINGTON (1935). Une discussion s'est engagée entre plusieurs cytologistes au sujet de l'expression la plus convenable. Il semble que le terme de *centromère* soit préférable, car il a l'avantage de rappeler le mot de centrosome, corpuscule à rôle cinétique très comparable et antagoniste.

(2) Certains auteurs ont considéré le tassement polaire comme une structure artificielle. Il est certain que ce phénomène est plus ou moins accentué, mais sa réalité a été prouvée par des observations vitales (MARTENS, 1926).



*mase*). Les deux termes que nous venons de citer soulignent le fait d'une augmentation de la chromaticité dans un cas et de sa diminution dans l'autre. Ces variations sont en relation avec la teneur en acides nucléiques qui, après avoir augmenté régulièrement au cours de la prophase, diminue symétriquement pendant la télophase.

Quant à l'interphase, encore nommée l'*intermitose*, elle ne correspond pas à une période de la division comparable aux autres : ce n'est en somme que le point de rencontre entre la fin de la télophase et le début de la prophase, dans une succession de divisions rapides comme c'est la règle dans les méristèmes. Les cytologistes distinguent en général, pour cette raison, les noyaux interphasiques des noyaux au repos proprement dits. Ils ont d'ailleurs encore une autre raison de le faire, car les noyaux interphasiques, dérivant de noyaux télophasiques polarisés, c'est-à-dire dont les régions d'insertions chromosomiques sont toutes situées d'un même côté du pourtour nucléaire, conservent ordinairement leur orientation caractéristique (c'est là l'origine des noyaux à chromatine polarisée ou *Kappenkerne*, dont nous avons déjà parlé). En outre, dans les noyaux prophasiques qui leur font suite, il sera possible, assez souvent encore, d'observer une orientation des chromosomes en direction de l'ancien pôle télophasique. Cette persistance de l'orientation des chromosomes, à l'intérieur du noyau, depuis la télophase jusqu'à la prophase, en passant par l'interphase, est une preuve, souvent indiquée, de la permanence des chromosomes à travers le cycle mitotique.

Finalement, si nous voulons résumer les principaux mouvements qui affectent les chromosomes au cours de la mitose, nous sommes conduit à distinguer tout d'abord les déplacements complexes qui les amènent à se disposer en une plaque équatoriale au stade de la métaphase et ceux, plus frappants peut-être, mais plus simples, qui leur succèdent pour les conduire en direction des pôles. Pour analyser ces mouvements il paraît avantageux de les décomposer dans les phénomènes suivants, reliés les uns aux autres et qui ont reçu des noms spéciaux ; c'est ainsi qu'on parle, suivant la terminologie de DARLINGTON, de *congression*, pour le déplacement qui amène les centromères à se disposer à égale distance des pôles à l'équateur du fuseau ; d'*orientation* pour le mouvement qui dispose les centromères-fils à l'opposé l'un de l'autre par rapport aux pôles de la figure achromatique ; enfin, sous le nom de *distribution*, on peut entendre la dispersion et l'étalement côte à côte et à peu près régulièrement, des chromosomes et de leurs centromères en plaque équatoriale. Après la métaphase, enfin, viennent la dissociation dicentrique des chromatides, l'ascension polaire des chromosomes-fils et le tassement polaire suivi d'un écartement télophasique.

La division nucléaire que nous venons de décrire correspond à une caryocinèse dans une cellule végétale : dans ses grandes lignes elle pourrait s'appliquer à une cellule de Métazoaire, ce qui atteste l'unité des phénomènes cellulaires dans les deux Règnes ; cependant nous ferons observer que les mitoses, dans les cellules somatiques des Métazoaires, ont lieu généralement avec le concours de centrosomes (divisions dites, pour cette raison, *amphiatrales*, par opposition aux divisions *anastrales* des Végétaux) ; en outre, les



mitoses dans la cellule animale sont caractérisées par la position centrale du fuseau et par la disposition des chromosomes qui, à la métaphase, forment, non pas une plaque, mais une couronne équatoriale. Ces différences, on le voit, sont assez secondaires et elles ne modifient en rien les caractères essentiels de la caryocinèse sur lesquels nous allons revenir maintenant pour les analyser de plus près.

## II. — ÉTUDE PARTICULIÈRE DE LA MITOSE

La description que nous venons de faire est en effet assez schématique. Dans le détail apparaissent de nombreux points qui auraient besoin d'être précisés ou qui font l'objet de controverses. C'est le cas notamment du clivage longitudinal des chromosomes, qui se manifeste ordinairement d'une manière nette au cours de la prophase, mais qui parfois aussi ne peut pas être reconnu, sinon tout à fait en fin de prophase, ou même seulement à la métaphase ; il arrive d'ailleurs que la dualité des chromosomes se montre clairement au début de la prophase, puis devienne indistincte peu avant la métaphase (1). Le moment exact de ce clivage est encore matière à discussion, certains auteurs admettant un clivage précoce effectué à la télophase ou même à la métaphase ou à la prophase de la division précédente (2).

Cette idée est d'ailleurs en relation étroite avec la théorie du *chromonéma* que nous exposerons plus loin.

### a) Le fuseau achromatique.

La nature du fuseau achromatique, sa structure et la réalité de ses fibrilles donnent lieu également à diverses interprétations : les cytologistes sont d'accord en général pour attribuer, dans une large mesure, à la caryolymphe la genèse de la substance fusoriale, ou plus exactement on admet que la substance fusoriale et la caryolymphe ne sont qu'une seule et même substance. Les calottes polaires, par lesquelles débute souvent le fuseau, ne seraient que de la caryolymphe ayant filtré au travers de la membrane nucléaire au moment où le noyau se contracte dans cette région ; ainsi se créerait un espace correspondant à l'emplacement primitif du noyau et où

(1) Les fixateurs dont l'action est gonflante, comme le picroformol de Bouin, provoquent souvent l'oblitération de la fente de clivage, rendant ainsi impossible la distinction des chromatides.

(2) KUWADA et NAKAMURA (1933-34), DARLINGTON (1937), admettent que le clivage a lieu pendant l'interphase (mais pour les premiers auteurs ce serait l'interphase de la division précédente). Certains même, comme GOODSPEED, UBER et AVERY (1935) et surtout NEBEL (1939), pensent que le clivage se produirait trois cycles mitotiques avant que la séparation des chromatides ne devienne effective. Il semblerait d'autre part assez naturel que le clivage se produisit pendant la période du plus grand allongement des chromosomes, c'est-à-dire pendant l'interphase ; mais on tend à penser aujourd'hui que la métaphase réalise les conditions les plus favorables par suite de l'abondance des acides nucléiques à ce stade.



s'accumulerait la substance fusoriale. Cette description résulte principalement des travaux de ROBYNS (1924-29), sur les *Hyacinthus*, confirmés par MARTENS (1929) sur le *Tradescantia* et par d'autres cytologistes ; mais on ne saurait en conclure que ce schéma de la formation du fuseau achromatique s'applique à tous les cas de mitose ; en particulier les calottes polaires ne s'observent pas dans les microsporocytes. L'idée exprimée par ROBYNS (p. 434) que le fuseau normal ne saurait apparaître dans les mitoses soma-

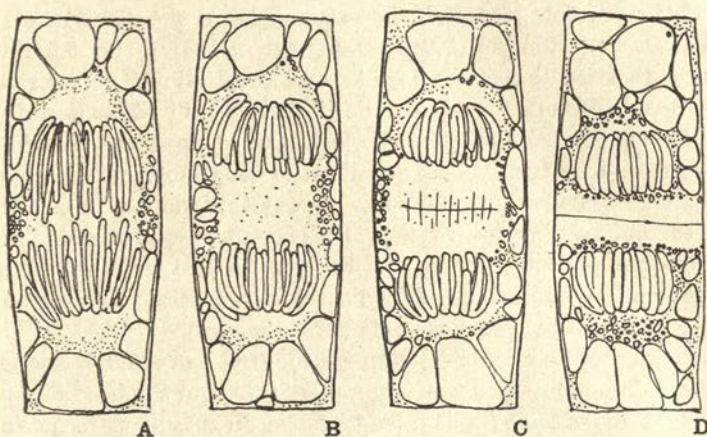


FIG. 79. — La mitose observée *in vivo* dans les poils staminaux de *Tradescantia virginica* ; les stades figurés vont de l'anaphase (A, B, C) à la télophase (D) ; remarquer l'absence de fibrilles fusoriales, sauf en C où se montre la plaque cellulaire (D'après BELAR, 1930).

tiques sans être précédé par un stade de calotte polaire ne se vérifie pas d'une manière générale dans l'étude des méristèmes. Quoiqu'il en soit, la substance du fuseau paraît bien être, pour une large part, d'origine nucléaire et, suivant toute probabilité, elle serait constituée par l'enchyème nucléaire plus ou moins modifié au contact du cytoplasme. Pour éviter l'emploi de deux termes différents, KÆRPERICH (1930) a même proposé la dénomination commune de *substance parachromosomique*.

La substance fusoriale n'a pas évidemment un cycle fermé, car, en télophase, au moment de la reconstitution des noyaux-fils, il en reste une partie qui joue un rôle, semble-t-il, dans l'élargissement du fuseau et qui finit par disparaître sans avoir été utilisée dans les nouveaux noyaux. Le *phragmoplaste*, ou partie médiane élargie du fuseau, serait cependant, pour certains auteurs (BECKER, 1938), un produit cytoplasmique (Voir à ce sujet p. 514). D'après WADA (1932-35), le fuseau se composerait d'une substance fibrillaire et d'une substance interfibrillaire : la première seule entrerait dans la constitution des noyaux-fils dont elle formerait la caryolymphe, la seconde formerait le phragmoplaste. CONARD (1939) distingue également, dans le fuseau, une partie correspondant à la caryolymphe et une partie correspondant à ce qu'il nomme « l'appareil lamellaire » et qui serait d'origine cytoplasmique. Il est certain d'ailleurs que le fuseau se transforme constamment



au cours de la mitose et qu'il est nécessaire de faire le départ entre le fuseau, tel qu'on l'observe à la métaphase, celui qui est constitué à l'anaphase et enfin celui qui subsiste à la télophase (1).

On a souvent discuté au sujet de l'aspect strié, fibrillaire, du fuseau achromatique, car, dans l'observation vitale, l'apparence de cette figure fusoriale est homogène (ROBYNS, 1929 ; MARTENS, 1929) (fig. 79) ; on a donc certaines raisons de penser que les fibres du fuseau seraient, au moins en partie, produites sous l'action des fixateurs et représenteraient une structure artificielle. Cette structure, toutefois, ne serait pas sans signification et, d'après BELAR (1927-28), ROBYNS (1929), DARLINGTON (1937), elle traduirait une structure préexistante orientée dans le sens longitudinal. On pourrait penser à des sortes de canaux, séparés par des intervalles d'hydratation différente. Il semble bien prouvé d'ailleurs que le fuseau se contracte plus énergiquement dans le sens transversal que dans le sens longitudinal, sous l'effet déshydratant des fixateurs. Le fuseau présente donc des propriétés différentes, suivant les directions, vis-à-vis des agents susceptibles de l'imbiber : il possède une anisotropie de gonflement. Au lieu de fibrilles, certains observent plutôt des lamelles dont l'ensemble constitue « l'appareil lamellaire » (CONARD 1939, dans l'exemple des *Spirogyra*).

Les expériences de microdissection ont montré, par ailleurs, que le fuseau était formé d'une matière assez dense, résistante, qui s'oppose à la pénétration facile d'une aiguille ; mais la consistance du fuseau varie notablement au cours de la division. Ces expériences ne s'opposent pas d'ailleurs à l'existence d'une structure fibrillaire, au moins dans la région polaire du fuseau, comme l'admet WADA (1935). L'ascension polaire anaphasique des chromosomes s'accompagnerait d'une liquéfaction progressive de la région médiane du fuseau. L'existence de ces changements physico-chimiques de la substance fusoriale, au cours de la mitose, sont encore mis en évidence autrement dans les observations de W. J. SCHMIDT (1939) en lumière polarisée. D'après cet auteur, les fibres du fuseau ont une réalité que souligne leur caractère biréfringent ; ce seraient des « fibres protéiques » biréfringentes. Par contre le corps intermédiaire qui se développe pendant l'éloignement des groupes anaphasiques (fibres interzonales) aurait une origine tout autre que celle des fibres fusoriales en raison de son absence de toute biréfringence.

En résumé la figure achromatique de la mitose varie dans sa constitution au cours de la cinèse ; des éléments différents prennent part à sa formation et lui donnent un caractère hétérogène (fig. 80), bien que la plus grande partie de sa substance soit de nature nucléaire et dérive de la caryolymphe.

L'intérêt des études récentes sur le fuseau nucléaire tient au rôle qui lui est attribué par beaucoup d'auteurs dans les mouvements anaphasiques des chromosomes (voir à ce sujet BELAR, 1929). WADA (1935) admet encore récemment que les chromosomes anaphasiques sont entraînés par la con-

(1) Dans les divisions spermatocytaires des Insectes, des restes du fuseau peuvent persister sous forme de faisceaux de fibrilles. Rattachées aux centrosomes d'une part et aux chromosomes de l'autre, ces fibrilles constituent le *nucléofusome* d'HIRSCHLER (1932) (cf. p. 294).



traction de fibrilles fusoriales. On pense aujourd'hui qu'il est nécessaire de faire intervenir, non seulement le fuseau, mais surtout les mouvements et les attractions propres des chromosomes et la répulsion réciproque des centromères. Le fuseau se comporterait plutôt comme un guide que comme un élément actif de la mécanique chromosomique, mais c'est un guide indispensable, car, en l'absence de fuseau orienté, les chromosomes demeurent sur

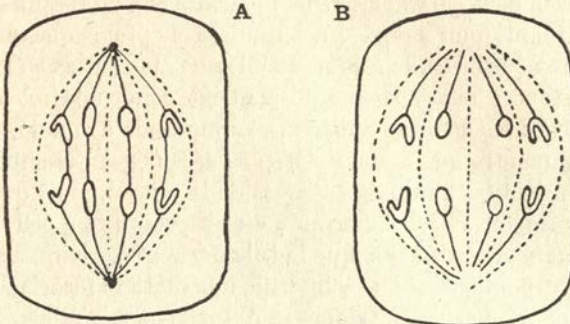


FIG. 80. — Comparaison entre les formations fusoriales anaphasiques dans la cellule animale (A) et dans la cellule végétale (B).

place (mitoses colchiciniques, voir p. 201) et toute la cinèse s'en trouve modifiée. Nous reviendrons plus loin sur le rôle du fuseau dans le mécanisme de la mitose.

#### b) Le nucléole et son comportement.

Le rôle du nucléole (ou des nucléoles), au cours de la mitose, est encore très problématique : leur disparition au cours de la prophase et leur réapparition en télophase ont conduit beaucoup d'auteurs à y voir des éléments de nature trophique, dont la substance constituerait une sorte de réserve utilisée au cours de la division. Cette utilisation pourrait être plutôt d'ordre énergétique que d'ordre substantiel, car il est difficile d'admettre que la substance nucléolaire puisse être utilisée directement pour l'élaboration des matériaux chromosomiques, comme certains auteurs l'ont soutenu à diverses reprises. Les images où l'on a décrit la substance nucléolaire « s'écoulant » sur les chromosomes pour contribuer à leur formation, ou s'incorporant au spirème à la prophase (VAN CAMP, 1924 ; ZIRKLE, 1931, etc.) sont très probablement cytologiquement exactes, mais elles ne doivent pas être interprétées sans doute d'une manière aussi simple, et comme une preuve d'un passage ou d'un échange direct de substance entre chromosomes et nucléoles. Les rapports peuvent être, certes, topographiquement très étroits entre nucléoles ou substance nucléolaire et chromosomes, surtout chez les Organismes inférieurs (voir chap. VII, p. 266) et c'est pour des cas de ce genre qu'on a créé le terme de « nucléole de chromatine » ou de *caryosome* ; mais



les études précises ont toujours montré que l'expression était impropre et que les nucléoles, prétendus chromatiniens, résultaient d'un enrobage momentané de la chromatine par la substance nucléolaire, ou bien encore d'une confusion des chromosomes avec la masse nucléolaire très dilatée, au sein de laquelle ils se trouvent comme masqués.

Il est d'ailleurs malaisé de savoir quel genre de transformations subit le nucléole au moment de sa disparition, et si, par exemple il est seulement dispersé au sein de la caryolymphe ou bien entièrement désintégré et ramené à des constituants plus simples. Les méthodes cytologiques habituelles ne peuvent guère nous instruire à ce sujet: elles ne mettent en effet en évidence que les substances nucléolaires suffisamment condensées et agglomérées. L'évolution chez les Plantes Supérieures, que nous avons ici particulièrement en vue, montre que le nucléole, en se désagrégeant, semble fournir des matériaux protéidiques utilisés au cours de la mitose, mais qu'il ne contribue pas directement, ni à l'élaboration du réticulum, ni à celle des chromosomes; il paraît plus probable que la substance nucléolaire, avant la métaphase, est incorporée, au moins en partie, à la matière fusoriale, puis qu'elle s'en dégage de nouveau à la télophase. Actuellement, d'ailleurs, la tendance serait plutôt d'interpréter les rapports indéniables entre chromosomes et nucléoles dans le sens d'une élaboration de ces derniers par les chromosomes, mais cette opinion n'est peut-être pas mieux fondée que la précédente (voir à ce sujet p. 215).

Le cycle nucléolaire est d'ailleurs très variable, surtout chez les Protistes (voir p. 266); il l'est aussi, dans une certaine mesure chez les Métaphytes et chez les Métazoaires; en outre les formations nucléolaires ne sont pas toujours homologables: c'est ainsi que CHATTON et O. TUZET, dans la spermatogénèse des Lombriciens, sont amenés à distinguer des « nucléoles vrais » et des *paranucléoles*. Les premiers seuls sont permanents (voir p. 218).

En fait, au cours de la mitose, le nucléole disparaît assez souvent, juste avant la métaphase, pour reparaitre ensuite à la télophase, mais cette disparition des nucléoles peut se faire plus ou moins tôt et elle peut être plus ou moins brusque: c'est ainsi que, chez beaucoup de plantes, on a décrit le nucléole conservé à la métaphase et se divisant à l'anaphase très irrégulièrement; on peut trouver, à ce stade de la séparation des chromosomes, le nucléole encore très chromatique, en forme de larme ou bien en forme d'haltère produisant deux parties inégales. La persistance du nucléole à la métaphase, et sa division en même temps que les chromosomes, semble plus particulièrement être le fait des noyaux à gros nucléole et à petits chromosomes (fig. 81). En dehors des observations déjà anciennes de NEMEC, MARTINS MANO, LUNDEGARDH, celles plus récentes de GHIMPU (1930) sur les *Acacia*, de GAUVAUDAN et divers collaborateurs (1935) sur les *Phaseolus* et l'*Aesculus Hippocastanum*, ont montré le comportement de ces nucléoles particuliers. Chez les Acacias non australiens, d'après GHIMPU, le nucléole se diviserait assez régulièrement à la mitose, donnant deux globules nucléolaires dirigés respectivement vers chacun des pôles. Le nucléole ne disparaîtrait donc à aucun moment et il aurait ainsi un cycle fermé; cependant sa



taille est fortement réduite à l'anaphase. DE LITARDIÈRE, cependant (1935), n'a pas observé (chez *Lupinus polyphyllus*) que le nucléole puisse reconstituer directement le nucléole du noyau-fils. Chez diverses plantes à gros nucléoles (Courge, Haricot, Lupin) nous avons observé assez souvent (P. DANGEARD, 1937) le nucléole conservé à la métaphase, et même se divisant inégalement pendant l'anaphase, mais ensuite il y a toujours, d'après nous, disparition totale avant la reconstitution télophasique. On peut admettre que, très généralement, il en est ainsi et que le nucléole, même quand son existence se prolonge plus ou moins longtemps, finit par dispa-

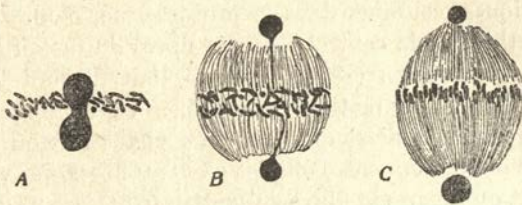


FIG. 81. — Stades de la division du nucléole à la métaphase et à l'anaphase d'après ΓΗΜΡΥ. A, plaque équatoriale d'*Acacia horrida*; B, anaphase; C, nucléoles occupant les pôles de la figure mitotique chez l'*Acacia Farnesiana*.

raitre complètement au cours de l'anaphase, pour reparaitre au cours de la télophase sous forme de gouttelettes en relation ou non avec des chromosomes déterminés. Nous discuterons plus loin (voir p. 215) du rôle attribué à certains chromosomes dans l'élaboration des nucléoles. Assez souvent la substance nucléolaire apparaît à la télophase en plusieurs régions différentes; puis, les petits nucléoles ainsi formés fusionnent ensemble pour donner un gros nucléole unique dans le noyau interphasique.

### c) Durée de la mitose.

La durée de la mitose ne peut être mesurée qu'au moyen d'observations vitales : chez les Végétaux, les poils staminaux de *Tradescantia* constituent un objet classique pour l'étude de la mitose sur le vivant ; on y a trouvé que la mitose s'effectuait en 75 minutes à la température de 25° et en 135 minutes à la température de 10° : sa vitesse est donc fortement influencée par la chaleur. Dans les cellules stigmatiques d'*Arrhenaterum*, MARTENS (1927) a donné les durées suivantes à 19° : prophase, 36-45 min. ; métaphase 7-10 min. ; anaphase, 15-20 ; télophase, 20-35. L'ensemble de la division exigerait 78-110 minutes. Dans les hématies de Triton, d'après JOLLY et COMANDON, la prophase dure environ 45 min., la métaphase 20 min., l'anaphase 15-20 min. et enfin la télophase 25 à 30 min., ce qui donne pour la division complète une durée de 105 à 115 min.



## d) Mécanisme de la mitose.

Le mécanisme de la mitose et son explication ont donné lieu à beaucoup d'hypothèses dont aucune ne peut être considérée comme satisfaisante. Dans les premiers travaux fondamentaux sur le mécanisme de la mitose (VAN BENEDEN, HEIDENHAIN, BÜTSCHLI, HARTOG, BOVERI, R. LILLIE, etc.), on invoquait des actions relativement simples (contraction de fibres, actions électro-magnétiques, courants dans le protoplasme, etc.). Le premier qui ait émis l'hypothèse de la contractilité des fibres du fuseau est VAN BENEDEN (1887). STRASBURGER (1886) expliqua tout d'abord le déplacement des chromosomes par leur motilité propre ; plus tard (1905) il admit la contraction de fibres particulières qu'il appela « zugfasern » ou *fibres tractrices* et il établit une distinction entre elles et d'autres fibres, qui vont, dit-il, d'un pôle à l'autre et qu'il nomma fibres de soutien (*stützfasern*). Des fibres tractrices ont encore été décrites par NASSONOV (1918), qui les compare à des pseudopodes d'amibe capables de se rétracter, plutôt qu'à des fibres musculaires, car, dit-il, elles ne s'épaississent pas en se contractant. Plus récemment encore deux savants russes, SHIWAGO et TROUKHATCHEWA (1939-40) ont repris les études de NASSONOV sur les « filaments de traction » qu'ils mettent en évidence au moyen d'une hydrolyse par de l'acide sulfurique relativement concentré, suivie d'une coloration par l'hématoxyline ferrique. Ces « filaments » tireraient leur origine d'une substance qui s'écoulerait des chromosomes à la métaphase, vieille idée qui s'apparente à celle de BELAR (1929). On a pu opposer à l'opinion qui attribue un rôle actif à des fibres tractrices, le fait que certaines mitoses semblent avoir lieu malgré l'absence de fuseau différencié : ce serait le cas pour la division de la cellule générative dans le tube pollinique, si l'on en croit NAWASCHINE (1910) et de nombreux auteurs qui l'ont suivi ; mais les travaux récents n'ont pas confirmé cette manière de voir et il semble établi que la mitose du noyau générateur dans le tube pollinique, bien que souvent déformée par suite de l'espace restreint est accompagnée parfois, d'un fuseau achromatique (COOPER, 1936 ; GEITLER, 1941). Nous avons vu d'autre part que les travaux en lumière polarisée (W. J. SCHMIDT) parlent en faveur de l'existence, au sein du fuseau achromatique, de *fibres protéiques* biréfringentes et il serait séduisant d'attribuer au raccourcissement de ces fibres (par plissement des chaînes moléculaires de polypeptides) une action tractrice sur les chromosomes à l'anaphase. On est donc revenu aujourd'hui de divers côtés, sinon à reprendre l'ancienne idée de VAN BENEDEN et de STRASBURGER, du moins à redonner quelque réalité et quelque rôle aux fibres fusoriales. Cette attitude est-elle justifiée ? Il semble que la réalité de ces fibres n'est rien moins que prouvée, comme le montrent les expériences de microdissection et, d'autre part, même s'il est légitime d'admettre une structure orientée du fuseau, il ne s'en déduit pas



l'existence de fibres élastiques indépendantes, auxquelles seraient attachés les chromosomes, comme le veut cette théorie.

L'action de forces électro-magnétiques a été invoquée par de nombreux auteurs anciennement et tout d'abord par LILLIE (1903) mais, plus récemment, KUWADA (1928-29) et MENSINKAI (1939) lui attribuent, non sans raison, une certaine vraisemblance. D'après cette hypothèse, on pourrait admettre tout d'abord que les chromosomes, chargés négativement, se disposeraient à égale distance des pôles en plaque équatoriale, par suite de la répulsion des centrioles électro-négatifs tous les deux (ou des extrémités du fuseau chez les Plantes dépourvues de centrosomes). Puis les chromosomes, ou leurs centromères, acquerraient une charge électro-positif au contact du cytoplasme (électro-positif), après la disparition de la membrane nucléaire ; dans ces conditions les centromères, ayant subi leur division, seraient attirés respectivement vers les pôles demeurés électro-négatifs. D'après ZIRKLE (1928) qui se montre favorable à l'explication de LILLIE et de KUWADA, le changement de signe de la charge électrique portée par les chromosomes pourrait être dû, dans le genre *Zea*, à l'incorporation dans ces chromosomes de substance nucléolaire électro-positif ; mais ZIRKLE, en 1931, souligne certaines difficultés de la théorie « électrique » lorsqu'on l'applique à une division nucléaire avec de longs chromosomes comme dans le genre *Pinus* : dans cet exemple, en effet, les chromosomes, à la métaphase, sont, pour la plus grande part de leur longueur, en dehors du plan équatorial et certaines portions de ces longs chromosomes en forme d'U, se meuvent, à l'anaphase, non pas vers les pôles, mais en sens contraire. L'énoncé de cette difficulté montre, en accord avec les données modernes, qu'il est nécessaire d'attribuer une charge électrique particulière, non au chromosome dans sa totalité, mais à une région définie, active dans le mouvement, la région centromérique. La théorie électro-magnétique ne pourrait donc être adoptée aujourd'hui qu'avec d'importantes modifications dans son énoncé et il est bien douteux qu'elle puisse, même dans ce cas, apporter à elle seule une solution satisfaisante au problème infiniment complexe posé par les déplacements des chromosomes.

Les mouvements propres des chromosomes seraient, pour d'autres auteurs, le facteur principal qu'il faudrait faire intervenir dans la mécanique de la cinèse ; mais, alors qu'autrefois on pouvait songer à une motilité particulière de l'ensemble du chromosome, il ne peut être question aujourd'hui d'attribuer ces propriétés qu'à une partie bien définie du chromosome, le centromère : il est bien apparent en effet, dans le cas des chromosomes longs, que les extrémités chromosomiques suivent passivement les déplacements imprimés par le centromère ; en outre, on sait qu'en l'absence de région centromérique un fragment chromosomique ne présente plus de mouvements dirigés (fragment acentrique).

Il semble bien d'ailleurs que le centromère ne puisse pas être considéré comme un élément doué d'activité motrice propre, mais plutôt comme le point d'application d'une force extérieure au chromosome (émanant par exemple d'une interaction centromère-centriole). La théorie, dite du mou-



vement propre des chromosomes, ne repose donc sur aucune base réelle et elle ne peut pas être retenue, même en lui donnant une forme moderne et en la restreignant à la région centromérique.

L'étude des mitoses anormales, comme des mitoses colchiciniques, a mis au premier plan le rôle du fuseau dans les mouvements dirigés des chromosomes. En l'absence de cette formation, les chromosomes clivés ne subissent pas la dissociation dicentrique et ils demeurent groupés. Les travaux récents, en soulignant d'autre part l'importance du centromère, montrent sur quels points et dans quelles conditions s'exercent les forces mises en jeu au cours de la mitose : c'est déjà, on en conviendra, un résultat appréciable. Par contre, au sujet de la nature de ces forces, nous ne sommes guère plus avancés qu'autrefois ; mais nous savons qu'il n'est pas superflu de faire appel à différentes explications et de faire intervenir des actions qui conjuguent leurs effets. Comme l'a décrit CONKLIN (1912) « mitotic phenomena are complex and they are doubtless due to several factors, rather than to a single one ».

## II. — LES MITOSES D'UN TYPE PARTICULIER

### a) Mitose dans les noyaux euchromocentriques.

Chez les Phanérogames, principalement Dicotylédones, les noyaux sont fréquemment du type à chromosomes courts et à chromocentres périphériques appliqués contre la membrane nucléaire, chromocentres dont le nombre atteint sensiblement le nombre des chromosomes lui-même. La division dans ce type de noyaux, dits à euchromocentres (ou à prochromosomes), diffère, par de nombreux caractères, de la mitose dans les noyaux ordinaires du type réticulés. Aussi devons-nous envisager à part ce mode de division.

Les premiers travaux sur ces noyaux avaient abouti à des conclusions erronées au sujet des éléments chromatiques persistant pendant la phase de repos (1). En effet, ces prochromosomes étant relativement gros et possédant sensiblement la même forme et la même taille que les chromosomes métaphasiques, leur nombre, d'autre part, semblant correspondre à celui des chromosomes, plusieurs auteurs en avaient conclu à une quasi-identité entre eux et les chromosomes, les premiers donnant naissance directement aux seconds dont ils auraient représenté simplement l'état persistant et légèrement modifié durant l'interphase. C'est là une opinion qui fut soutenue en particulier par ROSENBERG (1904) à propos du *Capsella bursa-pastoris*. D'après cet auteur en effet les grains de chromatine du noyau au repos représentent les chromosomes eux-mêmes. OVERTON, étudiant les cellules-

(1) Ils furent décrits tout d'abord sous le nom de *pseudonucléoles* par ROSEN (1892) puis désignés comme des « nucleinkörper » par ZACHARIAS (1895) ; OVERTON (1906) les nomma *prochromosomes* et SCHILLER (1928) « dauerchromosomen » en raison du rôle qu'ils leur attribuèrent.



mères du pollen chez diverses Dicotylédones, admet, lui aussi, que les chromosomes persistent dans l'intervalle entre deux divisions sous forme de prochromosomes. La même idée d'une persistance des chromosomes dans le noyau au repos a été reprise et défendue par SCHILLER (1928), par EICHORN (1930). Au contraire GRÉGOIRE (1917, 1931) et J. DOUTRELIGNE (1932), HEITZ (1932), P. DANGEARD (1934) ont montré que les soi-disant prochromosomes n'étaient que des portions de chromosomes persistant et demeurant chromatiques dans le noyau interphasique. GUILLIERMOND et GAUTHERET (1936) dans le *Raphanus sativus*, M<sup>lle</sup> JOUVENEL-MARCILLAC (1939)

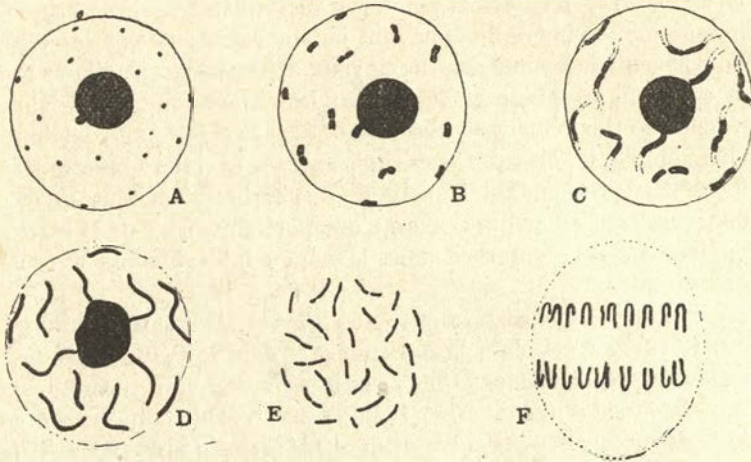


FIG. 82. — Schéma de la mitose dans un noyau du type euchromocentrique: A, intermitose; B, C, D, prophase; E, métaphase en vue polaire; F, anaphase.

dans le *Brassica campestris* interprètent de même les « prochromosomes » de ces deux Crucifères et ils décrivent l'évolution de ces noyaux au cours de la mitose, sensiblement dans les mêmes termes que M<sup>me</sup> DOUTRELIGNE. On voit finalement que la majorité des cytologistes n'a pas ratifié l'opinion de ROSENBERG et d'OVERTON. L'existence de vrais prochromosomes est possible, mais elle reste encore à prouver.

Les anciens débats au sujet des prochromosomes et des chromocentres semblent donc terminés aujourd'hui et l'accord s'est fait au sujet de la véritable nature des noyaux euchromocentriques; d'autre part l'évolution mitotique de ces noyaux est suffisamment établie maintenant, mais elle ne répond pas à un type unique. Nous pouvons la décrire tout d'abord comme suit d'après les recherches de M<sup>me</sup> DOUTRELIGNE sur les espèces du genre *Luffa*.

L'évolution prophasique de ces noyaux est caractéristique (fig. 82) : les euchromocentres, qui étaient jusque-là de petits amas de chromatine situés contre le pourtour du noyau, grossissent légèrement et s'adjoignent des sortes de prolongements filamenteux différenciés aux dépens du fond



nucléaire jusque-là peu chromatique et sensiblement homogène : il en résulte que les chromosomes prophasiques, au lieu de se présenter comme de longs filaments sinueux, apparaissent comme des filaments courbés et relativement peu allongés dans lesquels il est possible, au moins au début, de distinguer une partie fortement chromatique correspondant au chromocentre et deux prolongements moins chromatiques dont les extrémités se perdent dans le fond nucléaire. La portion chromocentrique est constituée elle-même de deux parties séparées par un étranglement et il apparaît nettement qu'elle représente la partie du chromosome placée de part et d'autre de la constriction d'insertion. A mesure que la prophase s'avance, l'ensemble du chromosome devient peu à peu uniformément chromatique, mais les chromosomes de la prophase ne sont jamais représentés par de très longs filaments irréguliers comme dans les noyaux de type courant ; ils se raccourcissent en fin de prophase et deviennent les chromosomes métaphasiques en bâtonnets ordinairement courbés, situés dans le plan équatorial du fuseau. Dans la télophase les chromosomes subissent une évolution inverse de l'évolution prophasique pendant laquelle ils disparaissent en tant qu'éléments chromatiques sauf en ce qui concerne une portion voisine de la région d'insertion laquelle est conservée dans le noyau interphasique et constitue l'euchromocentre.

Cette évolution nucléaire se retrouve, d'après M<sup>me</sup> DOUTRELIGNE, chez diverses Cucurbitacées, dans la Balsamine, et dans le *Calycanthus floridus* ; elle a été observée également chez deux espèces de Lupin, comme *Lupinus luteus* et *L. hirsutus* (de ZEEUW, 1936), mais avec des différences comme l'absence de prolongements chromatiques réguliers en prophase et l'absence de constriction d'insertion sur l'euchromocentre. Les noyaux du *L. luteus* présenteraient même, à la prophase, l'indication de filaments chromosomiques minces et spiralés, correspondant aux *dolichonemas* des noyaux du type réticulé. Enfin dans une étude plus récente de M<sup>me</sup> DOUTRELIGNE (1939), celle-ci a retrouvé dans le *Gossypium herbaceum* et dans le *Coffea arabica* une prophase comportant des « filaments fort ondulés ou zig-zagants, voire spiralés » et elle admet, en conséquence, que les noyaux euchromocentriques peuvent présenter un stade typique de *dolichonema*.

#### b) Noyaux oligochromocentriques et noyaux divers.

Le cycle chromosomique des noyaux euchromocentriques, tel que nous venons de le décrire, suppose que le nombre des euchromocentres correspond exactement à celui des chromosomes. Or, si ce fait est probable pour certains noyaux, il est au contraire certainement inexact pour d'autres, en particulier pour ces noyaux dont les chromocentres sont moins nombreux que les chromosomes et que nous avons appelés pour cette raison *oligochromocentriques* (voir p. 177) ; il en résulte, pour ces noyaux, certaines particularités de la mitose. Ainsi dans le Ricin et dans le Haricot (*Phaseolus vulgaris*)



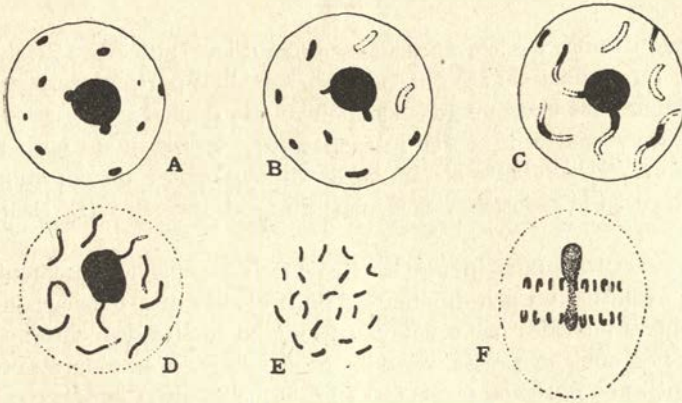


FIG. 83. — Schéma de la mitose dans un noyau du type oligochromocentrique (type Haricot ou Ricin): A, intermitose; B à D, prophase (on remarque l'apparition en B de deux ébauches chromosomiques peu chromatiques sans relation avec des chromocentres et qu'on retrouve en C); D, tous les chromosomes ou presque sont devenus entièrement chromatiques; E, métaphase en vue polaire; F, anaphase (on note le nucléole conservé et se divisant en deux parties inégales).

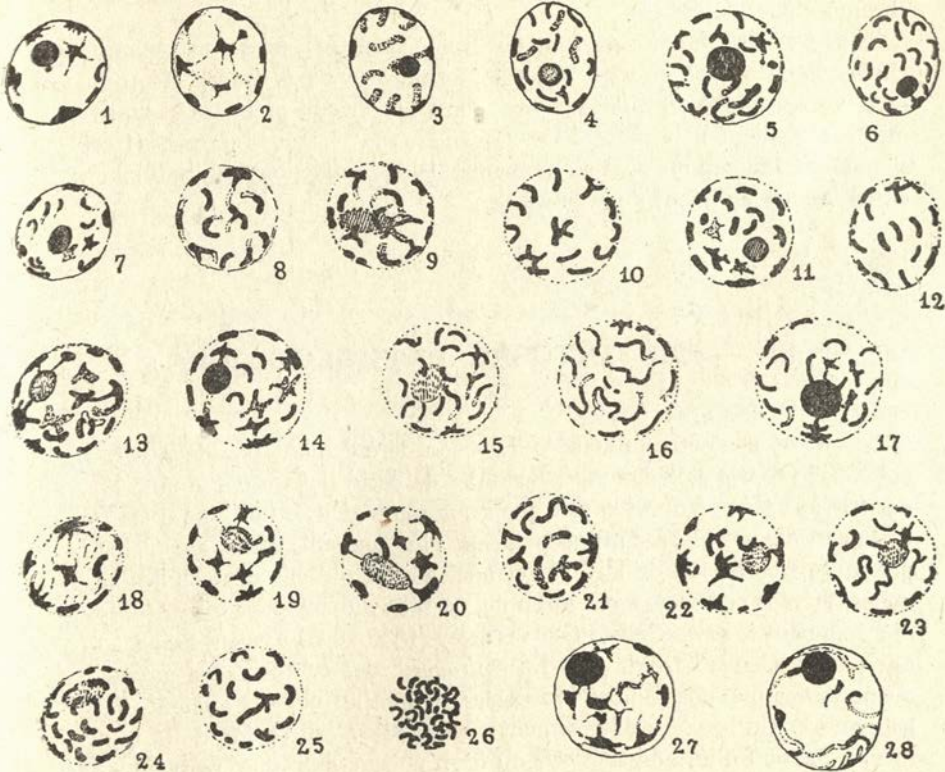


FIG. 84. — Stades prophasiques de la mitose et métaphase dans un noyau à chromocentres composés de *Lathraea clandestina* (D'après P. D., 1937).



(fig. 83), le nombre des chromocentres est inférieur au chiffre  $2n$  des chromosomes. La prophase, de ce fait, présente certaines particularités dues à ce que la plupart des chromosomes sont en relation, chacun pour leur part, avec un chromocentre du noyau interphasique, tandis qu'un petit nombre d'autres sont indépendants et non reliés directement à un chromocentre ; leur origine est toute entière aux dépens du fond nucléaire (P. DANGEARD, 1937).

Le *Lathræa clandestina*, plante à chromocentres particulièrement gros, subit une évolution un peu différente d'où il résulte que plusieurs des gros chromocentres possédés par ses noyaux sont en réalité des chromocentres composés : en effet on assiste, pendant la prophase, à la séparation de ces chromocentres en plusieurs fragments (fig. 84). Certaines figures étoilées ou en H présentées par les chromocentres, au début de la prophase, correspondent certainement à ces phénomènes de séparation, mais d'autres chromocentres évoluent différemment et ils appartiennent évidemment à un seul chromosome, car ils donnent naissance à des chromosomes filamenteux, peu allongés, avec participation de la substance du nucléoplasme. Le *Lathræa clandestina* possède donc dans ses noyaux deux sortes de chromocentres, les uns comparables à des euchromocentres, les autres qui sont des chromocentres composés.

Dans tous ces noyaux du type euchromocentrique, ou s'y rattachant, le clivage longitudinal, en règle générale, ne s'observe pas durant la prophase et il ne se manifeste qu'assez tard, dans la période prémétaphasique ou même seulement à la métaphase. Cependant M<sup>me</sup> DOUTRELIGNE (1939) a signalé des indications plus ou moins nettes de la division longitudinale des chromosomes au début de la prophase.

#### IV. — LES MITOSES PATHOLOGIQUES

La mitose peut être influencée dans son déroulement par de nombreux agents physiques et chimiques. Les faits de cette nature ont donné lieu à des travaux très nombreux, soit que les auteurs aient eu en vue d'analyser de la sorte le mécanisme mitotique, soit, plus souvent, qu'ils aient cherché par une perturbation de la division nucléaire, à obtenir des cellules anormales, privées de noyaux par exemple, ou bien au contraire binucléées. On sait comment le savant russe GERASSIMOW (1890-1905) avait réussi à obtenir, par l'action du froid, chez les *Spirogyra*, des cellules sans noyau, en même temps que des cellules binucléées ou dont les noyaux avaient doublé leur masse. Un brusque abaissement ou une élévation rapide de la température, l'action d'un anesthésique ou d'un poison chimique, peuvent avoir des effets très divers comme de bloquer une mitose commencée, empêcher la séparation anaphasique des chromosomes, entraîner la reconstitution



d'un unique noyau, dit « noyau de restitution », provoquer la formation de cellules à deux noyaux (en empêchant la formation d'une cloison entre les noyaux-fils), ou bien encore amener la formation de noyaux didiploïdes (à 4 n chromosomes). Ces actions ont été appliquées de préférence aux cellules sexuelles à l'époque des divisions de maturation (voir à ce sujet chap. X), mais aussi à des tissus en voie de développement tels que des méristèmes.

Parmi les influences spécialement actives sur le déroulement de la mitose nous citerons les actions chimiques : de ce nombre sont les poisons que DUSTIN (1929) appelle *caryoclasiques*, parce qu'ils ont pour effet de détruire le mécanisme cinétique des noyaux, comme l'arsenic, qui « a des effets extraordinaires sur l'activité des cellules » et la *trypaflavine*, autre agent très actif sur les noyaux. Chez les Végétaux les actions dues au chloral ont été particulièrement étudiées : on sait ainsi, depuis les travaux de NEMEC (1904), que l'hydrate de chloral a un effet mito-inhibiteur en paralysant le mécanisme fusorial ; dans les extrémités de racines chloralisées, la destruction plus ou moins complète du fuseau provoque des mitoses anormales dont les chromosomes ne se séparent pas après leur division et demeurent groupés en amas hyperchromatiques ; on obtient ainsi fréquemment des cellules didiploïdes. Le chloral a pour effet d'autre part de bloquer les mitoses tout en les modifiant : on dit que son action est *mitoclasique*, mais cet anesthésique a l'inconvénient d'être très toxique et d'avoir un seuil d'efficacité très voisin de son seuil de toxicité. La colchicine, autre poison mitoclasique, dont l'influence sur la mitose a fait l'objet de nombreux travaux dans ces dernières années, ne présente pas les inconvénients du chloral et il s'est révélé, grâce à son action sur les cinèses, un excellent agent de polyploïdisation, d'où son emploi très fréquent par les généticiens (voir à ce sujet chap. X, p. 361). Nous n'envisagerons à cette place que son effet sur la mitose.

L'étude des mitoses colchiciniques, sur des racines de plantes diverses, *Allium Cepa*, *Vicia Faba*, *Phaseolus*, Orge, Blé, etc., soumises à des solutions de colchicine de concentrations variant généralement entre 1 p. 5.000 et 1 p. 1.000, a été faite par de nombreux auteurs parmi lesquels nous citerons : DUSTIN, HAVAS et LITS (1937) ; P. et N. GAVAUDAN (1937-1938) ; BEAMS et KING (1938) ; LEVAN (1938) ; MANGENOT (1938-1942). D'autres auteurs comme NEBEL (1937), NEBEL et RUTTLE (1938), DERMEN (1938), EIGSTI (1938) ont décrit les déviations de la mitose sous l'influence de la colchicine, dans les poils staminaux de *Tradescantia* ou de *Rhoeo discolor*. L'étude la plus poussée et la plus précise est celle faite par LEVAN dans la racine d'*Allium Cepa*, complétée par celle de MANGENOT sur le même objet. Il résulte de ces recherches qu'une mitose colchicinique présente une prophase normale et une prémétaphase peu modifiée ; mais, par suite de la destruction du fuseau en tant que structure organisée et polarisée, les chromosomes clivés de la métaphase ne subissent ni le rassemblement, ni l'orientation en une plaque équatoriale ; ils demeurent éparpillés, constituant une figure de *pseudométaphase* ; leurs chromatides ne se séparent que lentement l'une de l'autre, et elles restent longtemps réunies entre elles par la région centromérique, ce qui donne lieu à des figures en forme de huit ou en forme



d'x (fig. 85) ; lorsqu'enfin le centromère finit par se diviser, les deux chromatides, devenues des chromosomes-fils, restent disposées côte à côte, parallèlement en « paires de skis » (fig. 85, c<sub>1</sub>, c<sub>2</sub>). On peut donc dire que, dans une mitose colchicinique, le stade caractéristique de l'anaphase est supprimé : il ne peut être question que d'une *pseudo-anaphase* et, par suite de la non-séparation de groupes anaphasiques, un noyau à nombre chromosomique doublé s'est constitué ; celui-ci pourra, au moyen d'une *pseudo-télophase*, repasser à l'état de repos, et, dans certains cas, recommencer un nouveau

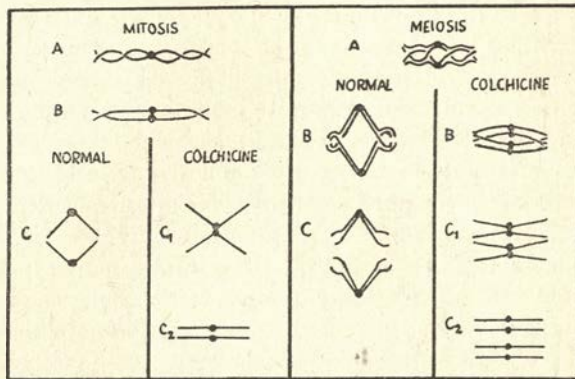


FIG. 85. — Schémas montrant le comportement des chromosomes à la mitose et à la méiose dans les conditions normales et sous l'influence de la colchicine : A, prophase ; B, métaphase ; C, anaphase (D'après LEVAN, 1939).

cycle mitotique semblable qui le rendra octoploïde. Dans les cellules des poils staminaux de *Rhæo discolor*, DERMEN (1938) a pu observer des cellules démesurément renflées renfermant des noyaux hautement polypléides ayant jusqu'à 384 chromosomes, ce qui correspond à la succession de cinq cycles mitotiques (64 n). LEVAN, chez l'*Allium Cepa* et MANGENOT ont observé dans les méristèmes de racines colchicinées des noyaux énormes dans lesquels on peut supposer l'existence de plus d'un millier de chromosomes (128 n = 1024). Le retour dans les conditions normales, après action d'un milieu colchiciné, entraîne la formation de figures de rétablissement et peut conduire à la reprise de mitoses normales.

On a montré que la colchicine affecte uniquement les cellules aptes à la prolifération : ce serait, d'après DUSTIN, un réactif de l'« imminence caryocinétique ». Dans la racine d'Oignon elle agit fortement sur les ébauches radicellaires péricycliques (MANGENOT, 1942). Par suite des caractères particuliers des cinèses modifiées par la colchicine, qui subissent un fort ralentissement et même un temps d'arrêt en fin de prophase, DUSTIN (1938) a proposé le terme de *stathmocinèse* (de σταθμός : arrêt) pour désigner la mitose colchicinique.



La colchicine semble ne pas avoir d'action appréciable, même à des doses fortes, sur le développement des Bactéries et des Champignons, mais elle a une action sur les Amibes (COMANDON et de FOMBRUNE, 1942). Chez les Algues on a montré qu'elle provoquait des segmentations anormales chez un *Chlamydomonas* (GAVAUDAN) et qu'elle provoquait la polyploïdie chez les *Edogonium* (TSCHERMAK); par contre des Algues marines comme les *Ulva linza* et *U. lactuca* paraissent insensibles à son action caractéristique sur la mitose (LEVAN et LEVRING, 1942). Les prothalles de Fougères sont influencés à des doses fortes et la colchicine a permis de les polyploïdiser (cf. chap. X, p. 353).

On a encore peu de renseignements sur le mécanisme de cette action si particulière de la colchicine sur le fuseau achromatique : cependant, étant donnée l'importance reconnue des changements de viscosité qui affectent la substance fusoriale au cours de la mitose, on peut penser que l'alcaloïde agit précisément en modifiant le cours normal de ces changements. Or les substances mitoclasiques diminuent la consistance du fuseau, comme l'avaient montré déjà les expériences de NEMEC (1915) qui soumettait à la centrifugation des racines normales et des racines chloralisées : dans le cas des racines chloralisées, il observait que les chromosomes étaient comme plaqués contre la paroi cellulaire du côté de la force, tandis qu'ils résistaient au déplacement dans les racines-témoins. NEMEC en déduisait que le fuseau forme un système rigide dans lequel sont insérés les chromosomes ; le chloral et sans doute aussi la colchicine détruisent cette rigidité. Cependant, d'après MANGENOT (1941) qui interprète certains résultats obtenus par KOSTOFF, la déviation stathmocinétique de la cinèse serait corrélative d'une viscosité accrue, c'est-à-dire d'une déshydratation. Il est difficile actuellement de prendre parti entre ces opinions contraires. Il semble établi aujourd'hui que la rigidité du fuseau ne s'oppose nullement aux mouvements des chromosomes et qu'elle leur est même nécessaire. Par conséquent il semble plutôt que la colchicine entrave ces mouvements orientés en détruisant à la fois la rigidité et la polarité du fuseau. On sait par exemple que la viscosité protoplasmique augmente dans une cellule en instance de division et les agents physiques et chimiques qui ont pour effet d'accroître cette viscosité stimulent en même temps l'activité mitotique (HEILBRUNN, 1922, 1928 ; CHAMBERS, 1919 ; SEIFRIZ, 1936). La colchicine aurait un effet inverse de ces substances et elle agirait peut-être en diminuant la viscosité de la matière fusoriale et en modifiant l'état physique des chromosomes. Le mode d'action de la colchicine semble par ailleurs spécifique, car divers auteurs ont montré qu'elle n'influçait pas l'état physique du cytoplasme, qu'elle ne troublait pas la cyclose des cellules végétales ni les déplacements des Amibes et qu'elle respectait les mitochondries (NEBEL et RUTTLE, 1938 ; BEAMS et KING, 1938-1940 ; GAVAUDAN, 1937).



## V. — DIFFÉRENCIATION LE LONG DES CHROMOSOMES ET DUALITÉ DE LA CHROMATINE

### Hétérochromatine et Euchromatine.

La structure des noyaux du type euchromocentrique et la structure des noyaux à chromocentres d'une manière générale ont reçu une interprétation particulière du cytologiste allemand HEITZ. Celui-ci base son explication des chromocentres sur l'existence de deux sortes de chromatine différant par leur comportement au cours de la mitose et qu'il appelle l'une l'*euchromatine*, l'autre l'*hétérochromatine*. Voici quelle est l'origine de cette notion et comment il est possible d'après HEITZ et d'après GEITLER (1938) d'en faire l'application aux noyaux à prochromosomes.

On sait depuis longtemps (MONTGOMERY, 1904) que les chromosomes sexuels des Insectes ont la propriété de rester à peu près inchangés dans l'intervalle entre deux divisions, alors que les autres chromosomes (*autosomes*) subissent la régression habituelle et « disparaissent » en tant qu'éléments reconnaissables pendant le repos du noyau. Cette propriété a reçu plus tard le nom d'*hétéropycnose* (GUTHERZ, 1907) (1), et l'on dit que les hétérochromosomes sont hétéropycnotiques. Ceci a été montré également chez les Végétaux, par exemple dans les Hépatiques (HEITZ, 1928 ; LORBEER, 1934). D'autre part, chez des Hépatiques hermaphrodites, l'hétéropycnose peut affecter certains chromosomes non sexuels, ou non différenciés par ailleurs en rapport avec la sexualité : ainsi chez le *Pellia epiphylla* cinq des neuf chromosomes ne disparaissent pas à la télophase comme les autres, car ils conservent des portions colorables dans l'intercinèse ; pour l'un de ces chromosomes même, l'hétéropycnose est presque totale, alors que pour les autres elle n'affecte qu'une petite portion de leur extrémité (HEITZ, 1928).

Il a été reconnu un peu plus tard que chez beaucoup de plantes Angiospermes les chromosomes non sexuels eux-mêmes (autosomes) pouvaient être conservés dans le noyau au repos sous forme de corpuscules colorables, mais ceux-ci, comme l'a montré HEITZ, ne sont que des portions des chromosomes achevés. A la substance de ces parties de chromosomes qui se modifient peu et qui restent chromatiques durant le repos, HEITZ a donné le nom d'*hétérochromatine*, le reste du chromosome étant formé d'*euchromatine*.

(1) GUTHERZ avait montré que le chromosome X du Grillon, *Acheta campestris* L. et du Lygéide *Pyrrhocoris apterus* se colore en violet par la triple coloration d'Hermann-Flemming, alors que les autosomes se colorent en rouge. R. POISSON (1936) a obtenu les mêmes résultats avec les chromosomes X de *Velia* et de *Gerris*. Toutefois cette différence de coloration entre hétérochromosomes et autosomes serait, d'après ce dernier auteur, plutôt d'ordre physique que chimique, car leur constitution paraît identique, si l'on s'en rapporte aux indications fournies par la méthode de Feulgen.



Les portions hétérochromatiques des chromosomes sont assimilables aux euchromocentres de GRÉGOIRE et aux prochromosomes des auteurs. On voit donc que la théorie de HEITZ rejoint ici la notion déjà vieille des chromocentres et, si elle n'en fournit pas une explication, elle tend à intégrer cette notion dans une autre plus générale, celle d'une différence entre deux sortes de chromatine : il reste à savoir si cette distinction, toute empirique, répond à une disposition fondamentale du support chromosomique.

L'hétérochromatine peut se trouver localisée à l'extrémité d'un chromosome, mais, le plus souvent, c'est au voisinage de la constriction d'insertion qu'elle se rencontre, de sorte que cette région se conserve ordinairement dans le noyau au repos en constituant un chromocentre (euchromocentre). Dans les noyaux euchromocentriques, ces régions d'insertion se disposent sur le pourtour des noyaux en télophase, ce qui explique la situation des euchromocentres contre la membrane nucléaire lorsque le noyau passe dans l'interphase. Dans les noyaux où les chromosomes sont orientés vers un pôle cinétique à la télophase, les régions d'insertion se trouvent toutes dirigées du même côté et il en résulte pour les euchromocentres un groupement caractéristique vers l'un des pôles, dans le noyau interphasique : la chromatine s'y trouve polarisée, ou plutôt le noyau, au lieu d'être uniformément chromatique, montre, d'un côté, une région plus fortement colorable : on dit qu'il s'agit d'un *noyau à calotte* (Kappenkern), d'un *noyau à chromatinité polarisée*, suivant l'expression de M<sup>me</sup> DOUTRELIGNE. Mais tous les chromosomes ne sont pas nécessairement pourvus d'une région hétérochromatique, et il existe des noyaux où seuls certains chromosomes présentent cette particularité : on voit donc que le nombre des régions hétérochromatiques, donc des chromocentres, ne correspond pas forcément au nombre des chromosomes ; il peut lui être égal, mais il peut aussi très bien lui être inférieur ou supérieur. Dans le cas des noyaux dits « à prochromosomes » il y aurait concordance entre le nombre des chromosomes et celui des chromocentres, ou, si la concordance n'était pas absolue, les deux chiffres seraient du moins très voisins, ce qui suffit dans l'état actuel des choses pour qu'un noyau soit qualifié de noyau « à prochromosomes ». D'autre part comme il existe des cas où un chromosome peut avoir, à lui seul, plusieurs régions hétérochromatiques, il est à prévoir que le nombre des chromocentres ne sera pas toujours lié au nombre des chromosomes par une relation simple. L'erreur de certains spécialistes en prochromosomes a consisté à ne pas tenir compte de cette possibilité.

L'idée qu'il existe deux sortes de chromatine (hétéro- et euchromatine) a rencontré en général la faveur des cytologistes. Cependant nous ne saurions trop souligner que cette distinction repose en somme, en grande partie, sur les différences de colorabilité par les teintures histologiques observées le long de certains chromosomes, fait assez banal en lui-même et qui pourrait bien relever de causes assez diverses. Il est compréhensible, dans ces conditions, que la limite entre les régions hétérochromatiques et les régions euchromatiques ne soit pas toujours nette. Dans une coloration à l'hématoxyline de Heidenhain, suivant la durée de la différenciation, l'étendue de la zone hété-



rochromatique est sujette à varier. Sans doute l'hétérochromatine se définit par son évolution et pas seulement en raison d'une affinité plus ou moins marquée pour les colorants ; cependant, en pratique, ce dernier caractère joue un rôle prépondérant. Mêmes difficultés en ce qui concerne la réaction de Feulgen et ses résultats : HEITZ (1935, p. 409) avait soutenu que l'hétérochromatine ne se distinguait pas de l'euchromatine au moyen de cette réaction et GEITLER (1937) soulignait le fait que les deux sortes de chromatine étaient également « nucléales ». Or, si l'on en croit DARLINGTON et

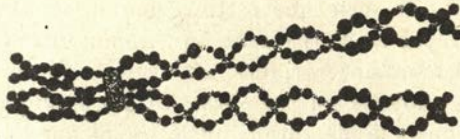


FIG. 86. — Schéma d'un chromosome somatique à la métaphase, d'après l'interprétation de D. KOSTOFF (1939). Les chromatides comportent deux filaments porteurs de chromomères et entrelacés ; certains chromomères sont plus grands et plus chromatiques que les autres et ils déterminent par leur présence des régions hétérochromatiques le long du chromosome (de chaque côté du centromère par exemple).

LA COUR (1940), cet énoncé comporterait une erreur et l'hétérochromatine se distinguerait, en fait, de l'euchromatine, par sa charge supérieure en acide nucléique.

Une autre distinction faite par HEITZ (1934), à propos des chromosomes géants des Diptères, de deux sortes d'hétérochromatine (qu'il appelle  $\alpha$  et  $\beta$ ) n'est pas faite pour simplifier le problème de ce que l'on entend sous le nom d'hétérochromatine et nous en dirons autant des distinctions faites par GEITLER (1938) chez les *Sauromatum* et par FERNANDES (1939) chez les Narcisses. Le fait d'avoir cherché à définir deux sortes d'hétérochromatine suivant le degré de condensation, ou suivant la constitution chromomérique, montre simplement, à notre avis, qu'il existe tous les passages entre l'hétéro- et l'euchromatine. Malgré donc les efforts entrepris récemment de divers côtés (DARLINGTON, WHITE) pour arriver à définir l'hétérochromatine d'une manière plus précise, les obscurités subsistent. Aussi n'y a-t-il pas lieu de s'étonner des discussions auxquelles donne lieu la nature véritable des diverses chromatines (voir plus loin, p. 225 comment peut s'interpréter l'hétérochromatine en termes de chromonéma). On n'arrive pas non plus à s'entendre sur le point de savoir si l'hétérochromatine est, oui ou non, pauvre en gènes (voir p. 403). Il est curieux de constater d'autre part que la théorie de HEITZ manifeste une sorte de retour vers l'ancienne conception dualistique de la chromatine et l'hétérochromatine ressemble parfois étrangement, il faut bien l'avouer, à une vieille connaissance des cytologistes, la basicromatine de HEIDENHAIN (1). En somme bien des difficultés dans ce domaine

(1) D'après les recherches les plus récentes, l'hétérochromatine se distinguerait par une teneur élevée en acide pentosenucléique et, de ce point de vue, montrerait une



des chromatines proviennent d'un défaut de précision dans les termes et du manque d'accord entre les données des histologistes et celles des biochimistes et des cytochimistes modernes (1).

affinité incontestable avec la substance des nucléoles. Cette opinion est corroborée par les relations constatées, par exemple dans les noyaux géants des Diptères, entre l'hétérochromatine et les nucléoles (voir à ce sujet p. 233). Il faut noter aussi que pour certains cytologistes l'hétérochromatine correspond à une propriété des chromomères (fig. 86), tandis que pour d'autres elle affecte surtout la matrice (fig. 98, p. 223).

(1) D'après MATHER (1944-1945) l'hétérochromatine se distinguerait par une activité (« polygénique »), c'est-à-dire par une action combinée des gènes pour déterminer une variation quantitative. Pour DARLINGTON (1941) l'hétérochromatine serait génétiquement inerte dans l'exemple des extra-chromosomes, ou chromosomes du type B chez le Maïs et le Sorgho. Le cycle de l'acide nucléique est chez eux anormal (*allocyctie*).



## CHAPITRE VI

### Le stock chromosomique diploïde et la structure des chromosomes.

#### I. — LA STRUCTURE DES CHROMOSOMES

L'ensemble des chromosomes dans une division somatique d'un Végétal supérieur correspond à un nombre pair qu'on appelle le chiffre diploïde ( $2n$ )

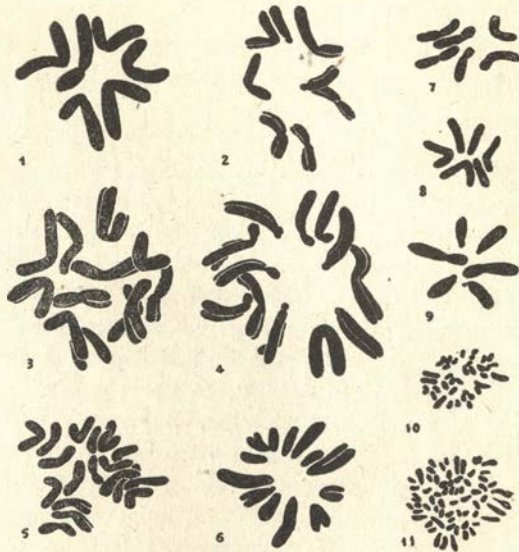


FIG. 87. — Stocks chromosomiques diploïdes de différents genres et espèces de Commélinacées : 1, 2, 3, 4, 6, 10, 11, espèces de *Tradescantia* ; 5, 7, *Rheo discolor* ; 8, *Spironema fragrans* ; 9, *Callisia repens* (D'après ANDERSON et SAY, 1936).

et c'est seulement dans le gamétophyte que ce chiffre est réduit de moitié et qu'il devient haploïde ( $n$ ). L'assortiment chromosomique ( $2n$ ) appartenant à une plante donnée est appelé encore la *garniture* ou le *stock chromosomique* diploïde (*chromosome complément* des auteurs de langue anglaise). On peut lui appliquer encore le terme de *génome*, si l'on admet qu'il groupe



l'ensemble des gènes. Ce génome se compose souvent de chromosomes dissemblables qui peuvent être distingués les uns des autres par leur morphologie (fig. 87 et 88). Ainsi, dans le *Crepis virens*, il y a trois paires de chromosomes de tailles inégales ; dans le *Vicia Faba*, cinq paires courtes et une paire de chromosomes longs ; dans la Jacinthe du Cap (*Galtonia candicans*), cinq paires de longs chromosomes, deux paires courtes et deux paires de chromosomes de taille intermédiaire ; dans le *Butomus umbellatus* les vingt paires

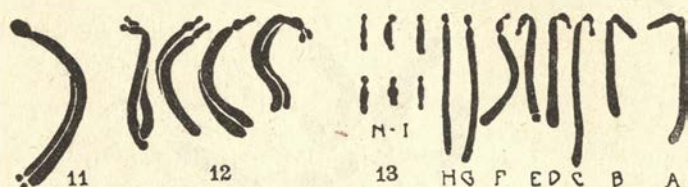


FIG. 88. — Chromosomes de diverses Liliacées montrant des satellites et des constrictions secondaires. 11, *Aloe saponaria* ; 12, *Haemorrhoidia cymbiformis*, chromosomes de la métaphase ; 13, chromosomes d'un groupe anaphasique ( $2n = 14$ ) (D'après R. TAYLOR, 1925).

de chromosomes peuvent être distinguées en six groupes différant par la taille.

On se trouve donc amené à penser qu'un Organisme est non seulement caractérisé par le chiffre  $2n$  de ses chromosomes, mais encore par la morphologie individuelle de ces derniers telle qu'elle ressort de l'examen attentif des plaques équatoriales. Comme il est naturel, les études les plus complètes et les plus précises sur les ensembles chromosomiques caractéristiques ont



FIG. 89. — Plaques métaphasiques de *Yucca filamentosa* (à g.) (Liliacée), *Amaryllis virginica* (à dr.) (Amaryllid.) montrant les analogies du caryotype (D'après Mc KELVEY et SAX, 1933).

été poursuivies sur des plantes à longs chromosomes comme les Tulipes (UPCOTT, 1936, WOODS et BAMFORD, 1937), les *Trillium* (WARMKE, 1937), les *Allium*, les Narcisses (NAGAO, 1929-33 ; FERNANDES, A, 1937-39). Sur les plantes à petits chromosomes il est naturellement beaucoup plus difficile de différencier individuellement les chromosomes du stock, comme il arrive par exemple dans les *Datura* et surtout dans les *Nicotiana* ; mais, lorsqu'il s'agit de grands chromosomes, il n'est pas toujours facile non plus d'évaluer exactement leur longueur et leur forme exacte. Entre ces extrêmes, il existe



des intermédiaires et la plaque équatoriale d'ailleurs, chez certains Organismes, peut être composée à la fois de chromosomes longs et de chromosomes courts ; dans ce cas, les grands chromosomes présentent souvent une disposition constante à la périphérie du groupement métaphasique (certaines Liliacées, les *Yucca*, les Reptiles et les Oiseaux) (fig. 89). Chez les Diptères, on a remarqué que les chromosomes homologues sont associés par paires (*appariement somatique*) à la plaque équatoriale.

L'étude de ces groupements poursuivie dans des plantes très diverses



FIG. 90. — Plaque équatoriale somatique de *Puschkinia libanotica* (Liliacée) ( $2n = 14$ ) montrant l'enroulement réciproque des chromatides : au centre se trouve une paire de chromosomes à satellites (D'après DARLINGTON, 1936).

conduit finalement à envisager la constitution chromosomique des Organismes comme nettement définie et à y voir sous le nom de *caryotype* (1), un élément caractéristique d'une unité systématique. Ce caryotype est défini, non seulement par le nombre et les différences de tailles, qu'on peut relever entre les chromosomes, mais encore par les particularités morphologiques distinctives de ces derniers (fig. 88-90). Or des progrès très intéressants dont nous allons parler maintenant ont été réalisés dans l'étude morphologique des chromosomes.

#### a) Morphologie du chromosome.

La forme générale des chromosomes est susceptible tout d'abord de varier dans d'assez fortes proportions : ce sont très souvent des filaments ou des bâtonnets à section circulaire ; plus rarement ils sont courts et à peine plus

(1) D'après M. NAWASCHINE (1933-34) le terme de *caryotype* a été introduit dans la science par DELAUNAY.



longs que larges, ou même presque ponctiformes ; leur diamètre peut varier et ils sont parfois effilés en pointe à leur extrémité. Certains chromosomes, enfin, peuvent avoir la forme d'un anneau fermé sur lui-même, mais ceci est beaucoup plus rare. L'extrémité libre d'un chromosome semble avoir des propriétés particulières, d'où le nom de *télomère* donné à cette région par certains auteurs. Lorsque les chromosomes sont des bâtonnets ou des filaments ils présentent souvent une courbure caractéristique, d'où la forme en V ouvert très fréquente, à branches égales ou inégales. Cette disposition est liée à un trait important de la morphologie chromosomique, la région d'insertion, qui mérite une description (fig. 92).

#### 1. — LA CONSTRICTION D'INSERTION ET LE CENTROMÈRE.

Il est possible en effet de distinguer, en un point du chromosome, une région amincie (ou paraissant amincie) qui partage le chromosome en deux bras égaux ou inégaux : on l'appelle souvent la *constriction d'insertion*, parce que c'est en ce point que se fait l'insertion sur le fuseau achromatique (fig. 73, G, g). Nous avons vu que cette région, ou, pour mieux dire, une partie de cette région, avait reçu, en raison de son rôle dans le mouvement anaphasique des chromosomes les noms de *kinétochore* ou de *centromère*. Elle est encore désignée sous les noms de *constriction primaire*, ou de *constriction cinétique*, pour la distinguer d'autres régions rétrécies qui sont sans relation avec le fuseau, les constriction dites secondaires ou acinétiques. Le centromère apparaît, d'après les travaux récents, comme un emplacement bien défini d'un chromosome donné. Suivant sa position, l'insertion peut être médiane, submédiane, terminale ou subterminale. Lorsque l'insertion a été décrite comme terminale (*chromosomes télomitiques*), il y aurait d'ailleurs toujours, si l'on en croit certains travaux, un fragment chromosomique minuscule situé de l'autre côté du centromère par rapport au corps principal du chromosome, de sorte que, pour beaucoup d'auteurs, il n'y aurait peut-être jamais, à proprement parler, d'insertion absolument terminale. Nous examinerons un peu plus loin le cas de certaines anomalies qui font exception à cette règle.

Les chromosomes ont donc tous, normalement, une région d'insertion intercalaire et suivant la position du centromère qui peut être plus ou moins rapproché de l'extrémité du chromosome, celui-ci sera dit *iso-hétéro-* ou *céphalo-brachial*. Très exceptionnellement cependant et dans des cas bien définis qui semblent relever de causes accidentelles, un chromosome peut posséder un centromère terminal : c'est ainsi que des chromosomes de ce type ont été observés à la suite d'une cassure transversale du centromère, soit que cette cassure ait été produite expérimentalement (action de l'irradiation), soit qu'elle ait eu lieu dans les conditions naturelles à la suite d'une division anormale du centromère dans le sens transversal (*misdivision* suivant la terminologie de DARLINGTON). D'autre part, il peut arriver qu'un chromosome devenu télocentrique, c'est-à-dire à centromère terminal, rétablisse la position intercalaire de son centromère : en effet, dans une anomalie étudiée par DARLINGTON (1939), celui-ci a signalé l'existence de chromosomes à deux bras parfaitement semblables et symétriques par rapport au centromère (*isochromosomes*) ; leur formation s'explique si l'on



admet que dans un chromosome télocentrique il pourrait se produire, après clivage, un pivotement des chromatides autour de la région centromérique qui reprendrait ainsi une situation intercalaire entre deux bras chromosomiques équivalents (fig. 91).

Le rôle du centromère a pu être précisé par les expériences qui ont réalisé des cassures du chromosome à son niveau. On a constaté qu'un fragment

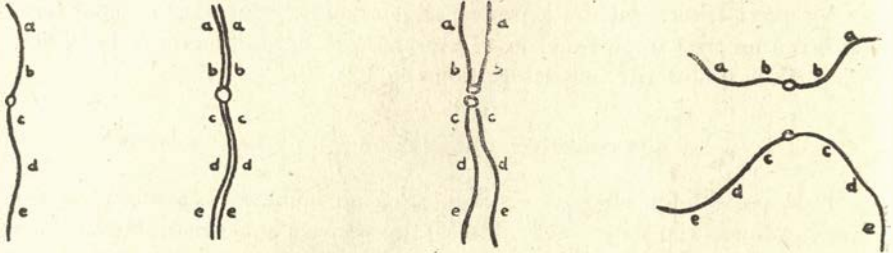


FIG. 91. — Schéma montrant comment peuvent se former des chromosomes ayant deux bras identiques (isochromosomes) à la suite d'une division anormale du centromère (D'après SHARP, 1943).

chromosomique dépourvu de centromère n'accomplit pas l'ascension polaire à l'anaphase, ainsi qu'il résulte de diverses observations; mais, si ce fragment conserve une portion du centromère, la régularité de son déplacement mitotique peut être assurée. Ce dernier point a été constaté par Mc CLIN-

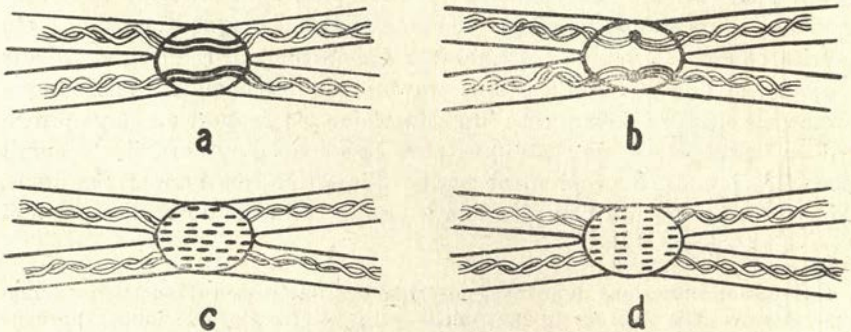


FIG. 92. — Interprétation de la région centromérique dans un chromosome ayant deux paires de chromonémas : a, d'après MATSUURA (1941); b, d'après SHARP (1934) et SCHRADER (1939); c, d'après DARLINGTON (1939) et NEBEL (1939); d, disposition anormale des micelles du centromère facilitant la cassure transversale.

ROCK (1935) chez le Maïs, sur des chromosomes ayant subi une cassure au niveau du centromère sous l'action des rayons X.

Le centromère semble donc jouer un rôle important dans la mécanique de la mitose : c'est en ce point que les chromosomes-fils (*chromatides*) commencent à se séparer à l'anaphase comme s'ils étaient tirés par une fibre.



fusoriale fixée à cet endroit ; au point de départ de ces « fibres tractrices » on a signalé parfois l'existence de corpuscules colorables (*leithkörperchen*) (NAWASCHIN, 1927, chez le *Galtonia* ; TRANKOVSKY, 1930 chez les *Crepis* ; DARLINGTON, 1936 ; SCHRADER, 1936, chez l'*Amphiuma*) (fig. 92, b) qui feraient partie intégrante du centromère (1). La partie principale du centromère est, tout au contraire, non colorable, achromatique et même anuléale, ce qui explique l'apparence d'interruption, de coupure, qu'elle détermine le long du chromosome : ainsi, celui-ci se trouve séparé en deux bras le plus souvent inégaux. Nous verrons plus loin comment se comporte le centromère au cours de la méiose (p. 320).

Les chromosomes métaphasiques offrent donc, dans presque tous les cas, une région bien définie et nettement circonscrite d'attache au fuseau. Cependant on connaît certaines exceptions intéressantes, chez les Protistes par exemple (Coccidies), où l'on a décrit un point d'attache au fuseau, non localisé, mais diffus et qui intéresse toute la surface du chromosome à la métaphase (SCHRADER et RIS, 1941). Après une irradiation au moyen des rayons X qui provoque des cassures de ces chromosomes, chaque fragment se comporte comme le chromosome entier ; il produit sa propre moitié de fuseau et il peut se perpétuer pendant plusieurs générations cellulaires.

## 2. — LES CONSTRICTIONS SECONDAIRES ET LES SATELLITES.

Il existe souvent, sur certains chromosomes, d'autres régions rétrécies analogues d'aspect aux précédentes, mais qui ne jouent aucun rôle pour l'insertion anaphasique : on les nomme *constrictions secondaires*. Lorsque ces constrictions secondaires sont situées au voisinage de l'extrémité d'un chromosome, la partie terminale, isolée par le rétrécissement, porte le nom de *satellite* ou de *trabant* (fig. 90 et 93). L'existence de satellites a été observée pour la première fois par S. NAWASCHINE (1912) chez le *Galtonia candicans*, sous forme de petits corpuscules de chromatine réunis par un filament à l'extrémité de certains chromosomes. Le savant russe, à l'époque où il découvrait ces corpuscules, pensait qu'il s'agissait de chromosomes particuliers, suspendus comme par des fils tenus aux chromosomes de taille normale et telle est l'origine du mot de « satellite ». D'après NAWASCHINE le *Galtonia candicans* devait avoir 18 chromosomes et non 16, les deux chromosomes supplémentaires étant représentés par les satellites. On ne tarda pas cependant à découvrir que ces corpuscules constituaient seulement une particularité morphologique de certains chromosomes auxquels ils sont attachés. NEWTON (1924), chez le *Galtonia*, montra en effet que les satellites ne sont en réalité que de petits fragments chromosomiques séparés par une cons-

(1) Le centromère (désigné encore sous le nom de *kinétochore*) paraît être un organe relativement complexe, si l'on en juge par les travaux récents (fig. 92). D'après SCHRADER (1939) l'élément qui intervient directement dans la mitose est un globule fusorial logé dans une masse commissurale en forme de coupe. La configuration du kinétochore évoluerait d'ailleurs au cours de la mitose. DARLINGTON (1939) suppose que le centromère a une double nature et qu'il se compose de deux substances, l'une de caractère fibreux (centrogènes), l'autre fluide. Ce dernier élément se diviserait brusquement, par une sorte d'explosion, en fin de métaphase dans une mitose (et à l'issue de la seconde métaphase dans une méiose).



triction subterminale du corps principal du chromosome. Cette constriction est même, comme le souligne l'auteur, « in fact a very fine non chromatic thread ». D'après R. TAYLOR, les satellites sont des corpuscules relativement petits attachés à un chromosome « by a cord of considerable length ».

Cependant, si l'accord existe aujourd'hui au sujet de la véritable nature de ces corpuscules, il faut reconnaître que la notion de satellite est peut être moins nette actuellement qu'elle n'était autrefois lorsqu'on y voyait l'indi-



FIG. 93. — Plaque équatoriale dans le méristème radiculaire de *Narcissus polyanthos* Lois. (fix. Naw.; violet de gent. d'après FERNANDES, 1937).

cation d'une structure très exceptionnelle des chromosomes. On s'est aperçu en effet qu'il n'y avait aucune limite précise entre un satellite typique, et un fragment de taille quelconque d'un chromosome réuni au corps principal par un filament ou une constriction. Toute partie d'un chromosome isolée par une constriction secondaire pourrait donc, dans une certaine mesure, être qualifiée de satellite, mais il est bien certain qu'on s'éloignerait ainsi beaucoup de la définition originelle. On s'accorde donc, en général, pour limiter le terme de satellite à des corpuscules de petite taille, ordinairement globuleux, rattachés à la partie principale du chromosome par un filament étroit (ou par une constriction). Nous pouvons adopter le point de vue de DARLINGTON (1926) et considérer le satellite comme le résultat d'une constriction sub-terminale particulièrement accentuée.

Un satellite est presque toujours terminal, mais on en cite d'intercalaires, ou plus rarement encore de latéraux. TAYLOR (1926) en a décrit qui sont disposés l'un derrière l'autre « en tandem » chez l'*Allium Cepa*; mais ils n'ont pas été retrouvés, et il est possible qu'ils caractérisent certaines races seulement. Des études approfondies ont montré l'existence générale de ces corpuscules dans certaines familles ou tribus : ainsi, sur 100 espèces d'Aloïnées examinées, toutes ont montré des chromosomes satellitifères, certains, il est vrai, d'une étonnante petitesse relative, de sorte qu'un examen superficiel les négligerait certainement (RESENDE, 1936). Partant de là, il est légitime de penser que les chromosomes satellitifères sont en réalité très répandus, mais qu'ils échappent assez souvent à l'observation. Il semble également qu'ils puissent disparaître dans certaines conditions pour reparaitre à nouveau : ce seraient des structures à éclipse. On a recherché s'il n'existait pas de relation entre la présence d'un satellite et des



particularités morphologiques de la plante (Stow, 1935), mais sans résultats bien probants jusqu'ici. Par contre, il a été prouvé que les chromosomes à satellites intervenaient dans la synthèse des nucléoles.

## b) Relations entre chromosomes et nucléoles : la région nucléoligène.

Les premiers observateurs des satellites et S. NAWASCHINE en particulier, avaient noté que ces corpuscules pouvaient se trouver au contact des nucléoles au début de la prophase. Depuis, de nombreux auteurs ont constaté un rapport plus ou moins étroit entre les chromosomes porteurs de satellites et les nucléoles. Ceci nous conduit à parler du rôle qui paraît être assigné à certaines régions des chromosomes d'une manière générale, dans la formation de la substance nucléolaire.

D'après HEITZ (1931) un caractère de certaines constriction secondaires (mais non de toutes) serait d'être liées à la formation des nucléoles. Si l'on appelle SAT-chromosomes les chromosomes à satellites (1), comme le font HEITZ et la plupart des auteurs de langue allemande, on peut dire que ces chromosomes particuliers sont formateurs de nucléoles, ou plutôt condensateurs de la substance nucléolaire, car, dans un noyau dépourvu de SAT-chromosome, il se produit néanmoins une élaboration de substance nucléolaire, mais celle-ci ne s'agglomère pas et elle reste divisée en de multiples nucléoles, très petits. L'exemple du genre *Vicia*, étudié par HEITZ, peut servir de démonstration à ce rôle joué par les chromosomes porteurs de constriction secondaires actives, bien que, à vrai dire, chez le *Vicia Faba* et chez les autres espèces du genre *Vicia* les satellites ne soient pas typiques, car ils correspondent à des fragments chromosomiques d'une longueur appréciable. Or on voit, à la télophase, les nucléoles apparaître sur l'emplacement de la constriction secondaire, au niveau de la région achromatique reliant le trabant (ici plus développé que d'ordinaire) au restant du chromosome. On ignore quelle est l'origine véritable de la substance nucléolaire au moment de sa formation en télophase. Il se peut très bien que le chromosome ne fournisse qu'un lieu de rassemblement pour cette substance et qu'il n'intervienne aucunement pour la synthétiser, ceci en accord avec l'opinion la plus répandue qu'il n'existe pas de relation directe entre subs-

(1) L'expression de SAT-chromosome est tirée de la formule abrégée : *Sine Acido Thymonucleico* ou S. A. T. Cependant, comme divers auteurs ont montré, contrairement à ce que pensait HEITZ, que le filament reliant le chromosome au satellite était Feulgenpositif, cette dénomination perd de sa raison d'être. Il serait possible toutefois de la conserver pour désigner les chromosomes satellitifères sans référence à la nature du filament, comme le propose A. FERNANDES (1937, p. 156). La question de savoir si le filament du satellite est « nucléal » ou non n'est peut-être pas d'ailleurs résolue avec certitude, étant donné la minceur de cette région chromosomique. On notera en outre que l'expression de SAT-chromosome pourrait laisser supposer qu'il existe des chromosomes dépourvus d'acide thymonucléique, ce qui n'est pas. Finalement on peut conclure au rejet d'un terme assez impropre et dont l'emploi n'est aucunement indispensable. Il vaudrait mieux, selon nous, adopter le terme de *chromosome nucléoligène* ou *chromosome Nlg* (voir plus loin p. 218), ou plus simplement *chromosome N* pour le chromosome élaborateur d'un nucléole et reprendre l'expression de *chromosome S*, employé autrefois par DELAUNAY (1922) pour désigner le chromosome porteur d'un satellite.



tance nucléolaire et substance chromosomique (1). L'apparition des nucléoles en télophase, en une région définie de certains chromosomes, explique le fait souvent constaté que des amas nucléolaires se répendent symétriquement, à ce stade, d'un noyau-fils à l'autre (fig. 73, J).

Cette attache des nucléoles sur certains chromosomes qui se manifeste en télophase, se conserve durant l'intercinèse, ce qui peut expliquer les exemples où l'on a décrit des portions de chromatine (chromocentres) accolées aux noyaux en repos ou interphasiques (voir p. 152). Cependant, tous les chromocentres ainsi fixés sur les nucléoles des noyaux en repos ne sont pas obligatoirement des satellites, car leur nombre paraît être variable dans certains cas, de même que leur taille et leur grosseur.

Le satellite est conservé dans l'interphase et il peut s'observer au contact du nucléole sous forme d'un corps annexe, lorsqu'il est formé par de l'hétérochromatine ; mais tous les satellites ne sont pas hétérochromatiques, ce qui explique l'absence de certains d'entre eux au contact du nucléole, sous forme d'un grain colorable. Ce qui est certain c'est que les nucléoles, dans le noyau au repos, se montrent souvent reliés à des régions bien définies de certains chromosomes constituant le réticulum. A la prophase les nucléoles apparaissent souvent comme enchassés entre les deux segments chromosomiques inégaux d'un chromosome à satellite sur l'emplacement de la constriction secondaire.

Le filament qui relie le satellite au corps principal du chromosome est généralement décrit comme étant très peu chromatique (achromatique)

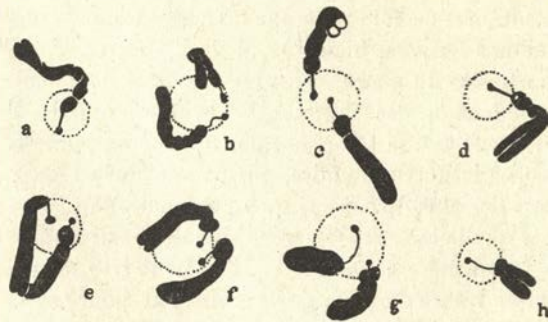


FIG. 94. — Chromosomes à satellites chez le *Narcissus tazetta* L. var. *Panizzianus* Parl. montrant les rapports avec le nucléole (représenté par un contour pointillé) (D'après FERNANDES, 1937).

certain même (HEITZ, 1931) le disent anucléol. Cependant des travaux récents ont montré qu'il ne fallait pas généraliser et que, dans certains cas du moins, ce filament se comportait comme de la chromatine Feulgen-positive (FERNANDES, 1937) (fig. 94). D'autre part, au moyen d'une méthode

(1) Cependant un certain nombre d'auteurs font jouer un rôle actif et direct à la substance matricielle des chromosomes dans l'élaboration des nucléoles : cette substance, ou du moins une partie de cette substance, se séparerait des chromosomes en télophase pour s'accumuler en gouttelettes et constituer les nucléoles. D'autres cytologistes admettent que la substance fusoriale contribue, au moins en partie, à la formation des nucléoles.



spéciale, RESENDE (1940) reconnaît même à ces filaments une largeur notable dans certains cas.

Le rôle joué par les chromosomes à satellites comme lieu de l'élaboration des nucléoles a été vérifié par de nombreux auteurs. Néanmoins il ne peut être question de voir, dans ce procédé, un mode général de formation des nucléoles : en effet il existe des plantes dépourvues de chromosomes satellitaires et, dans ce cas, les nucléoles peuvent prendre naissance sur l'emplacement d'une simple constriction secondaire, ou parfois en relation avec



FIG. 95. — Prométaphase de division somatique chez le *Lobelia sessiliflora* montrant un nucléole  $n'$  en relation avec l'extrémité d'un chromosome tandis qu'un autre nucléole  $n''$  est complètement indépendant. On notera la présence d'une paire de chromosomes  $S$  qui ne sont pas des chromosomes nucléolaires (D'après OKUNO, 1937)  $\times 3.400$ .



FIG. 96. — Schéma de la formation du pronucléole à partir d'un chromosome nucléoligène ( $Nlg$ ): à gauche, l'extrémité du chromosome avec la chromatine en noir, le germe nucléolaire cyanophile en pointillé, la coiffe éosinophile en clair ; à droite, le pronucléole séparé du chromosome portant le reste du germe (D'après CHATTON et O. TUZET, 1943).

l'extrémité d'un chromosome particulier. Inversement, on connaît des chromosomes à satellites qui n'ont aucune relation avec les nucléoles, alors que d'autres chromosomes dépourvus de trabants les remplacent dans ce rôle (OKUNO, chez les *Lobelia*) (fig. 95). M<sup>me</sup> DOUTRELIGNE, de ZEEUW, n'ont pas trouvé de relation entre les nucléoles et des chromosomes définis chez les noyaux euchromocentriques ; ils observent seulement que la substance nucléaire apparaît, en télophase, ou plus justement à la fin de l'anaphase, sous la forme d'amas rattachés généralement à des chromosomes, ce qui donne à ceux-ci un aspect de massue. DERMEN (1933) dans les genres *Callisia*, *Pæonia* et *Pinus* arrive aux mêmes conclusions, et GETTLER (1938) cite des cas où, comme chez certains *Spirogyra*, la substance nucléolaire ne s'amasse pas au contact de chromosomes particuliers, malgré la présence, dans le stock chromosomique, de satellites bien caractérisés.

Il ne semble pas d'ailleurs que, même dans le cas des chromosomes satellitaires, ce soient les filaments des satellites, comme on l'a cru tout d'abord, qui jouent un rôle dans l'élaboration des nucléoles : l'exemple du Maïs, étudié par Mc CLINTOCK (1934) est à ce sujet particulièrement instructif. Dans cette plante, la région formatrice du nucléole n'est pas le filament



achromatique de la constriction secondaire, mais une certaine partie épaissie et chromatique située dans son voisinage immédiat à l'extrémité du chromosome proprement dit. D'autre part, au moyen d'une double coloration Feulgen-vert Lumière, il est possible d'observer que les nucléoles apparaissent, en télophase, à l'endroit où s'attache le filament du satellite : ce point du chromosome représenterait un *organisateur nucléolaire* (R. GATES, 1939) ou une *région nucléogénique* (FERNANDES, 1936). L'allongement du filament du satellite pourrait être dû précisément à l'étirement de cette région du chromosome sous l'effet de la croissance du nucléole. La région nucléogénique n'appartient pas nécessairement à un chromosome satellitifère : elle peut être formée par l'extrémité d'un chromosome de type normal (FERNANDES, 1936 ; MATSUURA, 1935, OKUNO, 1937) (fig. 95).

Tout récemment E. CHATTON et O. TUZET (1943) ont observé, au cours de la spermatogénèse du *Lumbricus Hercules* Sav. que le nucléole tirait son origine de l'extrémité d'un chromosome particulier (appelé par eux, *chromosome nucléoligène*, ou chromosome Nlg) (fig. 96). Or, à l'extrémité de ce chromosome formateur du nucléole, ils observent une masse (*pronucléole*) composée de deux parties : une région centrale, cyanophile (*germe nucléolaire*) et une enveloppe éosinophile (*coiffe éosinophile*). Ce pronucléole a la propriété d'engendrer un nucléole en se détachant de l'extrémité du chromosome Nlg, mais, comme une partie du germe nucléolaire semble demeurer sur le chromosome, le pronucléole peut être ensuite régénéré. Le pronucléole possède encore la propriété de bourgeonner des *paranucléoles*, corpuscules que CHATTON et O. TUZET distinguent du nucléole proprement dit par leur destinée au cours de la mitose. Les paranucléoles sont, en effet, résorbés à la prophase, ne laissant subsister, à la métaphase, que le seul nucléole et le pronucléole. Les faits observés par E. CHATTON et O. TUZET établissent nettement les rapports entre le nucléole et un chromosome particulier qui n'est pas d'ailleurs satellitifère. Leur pronucléole pourrait, semble-t-il, correspondre à la région nucléogénique distinguée par d'autres auteurs et dont il a été question plus haut, ou encore à l'organisateur nucléolaire reconnu par Mc CLINTOCK dans le Maïs. Cependant, comme le font remarquer les zoologistes français, l'organisateur nucléolaire est intercalaire et, le globule nucléolaire, après avoir été élaboré, ne se détache pas. Des observations ultérieures montreront sans doute le degré de généralité des faits signalés chez les Lombrics en ce qui concerne la genèse des nucléoles, mais, d'ores et déjà, nous pouvons noter que ces phénomènes attribuent un rôle important, non à un segment intercalaire, mais à l'extrémité d'un chromosome particulier dans la nucléogénèse et ceci s'accorde, nous semble-t-il, avec une théorie intéressante développée récemment par MATSUURA (1938).

Le savant japonais fait remarquer que l'on ne trouve pas chez le *Trillium kamschaticum*, malgré des recherches très attentives, de SAT-chromosomes, ni dans la méiose, ni dans les divisions somatiques. Dans ces conditions la formation des nucléoles siège à l'extrémité de certains chromosomes. Partant de ces faits, l'auteur esquisse une hypothèse au sujet de la naissance des chromosomes à satellites : primitivement tout chromosome aurait la pro-



priété de produire un nucléole à ses extrémités ; mais la valence de chaque chromosome serait à cet égard variable, de sorte qu'une prédominance se serait établie concernant une paire ou plusieurs paires chromosomiques. Enfin les chromosomes satellitifères auraient pris naissance à la suite d'une inversion ou d'une translocation intéressant un fragment de la partie terminale d'un chromosome : le nucléole serait ainsi devenu intercalaire et l'enroulement spiral chromonématique aurait été interrompu sur l'emplacement du filament de réunion du trabant avec le restant du chromosome. Nous serions assez favorable à l'hypothèse dont nous venons de résumer les points essentiels. En effet, comme nous l'avons vu, de nombreux faits peuvent venir lui prêter appui et nous pensons que d'autres s'y ajouteront dans l'avenir (1).

### c) La structure fine des chromosomes : la théorie chromonématique (2)

Les chromosomes, pendant une partie de leur cycle (métaphase, anaphase), ont le plus souvent l'apparence d'éléments homogènes, dépourvus de toute structure ; dans les préparations colorées, ils se montrent fortement et uniformément chromatiques et, dans la cellule vivante, ils ne laissent voir aucun détail à leur intérieur ; ils semblent constitués par une substance homogène réfringente. Cependant les cytologistes modernes sont arrivés à concevoir les chromosomes comme des éléments possédant une structure bien définie : à ce sujet toutefois l'accord est loin d'être obtenu.

Les anciens auteurs supposaient, d'après des vues théoriques et d'après quelques rares faits d'observation, qu'il y avait, dans chaque chromosome, d'une part une substance peu colorable à laquelle ils avaient donné le nom de *linine* et d'autre part une substance colorable composée de grains (*chromomères*), disposés en file à l'intérieur du boyau lininien. Ces idées, avec la

(1) D'après AHRENS (1939) on observerait des chromosomes nucléolaires, avec nucléoles en position terminale, au cours de l'oogénèse de *Mytilicola intestinalis*. D'autre part, on observe au point de contact des chromosomes avec les nucléoles des granules à contour net et fortement colorables, auxquels l'auteur réserve le nom de *nucléolomères*. Leur signification est inconnue.

(2) Nous aurions voulu pouvoir exposer ici, avec détails l'intéressante théorie de Ch. HOLLANDE (1937-1944) sur le noyau en général ; mais comme cette interprétation nouvelle nous paraît d'une application encore délicate, dans le cas surtout des Plantes Supérieures et des Animaux, nous n'en donnons ici qu'un simple aperçu qui sera complété dans le chapitre traitant des Organismes inférieurs (Cyanophycées et Bactériacées). D'après HOLLANDE, l'élément primitif, actif et constant de l'appareil nucléaire est le *nucléosome*, corpuscule basophile et sidérophile. Les nucléosomes se multiplient par division et ils présentent entre eux des filaments de réunion ou *desmoses* plus ou moins persistantes ; ils se groupent en des *centres nucléosomiens* accompagnés de *paranucléosomes* et de *métanucléosomes*. Les organites nucléosomiens constituent par leur association avec des éléments étrangers les grains de chromatine des auteurs. Dans le noyau en mitose apparaissent des formations tubulées hyalines, les *spirémoïdes* à la surface desquels adhèrent les grains de chromatine. Les chromomères correspondraient à la réunion de grains de chromatine et les chromonémas aux tractus internucléosomiens. La théorie de HOLLANDE est le fruit d'observations très minutieuses auxquelles on peut reprocher toutefois d'être basées sur des méthodes très particulières de fixation et de coloration. La mise en évidence, récemment, par A. Ch. et G. HOLLANDE, de *spirémoïdes* dans les cellules vivantes en utilisant une coloration, vitale ou post-vitale, semblerait à être confirmée.



notion de chromomères telle que l'avaient conçue à l'origine BALBIANI et PFITZNER, sont abandonnées aujourd'hui sous cette forme primitive ; néanmoins, dans le langage des cytologistes actuels, le terme de chromomères est plus que jamais en usage et, malgré les réserves de certains savants à leur égard, il paraît difficile de mettre leur existence complètement en doute, car on les observe avec une grande netteté pendant certaines périodes de la vie des noyaux (1). L'étude des noyaux géants des Diptères est venue égale-

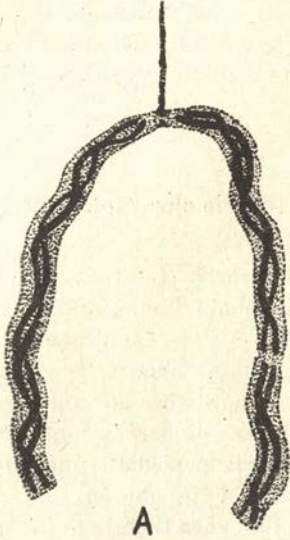


FIG. 97. — Schéma d'un chromosome anaphasique suivant l'interprétation de B. P. KAUFMANN (1936). On note la présence d'une constriction primaire sub-médiane où sont logés deux corpuscules cinétiques se faisant vis-à-vis, l'un de ces corpuscules est relié à une « fibre » fusoriale. Les chromonèmes sont entrelacés et insérés dans une matrice commune ; une constriction secondaire s'observe dans le bras chromosomique le plus long.

ment, sous une autre forme, apporter des preuves en faveur de la constitution chromomérique des chromosomes. Il n'en demeure pas moins que la conception actuelle d'un chromosome diffère grandement de celle des cytologistes du temps de STRASBURGER et de GUIGNARD : on admet en effet que les chromomères sont de petits amas de chromatine disposés le long d'un filament colorable long et mince le *chromonéma*. Le filament chromonématique serait le plus souvent enroulé en hélice et logé à l'intérieur d'un cylindre d'une matière différente, lui constituant une sorte d'enveloppe ou de gaine, la *matrice* ou substance de fond, encore appelée *kalymma* (HEITZ, 1935) ou *hyalonema* (KUWADA). Les idées, disons-le tout de suite, ne sont d'ailleurs pas bien fixées au sujet des rapports entre le chromonéma et la matrice ; ainsi GUILLIERMOND (1938) a donné de la théorie chromonématique une vue un peu différente : il expose en effet que les chromonémas seraient des filaments chromatiques enroulés en hélice sur une substance achromatique nommée *matrix*, celle-ci constituant de la sorte un élément axial du chromosome. Or, la plupart des auteurs pensent plutôt que la substance matricielle enveloppe les chromonémas. Certains même ont admis

(1) Il se pourrait cependant que les chromomères correspondent à un pelotonnement dense du filament spiral (Ris, 1945).



que la matrice formerait une pellicule rigide à l'intérieur de laquelle les chromonémas seraient obligés de s'enrouler et, d'après l'auteur américain NEBEL, la substance de fond accompagnerait fidèlement le chromonéma dont elle suivrait toutes les inflexions et dont elle constituerait en quelque sorte l'écorce. Une manière de voir très analogue semble adoptée par l'allemand STRAUB. D'autre part la matrice ne représente pas forcément une substance achromatique puisque, précisément, elle intervient, à certains stades, pour empâter et masquer le filament chromonématique (fig. 97).

L'énoncé de ces divers points de vue nous montre que, dans la théorie chromonématique, l'idée de matrice est assez mal définie et qu'elle demeure assez obscure. « This is a substance of uncertain history » écrit SHARP (1934) ; aussi certains auteurs, comme DARLINGTON (1936), ont-ils été amenés à rejeter cette notion : ils considèrent le chromosome comme formé d'un élément essentiel, permanent (chromonéma), accompagné de substances accessoires, plus ou moins abondantes et plus ou moins chromatiques (richesse variable en acides nucléiques), mais ne donnant pas lieu à un élément distinct, sinon artificiellement et sous l'action des fixateurs. Cependant cette manière de voir ne s'est pas imposée et la plupart des cytologistes demeurent attachés à l'idée de matrice. La réalité d'une substance de fond distincte pour les chromosomes semble prouvée ; elle correspondrait à cette gaine qui a été souvent signalée autour des chromosomes et qui masque leur structure véritable et il est bon de noter que DARLINGTON lui-même admet l'existence d'une sorte de pellicule autour des filaments chromosomiques. On sait également que certaines fixations révèlent la présence d'une écorce plus chromatique autour des chromosomes et, d'après des observations récentes d'HIRSHLER (1942), il y aurait autour des chromosomes une membrane osmiophile (*membrane périchromosomique*) révélée par les méthodes d'imprégnation osmique.

L'idée qu'on peut se faire de la substance matricielle, de sa constitution chimique et de son rôle est donc très imprécise. D'après NEBEL (1939) la matrice des chromosomes télophasiques contribuerait à la formation de la caryolymphe et une autre partie serait dérivée pour la formation des nucléoles. Certaines recherches histochimiques, d'autre part, semblent montrer que la matrice aurait une constitution particulière et qu'elle serait riche en lipoïdes (SHIGENAGA, 1933), tandis qu'un autre savant japonais SAKAMURA (1927) a montré que l'eau bouillante détruisait cette substance en révélant ainsi le filament spiral contenu à son intérieur. D'une manière générale l'école cytologique japonaise considère la matrice, sous le nom de *hyalonema*, comme un constituant du chromosome, associé au chromonéma, et dont le rôle pourrait être important dans la mécanique de la mitose.

Quoi qu'il en soit, tous les cytologistes sont d'accord pour attribuer un rôle essentiel au filament spiral des chromosomes et non à la matrice et c'est en faisant du chromonéma un constituant permanent que la théorie chromonématique s'est développée, surtout à la suite des recherches de KAUFMANN (1926), de SHARP (1929), de TELEZYNSKI (1930) et de l'école cytologique japonaise (FUJII, SHINKE, KUWADA). Elle a atteint aujourd'hui une



position dominante dans toutes les études chromosomiques, de sorte qu'elle mérite d'être exposée avec quelques détails. Des mises au point sur cette question délicate de la structure chromosomique ont été fournies par SHARP (1929-1934), MARTENS (1922-1924), KAUFMANN (1936), GEITLER (1938), STRAUB (1938-1943), NEBEL (1939) ; dans sa thèse récente LE CALVEZ (1938-39) en a fait un exposé intéressant, surtout en ce qui concerne la cellule animale.

L'idée d'une structure chromonématique pour les chromosomes ne peut pas être considérée comme absolument démontrée, si l'on entend par là que l'existence du chromonéma devrait être prouvée à tous les stades du cycle nucléaire mitotique ; néanmoins, et malgré les réserves de certains cytologistes (GUILLIERMOND, 1938), on peut la considérer comme aussi bien établie que le sujet le comporte. D'ailleurs, ce qui est de nature à entraîner la conviction, la structure spiralée des chromosomes, à certains stades, a pu être observée vitalement dans les poils staminaux de *Tradescantia* (TELEZYNSKI, 1930 ; KUWADA et NAKAMURA, 1934), ou bien encore micro photographiée (BELAR, NAKAMURA). Pour ces observations les poils staminaux étaient généralement placés dans l'huile de paraffine, de façon à prévenir toute altération. La figure 99 p. 224 donne une idée générale du cycle évolutif du chromosome pendant la mitose suivant la théorie chromonématique.

L'existence d'une structure spiralée dans les chromosomes a été signalée pour la première fois par BARANETZKY (1880) dans les chromosomes méiotiques de *Tradescantia* qu'il extrayait de la cellule par une pression ménagée de façon à les observer dans l'eau ou dans une solution saline. Cette observation ne fut pas appréciée pendant longtemps à sa juste valeur, et c'est seulement après les travaux de BONNEVIE (1908-1910 sur *Ascaris* et le genre *Allium*, que se développa la nouvelle conception de la structure chromosomique. Puis, en 1912, VEJDOWSKY donna le nom de *chromonema* au filament spiral propre du chromosome que la plupart des auteurs supposent être enroulé à l'intérieur de la substance fondamentale du chromosome.

La démonstration d'une structure chromonématique régulière s'obtient le plus facilement dans les chromosomes de la méiose, comme nous le verrons à propos de ce dernier phénomène ; cette structure est plus rarement et moins indiscutablement constatée dans les mitoses somatiques ordinaires : c'est surtout dans les divisions post-méiotiques des Angiospermes qu'on a pu jusqu'ici démontrer une structure spiralée bien certaine (GEITLER, 1935). On peut la mettre en évidence, d'après cet auteur, dans les divisions produites à l'intérieur des grains de pollen, au moyen de carmin-acétique et après avoir exercé une certaine pression sur les noyaux. Plus récemment le même auteur (1938) a observé la structure spirale des chromosomes anaphasiques dans le nucelle et dans le tégument des jeunes ovules de *Paris quadrifolia*. MARQUARDT (1940) a décrit également des chromosomes somatiques spiralés.

Dans les mitoses des plantes à longs chromosomes (*Vicia Faba*, *Allium*, *Podophyllum*, *Trillium*, etc.), les filaments prophasiques à trajet en zig-zag (dolichonémas) peuvent être considérés sans difficulté comme des chromo-



némas à spires relâchées et irrégulières. Souvent, à la télophase et même à l'interphase, les chromosomes peuvent présenter un filament chromatique d'apparence spiralée. Cela se voit même *in vivo*.

Dans les préparations fixées, l'élément chromonématique des chromosomes anaphasiques et télophasiques a été décrit autrefois par MARTENS (1922), chez le *Paris quadrifolia*, comme étant formé d'anneaux et d'éléments spiralés irréguliers et discontinus. La plupart des auteurs modernes

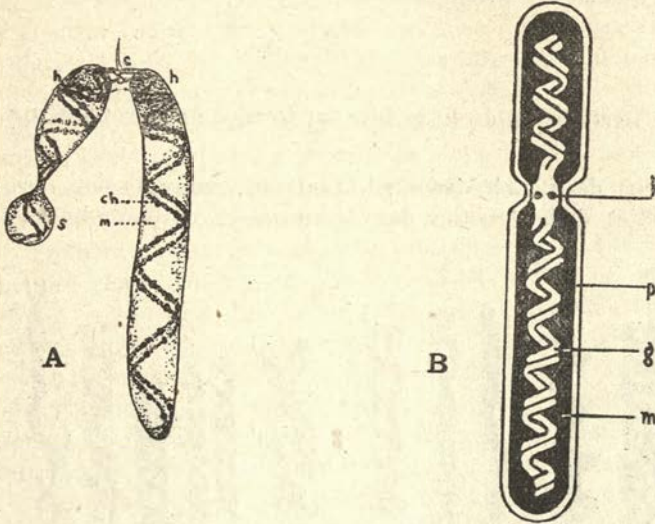


FIG. 98. — Deux représentations schématiques du chromosome. A, d'après SHARP (1943); B, d'après SCHRADER (1943); c et k, centromère; ch, chromonéma; g, genonema; h, hétérochromatine; m, matrice; p, pellicule ou gaine; s, satellite. Le schéma de gauche comporte un satellite; celui de droite admet l'existence d'une gaine périchromosomique.

voient au contraire dans le chromonéma un élément continu dont l'état d'enroulement est variable (fig. 98).

L'interprétation des chromosomes somatiques ordinaires à la métaphase a toujours été le point délicat de la théorie chromonématique, de sorte que les représentations données par divers auteurs sont largement hypothétiques (fig. 98). Les chromosomes, à ce stade, sont en effet d'apparence homogène réfringente *in vivo* et, après fixation par les méthodes ordinaires, ils se colorent fortement sans montrer aucune structure à leur intérieur; cependant, parfois, ils laissent voir en coupe une sorte d'écorce très chromatique entourant une région axiale peu colorée. Cette structure est sans doute artificielle. On peut supposer que le chromonéma est devenu invisible par suite d'un enroulement très serré et d'une condensation de la spirale; en outre, on peut admettre qu'il serait alors masqué par l'abondance et le caractère fortement chromatique de la substance matricielle. Cependant, dans des expériences de microdissection, on a pu retirer de ces



chromosomes un filament spiral que l'on déroule (WADA, 1933). On peut encore, dans certains cas difficiles, mettre en évidence la structure spirale et provoquer le déroulement du chromonéma en faisant agir les vapeurs ammoniacales sur les chromosomes (KUWADA et NAKAMURA, 1934), ou bien en fixant les noyaux par l'eau bouillante (SAKAMURA, 1927). L'action préalable de certains réactifs (prétraitement) est parfois nécessaire avant la fixation définitive. La nécessité de traitements aussi énergiques et variés explique qu'un certain nombre de cytologistes sont demeurés longtemps sceptiques quant à l'existence réelle de la structure spirale des chromosomes (1).

#### d) Description de la mitose en termes de chromonéma.

Nous avons décrit précédemment la mitose somatique sans faire d'hypothèses au sujet de la structure des chromosomes ; si l'on admet l'existence

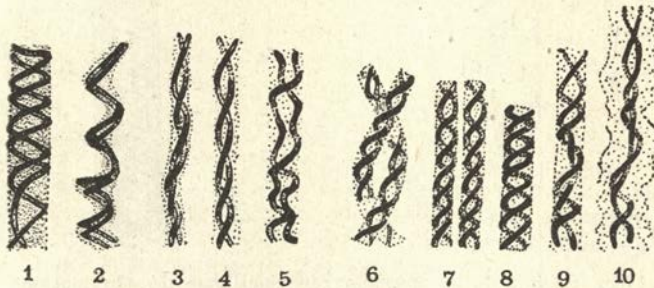


FIG. 99. — Cycle évolutif du chromosome somatique suivant la théorie chromonématique : 1-6, prophase ; 7, métaphase ; 8, anaphase ; 9, télophase ; 10, intermitose (D'après TELEZYNSKI, 1931).

d'un chromonéma on voit que le cycle chromosomique au cours de la division correspond, dans son ensemble, à un déroulement suivi d'enroulement du filament spiral ; c'est ce que beaucoup d'auteurs qualifient de *spiralisation* et de *dés spiralisation* (fig. 99). Les chromosomes du début de la prophase apparaissent comme constitués de *chromonémas* au maximum de l'allongement, tandis que, durant la métaphase et l'anaphase, les chromosomes contiennent une spire très condensée ; en outre les chromosomes prophasiques, qui sont longs et grêles, diffèrent des chromosomes métaphasiques ou anaphasiques parce qu'ils seraient réduits à leur constituant permanent le chromonéma, la matrice faisant défaut à ce stade, tandis que, dans la

(1) L'emploi de l'eau bouillante comme fixateur n'est pas aussi contre-indiqué qu'on pourrait le supposer : cela tient à la rapidité de son action et, d'après T. NAKAMURA (1934), ce traitement aurait bien pour effet de gonfler la matrice du chromosome, mais le constituant chromatique du chromosome (chromonéma) serait fixé immédiatement sans modification. Les résultats obtenus par cette méthode sont cependant très irréguliers et ne concordent pas entre eux.



prophase avancée, cette substance apparaît et s'incorpore au chromosome en masquant sa constitution exacte.

Cette évolution des chromonémas, au cours de la mitose, par la succession d'un enroulement et d'un déroulement d'une spirale, ne va pas sans difficulté. Dans le langage adopté par les cytologistes spécialisés il faudrait distinguer les étapes suivantes dans ce phénomène : le chromosome de la métaphase somatique posséderait un enroulement en hélice caractéristique, qualifié d'enroulement type ; cet *enroulement standard*, qui correspond comme nous le verrons à la *spire mineure* distinguée au cours de la méiose, pourrait persister à la télophase et parfois même à l'interphase et au début de la prophase : ainsi la persistance de l'enroulement chromonématique pendant l'interphase peut être supposé pour les régions hétérochromatiques constituant les chromocentres. Dans le cas général, les spires seraient détendues, mais enchevêtrées, et les chromomères devenues très visibles contribueraient à donner l'aspect granuleux si fréquent dans l'interphase ; quant à l'aspect réticulé, il pourrait être dû au développement d'anastomoses entre les chromonémas aux dépens de la substance matricielle. En général cependant ces anastomoses sont plutôt considérées comme dérivées des chromonémas eux-mêmes. Beaucoup d'auteurs pensent d'ailleurs que le noyau interphasique pourrait être constitué uniquement par des chromonémas enchevêtrés dépourvus d'anastomoses. L'existence d'un réticulum semble pourtant indiscutable pour le noyau au repos définitif.

Au cours de la prophase, les spires, déjà détendues à l'interphase, accentuent tout d'abord leur déroulement et disparaissent ; un enroulement dit *résiduel* (« relic spiral ») peut subsister toutefois à l'état de vestige momentané ; les filaments chromosomiques peuvent ensuite constituer de larges boucles (super-spirales), tandis qu'une nouvelle bobination du chromonéma, suivant une spire serrée et dense, conduit peu à peu vers un nouvel enroulement normal et vers la disparition des super-spirales.

Ce cycle de spiralisation toutefois est susceptible de variations plus ou moins considérables : c'est ainsi que, chez certaines plantes, les chromosomes de la télophase gardent leur spire mineure relativement condensée, de sorte que celle-ci, après s'être conservée sans doute pendant l'interphase, reparait tout au début du stade prophasique (BELAR, 1930, chez le *Tradescantia* ; MANGENOT, 1942, chez l'*Allium Cepa*) ; l'enroulement résiduel, dû au maintien, jusqu'en prophase, d'une structure qui remonte à la télophase précédente est donc ici particulièrement marqué. La prophase, qui est la période la plus longue de la division nucléaire, se distingue donc par la variété de ses aspects suivant l'état d'enroulement de la spire chromosomique. Il n'est donc pas étonnant que certains auteurs, comme RESENDE (1940), aient cru pouvoir distinguer plusieurs périodes, au cours de la prophase, d'après la nature de l'enroulement spiral.

On désigne enfin sous le nom d'*enroulement relationnel* (il serait préférable de dire enroulement réciproque), le fait pour les chromatides de la prémétaphase (métacinèse) d'être entrelacées plus ou moins lâchement (fig. 100, 101)) l'une avec l'autre. Cet enroulement, d'après DARLINGTON (1936), se développerait principalement à la suite de la tension imposée aux chromatides par leur spiralisation propre.



Pendant le cycle mitotique il est souvent possible de constater que les chromatides de l'anaphase sont doubles, donc déjà formées par deux chromonèmes : il en résulte que chaque chromosome apparaît composé de quatre parties, à partir de la prophase jusqu'à la métaphase. C'est au moins l'opi-

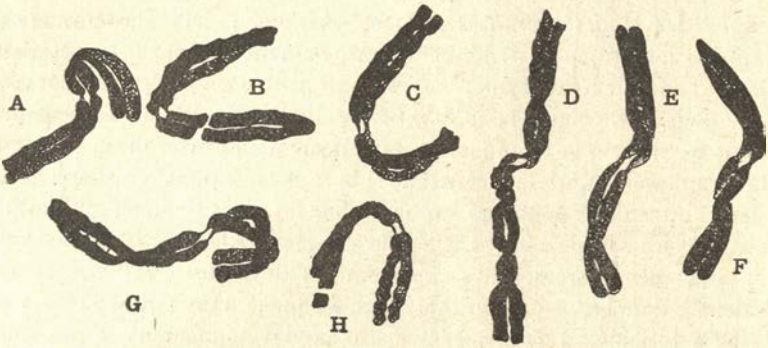


FIG. 100. — *Nothoscordum fragrans*. Divers chromosomes métaphasiques montrant les régions d'insertion, l'enroulement réciproque des chromatides et parfois une structure spirale évidente (D'après KÄRPERICH, 1930).

nion la plus probable actuellement. Quant à la division longitudinale des chromonèmes elle aurait lieu, d'après certains, pendant l'interphase. Un petit nombre d'auteurs, dont DARLINGTON, considèrent, par contre, le chromosome comme une structure simple qui se dédouble à l'interphase ou au début de

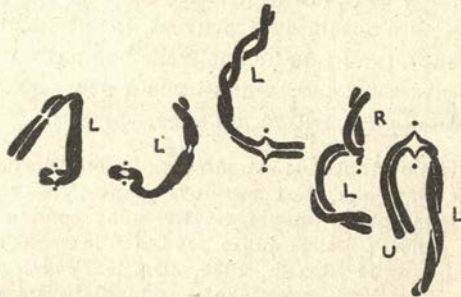


FIG. 101. — Cinq chromosomes d'une Fritillaire (*F. Elvesii*) représentés au début de l'anaphase montrant les centromères et l'enroulement réciproque des chromatides : L et R désignent la direction de la spire dans chaque bras (« left » et « right »);  $\times 2.200$  (D'après DARLINGTON, 1936).

la prophase. Inversement, quelques auteurs, en particulier NEBEL et RUTTLE (1936), ont observé que les chromosomes étaient composés de quatre parties à tous les stades de la mitose somatique, sauf à la métaphase, où se produit un doublement du nombre des filaments chromosomiques. Un chromosome somatique se composerait ainsi de deux chromatides, chacune de celles-ci étant elle-même divisée en 1/2 chromatides ou chromonèmes proprement dits.



On a cherché à déterminer le moment exact du clivage des chromonémas (ou des chromosomes) au moyen des rayons X : ceux-ci déterminent en effet des cassures le long des filaments chromosomiques et il apparaît que ces cassures, suivant l'état de division de ces filaments, pourront être des cassures de chromatides ou de 1/2 chromatides. En observant des chromosomes ainsi traités, il serait théoriquement possible de savoir quel était leur état de clivage au moment de l'irradiation. On pense que la brisure peut se produire pendant la phase de repos et ne se montrer que dans la division qui suit : si l'on obtient des cassures de 1/2 chromatides on en déduira que le chromosome, au moment de l'irradiation, était quadriparti ; les cassures de chromatides sont une preuve de l'état biparti, mais les cassures de chromosomes ne prouvent pas du tout le fait inverse, c'est-à-dire que le chromosome fut simple.

On a fait beaucoup d'hypothèses au sujet du mécanisme de l'enroulement des chromonémas et de ses causes. Nous pouvons omettre d'en discuter ici, aucune d'entre elles ne paraissant sérieusement fondée. Il semble bien en tous cas, que le raccourcissement des chromosomes entre la prophase et la métaphase ne puisse pas être expliqué par un simple enroulement (spiralisation) et qu'il soit nécessaire de faire entrer en jeu une contraction ou une rétraction moléculaire des chromonémas. Parmi les hypothèses les plus récentes, citons celles de NEBEL (1939) qui a fourni une interprétation personnelle de l'enroulement basé sur l'existence, le long du chromonéma, de petites unités hypothétiques appelées *némamères* (petites plaquettes rectangulaires portant à l'un des coins une région x caractéristique).

#### e) Segments différentiels.

L'exposé que nous avons fait plus haut des notions d'hétérochromatine et d'euchromatine nous a déjà conduit à considérer le chromosome comme différencié dans le sens de sa longueur. En développant cette idée, l'étude des chromosomes au cours du cycle mitotique amène à penser qu'il existe, le long du filament chromonématique, des segments particuliers dont l'évolution, à divers points de vue (enroulement spiral, charge en acides nucléiques) se distingue de celle des parties voisines : ce sont les *segments différentiels* (fig. 102), suivant la terminologie de DARLINGTON et LA COUR (1938-40). Chez diverses espèces de Liliacées des genres *Paris* et *Trillium*, ces auteurs ont montré l'existence de tels segments, qui demeurent visibles dans les noyaux au repos en raison de leur teneur importante en acides nucléiques : ce sont donc des segments hétérochromatiques. Cependant, à la métaphase, et si les mitoses ont eu lieu à basse température, ces segments se signalent, d'une manière inattendue, par leur faible teneur en acides nucléiques ; leur diamètre diminue de moitié et leur spire chromonématique devient apparente à la suite de leur dépouillement de la surcharge chromatique normale. Les segments différentiels varient comme nombre, taille et situation, le long des chromosomes suivant les espèces : ils peuvent être terminaux ou intercalaires et un seul chromosome peut en posséder plusieurs. Une propriété intéressante de ces segments spéciaux est l'absence fréquente, causée par le



froid, de la séparation anaphasique des chromatides-sœurs à leur niveau, ce qui entraîne la formation de « ponts » chromosomiques en télophase. DARLINGTON et LA COUR supposent que, dans certaines conditions de basse température, la division nucléaire est possible, mais non la reproduction des gènes dans les segments défectueux en acides nucléiques. Les segments différentiels manqueraient, d'autre part, d'un apport normal d'acide nucléique

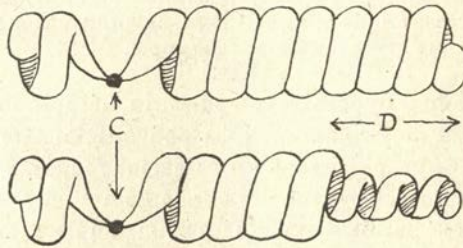


FIG. 102. — Diagramme montrant l'aspect d'un même chromosome suivant que les trois derniers tours de spires chromonématiques présentent ou non la « réaction différentielle » : C, centromère ; D, région différentielle (D'après DARLINGTON, 1938).

par suite de la présence, à leur niveau, de gènes plus ou moins inertes, incapables de concurrencer les régions voisines dans le cas d'un apport restreint de ces substances indispensables à la division des gènes.

Les segments différentiels de DARLINGTON et LA COUR semblent d'autre part de même nature que les « segments spéciaux » dont parle GEITLER (1940), et dont la formation, chez *Adoxa moschatellina*, est conditionnée par des températures au voisinage du zéro. Les segments particuliers se forment, dans ces conditions, non seulement dans la nature, mais aussi par l'action du froid obtenu artificiellement en chambre réfrigérée ; on les observe dans toutes les mitoses somatiques et aussi pendant la méiose. La notion de segments différentiels chromosomiques est une notion à retenir ; elle ne se superpose pas à celle des deux sortes de chromatine, mais elle l'englobe dans une conception plus large et à ce titre elle doit lui être préférée.

#### f) Les chromomères et la structure chromomérique.

La théorie chromonématique semble, à première vue, inconciliable avec la théorie chromomérique. Le chromonéma, tel que le décrivent beaucoup d'auteurs, apparaît en effet comme un fin filament uniformément chromatique et de diamètre constant. Cependant on connaît aussi des exemples où, sur le chromonéma, apparaissent une série d'amas chromatiques disposés à la suite les uns des autres et donnant au fil spiral un aspect moniliforme ; c'est surtout pendant la prophase de la division méiotique que cet aspect est fréquent (voir à ce sujet p. 322) et les amas chromatiques, dont la grosseur est variable suivant leur emplacement le long du filament, ont été décrits comme des chromomères, c'est-à-dire comme des éléments caracté-



ristiques de la structure chromosomique (BELLING, WENRICH, etc.). Malgré cela, d'autres cytologistes cependant ne sont pas convaincus de l'existence des chromomères, et ils font remarquer qu'un filament chromatique, enroulé en hélice, peut donner facilement l'illusion d'être constitué par des chromomères espacés (R. GATES, 1938, etc.).

D'autre part, en dehors de la méiose et dans les divisions somatiques il est beaucoup plus rare d'observer la présence de ces particules constitutives du chromosome, sauf parfois à la prophase, ou plus rarement encore à la métaphase ou à l'anaphase (GEITLER, 1929). Ces chromomères somatiques, particulièrement ceux de la métaphase, sont d'ailleurs relativement gros et peu nombreux, de sorte qu'il est impossible de les homologuer avec les chromomères de la prophase par exemple. On est donc amené à considérer plusieurs sortes de ces éléments, les uns étant de vrais chromomères, ou *chromomères ultimes*, les autres ayant une origine secondaire et résultant de la soudure de plusieurs chromomères entre eux : ce seraient des chromomères composés.

On a pu supposer, à un moment donné, que les chromomères ultimes (chromomères vrais) représentaient les gènes ou particules héréditaires des généticiens et BELLING avait pu annoncer qu'il avait vu les gènes, mais il est admis aujourd'hui que ces derniers éléments ne peuvent être qu'ultra-microscopiques. Les chromomères ne font, peut-être, que signaler leur emplacement. La relation entre gènes et chromomères n'est peut-être pas d'ailleurs absolument certaine ; certains auteurs comme D. KOSTOFF, récemment, (1939) ont soutenu, en se fondant sur le plus grand espacement des chromomères dans les régions euchromocentriques riches en gènes, que ces derniers devaient être situés dans l'intervalle entre les chromomères : ce serait donc pour le savant russe, non les chromomères, mais les régions interchromomériques qui correspondraient aux unités généticiennes.

Par suite de leur espacement variable le long du chromonéma, la densité des chromomères n'est pas partout la même. Elle serait plus grande, d'après KOSTOFF (1938), dans les régions hétérochromatiques et il faudrait voir dans ce fait la raison de l'hétérochromasie. Le fait en lui-même, cependant, est loin d'être prouvé et d'autres auteurs ont montré au contraire que certaines régions hétérochromatiques étaient pauvres en chromomères. Si dans les régions hétérochromatiques le chromonéma est plus condensé, s'il est enroulé en une spire plus serrée, on conçoit que la colorabilité de cette zone puisse augmenter, sans qu'une densité plus forte des chromomères le long du filament soit en cause. D'autre part, il faut tenir compte de la différence de taille entre les chromomères, qui est une cause de différenciation (1).

(1) Pendant la méiose, surtout, le cas est très net et les régions hétérochromatiques peuvent se signaler le long du chromosome par la taille plus grande de leurs chromomères, par exemple au *pachynema* (voir p. 323) en même temps d'ailleurs que par leur disposition plus serrée. Les segments hétérochromatiques se distingueraient ainsi par leur plus forte condensation et par la production plus abondante des acides nucléiques, au niveau de leurs chromomères.



## g) Les chromosomes polytènes.

La conception chromomérique des chromosomes, malgré ses faiblesses, est adoptée par de nombreux cytologistes. Elle repose, comme nous venons de

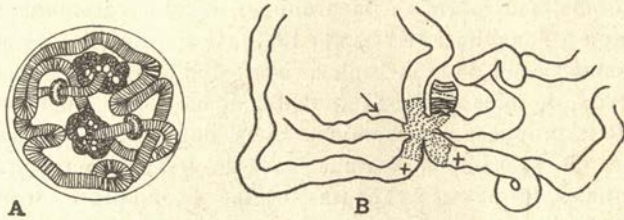


FIG. 103. — A, Noyau d'une glande salivaire de Chironome (Diptère) d'après BALBIANI (1881); B, la région de soudure entre les divers chromosomes (chromocentre) dans le noyau d'une glande salivaire de *Drosophila virilis* (la région ponctuée correspond à de l'hétérochromatine et les bandes transversales n'ont pas été figurées sauf pour le petit chromosome globuleux).

le voir, sur une base d'observation assez fragile, mais elle répond trop bien aux idées des généticiens pour être négligée ou abandonnée. Enfin, elle a reçu un appui très sérieux, depuis peu d'années, de l'étude de certains chromosomes géants observés dans les glandes salivaires des Diptères. On sait,

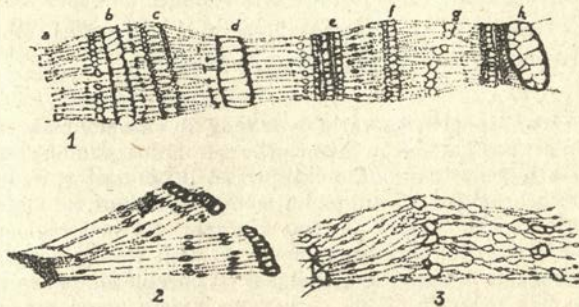


FIG. 104. — Différents aspects des chromosomes polytènes de *Simulium virgatum* (Diptère) montrant les différentes bandes, composées de chromomères ultimes homologues disposés côte à côte et plus ou moins distincts; les chromomères sont réunis par des fibrilles très ténues, surtout visibles dans la figure 2 (D'après PAINTEUR, 1939).

depuis BALBIANI (1884), qu'il existe dans les glandes salivaires de ces Insectes des noyaux à structure très particulière (fig. 103): on y observe, en effet, une sorte de peloton formé par des chromosomes très épais et allongés atteignant jusqu'à cent fois la taille des chromosomes ordinaires. Par suite de leur longueur et de leur épaisseur ces chromosomes laissent voir distinc-



tement leur structure qui consiste dans une striation transversale très régulière (fig. 103 et 104). Cette apparence striée est due à l'existence, le long du chromosome, d'une série de disques ou d'anneaux chromatiques, soit uniformément colorés, soit composés de parties distinctes. L'épaisseur des disques chromatiques est variable, mais l'étude précise de cette structure a montré qu'elle n'était pas quelconque, mais bien déterminée et constante pour un chromosome donné, de telle manière qu'elle se retrouve exactement la même dans deux chromosomes homologues ; cette disposition est d'autre part reconnaissable dans la cellule vivante. L'idée s'impose donc d'une différenciation de ces chromosomes dans le sens de la longueur et chacune des stries chromatiques serait due, en réalité, à la fusion latérale de chromomères disposés au même niveau ; les chromosomes géants des Diptères peuvent être ainsi considérés comme des chromosomes dont les chromonémas multiples constitueraient des sortes de faisceaux, c'est pourquoi on les dit *polytènes*. Le nombre des chromosomes prenant part à la constitution de ces faisceaux n'est pas parfaitement établi et il est certainement variable suivant les objets (1).

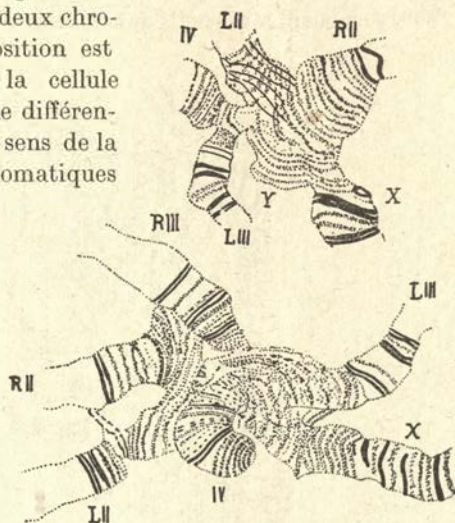


FIG. 105. — La région chromocentrique dans un noyau de glande salivaire chez le *Drosophila melanogaster*, en haut chez le mâle, en bas chez la femelle (D'après PROKOFYEVA-BELGOVSKAYA 1934-1935).

Les résultats précédents furent établis, à peu près en même temps, par HEITZ et BAUER (1933) et par PAINTER (1933), puis par KOSTOFF (1934) sur la *Drosophile*, ensuite par KING et BEAMS (1934) chez les *Chironomus*, par GEITLER (1934) chez les *Simulium*.

Chez la *Drosophile* l'état polytène n'est révélé que par l'aspect des bandes transversales dans lesquelles on peut assez facilement dénombrer les chromomères individuels (fig. 105) ; mais, chez d'autres Diptères, comme les *Simulium*, l'aspect est différent comme le montre la figure 104, 1 : chaque bande observable est formée d'une ou plusieurs rangées de chromomères et, dans l'intervalle, s'observent de fines lignes longitudinales, disposées parallèlement, ou plus ou moins entrecroisées et qui réunissent les chromomères

(1) Les uns, comme HEITZWIG, ont conclu, d'après des mesures comparatives des volumes nucléaires, à la présence de 256 filaments pour les chromosomes des glandes salivaires de *Drosophila melanogaster* ; d'autres, comme BAUER, ont estimé ce nombre à plus de 200 pour les Chironomes ; mais, comme PAINTER (1939) l'a fait remarquer, les chromonémas ont pu se multiplier par « division interne » sans que leur subdivision soit toujours rendue apparente et il en résulte beaucoup d'incertitude au sujet du nombre réel des chromonémas prenant part à la constitution de ces chromosomes géants. Il y a tout lieu de croire que les fibrilles observables sont, non pas simples, mais composées, de même que les chromomères réperables.



d'une bande à l'autre ; ces filaments de réunion sont surtout bien visibles dans les chromosomes ayant subi un léger étirement ; d'après BAUER, ces sortes de fibrilles seraient de vrais filaments et elles représenteraient les chromonémas. Pour PAINTER et GRIFFEN (1938) ces lignes correspondraient plutôt à des faisceaux de chromonémas. METZ (1939), au contraire, nie la réalité des filaments reliant les disques et il les interprète comme de simples structures artificielles causées par l'étirement des chromosomes géants. METZ, d'autre part, fait intervenir le nucléoplasme dans la

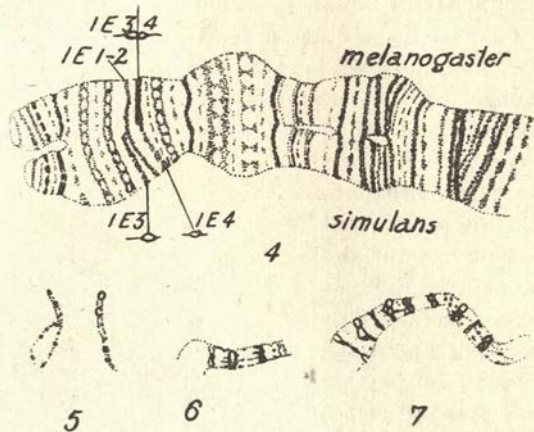


FIG. 106. — 4, Partie d'un chromosome polytène d'une larve hybride de *Drosophila melanogaster* × *D. simulans* montrant comment une très petite inversion a séparé la bande *IE* 3-4 de *melanogaster* en deux composants *IE* 3 et *IE* 4 chez *D. simulans* ; 5, 6, 7, les premiers stades du développement des chromosomes polytènes chez le *Simulium virgatum* (Diptère) (D'après PAINTER, 1939).

constitution de ces chromosomes, car, fait-il remarquer, les chromosomes géants sont pelotonnés dans le noyau où ils occupent pratiquement tout le volume disponible « de sorte que la plus grande partie du nucléoplasme est contenu dans les chromosomes ». D'après PAINTER (1939), qui défend la conception du chromosome polytène, les dimensions anormales de ces chromosomes seraient dues, en grande partie, à l'hypertrophie des chromonémas individuels (et pas seulement à leur multiplication) ; il est bon de noter toutefois que cette hypertrophie, suivant le savant américain, pourrait être causée par un procédé de « division interne » des chromomères et des chromonémas. On peut voir, par ces quelques données, que l'exacte signification des chromosomes géants n'est pas encore parfaitement établie. La conception de PAINTER des chromosomes polyvalents semble pourtant la plus probable : elle s'appuie d'ailleurs sur des études du développement de ces chromosomes, chez les larves de *Simulium*, à partir des noyaux du type habituel (PAINTER et GRIFFEN, 1937) (fig. 106).

L'interprétation des différents chromosomes, dans les noyaux des glandes salivaires, est également délicate. L'ensemble des chromosomes, dans chaque



cellule, semble, au premier abord, constituer une sorte de « spirème continu », mais il est possible, en réalité, de distinguer plus ou moins facilement des cordons, en nombre haploïde, correspondant à des chromosomes homologues étroitement appariés : cet appariement somatique est une particularité des noyaux des Diptères. La soudure des paires chromosomiques est d'ailleurs parfois incomplète et les deux constituants peuvent, dans certains cas, se séparer sur une partie de leur longueur. Le long des cordons chromosomiques se trouvent annexés un ou plusieurs nucléoles, mais les disposi-

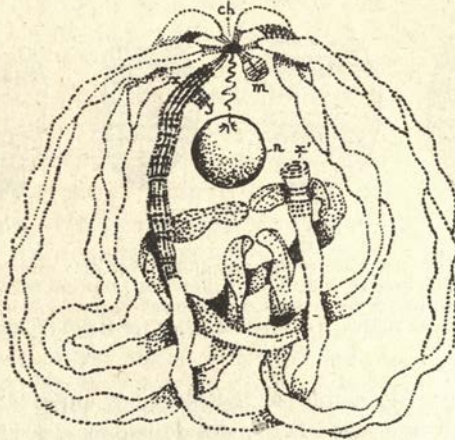


FIG. 107. — Noyau complet de glande salivaire de *Drosophila funebris* mâle, après que l'appariement est terminé : *ch*, région de fusion des centromères ; *n*, nucléole ; *x*, extrémité inerte du chromosome *x* ; *x'*, son extrémité distale ; *y*, partie visible du chromosome *Y* ; *m*, paire chromosomique de taille réduite (D'après FROLOWA, 1935 ; tiré de DARLINGTON, 1937).

tions varient : c'est ainsi que chez les *Sciara* certaines régions, qui forment des renflements le long des chromosomes, sont considérées comme de nature nucléolaire, tandis que chez le *Drosophila melanogaster*, d'après KAUFMANN (1938), les régions organisatrices des nucléoles se trouvent dans l'hétérochromatine des chromosomes sexuels (voir encore à ce sujet chap. XI, p. 405).

On est souvent obligé, dans l'étude des différents chromosomes salivaires, d'exercer une pression ménagée qui permet de séparer les chromosomes les uns des autres et de procéder à l'analyse des plus fines particularités de leurs chromomères. Or, chez la *Drosophile*, tous les chromosomes sont unis ensemble, par leurs régions centromériques fusionnées, en une masse centrale indifférenciée qui a reçu le nom de *chromocentre* (fig. 105 et 107, *ch*). La constitution de ce chromocentre est particulièrement difficile à résoudre et, d'après FROLOWA (1937-1938) elle différerait suivant les espèces de *Drosophile* : chez *D. funebris* le chromocentre est seulement formé par l'hétérochromatine du chromosome X, tandis que dans le *D. melanogaster*, les différents chromosomes participent à sa formation. D'autre part le chromosome Y, ou chromosome sexuel en forme de crochet des mâles de *Drosophila melanogaster*, n'est représenté, dans les noyaux des glandes salivaires, que par un corps très petit et entièrement hété-



rochromatique (fig. 107, y). Ce fait serait en rapport avec le petit nombre de chromomères reconnaissables sur ce chromosome et aussi à son inertie génique constatée à maintes reprises (cf. p. 403 en note).

L'étude morphologique précise des chromosomes géants a permis à PAINTER et à BRIDGES (1935-1938) d'établir des cartes, non plus seulement chromosomiques, mais chromomériques pour la *Drosophile*. C'est une véritable chance, une circonstance très heureuse, que précisément chez la Mouche *Drosophile*, si étudiée au point de vue génétique, se soient trouvés des chromosomes géants permettant d'étudier leur structure la plus délicate et ceci

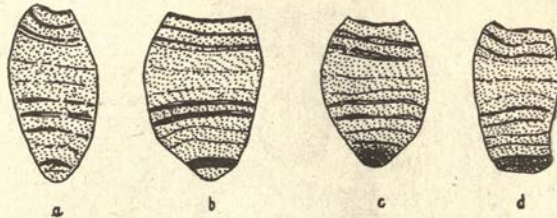


FIG. 108. — Le petit chromosome globuleux de *Drosophila virilis* observé dans quatre individus différents pour montrer la constance de nombre et de largeur des bandes chromomériques: a et b proviennent de mâles, c et d de femelles;  $\times 1.800$  (D'après HEITZ, 1934).

a été mis à profit par de nombreux cytologistes américains. En effet des changements chromosomiques tels que des déficiences, des translocations ou des inversions, qui, autrement, auraient été très difficiles, ou même impossibles à déceler cytologiquement, peuvent être reconnus sous le microscope (fig. 106).

Les chromosomes polytènes des Diptères fournissent encore un matériel très favorable pour l'étude, soit physico-chimique, soit submicroscopique ou même ultra-microscopique de la substance chromosomique. C'est ainsi qu'avec l'aide de la photographie en lumière ultra-violette l'analyse des chromomères peut être poussée plus avant, et que des bandes qui semblaient simples à l'analyse microscopique ordinaire peuvent être subdivisées, de telle sorte que le nombre des chromomères, dans les noyaux de la *Drosophile*, devient très considérable et qu'il peut être évalué à environ 5.000. L'étude microscopique en lumière polarisée montre, d'autre part, que les chromomères dans les chromosomes des glandes salivaires ont une biréfringence négative caractéristique (SCHMIDT, W. J., 1941); celle-ci s'observe pour les chromosomes frais, non traités par les réactifs; mais l'alcool et les agents déshydratants renforcent cette biréfringence de la chromatine qui est attribuée à la présence des acides nucléiques. Ce fait indiquerait une orientation longitudinale des molécules d'acides nucléiques dans le chromosome (1). La région interchromomérique, au contraire, reste sombre entre nicols croisés.

(1) Ces résultats de W. J. SCHMIDT sur la structure fine des chromosomes ne sont donc pas en accord avec la conception du chromosome élaborée par Miss WRINCH (1936): celle-ci en effet supposait que, dans un chromosome, les molécules d'acide nucléique étaient disposées transversalement par rapport aux chaînes de polypeptides.



Enfin des expériences de micrurgie, combinées avec l'emploi de la lumière polarisée, ont été poursuivies par PFEIFFER (1940), en vue d'analyser la structure fine des chromosomes géants de *Chironomus*. Or ces chromosomes, isolés au moyen d'aiguilles à micrurgie, se montrent extensibles et après avoir été relâchés, ils se raccourcissent, mais sans recouvrer entièrement la longueur originelle. L'étude en lumière polarisée montre que, après la contraction, les chromomères ont peu modifié leur longueur, tandis que les segments interchromomériques se sont allongés. Une représentation du chromosome sous forme de chaînes plissées de polypeptides  $\alpha$  (pour la région interchromomérique), et de chaînes parallèles de polypeptides  $\beta$  unies à des chaînes d'acide nucléique (pour la région chromomérique), suivant un schéma donné par l'auteur, rendrait compte de ces faits (fig. 109). Le déplissement des chaînes de polypeptides au cours de l'étirement expliquerait l'extensibilité du chromosome (1).

La méthode de CASPERSSON (1940), qui utilise le dichroïsme en lumière ultraviolette pour apprécier le degré d'orientation des molécules de l'acide thymonucléique dans le chromosome, pourrait peut-être fournir des données plus précises encore sur ce sujet délicat. Les résultats ne semblent pas jusqu'à présent en accord avec ceux de SCHMIDT, car ils n'indiquent aucune orientation appréciable des molécules d'acide nucléique au niveau des chromomères. La structure fine des chromosomes a donc bénéficié de circonstances exceptionnellement favorables dans son étude, grâce aux chromosomes géants. Ces recherches ont permis d'établir une correspondance aussi satisfaisante que possible entre les résultats de la génétique et ceux de la cytologie. Néanmoins, la connaissance de la structure moléculaire des chromosomes ne peut être encore que très schématique, et elle donne lieu à diverses hypothèses, sans qu'il soit toujours possible d'arriver à quelque certitude en présence de résultats souvent mal fondés ou contradictoires.

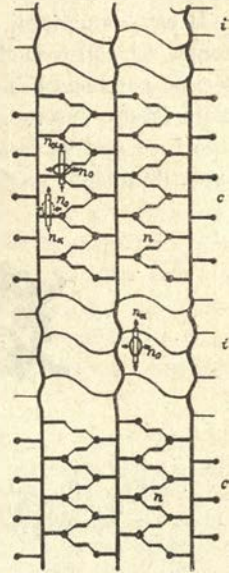


FIG. 109. — Schéma de la structure submicroscopique des chromosomes larvaires des glandes salivaires suivant W. J. SCHMIDT et H. PFEIFFER (1941). Les chaînes de polypeptides, disposées à peu près parallèlement les unes aux autres, sont plissées dans les régions interchromomériques et rectilignes dans les régions chromomériques (c) où leur sont adjointes des molécules filiformes d'acides nucléiques (n) partiellement orientées.

## II. — LE CARYOTYPE ET SES VARIATIONS

Les chromosomes reparaissant fidèlement à chaque mitose avec leur forme caractéristique, il est relativement facile de les dénombrer, de les

(1) Comme autres objets constitués par de la chromatine et présentant *in vivo* une biréfringence négative caractéristique en lumière polarisée, il faut citer, d'après SCHMIDT, les noyaux des isospores de certains Radiolaires et la partie chromatique de la



analyser et de noter leur aspect morphologique. Cette étude, poursuivie sur une large échelle, a fini par aboutir à la notion, qui n'est plus guère contestée à l'heure actuelle, de la permanence et de l'individualité de l'élément chromosomique.

Il est bien établi, comme nous l'avons vu, que le nombre des chromosomes est constant dans une espèce végétale et que celle-ci peut être caractérisée par l'ensemble de ses chromosomes observés dans la plaque équatoriale (stock chromosomique haploïde ou diploïde, *génome*). Une espèce ou une race se trouve ainsi caractérisée par son type chromosomique, son *caryotype*, figuré par un *idiogramme*, dans la définition duquel interviennent non

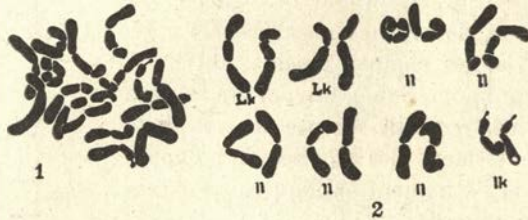


FIG. 110. — Les chromosomes d'*Allium Cepa* : 1, plaque métaphasique ; 2, morphologie des 16 chromosomes du stock diploïde (D'après MENSINKAI, 1940).

seulement le chiffre chromosomique, mais encore toutes les particularités morphologiques, des chromosomes (exemple de l'*Allium Cepa* fig. 110) (voir aussi fig. 88, p. 209).

L'étude du caryotype, entreprise dans une famille ou dans un genre, peut d'autre part, apporter d'utiles renseignements sur l'évolution à l'intérieur de cette famille ou de ce genre ; mais c'est surtout à propos de l'origine des mutations, si fréquentes chez les plantes cultivées, que cette méthode s'est montrée fructueuse (voir p. 356 et seq.). Une entreprise de cette sorte rencontre d'ailleurs de sérieuses difficultés, car il faut tenir compte d'une certaine variabilité du caryotype ; certaines influences agissent pour modifier, dans une certaine mesure, la forme, la taille ou le volume des chromosomes et ces influences peuvent être rattachées à la présence de certains gènes. Ainsi les chromosomes peuvent être modifiés par les conditions générales dérivant du génotype. Dans une *Giroflée* (*Matthiola incana*), MANN et FROST (1927) ont observé deux races qui différaient par la longueur de leurs chromosomes mesurés à la méiose et ils ont montré que cette particularité se comportait, dans les croisements, à la manière d'un couple allélomorphique mendélien, donc qu'elle dépendait d'un simple gène. GOLDSCHMIDT (1932) a étudié certaines races de *Lymantria dispar* qui différaient par la taille de leurs chromosomes. D'après DÉLAUNAY (1931), le fait de soumettre au froid de

tête des spermatozoïdes. PFEIFFER (1942) ajoute à ces exemples les segments chromatiniens des anthérozoïdes de *Chara*. Cette biréfringence, d'une manière générale, s'explique par un degré élevé d'orientation des composants d'acide nucléique inclus dans ces objets.



jeunes plantules suffirait, dans certains cas, pour produire un fort raccourcissement de tous les chromosomes d'un stock.

Peut-être pourrait-on rapprocher ces variations de celles qui correspondent à des états du développement, comme il arrive lorsque la taille des chromosomes est diminuée à la suite de divisions se suivant très rapidement. Les faits de ce genre sont d'ailleurs assez mal connus. Une influence physiologique ou cytoplasmique semble bien être en cause dans les exemples où l'on a signalé une différence de taille entre chromosomes appartenant à des tissus différents. C'est surtout entre les chromosomes des cellules périphériques et ceux des cellules centrales, dans les radicules, qu'une différence de taille a été signalée (NAWASCHINE). Il pourrait s'agir, dans certains cas, d'un effet de la fixation. Une telle variation est particulièrement nette entre chromosomes des cellules épidermiques et des cellules corticales dans la plantule du Pin maritime (P. DANGEARD, 1941). Il semble bien que des chromosomes, même semblables à l'origine, peuvent se trouver modifiés dans leur forme, leur taille, leur volume, suivant qu'ils se trouvent en contact avec tel ou tel cytoplasme.

Le phénomène dit *d'amphiplastie*, signalé par NAWASCHINE (1928) dans les hybrides de *Crepis* est une illustration de ce fait. Certains chromosomes à satellites peuvent même perdre leur caractère distinctif lorsqu'ils se trouvent associés à des chromosomes d'origine différente à la suite d'hybridation : le trabant perd toute visibilité, étant confondu avec la masse générale du chromosome. La morphologie des chromosomes, pris individuellement, n'est donc pas aussi fixe qu'on le dit communément. Elle est influencée par le milieu cellulaire où ces derniers se trouvent et où ils agissent.

Le nombre des chromosomes chez les Végétaux varie de 2 (certains Champignons) à plusieurs centaines (Fougères). Le nombre observé dans les divisions somatiques est normalement un nombre pair (diploïde,  $2n$ ) : c'est le chiffre correspondant, dans le cycle évolutif d'un Végétal, à la *diplophase* (*sporophyte*). Les Plantes Supérieures conservent ce caractère d'avoir des noyaux diploïdes, depuis l'œuf dont elles sortent, jusqu'au moment de la formation des spores où se place la *réduction chromatique* ou *méiose*. Il s'ensuit que les chromosomes observés dans les divisions somatiques peuvent être classés en  $n$  paires de chromosomes homologues, dont l'origine remonte à leur réunion dans l'œuf au moment de la fécondation.

#### a) La polysomatie et la mixoploïdie.

Le chiffre caractéristique haploïde ou diploïde de nombreux Végétaux est maintenant parfaitement connu. Plusieurs auteurs ont publié à diverses reprises des listes de ces nombres chromosomiques (1). Dans les plantes

(1) Les principaux auteurs ayant fourni des listes de nombres chromosomiques sont TISCHLER (1921-22 ; 1927 ; 1931) ; ISHIKAWA (1916) ; GAISER (1926-34) ; WILSON (1925) ; SUGIURA (1936-1940) ; Mc CLUNG, C. E. (1940) ; BOWDEN, W. M. (1945) ; DARLINGTON, C. D. et JANAKI, E. K. (1946).



cultivées, particulièrement, ces nombres varient beaucoup dans une même espèce linnéenne, suivant les races ou les variétés, par suite de diverses circonstances telles que la multiplication du génome, la présence de génomes incomplets ou excédentaires. Nous aurons à étudier ce phénomène dans un chapitre spécial. C'est seulement dans l'espèce sauvage, vivant dans les conditions naturelles à l'intérieur de son aire géographique normale, que le caryotype peut être considéré comme pratiquement stable, comme peuvent l'être également les caractères morphologiques utilisés par le systématique. Il est même reconnu que le karyotype est plus constant que la plupart des caractères de la systématique. Cependant la constance du nombre chromosomique dans le cadre de l'espèce n'a rien d'absolu et, de même que l'espèce n'est pas immuable et peut se subdiviser en variétés et races de nature et d'origine diverses, de même le caryotype peut varier parallèlement à de faibles modifications des caractères spécifiques ou raciaux, ou même seulement, semble-t-il, de l'habitat. Le plus souvent il existe une relation entre un changement chromosomique et une variation morphologique et l'étude de ces faits constitue une partie importante d'une science nouvelle, la *Cytogénétique* (voir p. 345). Pour l'instant nous envisagerons seulement dans ce chapitre, des variations du chiffre chromosomique normal à l'intérieur d'une même plante, variations limitées au *soma* et n'intéressant pas les cellules germinales. Nous distinguerons parmi elles, des variations ayant en quelque sorte un caractère exceptionnel et aboutissant à des sortes de chimères chromosomiques (*mixoploïdie*) et, d'autre part, des changements chromosomiques en rapport avec la différenciation des tissus (*polysomatie*).

Les variations somatiques du nombre des chromosomes ont souvent le caractère de simples anomalies ; sans que la cause en soit bien établie, il n'est pas très rare, parmi un grand nombre de mitoses diploïdes normales, d'en trouver par exemple quelques-unes à  $4n$  chromosomes ; ces mitoses *didiploïdes* peuvent être plus fréquentes à l'intérieur de certains tissus. Ainsi dans le *Spinacia oleracea*, STOMPS (1910), puis de LITARDIÈRE (1923), ont observé certaines cellules corticales dont les mitoses possédaient régulièrement 24 chromosomes au lieu de 12, chiffre diploïde. La cause de cette anomalie serait due, d'après DE LITARDIÈRE, à deux clivages successifs des chromosomes prophasiques. D'une manière générale la polyplôïdie somatique serait fréquente dans la famille des *Chénopodiacées* et MAUDE (1940) a pu observer dans une même racine de *Chenopodium album* des cellules diploïdes (à 18 chromosomes), tétraploïdes (36) et octoploïdes (72).

Dernièrement nous avons observé régulièrement dans les radicules de Melon l'existence de mitoses à  $4n$  chromosomes localisées exclusivement dans certaines assises du périlème à l'intérieur de cellules nettement plus grosses que les cellules normales. L'origine des mitoses didiploïdes pourrait être due, dans cet exemple, à des fusions entre cellules voisines suivies de fusions nucléaires. ERVIN (1939) a signalé également la myxoploïdie chez le *Cucumis melo*.

Ces faits d'anomalies chromosomiques ne sont pas isolés et HRUBY (1932), qui leur applique le terme de *mixoploïdie* (1) les classe en trois groupes :

(1) Le terme de mixoploïdie a été créé par NEMEC (1929) et le premier exemple en a



1° le type sectorial, lorsque les cellules polyploïdes correspondent à un tissu déterminé (*Spinacia oleracea*) ; 2° le type mosaïque, où les cellules polyploïdes forment des îlots (*Cicer arietinum* d'après MILOVIDOV) ; 3° le type dispersé dans lequel les cellules anormales sont disséminées irrégulièrement (*Salvia*). KARASANA (1937), a observé également des cellules tétraploïdes dans les racicules de divers *Crocus*. Lorsqu'un phénomène de ce genre se produit, non plus dans une racine, mais dans un bourgeon il peut conduire à une mutation.

### b) L'endomitose.

Plus spéciaux sont les faits signalés récemment par GEITLER (1937) dans certains Héteroptères (*Gerris lateralis*), où l'on trouve une variation très étendue du nombre chromosomique suivant les tissus, c'est-à-dire non seulement des mitoses tétraploïdes, mais encore octoploïdes, 16 — ploïdes, etc. Il s'agit alors d'une véritable *polyploïdie somatique* à laquelle on peut appliquer le terme de *polysomatie* créé par LANGLET (1927). Dans les glandes salivaires de *Gerris lateralis*, les noyaux énormes et multilobés pourraient avoir, d'après GEITLER, leur chiffre chromosomique normal multiplié par 1024. Peut-être en est-il de même dans les cellules séricigènes de la larve de *Sericaria mori*, où LESPÉRON (1935) note le polymorphisme et la lobation des noyaux : ces noyaux géants ont perdu la faculté de se diviser et leur rôle doit se borner à des actions physiologiques.

Les données obtenues récemment sur la polyploïdie en rapport avec la différenciation des tissus nous paraissent d'un grand intérêt. L'origine de cette découverte est due, en partie, à l'étude approfondie faite par divers cytologistes des « chromosomes géants » dans les glandes salivaires des Diptères (voir p. 230). Cependant, alors que les chromosomes polytènes des Diptères s'expliquent au moyen d'une multiplication de leurs chromonémas, les noyaux somatiquement polyploïdes relèvent d'un mécanisme qui semble différent, appelé l'*endomitose* ou « innere teilung » (BERGER, 1937), et dont le phénomène décrit autrefois, chez les *Spinacia*, par DE LITARDIÈRE pourrait constituer le prototype. D'après les auteurs suédois GENTSCHOFF et GUSTAFSSON (1940) qui ont repris l'étude des *Spinacia*, les chromosomes dans les mitoses polyploïdes de cette plante seraient appariés, groupés par deux, et chacune des paires représenterait le produit d'une « division interne ».

Des observations déjà anciennes de GUIGNARD (1882) et de STRASBURGER (1908) chez le *Lilium Martagon* sont à citer ici, car ces auteurs nous ont fait connaître un exemple classique d'une multiplication du nombre des chromosomes dans les noyaux qui sont situés du côté chalazien, après la première division méiotique du sac embryonnaire de cette Liliacée. Un double clivage des chro-

été observé par cet auteur chez l'*Allium Cepa* (1898). MILOVIDOV (1938) a récapitulé les nombreux cas signalés de ce phénomène et il a donné une énumération des facteurs expérimentaux permettant d'obtenir la polyploïdie. D'après cet auteur, dans les conditions naturelles, la fanaison et la dessiccation joueraient un rôle rappelant celui de la plasmolyse, des basses températures ou des narcotiques.



mosomes ne paraît pas être cependant la cause de ce phénomène étudié en détail par STRASBURGER autrefois (1). D'autre part des zoologistes, comme HOLT, semblent avoir observé un phénomène d'endomitose caractérisé, dès 1917, dans l'intestin des larves de *Culex*, où des divisions répétées des chromosomes conduisent à la formation de cellules à chiffre chromosomique fortement augmenté (72 ou 24  $n$ ). Au moment de la métamorphose, chez le *C. pipiens*, d'après GRELL (1946), se produiraient des divisions somatiques réductrices qui rétabliraient le chiffre chromosomique normal.

Dans les années récentes les découvertes d'endomitoses se sont multipliées, au point que l'on peut se demander si ce phénomène n'accompagne

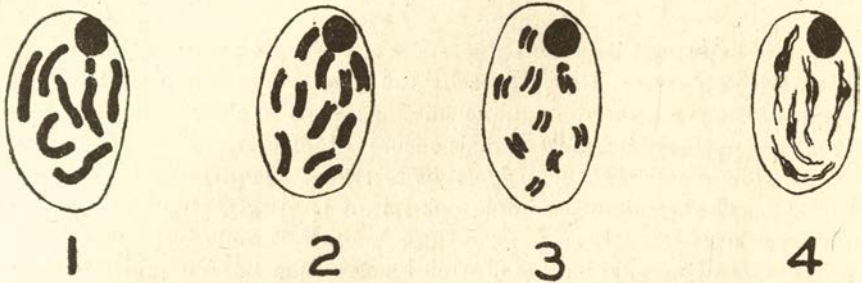


FIG. 111. — Schéma de l'endomitose dans les cellules diploïdes du tapis de l'anthere chez le *Spinacia oleracea* d'après WITKUS (1945) : 1, endoprophase ; 2, endométaphase ; 3, endoanaphase ; 4, endotélophase.

pas d'une manière constante la différenciation de certains tissus. Un point particulièrement intéressant est l'analogie qui existe, et qui est signalée par les auteurs, entre le processus de l'endomitose et les mitoses colchiciniques. Dans les deux cas les fuseaux de division font défaut et il en résulte l'absence d'un mouvement dirigé des paires chromosomiques avec comme conséquence la non-séparation des noyaux-fils. Récemment, une endomitose caractérisée a été décrite dans les cellules du tapis de l'anthere dans le *Spinacia oleracea*. Le cycle endomitotique comprend des phases particulières (endoprophase, endométaphase, endoanaphase et endotélophase, d'après WITKUS, 1945) (fig. 111).

Il n'est pas possible ici d'entrer dans le détail de ces faits très intéressants, d'autant plus que l'endomitose ne paraît pas répondre à un mécanisme uniforme : si l'on en croit, en effet, les travaux de GRAFL (1940), chez l'Aroïdée *Sauromatum guttatum*, l'endomitose, au cours de la différenciation des tissus, serait assez différente de celle qui se rencontre chez les Hétéroptères, car le clivage des chromosomes-fils se produirait ici pendant l'état de « déspiralisation » du noyau.

Les noyaux des tissus âgés et différenciés sont souvent très gros par rap-

(1) En effet d'après BAMBACIONI et ses collaborateurs et d'après COOPER (1935) les noyaux chalaziens, dans le sac embryonnaire des Liliacées (Fritillaire, Lis, Tulipes, deviendraient triploïdes par la mise en commun des stocks haploïdes des trois noyaux inférieurs du sac dérivant de la méiose.



port à ceux des noyaux méristématiques. La polyploïdie de ces noyaux, démontrée dans certains cas, explique cette augmentation de taille ; mais il ne faudrait pas généraliser et il semble certain que l'augmentation de taille, pour certains noyaux, peut être due à une simple augmentation du suc nucléaire. Il existe aussi des tissus différenciés dont les cellules demeurent diploïdes et dont les noyaux ne subissent pas d'augmentation de volume. Chez les Hétéroptères, la polyploïdisation somatique a été observée dans les organes et dans les tissus les plus divers : tubes de Malpighi, cloisons testiculaires, épithélium folliculaire, corps adipeux, œnocytes des glandes salivaires, tissu conjonctif et épithélial de l'intestin moyen (GEITLER, 1939). Chez la Drosophile (*D. melanogaster*) les noyaux des cellules nourricières de l'ovaire ont un diamètre allant de 5 à 40  $\mu$  et les plus gros de ces noyaux seraient largement polyploïdes (512-ploïdes), d'après PAINTER et REINDORP (1938). Cette polyploïdie provient d'une série d'endomitoses qui se sont succédées dans une même cellule.

Chez les Végétaux la polyploïdisation paraît être une étape normale du développement dans les grandes cellules aquifères de la feuille de *Rhoeo discolor*, dans les grandes cellules de la paroi des ovaires (ou ovules) de l'*Epidendrum vulgare*, dans les trichocytes des racines de *Trianea* (GEITLER, 1940).

On voit que la variation somatique du chiffre  $2n$  peut conduire parfois à de véritables *chimères* cytologiques, par suite du caractère hétérogène présenté par les différents tissus d'une plante ou d'un animal au point de vue Caryologique. Il s'agit d'ailleurs, en ce qui concerne la mixoploïdie, de phénomènes relativement exceptionnels, dont on ignore la signification et qui ont une portée limitée, puisqu'ils n'influent pas sur le caryotype transmis à la descendance par les cellules germinales. Ils peuvent cependant être l'origine de plantes polyploïdes transmises par voie asexuée. La polyploïdisation élevée constatée dans certains tissus et qui dérive de la « division interne » n'est peut-être qu'un cas particulier du phénomène précédent ; néanmoins elle revêt un aspect plus normal, plus régulier et elle semble caractériser certains tissus à métabolisme intense (tissu glandulaire, etc.). Il est trop tôt sans doute pour interpréter exactement ce mode de différenciation propre à certains tissus. De nouvelles observations sont nécessaires dans un domaine encore à peine exploré (1).

Nous pouvons faire les mêmes réflexions au sujet des exemples peu nombreux où l'on a signalé une variation dans la taille ou le volume des chromosomes en rapport avec la différenciation histologique. On sait que la taille des chromosomes n'est pas toujours la même dans les divers tissus d'un organisme, mais le fait est encore peu connu et les renseignements précis font bien souvent défaut (voir à ce sujet DARLINGTON, 1937, p. 52). D'autre part, les causes de ces variations ne sont pas toujours bien évidentes. Les chromo-

(1) Un facteur peut-être important de la différenciation nucléaire en rapport avec les divers tissus est la *ségrégation somatique* signalée à diverses reprises (JONES, Genetics, 1937). Elle pourrait être due à une non-disjonction des chromosomes au cours des mitoses comme BRIDGES (1914) l'a indiqué pour le cas de la Drosophile.



somes peuvent d'ailleurs augmenter de volume de bien des manières, soit par accroissement de leur substance propre, soit par simple gonflement. Le problème est loin d'être simple et il dépend de l'idée que nous nous faisons du chromosome et de sa reproduction. On doit admettre que le chromonéma, élément différencié dans le sens longitudinal, peut s'allonger, ou se raccourcir, sans changer l'ordre linéaire de ses constituants essentiels, en même temps que des substances accessoires (matrice, substances parachromosomiques) peuvent se condenser autour de lui de façon variable. Bien des hypothèses sont possibles, mais, à vouloir les envisager toutes, nous risquons de nous évader hors de la saine réalité.

## BIBLIOGRAPHIE

- AHRENS, W. — Uber das auftreten von nukleolen chromosomen mit endständigem nucleolus in der oogenese von *Mytilicola intestinalis*. Zeitschr. f. wiss. Zool., 1939, **152**, 185.
- ARCHAMBAULT, G. — Notes sur le noyau de *Eranthis hiemalis*. Rev. de cytol. et de cytophys., 1936, **2**, 229-240.
- La mitose somatique du *Victoria regia*. Rev. de Cyt. et de Cytophys., 1939, **3**, 142-151.
- BAILEY, W. — The cambium and its derivative tissues. Americ. Journ. of Bot., 1920, **7**, 417.
- BALBIANI, E. G. — Sur la structure du noyau des cellules salivaires chez les larves de *Chironomus*. Zool. Anz., 1881, **4**, 637 et 662.
- BANK, O. — Der Zellkern als Komplexkoazervat. *Protoplasma*, 1941, **35**, 419.
- BARANETZKY, J. — Die Kernteilung in den pollen mutterzellen einiger Tradescantien. Bot. Zeit., 1880, 241-247 ; 265-274 ; 281-295.
- BARBER, H. N. et CALLAN, H. G. — Distribution of nucleic acid in the cell. Nature, 1944, **153**, 109.
- BARBER, H. N. et PRICE, J. R. — Nature of the Feulgen reaction with nucleic acid. Nature, 1940, **146**, 335.
- BAUER, H. — Die Feulgensche Nuclealfärbung in ihrer Anwendung auf cytologische Untersuchungen. Zeitschr. f. Zellf., 1932, **15**, 224-247.
- BEAMS, H. W. et KING, R. L. — An experimental study of mitosis in the somatic cells of wheat. Biolog. Bull. 1938, **75**, 189-207.
- A comparison of the effects of colchicine on division in protozoa and certain other cells. J. of cell. and comp. Physiol., 1940, **15**, 252.
- BECKER, W. A. — Influence des colorants de la série des azines sur la marche de la cinèse somatique. Rev. gén. de Bot., 1932, **44**, 24.
- Vitale Cytoplasma- und Kernfärbungen. *Protoplasma*, 1936, **26**, 439.
- Recent investigations *in vivo* on the division of plant cells. The Bot. Rev., 1938, **4**, 446.
- Struktur und doppelbrechung der chromosomen. Arch. f. zellf., 1939, **22**, 196-200.
- BELAR, K. — Der formwechsel der Protistenkerne. Ergebn. u. fortsch. der zool., 1926, **6**, 235-654.



- Untersuchungen an den Staubfadenhaaren von *Tradescantia virginica*. Zeitschr. f. Zellf., 1929, **10**, 73-134.
- Ueber die reversible Entmischung des lebenden Protoplasmas. *Protoplasma*, 1930, **9**, 209.
- BELLING, J. — On counting chromosomes in pollen mother cells. *Americ. Natur.*, 1921, **55**, 573.
- Microscopical methods used in examining chromosomes in ironacetocarmine. *Amer. Natur.*, 1923, **57**, 92-96.
- BENOIST, E. — Recherches caryologiques sur quelques espèces du genre *Salvia*. *Rev. de Cytol. et de Cytophys.*, 1936, **2**, 415-439.
- BENOIT, J. et KEHL, R. — Les centromères au cours de la spermatogénèse de la Souris. *C. R. Soc. Biol.*, 1939, **131**, 329-332.
- BERGER, C. A. — Additional evidence of repeated chromosome division without mitotic activity. *Amer. Nat.*, 1937, **71**, 187.
- Reinvestigation of polysomaty in *Spinacia*. *Bot. Gaz.*, 1941, **102**, 759-769.
- BHADURI, P. N. — A study of the effects of different forms of colchicine on the roots of *Vicia Faba*. *Journ. Roy. Micr. Soc.*, 1939, **59**, 245.
- BOIVIN, A. — Acquisitions récentes sur les nucléoprotéides. *Exp. ann. de Bioch. Médic.*, 1944.
- BOWDEN, W. M. — A list of chromosome numbers in higher plants. *Amer. J. Bot.*, 1945, **32**, 81-92 et 191-204.
- BRACHET, J. — Le rôle physiologique et morphogénétique du noyau. *Act. scient. et ind.*, 1938, n° 698, Hermann et Cie. Paris.
- La localisation de l'acide thymonucléique pendant l'oogénèse et la maturation chez les Amphibiens. *Arch. de Biol.*, 1940, **51**, 151-165.
- La localisation des acides pentosenucléiques dans les tissus animaux. *Arch. de Biol.*, 1942, **53**, 207.
- La spécificité de la réaction de Feulgen. *Experientia*, 1946, **2**, n° 4.
- BRIDGES, C. B. — Salivary chromosome maps. *Journ. of Heredity*, 1935, **26**, 60-64.
- Revised map of the salivary gland X-chromosome of *Drosophila melanogaster*. *Ibid.*, 1938, **29**.
- BUJARD, C. — Que savons-nous de la physiologie de la division cellulaire ? *Arch. Sc. Phys. et Nat.*, Genève, 1942, **23**, 194.
- BUVAT, R. — Structure du noyau chez le *Brimeura amethystina*. *C. R. Soc. Biol.*, 1942, **136**, 430.
- CAMP, G. Van. — Le rôle du nucléole dans la caryocinèse somatique. *La Cellule*, 1924, **34**, 5.
- CAMPBELL, D. H. — The staining of living nuclei. *Unters. bot. Inst. Tüb.*, 1888, **2**, 569.
- CASPERSSON, T. — Ueber den chemischen aufbau der Strukturen des Zellkernes. *Protoplasma*, 1936-1937, **27**, 463-467.
- Ueber die Rolle der desoxyribosenukleinsäure bei der Zellteilung. *Chromosoma*, 1939, **1**, 147-156.
- Nukleinsäureketten und genvermehrung. *Chromosoma*, 1940, **1**, 605-620.
- Die Eiweissverteilung in den Strukturen des Zellkernes. *Chromosoma*, 1940, **1**, 562-605.
- Chromosomine et acides nucléiques. *Nature*, 1944, **153**, 499-500.



- CASPERSSON, T. E. et J. SCHULTZ. — Nucleic acid metabolism of the chromosomes in relation to gene reproduction. *Nature*, London, 1938, **142**, 294.
- CATCHESIDE, D. G. — The centromère. *Chronica botan.*, 1939, **5**, 160.
- CHAMBERS, R. — Etudes de microdissection. IV. La Cellule, 1925, **35**, 107-124.
- CHAMBERS et BLACK. — Electrolytes and nuclear structure. *Amer. J. Bot.*, 1944, **23**, 364.
- CHATTON, E. et TUZET, O. — Recherches sur la spermatogénèse du *Lumbricus Hercules* Sav. Le nucléole séminal et les modalités de son évolution. *Bull. Biol. Fr. et Belg.*, 1943, **77**, 29-61.
- CHONDHURI, H. G. — Chemical nature of chromosomes. *Nature*, 1943, **152**, 475.
- GIACCIO, G. — Recherche sulle ghiandole salivari dei Ditteri. I cromosomi giganti studiati con la microfotografia a raggi ultravioletti. *Protoplasma*, 1943, **37**, 161-170.
- COMANDON, J. et DE FOMBRUNE, P. — Ablation du noyau chez une amibe. *C. R. Soc. Biol.*, 1939, **130**, 740.
- CONKLIN, E. G. — Experiment studies on nuclear and cell division. *Journ. Ac. Sc. Philad.*, 1912, **15**.
- CORNMAN, J. — A summary of evidence in favor of the traction fibers in mitosis. *Amer. Nat.*, 1944, **78**, 410-422.
- COUPIN, H. — Sur la cytologie et la tératologie des poils absorbants. *Rev. gén. de Bot.*, 1909, **21**, 63-67.
- DANGEARD, P. — Recherches de biologie cellulaire. *Le Botaniste*, 1923, **15**.
- Sur le bourgeonnement des nucléoles observé chez le *Lathraea clandestina* et chez quelques plantes à prochromosomes. *C. R. Ac. Sc.*, 1934, **198**, 1629.
  - Sur la structure et l'évolution des noyaux à chromocentres. *C. R. Ac. Sc.*, 1934, **199**, 1444.
  - Les chromocentres du noyau et leurs relations avec les nucléoles. *C. R. Soc. Biol.*, 1934, **117**, 375.
  - Sur la structure de quelques noyaux quiescents. *C. R. Ac. Sc., Paris*, 1935, **200**, 771.
  - La division nucléaire somatique dans l'*Arum italicum*. *C. R. Ac. Sc.*, 1936, **202**, 1296.
  - Recherches sur la structure des noyaux chez quelques Angiospermes. *Le Botaniste*, 1937, **28**, 291-402.
  - Sur la numération des chromocentres dans le noyau quiescent ou interphasique. *C. R. Ac. Sc.*, 1938, **206**, 1572.
  - Recherches sur la structure des noyaux et sur l'action des fixateurs particulièrement de l'acéto-carmin. *Le Botaniste*, 1941, **31**, 113-187, pl. X-XIV.
  - Sur l'existence d'un système de fibrilles préfusoriales dans la mitose somatique du Pin maritime. *C. R. Ac. Sc.*, 1940, **211**, 657.
  - Sur les différences de taille entre chromosomes appartenant à différents tissus dans la plantule de Pin maritime. *C. R. Soc. Biol.*, 1941, **135**, 581.
  - Sur les changements de structure réversibles dans le noyau et le cytoplasme des cellules de *Bryonia dioica*. *C. R. Soc. Biol.*, 1941, **135**, 766.
  - Sur une méthode pour obtenir des changements de structure réversibles dans les noyaux. *C. R. Soc. Biol.*, 1941, **135**.
  - Changement de structure réversible dans un noyau du type filamenteux-réticulé (*Tradescantia*). *C. R. Soc. Biol.*, 1941, **135**, 1681.



- Recherches sur les modifications du protoplasme dans les conditions permettant la survie de la cellule. *Le Botaniste*, 1942, **31**, 189-271.
- Interprétation de la structure dans les noyaux euchromocentriques. *C. R. Soc. Biol.*, 1942, **136**, 549.
- Sur la membrane des noyaux dans les cellules des écailles bulbaires d'*Allium Cepa*. *C. R. Soc. Biol.*, 1943, **137**, 233.
- Sur les chromocentres rattachés aux nucléoles. *C. R. Ac. Sc.*, 1946, **223**, 253.
- DANGEARD, P. A. — Les parasites du noyau et du protoplasma. *Le Botaniste*, 1895, **4**, 225.
- DANIELLI, J. F. — Cytology, biophysics and biochemistry. *Nature*, London, 1946, **157**, 321.
- DARLINGTON, C. D. — Chromosome behaviour and structural hybridity in the *Tradescantiae*. *Journ. of Genetics*, 1929, **21**, 207-286.
- The old terminology and the new analysis of chromosome behaviour. *Ann. of Bot.*, 1935, **49**, 579.
- The internal mechanics of the chromosomes. I-III. *Proc. Roy. Soc. of London*, B, 1935, **118**, 33-59, 59-73, 74-96.
- Recent advances in Cytology. 1<sup>re</sup> éd. 1933, et 2<sup>e</sup> éd. Londres, 1937.
- Misdivision and the genetics of the centromere. *Journ. of Genetics*, 1939, **37**, 341.
- The origin of iso-chromosomes. *Journ. of Genetics*, 1940, **39**, 351.
- Chromosome chemistry and gene action. *Nature*, Londres, 1942, **149**, 66-9.
- DARLINGTON, C. D. et JANAKI, E. K. — Chromosome atlas of cultivated plants. Allen et Unwin, London, 1946, 397 p.
- DARLINGTON, C. D. et LA COUR, L. F. — Differential reactivity of the chromosomes. *Ann. of Bot.*, 1938, n. s., **2**, 615.
- Nucleic acid starvation of chromosomes in *Trillium*. *Journ. of Genetics*, 1940, **40**, 185.
- The detection of inert genes. *Journ. of Hered.*, 1941, **32**, 115-121.
- The handling of chromosomes. Londres, 1942, 165 p.
- Chromosome breakage and the nucleic acid cycle. *J. Genet.*, 1945, **46**, 180-267.
- DARLINGTON, C. D. et UPCOTT, M. B. — The activity of inert chromosomes in *Zea Mays*. *Journ. of Genetics*, 1941, **41**, 275-296.
- Spontaneous chromosome change. *Journ. of Genetics*, 1941, **41**, 297-338.
- DELAPORTE, M<sup>lle</sup> B. — Sur les acides nucléiques des Levures et leur localisation. *Rev. gén. de Bot.*, 1939, **51**, 449.
- DEARING, W. H. — The material continuity and individuality of the somatic chromosomes of *Amblystoma tigrinum*. *J. of Morph.*, 1934, **56**, 157-174.
- DELAY, C. — Sur la fixation des noyaux réticulés. *C. R. Soc. Biol.*, 1940, **134**, 240.
- Sur le noyau des Lycopodes. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 1941, **88**, 458-464.
- Sur les trichoblastes des racines de *Limnobium bogotense*. *Ibid.*, 480.
- Nouvel essai de classification des différents types de structure nucléaire. *C. R. Ac. Sc.*, 1944, **219**, 76.
- Structure nucléaire de *Datura Stramonium*. *C. R. Ac. Sc.*, 1946, **222**, 1407.
- Diagramme nucléaire des Aracées. *C. R. Ac. Sc.*, 1946, **222**, 1512.
- DEMÉREC, M. — Chromosomal changes in *Drosophila melanogaster* and their



- evolutionary significance. Proc. eighth. Amer. Sc. Congr., 1942, **3**, 37-41.
- DERMEN, H. — Origin and behaviour of the nucleolus in Plants. Journ. Arnold Arboretum, 1933, **14**, 282.
- Colchicine polyploidy and technique. Bot. Rev., 1940, **6**, 599-635.
- DEVAUX, H. — La théorie électrique de la mitose. C. R. Soc. Biol., 1943, **137**, 237-8.
- DOBZHANSKY, Th. — Distribution of heterochromatin in the chromosomes of *Drosophila*. Amer. Natur., 1944, **78**, 193-213.
- DOULAT, E. — Recherches caryologiques sur le *Tropæolum majus* L. Bull. Soc. Sc. Dauph., 1941, **60**, 18.
- Le noyau et l'élément chromosomique chez les Spermatophytes. Thèse. Grenoble, 1943, 236 p.
- DOUTRELIGNE, J. — Chromosomes et nucléoles dans les noyaux du type eu-chromocentrique. La Cellule, 1933, **42**, 31.
- Les divers « types » de structure nucléaire et de mitose somatique chez les Phanérogames. La Cellule, 1939, **48**, 191.
- DUFRENÓY, J. — The distinction between ribose-and desoxyribose-nucleo-proteins and its cytological implications. *Biodynamica*, **4**, 1943, 131-150.
- DUSTIN, A. P. — Les poisons caryoclasiques ; moyens d'analyse cytophysiologique. Arch. Anat. micr., 1929, **25**.
- Recherches sur le mode d'action des poisons stathmocinétiques. Arch. de Biol., 1943, **54**, 1-187.
- EFTIMIU-HEIM, M<sup>me</sup> P. — Micronucléole et caryocinèse chez les Cucurbitacées, Le Botaniste, 1937, **28**, 55-82, 3 pl.
- EICHHORN, A. — Sur la notion de prochromosomes et de chromocentres. C. R. Soc. Biol., 1930, **104**, 854.
- Aperçus sur le noyau à l'état quiescent. Rev. gén. de Bot., 1930, **92**, 449.
- Types définis et types intermédiaires dans la mitose des Végétaux. *Cytologia*, 1930, **5**, 253-269.
- Recherches caryologiques comparées chez les Angiospermes et les Gymnospermes. Arch. de Bot., 1931, **5**, 1-100.
- Nouvelle contribution à l'étude des végétaux à prochromosomes et à chromocentres. Rev. de Cyt. et de Cytophys. végét., 1935, **1**, 150.
- Evolution nucléaire et numération chromosomique chez *Begonia Pictaviensis*. C. R. Ac. Sc., 1937, **204**, 1082.
- Numération chromosomique et étude de la mitose chez deux *Crotalaria*. C. R. Ac. Sc., 1937, **204**, 1669.
- Numération chromosomique et évolution nucléaire chez deux *Tetragium* (Ampélidacées). C. R. Ac. Sc., 1938, **206**, 1266.
- Etude caryologique de trois espèces d'*Acacia*. Rev. de Cytol. et de Cytophys. végét., 1938, **3**, fasc. 1, 54-62.
- Etude caryologique de quelques *Phaseolus*. C. R. Ac. Sc., 1938, **206**, 1188.
- EICHHORN, A. et FRANQUET, R. — Remarques sur la mitose des Araliacées. Arch. du Museum, 1935.
- Numération chromosomique et étude de la mitose somatique chez *Asclepias Cornuti*. C. R. Ac. Sc., 1936, **202**, 776.
- Numération chromosomique et évolution nucléaire chez le *Kalreuteria paniculata*. C. R. Ac. Sc., 1936, **202**, 1609.
- ERVIN, C. D. — Polysomaty in *Cucumis melo*. Proc. nat. acad. Sc., Wash., 1939, **25**, 335-338.
- A study of polysomaty in *Cucumis melo*. Amer. J. Bot., 1941, **28**, 113-124.



- FERNANDES, A. — Les satellites chez *Narcissus reflexus* Brot. et *N. triandrus* L. I. Les satellites des métaphases somatiques. II. Les satellites pendant la mitose. III. La nature du filament. Bol. Soc. Brot., 1935, **10**, 249-277 ; 1936, **11**, 87-142 ; 1937, **12**, 139.
- La mixoplôidie chez *Narcissus reflexus* Brot. Bol. d. Soc. Broter., 1936, **11**, 87-146.
- Sur la caryo-systématique du groupe *Jonquilla* du genre *Narcissus* L. Bol. da Socied. Broter. 1939, vol. **13**, 11<sup>e</sup> sér., 487.
- Sur le comportement d'un chromosome surnuméraire pendant la mitose. *Scientia genetica*, 1939, vol. **1**, fasc. 213, 141.
- FERNANDES, A. et SERRA, J. A. — Euchromatine et hétérochromatine dans leurs rapports avec le noyau et le nucléole. Bol. Soc. Broter., 1944, **19**, 67-124.
- FEULGEN, BERRENS et MADHIHASSAN. — Darstellung und identifizierung der in den pflanzlichen zellkernen vorkommenden Nucleinsäure. Zeitsch. f. phys. Chem., 1937, **246**, 203-211.
- FEULGEN, R. et ROSSENBECK, H. — Mikroskopisch-chemischer nachweis einer nucleinsäure vom typus der thymonucleinsäure. Hoppe S. Zeitschr. f. phys. Chem., 1924, **135**, 203-248.
- FISCHER, H. — Größenänderungen von Kern und nukleolus im blattgewebe. *Planta*, 1934, **22**, 767-793.
- FRANKEL, O. H. — The nucleolar cycle in some species of *Fritillaria*. *Cytologia*, 1937, **8**, 37-47.
- FREY-WYSSLING, A. — Submikroskopische morphologie des protoplasmas und seiner derivate. Berlin, 1938, 317.
- FROLOWA, S. — Structure and form of the salivary Gland Chromosomes in *Drosophila*. Biol. Zhurn., 1937, **6**, 645-664.
- Study of fine chromosome structure. J. Hered., 1944, **35**, 235-46.
- GAISER, L. O. — Chromosomes numbers in Angiosperms. Bibliogr. Genet., 1930, **12**, 161-260.
- GARDINER, M. S. — The origin and nature of the nucleolus. Quart. Journ. of micr. Sc., 1935, **77**, 523.
- GATES, R. R. — The structure of the chromosomes. Journ. Roy. Micr. Soc., 1938, **58**, 97-111.
- Nucleoli, satellites and sex chromosomes. Nature, 1939, **144**, 794.
- Relation of the nucleolus to secondary constrictions. Nature, 1939, **144**, 980.
- Nucleoli and related nuclear structures. Bot. Rev., 1942, **8**, 337-409.
- GAVAUDAN, P. — Sur le devenir du nucléole pendant la caryocinèse et sur ses rapports généraux avec la chromatine thymo-nucléique. C. R. Ac. Sc., 1937, **204**, 287.
- GAVAUDAN, P. et YU CHIH-CHEN. — Quelques remarques sur la caryocinèse somatique chez le *Phaseolus vulgaris*, étudiée dans les méristèmes radiculaires. Bull. Soc. Bot. Fr., 1935, **82**.
- Centrosomes et extrusions chromatiques chez les Angiospermes Act. scient. et industr., Hermann et C<sup>ie</sup> éd., Paris, 1936.
- GAVAUDAN, P., M<sup>me</sup> N. GAVAUDAN et PELLETIER, M. — Sur l'évolution et la signification des appareils nucléolaires dans la caryocinèse somatique de quelques Angiospermes. C. R. Ac. Sc., 1935, **200**, 575.
- GAZET DU CHATELIER, G. — Sur des particularités cytologiques des Sterculiacées. Rev. de Cytol. et de Cytophys. végét., 1939, **4**, fasc. 1, 1-79.



- GEITLER, L. — Grundriss der Cytologie. Berlin, Springer, 1934.
- Untersuchungen über den Kernbau von *Spirogyra* mittels Feulgens-nuktealfärbung. Ber. d. d. bot. Gesell., 1935, **53**, 270.
  - Der spiralbau somatischer chromosomen. Zeitschr. f. Zellf. u. mikr. Anat., 1935, **23**, 514-521.
  - Vergleichend-zytologische untersuchungen an Myosotis. Pringsh. jahrb. f. wiss. Bot., 1936, **83**, 707.
  - Chromosomenbau. Protoplasma monographien, 1938, **14**, 1-190.
  - Weitere Untersuchungen über den spiralbau somatischer chromosomen. Zeitschr. f. Zellf. u. mikr. Anat., 1938, **28**, 305-309.
  - Ueber das Wachstum von Chromocentrenkernen und zweierlei Heterochromatin bei Blütenpflanzen. Zeitsch. Zellf., 1938, **28**, 133-153.
  - Ueber den Bau des Ruhekerne. Biol. Zentralbl., 1938, **58**, 152-179.
  - Das heterochromatin der geschlechtschromosomen bei Heteropteren. *Chromosoma*, 1939, **1**, 197-229.
  - Die entstehung der polyploiden somakerne der heteropteren durch chromosomenteilung ohne Kernteilung. *Chromosoma*, 1939, **1**, 1-22.
  - Neue Ergebnisse und problem auf dem Gebiet des chromosomenbaues. Ein Sammelreferat. Naturw., 1940, **28**, 649-656.
  - Kernwachstum und Kernbau bei zwei Blütenpflanzen. *Chromosoma*, 1940, **1**, 474.
  - Die Polyploidie der dauergewebe höherer Pflanzen. Ber. d. d. bot. Gesell., 1940, **58**, 131-142.
  - Temperaturbedingte ausbildung von spezialsegmenten an chromosomenenden. *Chromosoma*, 1940, **1**, 554-562.
  - Wachstum des zellkernes intierischen und pflanzlichen Geweben. Ergebn. d. Biol., 1941, **80**.
  - Ueber die Struktur des generativenkerns im zweikernigen Angiospermenpollen. *Planta*, 1942, **32**, 187.
  - Die mechanik der mitose. Naturwiss., 1943, **31**, 501.
- GENTCHEFF, G. et GUSTAFSON, A. — The double chromosome reproduction in *Spinacia* and its causes. I. normal behaviour. II. An X-ray experiment. *Hereditas*, 1940, **26**, 209.
- GERASSIMOFF, J. — Aetherkulturen von *Spirogyra*. *Flora*, 1905, **94**, 79.
- GERSCH, M. — Untersuchungen über die Bedeutung der nucleolen im Zellkern. Zeitschr. f. Zellf. u. mikr. Anat., 1940, **30**, 483-528.
- GHIMPU, V. — Recherches cytologiques sur les genres *Hordeum*, *Acacia*, *Medicago*, *Vitis* et *Quercus*. Arch. d'Anat. microsc., 1930, **26**, 135.
- GICKLHORN, J. — Zur frage der lebendbeobachtung und vitalfärbung von chromosomen pflanzlicher zellen. *Protoplasma*, 1930, **10**, 345.
- GOODSPEED, Th., UBER, P. M. et AVERY, P. — Chromosome structure in *Lilium longiflorum*. Univ. Calif. Publ. Bot., 1935, **18**, 23-44.
- GRAF, J. — Cytologische Untersuchungen an *Sauromatum guttatum*. Osterr. bot. Zeitschr., 1940, **89**, 81-118.
- Kernwachstum durch chromosomen-vermehrung als regelmässiger vorgang bei der pflanzlichen gewebedifferenzierung. *Chromosoma*, 1939, **1**, 265-275.
- GRASSÉ, P. P. et LESPÉRON. — Sur l'origine chromatinienne des nucléoles. C. R. Soc. Biol., 1938, **127**, 1225.
- GRÉGOIRE, V. — Euchromocentres et chromosomes dans les végétaux. Bull. Acad. R., de Belg., Cl. Sc., V<sup>e</sup> Série, 1932, **17**, 1435.



- GRÉGOIRE, V. et WYGAERTS, A. — La reconstitution du noyau et la formation des chromosomes dans les mitoses somatiques. *Beih. z. bot. Centralbl.*, 1903, **14**, 13-19.
- GRELL, S. M. — Cytological studies in *Culex*. I. Somatic reduction divisions. *Genetics*, 1946, **31**, 60-76.
- GUILLIERMOND, A. — Recherches ultra-microscopiques sur les cellules végétales. *Rev. génér. de Bot.*, 1930, **42**, 129.
- Quelques remarques sur les noyaux porteurs de prochromosomes : le noyau de la racine de Courge et processus de sa division. Vol. jub. M. Caullery, 1938, 327.
- Introduction à l'étude de la cytologie. *Act. Sc. et ind.*, 1938.
- GUILLIERMOND, A. et GAUTHERET, R. — Contribution à l'étude de la structure du noyau dans les cellules végétales : noyaux à réticulum chromatique et noyaux à prochromosomes. *Rev. de Cytol. et de Cytophys. végét.* 1936, **2**, 354-375.
- GULICK, A. — The chemistry of the chromosomes. *Bot. Rev.*, 1941, **7**, 433-57.
- GUTHERZ, S. — Zur Kenntnis der Heterochromosomen. *Arch. f. mikr. Anat.*, 1907, **69**, 491.
- HABERLANDT, G. — Ueber die beziehungen zwischen function und lage des zellkerns bei den pflanzen. Iena, 1887, 135 p.
- HAKANSSON, A. et LEVAN, A. — Nucleolar conditions in *Pisum*. *Hereditas*, 1942, **28**, 436-440.
- HAMEL, J. — Etude caryologique sur quelques Bégoniacées. *Rev. de cytol. et de cytophys. végét.* 1936, **2**, 392-414.
- Etude de la mitose somatique et numération chromosomique chez quelques Loasacées. *Rev. de Cytol. et de Cytophys.*, 1938, **3**, fasc. 2, 3, 4.
- HAEMMERLING, J. — Regenerations versuche an Kernhaltigen und Kernlosen Zellteilen von *Acetabularia Wettsteinii*. *Biol. Zentralbl.*, 1934, **54**, 650.
- HEITZ, E. — Der Nachweis der Chromosomen. *Zeitschr. f. Bot.*, 1926, **18**, 625-681.
- Das Heterochromatin der Moose. I, Pringsh. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, 1928, **69**, 762-818.
- Heterochromatin, Chromozentren, Chromomeren. *Ber. d. d. bot. Gesell.*, 1929, **47**, 274-284.
- Die Ursache der gesetz-mässigen Zahl, Lage, Form und Grösse pflanzlicher Nucleolen. *Planta*, 1931, **12**, 775-844.
- Nucleolen und chromosomen in der Gattung *Vicia*. *Planta*, 1931, **15**, 495-505.
- Die Herkunft der Chromocentren. *Planta*, 1932, **18**, 571-636.
- Chromosomenstruktur und Gene. *Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererb. lehre.*, 1935, Bd. **70**, Heft. 3/4, 402.
- Die nucleal-Quetschmethode. *Ber. d. d. Bot. Gesell.*, 1936, **53**, 870.
- Die Struktur der Chromosomen. *Arch. Exp. Zellf.*, 1938, **22**, 188-189.
- HEITZ, E. et BAUER, H. — Beweise für die chromosomen natur der Kernschleifen in den Knäuelkernen von *Bibio hortulanus*. *Zeitschr. f. Zellf.*, 1933, **17**, 67-82.
- HERTWIG, G. — Weitere untersuchungen über das rythmische Verdoppelungs wachstum der zellkerne. *Arch. f. exp. zellf.*, 1939, **22**, 212-213.
- HERWERDEN, Van, A. — *Bull. Hist. appl.*, 1924, **1**, 401-404.
- Reversible gelbildung in den zellen eines mehrzelligen organismus. *Biol. Zbl.*, 1924, **44**, 579.



- HILLARY, B. B. — Use of the Feulgen reaction in cytology. I Effect of fixatives on the reaction. Bot. Gaz., 1939, **101**, 276-300.
- HIRSCHLER, J. — Färbung der chromosomen mit Osmium. Naturwiss., 1942, **30**, 642.
- HOLLANDE, A. Ch. — Remarques au sujet de la structure du noyau. Arch. Zool. exp. et gén., 1943, **83**, 54-57.
- Remarques au sujet de la constitution du noyau (nucléome). Bull. Biol. 1944, **78**, 157.
- HOLLANDE, A. et HEIM DE BALSAC, H. — Parasitisme du *Peranema trichophorum* par une Chytridinée du genre *Nucleophaga*. Arch. Zool. exp., 1942, **82**, 38-46.
- HOLLANDE, A. Ch. et HOLLANDE, G. — La mise en évidence *in vivo* des solénosomes du protoplasme et des spirémoïdes du noyau. Bull. Hist., 1944, **21**, 187.
- HRUBY, K. — Les chimères chromosomiques et la mixoploïdie. Publ. de la Fac. des Sc. Univ. Charles, 1932, **119**, 25.
- HUREL-PY, G. — De la réaction nucléale de Feulgen appliquée aux chondriosomes. C. R. Soc. Biol., 1935, **118**, 1168.
- Le nucléole des Végétaux supérieurs et la réaction de Feulgen. C. R. Soc. Biol., 1936, **121**, 5.
- Les réactions de Feulgen sur la cellule végétale. Rev. de cytol. et de cytophys., 1936, **2**, 67-76.
- HUSKINS, C. L. — The coiling of chromonemata. Cold Spring. Harb. Symp. on Quant. Biol., 1941, **9**, 66-71.
- HUSTEDT, L. — Relational coiling in *Tradescantia*, *Allium* and *Vicia Faba*. *Cytologia*, 1938, **8**, 368.
- INARIYAMA, S. — On the relationship between the quantity of chromosome and the size of nuclei and cells in various species of *Lycoris*. Jap. Soc. Adv. Sc., 1934, **10**, 432-436.
- IWATA, J. — Studies on chromosome structure I. Spiral structure of chromosomes in *Trillium Smallii* Maxim. Jap. Journ. Bot., 1940, **10**, 365-375.
- JACOBS, W. — Die Zellkerngrösse beim Menschen. Zeitschr. mikr. anat. Forsch., 1935, **38**.
- JOUVENEL-MARCILLAC, M<sup>lle</sup>. — Recherches sur le noyau. Structure du noyau quiescent, mitose somatique et mitose réductrice chez *Brassica campestris*. Rev. génér. de Bot., 1939, **51**, 4.
- KAUFMANN, B. P. — Chromosome structure and its relation to the chromosome cycle. I. Somatic mitosis in *Tradescantia pilosa*. II. *Podophyllum peltatum*. Amer. Journ. Bot., 1926, **13**, 59-80.
- Chromonemata in somatic and meiotic mitoses. Amer. Natur., 1931, **65**, 280-283.
- Chromosome structure in relation to the chromosome cycle. The Bot. Rev., 1936, **2**, 529-554.
- Nucleolus-organizing regions in salivary gland chromosomes of *Drosophila melanogaster*. Zeitschr. f. Zellf. u. mikr. Anat., 1938, **28**, 1-11.
- KEHL, R. — Les centromères. Bull. Hist. appl., 1942, **19**, 105.
- KING, R. L. et BEAMS, H. W. — Somatic synapsis in *Chironomus*. Journ. Morph. Phys., 1934, **56**, 577-592.
- KLEBS, G. — Ueber die organisation einiger Flagellaten-gruppen. Untersuch. bot. Inst. Tübingen, 1883, **3**, 254.
- Ueber den Einfluss des Kernes in der Zelle. Biolog. Centralbl., 1887, **7**, 161.



- KODANI, M. — The structure of the salivary gland chromosomes of *Drosophila melanogaster* The eu- and heterochromatin. Journ. Hered., 1941, **32**, 147
- KOLTZOFF, N. — The structure of the chromosomes in the salivary glands of *Drosophila*. Science, N. Y., 1934, **2**, 312.
- KÖRPERICH, J. — Etude comparative du noyau, des chromosomes et de leurs relations avec le cytoplasme (*Nothoscordum*, *Eucomis*, *Beschorneria*). La Cellule, 1930, **39**, 307-398.
- KOSHY, T. K. — Chromosome studies in *Allium* I. The somatic chromosomes. II. The meiotic chromosomes. Journ. of the Roy. Micr. Soc., 1933, **53**, 299 et 1934, **54**, 104.
- KOSSEL, A. — Ueber die chemische Beschaffenheit des Zellkerns. Münch. Med. Wochenschr., 1911, **58**.
- KOSTOFF, D. — Ueber die diskoidale Struktur der chromosomen von *Drosophila melanogaster*. Zool. Anz., 1934, **107**, 246.
- A contribution to the chromosome structure and behaviour. La Cellule, 1938, **47**, 217-227.
- The most probable place of location of the genes in the chromonemata Nature, 1938, **141**.
- Further studies upon the chromosome structure and behaviour. La Cellule, 1939, **48**, 181-187.
- A contribution to the chromosome structure. Arch. f. exp. Zellforsch., 1939, **22**, 201.
- KUWADA, Y. — On the spiral structure of chromosomes. Bot. Magaz., 1927, **41**, 100-109.
- Model experiments with floating magnets and some theoretical considerations on the problem. Mem. Coll. Sc., Kyoto Imp. Univ., S. B. 1929, **4** 199-264.
- The double coiled spiral structure of chromosomes. Bot. Magaz., 1932, **46**, 257-258, 307-310.
- The hydration and dehydration phenomena in mitosis. *Cytologia*, Fujii Jub., 1937, **1**, 389-402.
- Chromosome structure. A critical review. *Cytologia*, 1940, **10**, 213-256.
- KUWADA, Y. et NAKAMURA, T. — Behaviour of chromonemata in mitosis I. Observations on pollen mother cells in *Tradescantia reflexa*. Mem. Coll. of Sc. Kyoto Imp. Univ., 1933, **9**, 129-139.
- Behaviour of chromonemata in mitosis : III. Observation of living staminate hair cells in *Tradescantia reflexa*. Mem. Coll. of Sc. Kyoto Imp. Univers., 1934, **9**, 343-366.
- Behaviour of chromonemata in mitosis II. Artificial unravelling of coiled chromonemata, *Cytologia*, 1933-1934, **5**, 244.
- IX. On the configurations assumed by the spiralized chromonemata. *Cytologia*, 1940, **10**, 492-515.
- LA COUR, L. — Improvements in everyday technique in Plant Cytology. Journ. of the Roy. Microsc. Societ., London, 1931 et The Botan. Rev., 1937, **3**, 241.
- LAVIER, G. — Action, sur la biologie d'une Entamibe, du parasitisme intranucléaire par une *Nucleophaga*. C. R. Soc. Biol., 1935, **118**, 457.
- LEHMANN, E. — Polyploidie und geographische verbreitung der arten der gattung *Veronica*, Pringsh. Jahrb., 1941, **89**, 461-542.
- LETRÉ, H. et ALBRECHT, M. — Narcotin, ein Mitosegift. Naturwiss., 1942, **30**, 184.



- LEVAN, A. — The effect of colchicine on root-mitose in *Allium*. *Hereditas*, 1938, **24**, 471-486.
- Cytological phenomena connected with root swelling caused by growth substances. *Hereditas*, 1939, **25**, 87-96.
- LEVAN, A. et LEVRING, T. — Some experiments on C-mitotic reactions within *Chlorophyceae* and *Phaeophyceae*. *Hereditas*, 1942, **28**, 400-408.
- LEVAN, A. et OSTERGREEN, G. — The mechanism of C-mitotic action. Observations on the naphthalene series. *Hereditas*, 1943, **29**, 281-443.
- LEWISS, M. R. — Reversible gelation in living cells. *J. Hopk. Hosp. Bull.*, 1923, **3**, 373.
- LEWITSKY, G. A. — The morphology of chromosomes. *Bull. Appl. Bot.*, 1931, **27**.
- LISON, L. — *Histochimie animale*. Paris, 1936.
- LITARDIÈRE, R. de. — Recherches sur l'élément chromosomique dans la caryocinèse somatique des Filicinées. *La Cellule*, 1921, **31**, 253-473.
- Les anomalies de la caryocinèse somatique chez le *Spinacia oleracea*. *Rev. génér. Bot.*, 1923, **35**, 369.
- Observations relatives au cycle du nucléole dans la caryocinèse somatique. *C. R. Ac. Sc.*, 1935, **200**, 341.
- LITARDIÈRE, R. de, et DOULAT, E. — Recherches caryologiques sur le *Crambe maritima* L. Le noyau somatique et l'évolution chromosomique. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 1942, **89**, 123-126.
- LORBEER, G. — Die Zytologie der Lebermoose. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, 1934, **80**, 567-817.
- LUNDEGARDH, H. — Das caryotin im Ruhekerne und sein Verhalten. *Arch. f. Zellf.*, 1912, **9**, 205-330.
- MC CLINTOCK, B. — The relation of a particular chromosomal element to the development of the nucleoli in *Zea Mays*. *Zeitschr. f. Zellforsch. u. Mikr. Anat.*, 1934, **21**, 294-328.
- MC CLUNG, C. E. — Chromosome numbers in Animals. *Tab. Biol.*, 1940, **18**, 83-113.
- MAIGE, A. — Influence de la nutrition organique sur le noyau des cellules végétales. *C. R. Soc. Biol.*, 1922, **87**, 1297.
- Croissance du noyau aux diverses températures en présence de sucre chez le Haricot. *C. R. Soc. Biol.*, 1923, **88**, 530.
- Influence de la température sur la décroissance par inanition du noyau. *C. R. Soc. Biol.*, 1923, **88**, 97.
- Remarques sur le métabolisme du noyau et des plastes dans les cellules végétales. *C. R. Ac. Sc.*, 1934, **198**, 971.
- MALVESIN-FABRE, G. — Contribution à l'étude caryologique des Aracées. Thèse, Bordeaux, 1945.
- MANGENOT, G. — Substances mitoclasiques et cellules végétales. *Rev. de cytol. et de cytophys.*, 1941, **5**, 169-264.
- Actions de la colchicine sur les racines d'*Allium Cepa*. *Act. sc. et ind.*, 1942, 915.
- Colchicine et Phytohormones. *Sciences*, 1942, **39**, 25-43.
- MANTON, I. — New evidence on the telophase split in *Todea barbara*. *Amer. J. Bot.*, 1945, **32**, 342.
- MARQUARDT, H. — Untersuchungen über den formwechsel der chromosomen im generativen Kern des pollens und pollenschlauchs von *Allium* und *Lilium*. *Planta*, 1940, **31**, 670-725.



- MARSHĀK, A. — The nature of chromosome division and the duration of the nuclear cycle. Proc. of the Nat. Acad. of Sc. U. S. A., 1939, **25**, 502.
- MARTENS P. — Le cycle du chromosome somatique dans les Phanérogames I. *Paris quadrifolia* L. La Cellule, 1922, **32**, 333-428. II. *Listera ovata*, Ibid., 1924, **36**, 127.
- Recherches expérimentales sur la cinèse dans la cellule vivante. La Cellule, 1927, **38**, 69-174.
- La structure vitale du noyau et l'action des fixateurs. C. R. Ac. Sc., 1927, **184**, 615.
- Etude expérimentale des chromosomes sporocytaires dans le *Tradescantia*. Bull. Ac. Roy. Belg. Cl. des Sc., 5<sup>e</sup> S., 1929, **15**, 160-169.
- Nouvelles recherches sur la cinèse dans la cellule vivante. La Cellule, 1929, **39**, 169.
- MARTENS, P. et CHAMBERS, R. — Etudes de microdissection. V. Les poils staminaux de *Tradescantia*. La Cellule, 1932-1933, **41**, 129-144.
- MASCRÉ, M. — Action de quelques fixateurs sur le noyau de la cellule végétale. C. R. Ac. Sc., 1927, **185**, 1505.
- MATHER, K. — The genetical activity of heterochromatin. Proc. Roy. Soc. Sér. B., 1944, **132**, 308-332.
- MATSUURA, H. — On the relation between the nucleolus and chromosome. Bot. and Zool., 1935, **3**, 1589 (en japonais).
- Chromosome studies on *Trillium Kamtschaticum* Pall. VI. On the nucleolus-chromosome relationship. *Cytologia*, 1938, **9**, 55-77.
- Chromosome studies on *Trillium Kamtschaticum* Pall., XIII. The structure and behavior of the Kinetochore. *Cytologia*, 1941, **11**, 369.
- Chromosome studies on *Trillium Kamtschaticum* Pall., XV, A contribution to the present status of Knowledge on the mechanism of chromonema coiling. Ibid., 407-428.
- MAUDE, P. F. — The Merton Catalogue. A list of the chromosome numerals of species of British flowering Plants. The Cambridge Univers. Press., Londres, 1939. New Phytol. Reprint n° 20.
- MAZIA, D. et JAEGER, L. — Nuclease action, protease action and histochemical tests on salivary chromosomes of *Drosophila*. Proc. Nat. Acad. Sc. U. S. A., 1939, **25**, 456.
- MELLAND, A. M. — Types of development of polytene chromosomes. Proc. Roy. Soc. Edinb., 1942, **618**, 316-327.
- MENSINKAI, S. W. — The conception of the satellite and the nucleolus, and the behavior of these bodies in cell division. Ann. of Bot., 1939, N. S. vol. **3**, 763.
- The structure and behaviour chromosomes in somatic mitosis. Journ. Roy. Micr. Soc., 1939, **59**, 82.
- METZ, C. W. — Factors influencing chromosome movements in mitosis. *Cytologia*, 1936, **7**, 219.
- Structure of salivary gland chromosomes in Diptera. Genetics, 1939, **24**, 104.
- MILOVIDOV, P. F. — Zur theorie und technik der nuklealfärbung. *Protoplasma*, 1936, **25**, 570.
- Ueber den gehalt der hyperchromatischen somatischen Zellkerne an thymonukleinsäure. *Planta*, 1936, **55**.
- Durch Welken und Austrocknen Künstlich hervorgerufene myxoploidie bei Pflanzen. *Protoplasma*, 1938, **30**, 427-459.
- Zur anuklealität des pflanzlichen Nucleolus. *Planta*, 1940, **31**, 60.



- MOLL, W. E., de. — Nucleolar number and size in diploid, triploid and aneuploid Hyacinths. *La Cellule*, 1927, **38**, 7-64.
- MONNÉ, L. — Polarisation optische Untersuchungen über die Kernmembran. *Protoplasma*, 1939, **33**, 18.
- Ueber die doppelbrechung der Kernhüllen. *Ark. f. Zool.*, 1942, 34 B.
- MONTGOMERY. — Some observations and considerations upon the maturation phenomena of the germ cells. *Biol. Bull.*, 1904, **6**, 137.
- NASSONOV, D. — Recherches cytologiques sur les cellules végétales. *Arch. Russes d'Anat. Hist. Embr.*, 1918, **2**, 95.
- NAWASCHINE, M. — Näheres über die Bildung der Spermakerne bei *Lilium*. *Ann. J. Bot. Buitenz.*, 1910, 3 d suppl., 871.
- Chromosome alterations caused by hybridisation. *Cytologia*, 1934, **5**, 169-203.
- NAWASCHINE, S. — Ueber den dimorphismus der Kerne in den somatischen Zellen bei *Galtonia candicans*. *Bull. Ac. Imp. Sc. St. Pétersbourg*, VI, 1912, **6**, 373-385.
- Les satellites des chromosomes chez *Galtonia candicans*. *C. R. Soc. Biol.* 1927, **97**, 1155.
- NEBEL, B. R. — Chromosome structure in *Tradescantia*. I. Methods and Morphology. *Zeitschr. f. Zellf. u. mikr. Anat.*, 1932, **16**, 251-284.
- Chromosome structure. *The Botan. Rev.*, 1939, **5**, n° 11, 563.
- Chromosome structure and coiling in chromosomes. *Amer. Natur.*, 1939, **73**, 1939.
- NEBEL, B. R. et RUTTLE, M. L. — A comparative study of chromonemata in *Trillium erectum*, *Tradescantia reflexa* and *Dissostevia carolina*. *Anat. Rec.*, 1936, **64**.
- The cytological and genetical significance of colchicine. *Journ. of Hered.*, 1938, **29**, 3-9.
- NEMEC, B. — Ueber die Einwirkung des chloralhydrats auf die kern- und Zelltheilung. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, 1904, **39**, 645-730.
- Einiges über zentrifugierte Pflanzenzellen. *Bull. intern. Acad. Sc. de Bohême*, 1915, 12 p.
- Ueber struktur und aggregatzustand des zellkernes. *Protoplasma*, 1929, **7**, 423-443.
- NEVES, J. BARROS. — Contribution à l'étude caryologique du genre *Leucosjum* L. *Bol. Soc. Broter.*, 1939, **13**, 11<sup>e</sup> Sér., 545.
- NEWTON, W. C. F. — Studies on somatic chromosomes. I. Pairing and segmentation in *Galtonia*. *Ann. of Bot.*, 1924, **38**, 197-206.
- Chromosome studies in *Tulipa* and some related genera. *Jour. Linn. Soc. Bot.*, 1927, **47**, 339-354.
- NOEL, R. et PAULLOT, A. — Sur la participation du noyau à la sécrétion dans les cellules séricigènes chez le Bombyx du Mûrier. *C. R. Soc. Biol.*, 1927, **47**, 764.
- NORTEN, H. T. — Studies of nuclear structure in vegetative and reproductive cells of *Nicotiana sylvestris* (n, 2 n, and 4 n). *Amer. Journ. of Bot.*, 1937, **24**, n° 2.
- OXSALA, T. — Ueber tetraploidie der Binde- und Fettgewebe bei den Odonaten. *Hereditas*, 1939, **25**, 132.
- OSTERGREN, G. — Colchicine mitosis, chromosome contraction, narcosis and protein chain folding. *Hereditas*, 1944, **30**, 429-67.



- OVERTON, J. B. — Ueber reduktions teilung in den Pollen mutterzellen einiger Dikotylen. Jahrb. f. wiss. Bot., 1906, **42**, 121-153.
- On the organization of the nuclei in the pollen mother-cells of certain Plants, with especial reference to the permanence of the chromosomes. Ann. of Bot., 1909, **23**, 19-61.
- PAINTER, T. S. — Salivary chromosomes and the attack on the gene. Journ. of. Hered., 1934, **25**.
- The morphology of the third chromosome in the salivary gland of *Drosophila melanogaster* and a new cytological map of this element. Genetics, 1935, **20**, 301-326.
- The structure of salivary gland chromosomes. Amer. Natur., 1939, **73**, 315.
- Nuclear phenomena associated with secretion in certain gland cells... Journ. Exp. Zool., 1945, **100**, 523-44.
- PAINTER, T. et GRIFFEN, A. B. — The structure and the development of the salivary gland chromosomes of *Simulium*. Genetics, 1937, **27**.
- PAINTER, Th. et REINDORP, E. C. — Endomitosis in the nurse cells of the ovary of *Drosophila melanogaster*. *Chromosoma*, 1939, **1**, 276-283.
- PALLA, E. — Ueber zellhautbildung Kernloser plasmateile. Ber. d. d. bot. Gesell., 1906, **24**, 408-414.
- PECHER, Y. et C. — Les poisons caryoclasiques. Presse médicale, 1941.
- PETTER, H. F. M. — La réaction nucléale de Feulgen chez quelques Végétaux inférieurs. C. R. Ac. Sc., 1933, **197**, 88.
- PFEIFFER, H. H. — Mikrurgische Versuche in polarisiertem Lichte zur analyse des feinbaues der riesenchromosomen von *Chironomus*. *Chromosoma*, 1940, **1**, 526-530.
- Mikrurgisch-polarisation optische beiträge zur submikroskopischen morphologie larvaler Speichel drüsenchromosomen von *Chironomus*. *Chromosoma*, 1941, **2**, 77-86.
- PROKOFJEW, A. A. — The Structure of the Y-chromosome in the salivary glands of *Drosophila melanogaster*. Genetics, 1937, **22**.
- PROPACH, H. — Die Centromeren in der pollenkornmitose von *Tradescantia gigantea* Rose. *Chromosoma*, 1940, **1**, 521.
- RESENDE, F. — Die Sat-chromosomen bei den *Aloinae*. Ber. d. d. bot. Gesell., 1936, **54**, 124.
- Ueber die Ubiquität der SAT-chromosomen bei den Blütenpflanzen. *Planta*, 1937, **26**, 757-807.
- Chromosome structure as observed in root tips. Nature, 1939, **144**, 481.
- Ueber die chromosomenstruktur in der mitose der Wurzelspitzen. II. Sat-differenzierungen, Spiralbau und chromonemata. *Chromosoma*, 1940, **1**, 486.
- RHOADES, M. M. and Mc CLINTOCK, B. — The cytogenetics of Maize. The Bot. Rev., 1935, **1**, 292.
- RIS, H. — The structure of meiotic chromosomes in the grass hopper. Biol. Bull., 1945, **89**, 242-257.
- ROBYNS, W. — Le fuseau de caryocinèse et le fuseau de cytocinèse dans les divisions somatiques des Phanérogames. I et II. La Cellule, 1924-1926, **34**, 365 et **37**, 145.
- La figure achromatique sur le matériel frais, dans les divisions somatiques des Phanérogames. La Cellule, 1929, **39**, 85-119.



- ROSENBERG, O. — Ueber die individualität der Chromosomen in Pflanzenreich. *Flora*, 1904, **93**, 251-259.
- Ueber den Bau des Ruhekerne. *Svensk. Bot. Tidskr.*, 1909, **3**, 163-173.
- SAKAMURA, T. — Chromosomenforschungen an frischem Material. *Protoplasma*, 1927, **1**, 537-565.
- SAX, K. — Effect of variations in temperature on nuclear and cell division in *Tradescantia*. *Am. J. Bot.*, 1937, **24**, 218.
- Chromosome aberrations induced by X-rays. *Genetics*, 1938, **23**, 494-516.
- SAX, K. et HUMPHREY, L. M. — Structure of meiotic chromosomes in microsporogenesis of *Tradescantia*. *Bot. Gaz.*, 1934-1935, **96**, 353.
- SCARTH, G. W. — The structural organization of plant. *Protoplasma*, 1927, **2**, 189.
- SCHAEDE, R. — Ueber die Struktur des Ruhekerne. *Ber. d. d. bot. Gesell.*, 1926, **44**, 298.
- Vergleichende Untersuchungen über cytoplasma, Kern und Kernteilung in lebenden und im fixierten Zustand. *Protoplasma*, 1927, **3**, 145.
- Untersuchungen mit Nuclealreaktion an Kern und Kernteilung. *Planta* 1936, **26**, 167.
- SCHILLER, J. — Ueber den Verlauf der Kernteilung bei *Capparis* mit dauerchromosomen. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, 1928, **69**, 491.
- SCHMIDT, W. J. — Die doppelbrechung von Karyoplasma, Zytoplasma und Metoplasma. *Protoplasma-Monogr.*, 1937, **11**.
- Doppelbrechung der Kernspindel und zugfasertheorie der chromosomenbewegung. *Chromosoma*, Berlin, 1939, **1**, 253-264.
- Ueber die doppelbrechung der membran fixierter Kerne. *Zeitschr. f. Zellf. u. mikr. Anat.*, 1939, **29**, 280.
- Ueber doppelbrechung und feibau der Kernmenbran. *Protoplasma*, 1939 **32**, 193.
- Einiges über optische anisotropie und feibau von Chromatin und Chromosomen. *Chromosoma*, Berlin, 1941, **1**, 86-110.
- SCHRADER, F. — On the reality of spindle fibers. *Biol. Bull.*, 1934, **67**, 519.
- The Kinetochore or spindle fiber locus in *Amphiuma tridactylus*. *Biol. Bull.*, 1936, **70**, 484-498.
- The structure of the Kinetochore at meiosis. *Chromosoma*, Berlin, 1939, **1**, 230-237.
- The present status of mitosis. *The Amer. Natur.*, 1939, **73**, 25.
- Mitosis. The movements of chromosomes in cell division. Columbia Univ. Press : N. Y., 1944, 110 p.
- SCHRADER, S. H. et RIS, H. — The diffuse spindle attachment of coccids. *Journ. exp. Zool.*, 1941, **87**, 429.
- SENJANINOVA. — Das Verhalten der Nucleolus und der Trabanten während der somatischen Mitosen und der reifenteilung bei *Ranunculus acris*. *Zeit. f. Zellf. u. mikr. Anat.*, 1926, **3**, 416-430.
- SHARP, L. W. — Somatic chromosomes in *Vicia*. *La Cellule*, 1913, **29**, 298.
- Somatic chromosomes in *Tradescantia*. *Amer. Journ. of Bot.*, 1920, **7**, 341.
- Structure of large somatic chromosomes. *Botan. Gaz.*, 1929, **88**, 349.
- Introduction to Cytology, 3<sup>e</sup> éd., 1934.
- SHIGENAGA, M. — On the action of sodium glycocholate on Nuclei and Chromosomes. *Mém. Coll. of Sc., Kyoto Imp. Univ.*, S. B., **8**, 217-231.



- SHIMAMURA, T. — Cytological studies of polyploidy induced by colchicine. *Cytologia*, 1939, **9**, 486.
- SHINKE, N. — On the spiral structure of chromosomes in some higher plants. Mem. of the Coll. of Sc., Kyoto. Imp. Univ., 1930, S. B., vol. 5, n° 2, 239.
- An experimental study on the structure of living nuclei in the resting-stage. *Cytologia*, Fujii jubil., 1937, 449-463.
- SHINKE, N. — Experimental studies on cell nuclei. Mem. of the Coll. of Sc., Kyoto Imp. Univ., 1939, **15**, 1-126.
- SHINKE, N. et SHIGENAGA, M. — A histochemical study of plant nuclei in rest and mitosis. *Cytologia*, 1933, **4**, 189-221.
- SHIWAGO, P. I. et TROUKHATCHEWA, X. P. — Problème de la dynamique des « filaments de traction » dans la mitose. Arch. Anat. microsc., 1939-1940, **35**, 457.
- SIMONET, M. — Etude caryologique de quelques espèces de *Cistus*. C. R. Ac. Sc., 1937, **205**, 1090.
- SINNOTT, E. W. et TROMBETTA, V. V. — The cytonuclear ratio in plant cells. Amer. Journ. of Bot., 1936, **23**, 602.
- SMET, E. de. — Chromosomes, prochromosomes et nucléole dans quelques Dicotylées. La Cellule, 1913, **29**, 335-377.
- SMITH, F. H. — The relation of the satellites to the nucléoles in *Galtonia candidans*. Amer. Journ. Bot., 1933, **20**, 188-194.
- Prochromosomes and chromosome structure in *Impatiens*. Proc. Amer. Philos. Soc., 1934, **74**, 195.
- SOROKIN, H. — Idiograms, nucleoli and satellites of certain *Renonculaceae*. Amer. Journ. Bot., 1929, **16**, n° 6.
- SOUÈGES, R. — L'espèce et les classifications actuelles. Act. Sc. et ind., 1938, n° 644, 93 p.
- STEDMAN, E. et ELLEN. — Chromosomin, a protein constituent of chromosomes. Nature, 1943, **152**, 267-269.
- The nature of the basic proteins of salmon cell nuclei. Bioch. Jour., 1944, **38**.
- STOW, J. — On the correlation between satellites and the leaf shape in *Parideae* from Hokkaido. J. Fac. Sc. Hokk. Imp. Univ., s. 5, Bot, 1935, **6**.
- STRASBURGER, E. — Ueber Kern und Zellteilung im Pflanzenreich. Histol. Beitr., 1888, Heft 1, Iena.
- Karyokinetische Probleme. Jahrb. f. wiss. Bot., 1895, **28**, 151-204.
- STRAUB, J. — Die spiralstruktur der chromosomen. Zeitschr. f. Bot., 1938-1939, **33**, 65.
- Chromosomenstruktur. Die Naturwiss., 1943, **31**, 97.
- STROHMEYER, G. — Beiträge zur experimentelle Zytologie. *Planta*, 1935, **24**, 470.
- STRUGGER, S. — Beitrag zur Kolloidchemie des pflanzlichen Ruhe Kern. *Protoplasma*, 1930, **10**, 363.
- Ueber das Verhalten des pflanzlichen Zellkernes gegenüber Anilinfarbstoffen. *Planta*, 1932, **18**, 561-570.
- Die Vitalfärbung des Protoplasmas mit Rhodamin G und 6 G. *Protoplasma*, 1938, **30**, 85.
- Die Vitalfärbung der chromosomen. Deutsch. Tierärz. Wochenschr., 1940, **51-52**, 645.



- SUGIURA, T. — Studies on the chromosome numbers in higher plants with special reference to cytokinesis. *Cytologia*, 1936-1940, 7-10, 544-595, 324-333, 363-370.
- TAYLOR, W. R. — Cytological studies in *Gasteria* I. Chromosome shape and individuality. *Amer. J. Bot.*, 1924, **11**, 51-59.  
 — Chromosome constrictions as distinguishing characteristics in plants. *Ibid.*, 1925, **12**, 238-244.  
 — Cytological studies in *Gasteria* II. A comparison of the chromosomes of *Gasteria*, *Aloe* and *Haworthia*. *Americ. J. Bot.*, 1925, **12**, 219-223. III, *Ibid.*, 1931, **18**, 367-387.
- TEIFZYNSKI, H. — Le cycle du chromosome somatique : I. Observations vitales sur les poils staminaux de *Tradescantia virginiana* L. *Acta Soc. Bot. Poloniae*, 1930, **7**, 381-433.  
 — Cycle évolutif du chromosome somatique. II. Observations sur le matériel fixé (racines d'*Haemanthus Katharinae* Bock). *Acta Soc. Bot. Pol.*; 1934, **8**, 109-132.
- TISCHLER, G. — Pflanzliche Chromosomen-Zahlen. *Tabulae biologicae*, 1935-1936, **XI-XII**: 1938, **XVI**, 162.  
 — Allgemeine Pflanzenkaryologie, I, 2<sup>e</sup> ed., 1934; II, 2<sup>e</sup> ed., 1942, 384.
- TRANKOWSKY, D. A. — « Leitkörperchen » der Chromosomen bei eingingen Angiospermen. *Zeitschr. f. Zellf. u. mikr. Anat.*, 1930, **10**, 736-743.
- TROMBETTA, V. V. — The cytonuclear ratio in developing plant cells. *Amer. Journ. Bot.*, 1939, **26**, 519.
- TURCHINI, J., P. CASTEL et KHOU VAN KIEN. — Une nouvelle réaction nucléaire. *Bull. Hist.*, 1944, **21**, 124-127.
- UPCOTT, M. B. — The mechanics of mitosis in the pollen tube of *Tulipa*. *Proc. Roy. Soc., B*, 1936, **121**, 207-220.
- UPCOTT, M. B. et LA COUR, L. — The genetic structure of *Tulipa*. A chromosome survey. *Journ. of Genetics*, 1936, **33**, 237-254.
- VEJDOWSKY, F. — Zum problem der Vererbungsträger. *Kgl. Böhm. Ges. Wiss., Prague*, 1912, 1-184.
- WADA, B. — Mikrodissection der Chromosomen von *Tradescantia reflexa*. *Cytologia*, 1933, **4**, 222.  
 — Mikrurgische Untersuchungen lebender Zellen in der Teilung. II. *Cytologia*, 1935, **6**, 381-406.  
 — Die Einwirkung der Dämpfe verschiedener Substanzen auf die Mitose bei den *Tradescantia*-Haarzellen. *Cytologia*, 1939, **9**, 460-479.
- WADDINGTON, C. H. — The physicochemical nature of the chromosome and the gene. *The Amer. Natur.*, 1939, **73**, 300.
- WALKER, R. I. — The effect of colchicine on microspore mother cells and microspores of *Tradescantia paludosa*. *Amer. Journ. Bot.*, 1938, **25**, 280.
- WENRICH, D. H. — Spermatogenesis of *Phrynotettix magnus*. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harv. Coll.*, 1916, **60**, 57-135.
- WHITAKER, Th. W. — Cytological and Phylogenetic Studies in the *Cucurbitaceae*. *Bot. Gaz.*, 1932-1933, **94**, 781.
- WHITE, M. J. D. — Nucleus, chromosomes and genes. Clarendon Press, Oxford, 1942.
- WINGE, O. — The chromosomes. Their numbers and general importance. *C. R. Trav. Lab. Carlsberg*, 1917, **13**, 131-275.



- WITSCH, H. — Chromosomenstudien an mitteleuropäischen Rhinantheen. *Os.terr. bot. Zeitschr.*, 1932, **81**, 108-141.
- WISSELINGH, Van, C. — Zur physiologie der *Spirogyra* zelle. *Beitr. bot. Centralbl.*, 1909, **24**, 133-210.
- WITKUS, E. R. — Endomitic tapetal cell divisions in *Spinacia*. *Amer. J. Bot.*, 1945, **32**, 326-330.
- Endomitosis in plants. *Biol. Bull.*, 1945, **89**, 191-92.
- WOLCOTT, G. B. — Cytological studies on the Hepaticae. II The nucleolus-chromosome in *Pallavicina Lyellii*. *Amer. Journ. Bot.*, 1939, **26**, 41.
- WOODS, Mark, W. — The nucleolus in *Tulipa*. *Amer. Journ. Bot.*, 1937, **24**, 528.
- WOODS, M. W. et BAMFORD, R. — Chromosome morphology and number in *Tulipa*. *Amer. J. of Bot.*, 1937, **24**, 175-184.
- WRINCH, D. M. — On the molecular structure of chromosomes. *Protoplasma*, 1936, **25**, 550.
- WULFF, H. D. — Die polysomatie der Chenopodiaceen. *Planta*, 1936, **26**, 275-290.
- YAMPOLSKY, C. — The cytology of the ovarial trichomes of *Mercurialis annua*. *Cytologia*, 1937, **8**, 208-219.
- YAMAHA, G. et SUEMATSU, S. — Beiträge zur Kenntnis pflanzlicher Nucleolen. *Sc. Rep. Tokyo-Bunr-Daig., Sec. B.*, 1936, **3**, 21-34.
- YUASA, A. — Feulgen's nucleal reaction applied to the blepharoplast. *Bot. Mag. Tokyo*, 1935, **49**, 868-875.
- YU CHIH-CHEN. — Recherches sur quelques problèmes de la caryocinèse des angiospermes. *Act. Sc. et ind.* n° 728, 1938.
- Recherches sur quelques problèmes de la caryocinèse des Angiospermes. Thèse doct. Univ., Paris, 1938.
- ZEEUW, J. de. — Recherches sur les noyaux euchromocentriques et leur division (*Lupinus luteus* et *L. hirsutus*). *La Cellule*, 1936, **44**, 389-410.
- ZEIGER, K. — Zum problem der vitalen struktur des zellkernes. *Zeitschr. f. zellf. u. mikr. Anat.*, 1935, **22**, 607.
- ZIMMERMANN, A. — Ueber die chemische Zusammensetzung des Zellkernes. *Zeitschr. f. wiss. Mikr. u. f. Mikr. Techn.*, 1896, **12**, 458-477.
- ZIRKLE, C. — Nucleolus in root tip mitosis in *Zea Mays*. *Bot. Gaz.*, 1928, **85-86**, 402-418.
- Nucleoli of the root tip and cambium of *Pinus Strobus*. *Cytologia*, 1930-1931, **2**, 85-104.



## CHAPITRE VII

# Les noyaux chez les Organismes inférieurs et l'organisation cellulaire atypique.

### I. — LES NOYAUX ET LES DIVISIONS NUCLÉAIRES CHEZ LES ORGANISMES INFÉRIEURS

Il était classique autrefois, au chapitre de la division nucléaire, de distinguer deux catégories de procédés : ceux de la *division directe*, ou *amitose*, et ceux de la *division indirecte*, ou *mitose*, encore appelée la *caryocinèse*. A ces deux procédés, considérés comme normaux, STRASBURGER (1882) ajoutait, sous le nom de *fragmentation*, les modes de division, de caractère pathologique ou anormal, conduisant, à plus ou moins brève échéance, à une désorganisation des noyaux. La question n'en resta pas là cependant, et bientôt vinrent encore s'ajouter divers modes de division classés comme intermédiaires entre la division directe et la caryocinèse : *haplomitose* de P. A. DANGEARD (1889-1902), *promitose* de NÄGLER (1909), *crypto-haplomitose* d'ALEXEIEFF (1912), *mésomitose* de CHATTON (1910), *cryptomitose* de BELAR (1926) ; plus voisins d'une mitose typique sont la *paramitose* et la *paratitose* d'ALEXEIEFF (1912) et enfin la *mitose syndinienne* décrite par CHATTON (1924) chez les Péridiniens. Les noyaux eux-mêmes, engagés dans ces divisions de type particulier, ont pu être classés, suivant des degrés de complication croissante, en *protocaryons*, *mésocaryons* et *métacaryons* (CHATTON, 1910). Il pouvait donc sembler, à une certaine époque, qu'il existait une série ininterrompue et graduelle entre des noyaux et des divisions d'un type primitif (amitose, promitose) et les noyaux à caryocinèse des Organismes supérieurs. A ces derniers s'appliquent les termes de *métamitose* (CHATTON, 1910) ou de *téléomitose* (DANGEARD, 1902).

Aujourd'hui les idées ont évolué et les Etres, dits inférieurs, nous paraissent beaucoup moins simples qu'on ne l'imaginait autrefois, et nous verrons que les travaux récents ont conduit, d'une manière générale, à retrouver chez ces Organismes des noyaux et des procédés de division qui ne diffèrent bien souvent par rien d'essentiel des noyaux et des modes de division caractéristiques des Métazoaires ou des Métaphytes. En tous cas, s'ils en diffèrent, ce n'est pas toujours, loin de là, par une simplification.



## a) L' Amitose.

L' amitose, tout d' abord, ou division directe, semble aujourd' hui avoir beaucoup perdu de l' importance qu' on lui avait attribuée autrefois. L' évolution de nos idées dans ce sens résulte des travaux de P. A. DANGEARD,

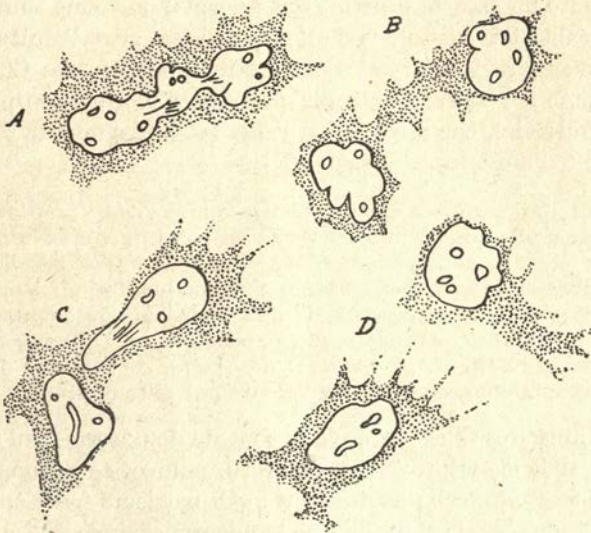


FIG. 112. — L' amitose dans une cellule lymphatique d' Axolotl, observée *in vivo* : B, séparation des noyaux ; D, séparation des cellules (D' après PRENANT, BOUIN et MAILLARD).

ALEXEIEFF, CHATTON, sur les Amibes et les Flagellés, de BELAR, sur divers Protozoaires. Il est avéré aujourd' hui que les Protistes multiplient leurs noyaux par de véritables mitoses mettant en jeu des chromosomes et que l' amitose est très rare chez eux, sinon totalement absente.

L' amitose existe cependant régulièrement dans la division du *macronucleus* des Ciliés et sans doute dans les divisions végétatives de certains Champignons (MOREAU, 1913, chez les Mucorinées). La division directe n' est d' ailleurs nullement limitée aux Protistes et certaines lignées cellulaires des Métazoaires et des Métaphytes peuvent multiplier leurs noyaux par amitose (leucocytes des Amphibiens) : on peut rappeler en effet que RANVIER, dès 1875, observa sur le vivant la division directe du noyau dans les cellules de la lymphe chez le *Siredon pisciformis* (et ceci nous enseigne que les observations vitales se sont pratiquées très anciennement) ; mais, d' une manière générale, les amitoses sont liées à des tissus spéciaux, dont les fonctions sont temporaires ou limitées et elles sont exclues de la lignée germinale ; d' autre part les amitoses ne sont pas suivies en général de cloisonnement cellulaire (fig. 112).



L' Amitose correspond à une simple division du noyau, en deux moitiés approximativement égales par un étirement suivi des éparation (fig. 112) : au cours de cette bipartition il n'y a pas trace de peloton chromatique ou de chromosomes. La substance du noyau, au cours de l' amitose, se trouve répartie en deux masses à peu près identiques, tandis que dans le procédé désigné sous le nom de *fragmentation*, il s' agit d' un morcellement du noyau en deux ou plusieurs masses souvent inégales et d' importance apparemment quelconque : alors que l' amitose est encore un procédé régulier, la fragmentation présente un caractère nettement anormal et même souvent pathologique. En réalité il n' existe pas de limite précise entre l' amitose et la fragmentation nucléaire. Les grandes cellules internodales des Characées fournissent, comme l' on sait, un exemple classique d' amitose, ou plutôt de fragmentation nucléaire, car il est prouvé que les fragments de noyaux qui se séparent sont d' importance inégale.

Récemment, l' hypothèse a pu être émise que certaines amitoses pourraient remplir le même rôle que les mitoses vraies au point de vue de la répartition des chromosomes et de la substance héréditaire, si l' on admet qu' elles sont précédées d' une division interne des chromosomes (endomitose). L' amitose, dans ce cas, pourrait réaliser la séparation de deux lots chromosomiques équivalents en nombre et qualité (GEITLER, 1942). Cependant, en l' absence de métaphase et des conditions réalisées à ce stade, il est difficile de supposer que la répartition de groupes chromosomiques équivalents puisse se réaliser.

Chez les Infusoires Ciliés les noyaux sont de deux sortes qui diffèrent par la taille et par la structure et qui ont reçu, pour cette raison, les noms de *micro-* et de *macronucleus* ; ils diffèrent aussi par leurs fonctions et par leur mode de division, car il est établi que le micronucleus se divise par caryocinèse (DEHORNE, 1920 ; IVANIC, 1936), tandis que le macronucleus présente une division par amitose caractéristique. On a supposé qu' il pourrait s' agir, pour le macronucleus, d' un noyau à « endomitose » dont l' accroissement serait dû à une division interne de ses chromosomes (PIEKARSKI, 1941). Le macronucleus semble jouer un rôle particulier dans le métabolisme : en son absence la digestion des proies ne s' achève pas (SCHWARTZ, 1936). Le micronucleus ne paraît pas pouvoir le suppléer dans cette fonction végétative. Pourtant, si l' on en croit IVANIC (1928-1933), les macronucleus des Infusoires auraient un caractère plus ou moins dégénératif : ils se montrent à différents degrés d' évolution et lorsqu' ils sont encore en bon état leur division peut être assimilée à une promitose, tandis que plus tard il s' agit d' une amitose proprement dite. On sait d' ailleurs que ces éléments se détruisent régulièrement au cours de la conjugaison et qu' ils sont ensuite régénérés aux dépens du micronucleus.

#### b) Les noyaux et les divisions nucléaires chez les Champignons.

Nous sommes mal fixés sur l' importance des phénomènes d' amitose chez les Champignons. En 1910 GUILLIERMOND écrivait, il est vrai, les lignes sui-



vantes : « l' Amitose paraît très fréquente chez les Champignons et il paraît probable que c'est par ce processus que le noyau se divise dans le mycélium végétatif de beaucoup de Champignons ». En fait l' Amitose, ou un procédé de division très voisin, a été décrite chez les *Penicillium* et chez l' *Ancylistes* (P. A. DANGEARD, 1903). SMITH, F. (1923) a observé une amitose typique dans le mycélium végétatif des *Saprolegnia*. Dans beaucoup de groupes de Mycètes toutefois (Saprolégnées, Basidiomycètes, Entomophytorées, Mucorinées), le noyau se divise mitotiquement dans les filaments végétatifs et c'est seulement dans les hyphes âgées que l' Amitose intervient (R. MAIRE, F. MOREAU). Les Urédinées, comme l' ont montré particulièrement les recherches inaugurales de SAPPIN-TROUFFY (1899), possèdent des mitoses avec fuseau nettement visible et d' origine cytoplasmique, mais les centrosomes font défaut (fig. 113). Ceux-ci, par contre, peuvent être observés chez les Ustilaginées (fig. 114),

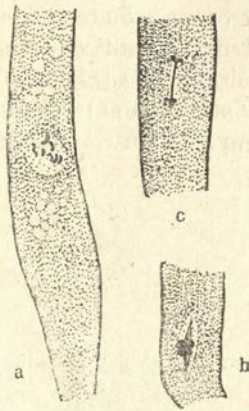


FIG. 113. — Les noyaux à la méiose chez le *Puccinia malvacearum* : a, diacinèse; b, métaphase; c, fin d' anaphase dans la baside (SAVILLE, 1939).

Chez les Ascomycètes, on a observé en général des mitoses bien caractérisées et, d' après GUILLIERMOND, celles qui se déroulent dans les asques appartiennent au même type que celles des Péronosporées et des Saprolégnées : elles s' effect-

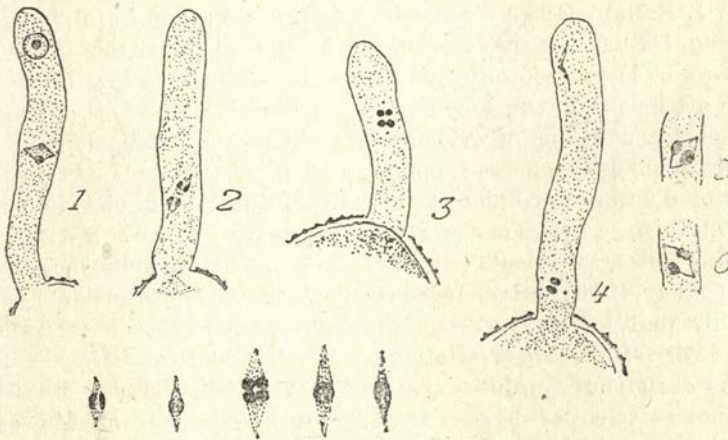


FIG. 114. — Divisions nucléaires chez les Ustilaginales : 1, 2, 3, 4, dans le promycélium (méiose) ; 5, 6, divisions végétatives ; on a représenté au-dessous, à titre de comparaison, des stades de la division nucléaire chez les *Bangia* (Protofloridées) (D' après WANG, D. T. 1934 et d' après P. DANGEARD, 1927).

tuent entièrement dans l' intérieur de la membrane nucléaire dont la paroi ne se résorbe qu' à la fin de la télophase. Le noyau, à l' état de repos,



renferme un gros nucléole et un réseau chromatique formé de linine et de granulations chromatiques.

Il nous faut examiner maintenant l'importante question, toujours controversée, du mode de division nucléaire des Levures. L'amitose a été longtemps considérée comme de règle au cours du bourgeonnement de ces Organismes (WAGER, 1898 ; GUILLIERMOND, 1903) et récemment encore BEAMS, ZELL et ZULKIN (1940) ont conclu à l'existence de l'amitose chez ces Ascomycètes au cours du bourgeonnement ; BADIAN (1937), décrit de son côté,

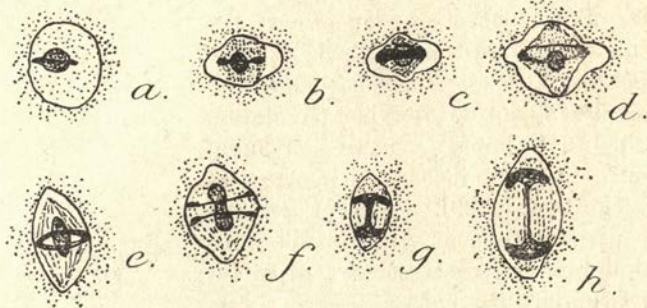


FIG. 115. — Division nucléaire chez une Plasmodiophorale (*Ligniera junci*) d'après R. COOK, 1928. On note des stades « cruciformes » (b-c), le dédoublement de la plaque chromatique (f) et deux stades en « ancre double » (g, h).  $\times 3.000$ , sauf fig. g,  $\times 2.500$ .

chez diverses Levures, un noyau de structure primitive composé de deux chromosomes recourbés entourant une partie incolore ; le nucléole ferait défaut. J. RENAULT (1938) a contesté ces résultats : d'après lui, la structure du noyau des Levures serait identique à celle du noyau des Ascomycètes supérieurs et le procédé mitotique n'aurait pas le caractère de simplicité que lui attribue BADIAN ; il conclut à la présence d'une mitose pendant le bourgeonnement et met en évidence des centrosomes. Rappelons également que, dès 1898, JANSSENS et LEBLANC avaient décrit, dans certains cas, la formation d'une sorte de plaque cellulaire et d'un fuseau chez le *Saccharomyces Ludwigi*. Dans les années récentes, le fait qu'on a réussi à obtenir des Levures géantes, sans doute polyploïdes, au moyen de substances mitoclastiques (BAUCH, 1941), parle en faveur de l'existence de mitoses dans ce groupe ; et, d'autre part, la présence de chromosomes semble avoir été reconnue avec certitude dans les divisions méiotiques à l'intérieur des asques.

Même des groupes primitifs comme les Plasmodiophorales et les Myxomycétales ne sont pas dépourvus de mitoses vraies, au moins à certains stades de leur cycle évolutif. Cela résulte, pour les Myxomycètes, des travaux de LISTER, JAHN, HOWARD, M<sup>lle</sup> G. DALLEUX (1940). Chez les Plasmodiophoracées, d'après MAIRE et TISON (1908-1911), les divisions végétatives sont d'un type primitif, caractéristique, dit « cruciforme », sans chromosomes différenciés, mais, dans les divisions précédant la formation des spores, on observerait de vraies mitoses. Les observations de MAIRE et TISON sur les Plasmodiophoracées ont été confirmées par COOK (1928) (fig. 115) qui voit dans



les divisions végétatives du soma, non des amitoses, mais des promitoses : il se forme, à la métaphase, un disque creux de chromatine se divisant ensuite en deux plaques égales qui se déplacent vers les pôles ; pendant ce temps le caryosome s'étire et se sépare en deux sphères qui accompagnent la chromatine. Les deux divisions qui précèdent la formation des spores ont le caractère de vraies mitoses (elles correspondraient à la méiose) et des chromosomes sont présents, mais leur numération est impossible. Chez le *Sorosphaera Veronicae* cependant, d'après WEBB (1935), de vrais chromosomes seraient présents au cours des divisions végétatives : ils sont au nombre de quatre et bien visibles à la prophase.

### c) Les Amibes (fig. 116).

La division nucléaire chez les Amibes, qualifiée autrefois d'amitose, est en réalité bien plus complexe comme l'ont montré les travaux de VAHL-

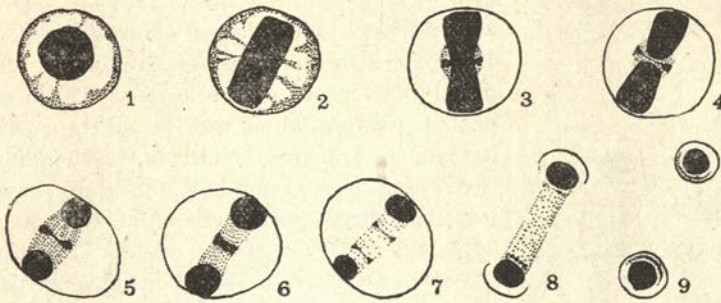


FIG. 116. — Phases de la division promitotique du noyau de l'*Amœba mucicola* : 1, noyau au repos ; 2, 3, prophase montrant l'allongement de l'endosome ; 4, 5, 6, stades de l'anneau équatorial formé par la chromatine périphérique et division de l'endosome ; 7, anaphase ; 8, 9, télophase (D'après CHATTON).

KAMPF, de HARTMANN, de NÄGLER, de DOFLEIN, de P. A. DANGEARD, de Ed. CHATTON. Mais, si l'amitose dans ce groupe des Amœbiens, « est excessivement rare » suivant l'expression de P. A. DANGEARD (1910), ou même fait défaut totalement, il n'en existe pas moins des types particuliers de mitose différant les uns des autres surtout par la nature et le comportement du nucléole et du fuseau achromatique. D'après DANGEARD, il faudrait distinguer le mode de division des Amibes du groupe *limax* et celui des Amibes du type de l'*Amœba Gleichenii*. Dans le premier cas le nucléole se divise en deux moitiés qui forment les deux calottes polaires du fuseau, tandis que des grains chromatiques, représentant les chromosomes, se disposent en une plaque équatoriale très régulière. Le deuxième cas correspond à une mitose normale dans laquelle le nucléole disparaît complètement à un certain stade, en même temps que se manifeste un spirème accompagné d'un nombre



fixe de chromosomes ; le fuseau est normal, sans corpuscules polaires ni centrosomes. Ce même mode de division se retrouve, en dehors de diverses Amibes, chez des Flagellés tels que *Cercomonas*, *Monas*, *Anthophysa*. C'est celui également du *Polytoma uvella* et des Chlamydomonadinées. D'après P. A. DANGEARD, la caryocinèse moins parfaite des *Amæba limax* se retrouve chez certains Flagellés (*Bodo*).

Chez les Amibes et chez divers Flagellés, l'importance exceptionnelle du

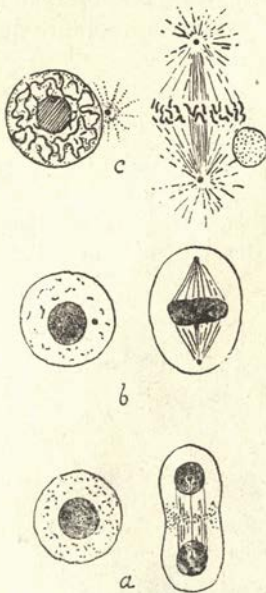


FIG. 117. — Schémas représentant les trois stades principaux dans la différenciation de l'appareil nucléaire et les types qui leur correspondent dans l'interprétation de CHATTON (1910) : a, protocaryon et promitose; b, mésocaryon et méso-mitose; c, métacaryon et métamitose.

nucléole, l'impossibilité souvent de mettre en évidence les chromosomes ou même la chromatine dans le noyau au repos, ont conduit divers savants à faire jouer un rôle prépondérant à cet élément nucléaire. Sous le nom de *caryosome*, le nucléole a été ainsi considéré comme un réservoir de chromatine et même, allant plus loin, HARTMANN et PROWAZEK (1907) ont vu dans ce caryosome un second noyau logé à l'intérieur du premier ; ce *noyau cinétique* des Protozoaires a été comparé au centrosome des Métazoaires. Ainsi est née la théorie de l'*amphicaryon*. Il semble bien établi aujourd'hui que le nucléole des Protistes est un véritable nucléole et non pas un caryosome et que la substance nucléolaire ne se transforme nullement en substance chromosomique. Cependant, au cours de la mitose, le nucléole peut abandonner tout ou partie de sa substance au fuseau et aux chromosomes qui deviennent plus chromatiques et partant plus distincts. Lorsque le nucléole persiste en totalité pendant la division, il se divise simplement en deux moitiés qui s'éloignent l'une de l'autre, comme chez les Eugléniens, mais les chromosomes sont formés aux dépens du nucléoplasme. Si une partie du nucléole disparaît, comme chez les *Amæba limax*, le restant conserve son individualité pendant la mitose et se sépare en deux parties pour donner les calottes polaires.

CHATTON (1910), en se fondant sur l'étude des Amibes, a distingué trois degrés de la division indirecte qu'il désigne sous les noms de *promitose*, *mésomitose* et *métamitose* (fig. 117). Dans la *promitose* qui s'observe dans les Amibes du groupe *limax* (*promitose* de NÄGLER), les pôles du fuseau sont occupés par des masses nucléolaires constituant les calottes polaires, mais il existe une plaque équatoriale distincte : il ne s'agit donc pas d'une amitose (fig. 117). Dans la *mésomitose*, qui s'observe dans les Entamibes, les pôles du fuseau sont tenus par des centrosomes, tandis que la masse nucléolaire disparaît au cours de la division ; cependant le phénomène mitotique se déroule à l'intérieur de la membrane nucléaire qui est conservée (le fuseau et le cen-



troosome ont donc une origine intranucléaire). Dans la métamitose, la figure de division s'épanouit dans le cytoplasme et le centrosome est généralement d'origine extra-nucléaire ; le nucléole disparaît de façon diverse au cours de la métaphase. Si nous avons tenu à donner cette classification des types de mitose inspirée des recherches sur les Amibes, nous devons reconnaître que celle-ci trouverait difficilement à s'appliquer aujourd'hui. Les différences sur lesquelles se base cette distinction nous apparaissent en effet moins essentielles qu'autrefois : ainsi nous savons que chez certaines Métaphytes le nucléole est conservé à la métaphase, tandis que chez certaines Amibes il peut disparaître entièrement. La présence ou l'absence de centrosomes, le

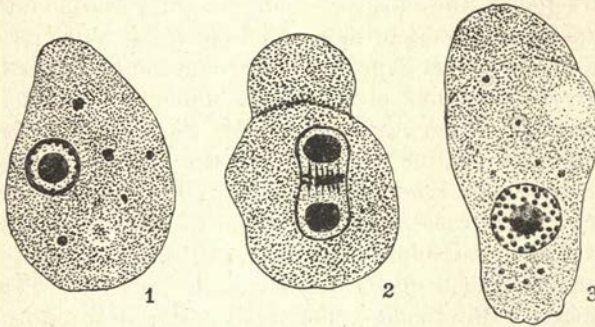


FIG. 118. — Les caractères du noyau (protocaryon) chez les Amibes du groupe *Limax* : 1, *Nägleria punctata* DANGEARD montrant à gauche le noyau au repos, et à droite le stade de la plaque équatoriale : celle-ci est formée par la chromatine périphérique et l'on voit deux corps polaires qui sont caractéristiques de la prometamitose ; 3, *Nägleria limax* (Duj. em. VAHLK.) ; le noyau est en prometamitose montrant l'enrichissement de la chromatine périphérique par des grains se détachant du caryosome.  $\times 1.500$  (D'après ALEXEIEFF, 1912).

comportement variable du nucléole, même la disparition ou la conservation de la membrane nucléolaire, ne sauraient rien changer de fondamental au procédé mitotique qui consiste dans la formation de chromosomes, dans leur division équationnelle et dans leur répartition égale entre les noyaux-fils. Il est donc permis de se demander si la prometamitose et la mésomitose, malgré leur apparence de mitoses primitives ne sont pas aussi perfectionnées que la métamitose en ce qui concerne les dispositifs essentiels assurant la permanence et la transmission du matériel chromosomique. Seule la petitesse des images observées légitime encore, dans certains cas, l'incertitude et le doute.

ALEXEIEFF (1912), adoptant en partie la terminologie de CHATTON, montre que le noyau des Amibes peut se diviser par une *prometamitose*, mode de division de la plupart des Amibes « limax », (fig. 118) par une *mésomitose*, ou par une *panmitose* (mitose perfectionnée) ; quant à la division nucléaire du *Sappinia* de DANGEARD, ce serait une variété de la prometamitose caractérisée par une plaque équatoriale très diffuse (*protomitose* de NÄGLER). Sous le nom enfin de *paramitose* simple, ALEXEIEFF désigne la mitose, complexe en apparence



seulement, des Entamibes de Vertébrés, laquelle serait en réalité, d'après les dessins de l'auteur, très voisine d'une simple amitose. Ce mode s'observerait également chez les Opalines. Le noyau des Amibes serait donc, d'après le savant russe, soit un *protocaryon*, soit un *paracaryon*, avec chromatine périphérique plus abondante et caryosome très appauvri quant à sa teneur en chromatine.

La division nucléaire de certaines Amibes *limax* (Vahlkampfiidées), qui sont en réalité de véritables Flagellés, comme on le sait aujourd'hui, a été reprise récemment par BUNTING et WENRICH (1929), puis par A. HOLLANDE (1942) dont l'étude s'est appliquée plus spécialement au *Tetramitus rostratus*. Tout en confirmant, dans les grandes lignes, les données antérieures, A. HOLLANDE montre que le soi-disant caryosome est un véritable nucléole, lequel ne renferme pas à son intérieur de centriole (ce n'est donc pas un *nucléolo-centrosome*) ; il n'est jamais imprégné de chromatine et sa réaction de Feulgen est négative. C'est à une conclusion semblable qu'aboutit J. LE CALVEZ (1939) dans l'étude d'une Amibe nouvelle *Vahlkampfia discorbini* chez laquelle, dit-il, la chromatine périphérique est seule responsable de l'élaboration des chromosomes. Il admet d'ailleurs qu'il n'en est pas toujours ainsi et que, chez certaines espèces, le caryosome est un véritable réservoir de chromatine comme l'avait admis CHATTON en 1910.

Nous voyons finalement que la division nucléaire de ces Flagellés primitifs, apparentés aux Rhizopodes, qu'on avait désignée autrefois sous le nom de promitose (et à laquelle il convient d'ailleurs de conserver ce nom), est en réalité suffisamment complexe pour être rattachée aux mitoses typiques et cette conclusion confirme notre point de vue exprimé plus haut.

La division nucléaire chez les Amibes ne nous offre donc pas, d'une manière générale, de véritables types primitifs de la mitose ; mais, comme nous l'avons exposé, l'étude de la division nucléaire dans ce groupe a joué un rôle important dans l'évolution des idées sur la constitution du noyau. Cependant les Amibes et même les Rhizopodes apparaissent aujourd'hui, non comme un groupe primitif, mais comme un ensemble hétérogène dérivé d'une souche Flagellée : c'est pourquoi nous pouvons espérer trouver, chez les Zoo- ou chez les Phytoflagellés, des noyaux ou des modalités de la mitose d'un caractère primitif plus indiscutable. Or, là encore, les données incontestables font défaut. Même chez les *Bodo*, où divers protistologues ont décrit une « mitose imparfaite » (DANGEARD, 1910), une *cryptohaplomitose* (ALEXEIEFF, 1911), une *promitose* (HARTMANN et CHAGAS, 1910 ; ALEXEIEFF, 1911) ou une *cryptomitose* (BELAR, 1926), l'existence d'une plaque équatoriale et de chromosomes ne saurait être exclue et A. HOLLANDE (1942), dans une étude récente, réserve encore son opinion au sujet de la mitose apparemment particulière du genre *Bodo*. D'autres Flagellés libres comme les *Cercobodo* (Protomastigines) possèdent une mitose d'un type élevé (DANGEARD, 1910 ; BELAR, 1926) comportant la formation d'une plaque équatoriale aux dépens de la chromatine périphérique, et les quelques renseignements apportés par A. HOLLANDE (1942) récemment ne modifient pas cette interprétation ancienne.



## d) Les Zoo- et les Phytoflagellés.

La division nucléaire chez les Flagellés parasites a donné lieu à un nombre considérable de travaux. Bien que des différences notables puissent être relevées entre les types nucléaires, il est établi que les divisions qui les concernent sont de vraies mitoses, avec des chromosomes parfois très petits et confluent dont le dénombrement est difficile. L'origine de ces chromosomes est, il est vrai, assez souvent décrite en provenance du nucléole qui aurait ainsi la valeur d'un caryosome : ainsi d'après GRASSÉ (1926), chez le *Tetramastix bujonis* « la masse centrale du noyau (caryosome des auteurs) s'émiette tout entière en granules qui émigrent sous la membrane nucléaire ». Il se forme ensuite « un réseau très délicat qu'aucun trait spécial ne différencie de celui d'un noyau de Métazoaire en prophase. Chez les *Proteromonas*, GRASSÉ décrit un « spirème » qui se coupe en fragments (chromosomes) à la métaphase. Les *Trichomonas* ont été étudiés par de nombreux auteurs, en particulier par KOFOID et SWEZY (1915) : les chromosomes sont volumineux et leur distribution dans les noyaux-fils paraît suivre le mode d'une mitose typique.

Chez les Phytoflagellés (Cryptomonadinées, Euglénidées, Dinoflagellés), les données concernant le noyau et son mode de division sont particulièrement contradictoires : c'est chez les Eugléniens, comme l'on sait, que P. A. DANGEARD décrit un mode simple de division nucléaire qualifié d'*haplomitose* ; mais divers auteurs, comme nous le verrons, ont ultérieurement contesté le caractère primitif de la mitose euglénienne. Les Cryptomonadinées, comme le *Chilomonas paramæcium*, possèdent une division par caryocinèse d'un type élevé décrite par P. A. DANGEARD (1910), ALEXEIEFF (1911), BELAR (1916) et tout récemment par A. HOLLANDE (1942). Les chromosomes, petits et nombreux, forment une plaque équatoriale qui se scinde régulièrement à l'anaphase. Contrairement aux conclusions de BELAR les chromosomes tirent surtout leur origine de granules périnucléolaires et non d'un caryosome véritable. Les *Cyathomonas* possèdent également des noyaux à chromatine périphérique disposés en petits blocs dans le nucléoplasme des noyaux au repos, mais le stade de plaque équatoriale est fugace et les chromosomes sont mal individualisés. Ce qui caractérise essentiellement la mitose des Cryptomonadinées c'est, d'une part l'absence de centre cinétique, d'autre part la constitution d'un fuseau en forme de lame très mince, et non de tonnelet, aux dépens de la substance nucléolaire.

Le noyau des Eugléniens est constitué par un corps chromatique central, lequel, contrairement à l'opinion de certains cytologistes, semble bien être un vrai nucléole (DANGEARD, 1902, A. HOLLANDE, 1942), et par des granules chromatiques périphériques situés dans le nucléoplasme. D'après DANGEARD l'aspect granuleux du nucléoplasme serait dû aux replis multiples de filaments contournés ou *chromospires*. D'après HOLLANDE, il s'agirait d'un cordon enroulé, ou spirème qui, tel un collier de perles serait granuleux. La division



nucléaire des Eugléniens, d'après P. A. DANGEARD (1902), fournit le type d'une *haplomitose* : alors que dans une Caryocinèse normale la division des chromosomes est longitudinale, chez les Eugléniens le spirème reste simple et la séparation des deux moitiés du peloton a lieu par division transversale des chromospires. Ce schéma de la division nucléaire existerait, sans modification appréciable, chez plusieurs genres et chez de nombreuses espèces, sans qu'il y ait une seule exception rencontrée. L'existence de l'haplomitose a été confirmée par divers cytologistes, mais d'autres, assez nombreux,

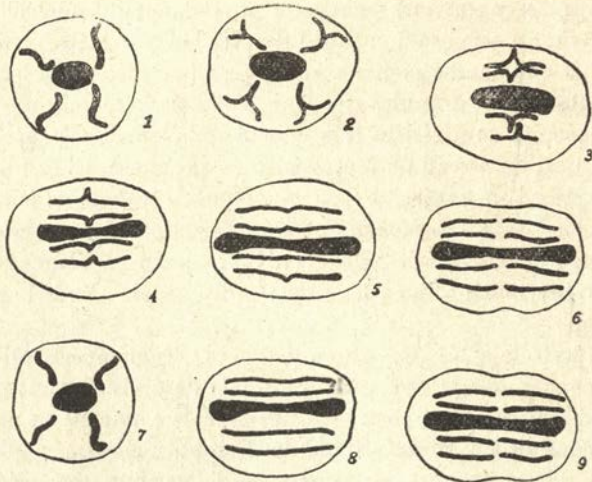


FIG. 119. — Les chromosomes pendant la mitose des Euglènes (en supposant leur nombre réduit à quatre) : 1 à 6, suivant l'interprétation de R. P. HALL d'un clivage longitudinal ; 7 à 9, suivant S. R. HALL et GOJDIES qui admettent une division transversale ; les stades figurés vont de la prophase à l'anaphase (D'après R. P. HALL, 1937).

depuis TSCHENZOFF (1916) et HALL, R. P. (1923), ont cru observer une division longitudinale des chromosomes, ce qui ramènerait la division nucléaire des Eugléniens à une mitose typique, au moins en ce qui concerne ce détail essentiel : en effet, d'après R. P. HALL, la plaque équatoriale de la métaphase serait formée par le dépliement de chromosomes en forme de V résultant de la fissuration longitudinale ; par ce rabattement des branches du V, les chromosomes se disposeraient tous parallèlement les uns aux autres à la métaphase pour se séparer définitivement à l'anaphase, donnant à ce moment l'impression d'une coupure transversale (fig. 119). P. A. DANGEARD, plus récemment (1938), a souligné la difficulté d'admettre ce schéma, étant donnée la longueur considérable des chromosomes chez la plupart des Eugléniens et A. HOLLANDE (1942) se rallie à cette opinion. Il n'en demeure pas moins que la division longitudinale des chromosomes est une réalité d'après les recherches les plus récentes ; seulement la séparation des chromatides s'opérerait, si l'on en croit HOLLANDE, non par une bascule et un retournement, mais par un glissement dans une direction inverse et vers des pôles.



opposés. En fin d'anaphase, « après séparation complète des chromatides, les chromosomes correspondants les plus longs des deux pôles opposés arrivent à se toucher par leurs extrémités libres dans la région médiane du noyau, simulant une division transversale, une haplomitose ».

En dehors des problèmes essentiels qui se rapportent aux chromosomes, la mitose des Eugléniens est caractérisée par la persistance du nucléole qui forme toujours l'axe de la figure de cinèse, prend une forme allongée en biscuit, puis en haltère, et finalement se divise en deux moitiés par étirement

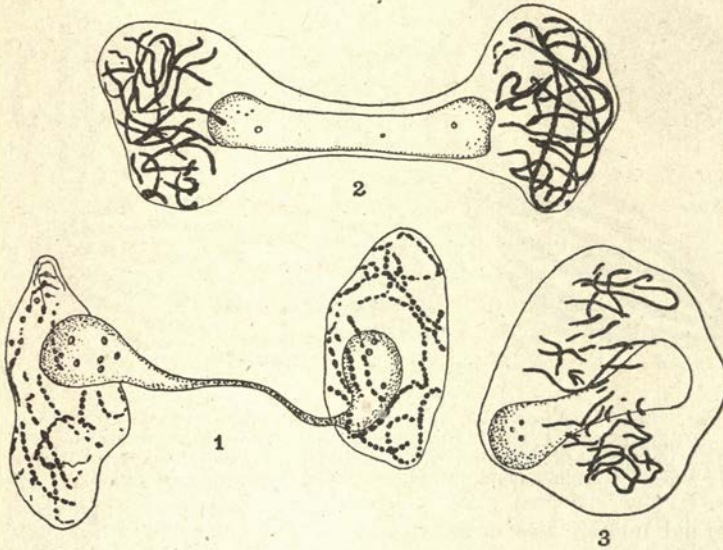


FIG. 120.— Stades de la mitose chez l'*Euglena quartana*: 1 et 2, télophases montrant l'allongement et l'étirement de l'endosome; 3, métaphase (D'après A. HOLLANDE, très grossi).

(fig. 120). Il ne semble pas y avoir de centrosomes, ni d'asters, ni de fibres fusoriales. On est donc obligé d'admettre qu'après clivage longitudinal des chromosomes à la métaphase, les chromatides se séparent en glissant vers deux directions opposées sans l'intervention de fuseau ou de centrosomes. Il en serait de même chez l'*Aulacantha*.

Chez les Dinoflagellés, la division a été décrite maintes fois pour des formes libres comme les *Ceratium*, en particulier par LAUTERBORN (1895), JOLLOS (1910), BORGERT (1910-11), ENTZ (1921), HALL, R. P. (1925). BORGERT et ENTZ ont admis une division transversale des chromosomes à la métaphase : pour eux il ne s'agit donc pas d'une vraie mitose, bien qu'ils reconnaissent, à un certain stade, l'existence d'une fissuration longitudinale des chromosomes. Les chromosomes dans les *Ceratium* sont très nombreux et très longs, de sorte qu'ils ne peuvent pas former une véritable plaque équatoriale. D'après R. P. HALL, enfin, la division nucléaire de *C. hirundinella* se ramènerait à une mitose véritable, car les chromosomes, fissurés



longitudinalement, se sépareraient à l'une de leurs extrémités, pour prendre une forme de V et s'éloigner définitivement l'un de l'autre à l'anaphase. Ce phénomène qui simule, comme chez les Eugléniens, une coupure transversale des chromosomes à la métaphase aurait été décrit, d'après lui, pour la première fois par CALKINS (1899) chez la Noctiluque ; il se retrouve d'après R. P. HALL (1925) dans l'*Oxyrrhis marina*, Dinoflagellé très primitif.

Comme l'a fait remarquer Ed. CHATTON (1921), l'étude de la mitose chez les Péridiniens libres et surtout chez les *Ceratium* est rendue très difficile

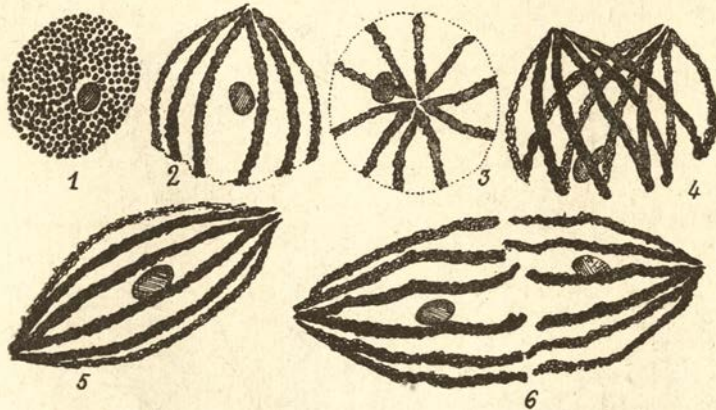


FIG. 121. — Schéma de la mitose chez le *Syndinium turbo* (Dinoflagellé parasite) 1, noyau au repos montrant des chromomères ; 2 et 3, prophase montrant 5 chromosomes ; en (3) vue polaire ; 4 métaphase ; 5, anaphase ; 6, télophase (D'après E. CHATTON, 1921).

par le grand nombre des chromosomes et par leur enchevêtrement. Les mêmes difficultés ne se rencontrent pas chez les *Syndinium*, Péridiniens parasites des Copépodes, dont les noyaux ne renferment que 5 chromosomes « pliés en V très aigu et dont le sommet est au pôle de la mitose » (fig. 121). Il y a clivage de ces chromosomes et séparation des deux moitiés qui « basculent comme autour d'une charnière, et finissent par se mettre en opposition ». Ainsi « le clivage transversal n'est qu'une apparence ; c'est l'achèvement du clivage longitudinal resté incomplet ». On ne peut manquer d'être frappé de l'étroite analogie entre cette mitose, dite *syndinienne*, et celle décrite quelques années plus tard chez les Péridiniens libres par R. P. HALL. Ce dernier cependant ne paraît pas avoir connu alors les travaux de CHATTON et il se réfère uniquement aux descriptions anciennes de CALKINS sur la Noctiluque.

Alors que les auteurs précédents se sont efforcés de ramener à une mitose normale la division nucléaire des Péridiniens, P. A. DANGEARD (1938) se montre d'un avis différent en soutenant que ces Flagellés se divisent par haplomitose. L'haplomitose aurait même, d'après lui, chez les Péridiniens, une « allure schématique » qui ferait défaut au même degré chez les Eugléniens. Ainsi, d'après ce savant, chez le *Gymnodinium fucorum*, le noyau est constitué « par une centaine environ de sphérules toutes semblables et grou-



pées en une sphère d'apparence mûriforme». Ces sphérules ou chromomères sont associées en un chapelet qui s'enroule autour d'un corpuscule plus gros qui est le nucléole. L'haplomitose, avec ce point de départ, ne comporte nulle complication. Lors de sa division, le noyau augmente sensiblement de volume ; le peloton de chromomères se scinde en deux moitiés, alors que le nucléole s'est déjà lui-même divisé. Ce mode de division, désigné sous le nom d'*haplomitose caténiforme* se retrouve chez l'*Oxyrrhis marina*, le *Peridinium cinctum* et les *Ceratium*, avec cette différence que le nombre des chromomères peut être beaucoup plus élevé que dans le *Gymnodinium fucorum*. Une haplomitose un peu différente, du type dit *filiforme*, se rencontrerait dans les espèces du genre *Glenodinium* et surtout chez le *Discodinium Poucheti*. DANGEARD n'exclut pas d'ailleurs la possibilité d'une division longitudinale des chromomères qui assurerait le maintien, au moins approximatif, de leur nombre dans une espèce donnée.

La division chez les Dinoflagellés pourrait donc ne pas répondre à un schéma unique. On remarquera cependant qu'une des objections apportées par P. A. DANGEARD à la « dinomitose » ou à la « mitose syndinienne » est l'impossibilité ou la grande difficulté d'un retournement et d'une bascule des chromosomes clivés. Or, dans certains Péridiniens libres, M<sup>lle</sup> BIECHLER (1938), a montré l'existence d'une cyclose intranucléaire, phénomène insolite qui pourrait précisément correspondre à cette phase et rendre compte des mouvements nécessaires à l'établissement de ce type de division.

Un type mitotique analogue à la mitose syndinienne se rencontre encore dans certaines divisions sporogoniques des Coccidies (*Aggregata*) et aussi dans ce que BELAR appelle la gamogonie des Radiolaires et qui n'est, comme CHATTON l'a démontré, que la division de Syndinides parasites de ceux-ci. Dans la division de ces parasites extra-capsulaires, chez un *Collozoum*, PATAU (1937) a montré l'existence d'un chromosome à satellite, en relation avec le nucléole et aussi d'une structure spirale des chromosomes fort bien caractérisée.

Enfin LE CALVEZ (1939), dans une Thèse récente sur le cycle évolutif des Foraminifères, souligne les analogies des mitoses typiques de ces Organismes avec des dinomitoses. Nous pouvons, avec cet auteur, caractériser les mitoses des Foraminifères par les caractères suivants : le fuseau a une origine intra-nucléaire et la membrane nucléaire est persistante ; enfin seule une faible portion chromosomiale prend une position équatoriale avant l'anaphase, de telle sorte que la séparation des chromatides a lieu précocement, à un moment où les chromosomes occupent encore tout l'espace nucléaire sous la forme d'un peloton. Les noyaux de *Patellina corrugata*, pendant la première mitose schizogonique, montrent particulièrement bien leur structure spiralée (fig. 122). Le noyau des Foraminifères se signale en outre par sa membrane souvent épaisse et parfois double (*Iridia*) et surtout par la présence de très nombreux nucléoles particuliers, ou *endosomes*, qui, d'après LE CALVEZ, ne contiennent pas de chromatine. Un trait singulier de ces noyaux est la difficulté, ou même l'impossibilité de mettre en évidence



de la chromatine, dans les noyaux végétatifs, à l'intérieur du caryoplasme. Celle-ci pourrait donc s'y trouver à l'état diffus.

La mitose d'assez nombreux Protistes se rapproche enfin, d'une manière remarquable, de celle des Métazoaires ou des Métaphytes : citons par exemple le type de division de la gamogonie des Grégarines, avec des centrosomes extra-nucléaires ; celle de certains Héliozoaires, comme l'*Actinophrys sol*, où l'on observe aux pôles mitotiques des calottes de protoplasme homogène (*centrosphères*) ; celle d'une Myxosporidie (*Sphaeromyxa*) dont le

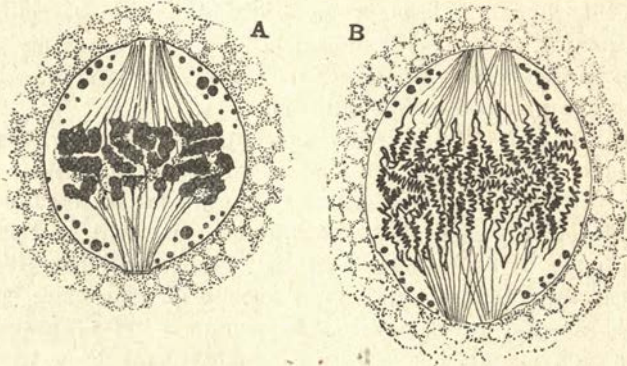


FIG. 122. — Figures de division de la première mitose schizogonique de *Patellina corrugata* (Foraminif.) : A, Métaphase montrant le début d'ascension des étranglements d'insertion et la dicentrie des pôles (Remarquer que dans ce type de mitose les chromatides sont déjà séparées à la métaphase) ; B, Anaphase montrant le déroulement des chromosomes-fils dont on voit nettement la structure spirale ;  $\times 1.500$  (D'après LE CALVEZ.)

noyau en caryocinèse est d'un type élevé, mais dépourvu de centres différenciés.

L'étude du noyau et de la division nucléaire chez les Protistes a conduit, comme nous l'avons vu plus haut, à une théorie du *dualisme nucléaire* dont les travaux ultérieurs de CHATTON et de P. A. DANGEARD ont fait justice. Elle a été également le point de départ d'une théorie qui a joui autrefois d'une certaine vogue, celle des *chromidies* et de l'origine chromidiale de certains noyaux. Développée en 1902 dans un Mémoire de R. HERTWIG, la théorie chromidiale affirme que des granulations chromatiques disséminées dans le protoplasme des Héliozoaires (*Actinosphaerium*) et désignées sous le nom de *chromidies*, tirent leur origine du noyau et ne sont autres que des émissions nucléaires. Retrouvées chez des Foraminifères et chez des Amibes, ces chromidies, souvent groupées en amas (réseau chromidial), pourraient servir à reconstituer les noyaux sexuels, tandis que le noyau principal disparaît. Les chromidies représenteraient, pour les auteurs de l'hypothèse chromidiale, une chromatine particulière de nature trophique (*trophochromatine*) s'opposant à une chromatine génératrice (*idiochromatine*). Chez certains Protistes, d'ailleurs, les chromidies pourraient être exceptionnellement



formées d'*idiochromatine*. La théorie chromidiale a été étendue à l'ensemble des noyaux qui, pour toute une école de cytologistes, ont pu être considérés comme ayant une nature double (conception de l'*amphinucleus*) ; par là cette théorie rejoint celle du *dualisme nucléaire* dont il a été parlé précédemment.

Les bases cytologiques de la théorie chromidiale étaient en réalité des plus fragiles, aussi n'a-t-elle pas résisté à l'examen critique : on n'admet plus guère aujourd'hui l'émission dans le protoplasme, par les noyaux, de grains de chromatine ; encore moins peut-il être question d'accorder créance à une néoformation de noyaux d'origine chromidiale. Il a été démontré, d'autre part, que chez nombre de Protistes, le nucléole n'est pas un réservoir de chromatine spéciale (trophochromatine) et qu'il ne mérite pas la dénomination de caryosome : tantôt en effet le nucléole des Protistes se comporte comme un nucléole vrai, tantôt la substance propre nucléolaire se trouve bien, à un moment donné, plus ou moins mélangée à de la chromatine, mais celle-ci ne diffère aucunement de la chromatine périphérique et elle sert dans la même mesure à l'édification des chromosomes.

#### e) Les Algues.

Chez les Algues proprement dites, le noyau et la division nucléaire possèdent, en général, des caractères très comparables à ceux des Métaphytes. Même chez les Unicellulaires (Chlamydomonadinées), la mitose ne le cède en rien comme complexité à celle des Plantes Supérieures. Un centrosome est souvent présent aux pôles de la figure mitotique et la présence de ce centre cinétique a été particulièrement mentionnée dans les Diatomées (LAUTERBORN), chez les *Dictyota* (MOTTIER), les *Fucus* (STRASBURGER, YAMANOUCHI), les Sphacélariées (SWINGLE, 1907, ESCOYEZ, 1909). Le seul cas peut-être où la division nucléaire chez les Algues typiques a pu être envisagée comme vraiment primitive est celui des Bangiacées : dans ce groupe, inférieur à beaucoup d'égards, en effet, ISCHIKAWA (1921) avait cru observer un mode de division intermédiaire entre la division directe et la division indirecte. Or il n'en est rien et l'erreur s'explique sans doute par la petitesse des noyaux et le nombre réduit des chromosomes, mais le mode de division est bien une caryocinèse comme le montre l'existence d'un fuseau étroit avec centrosomes et la présence de deux chromosomes. Comme dans toutes les figures mitotiques très petites, l'origine des chromosomes et leurs relations avec le volumineux nucléole est toutefois difficile à préciser (P. DANGEARD, 1927).

Si l'on doit renoncer sans doute à rencontrer l'amitose chez les Algues, il est prouvé, par contre, que la caryocinèse ne se poursuit pas dans tous les groupes avec des caractères uniformes. Les différences tiennent surtout au comportement du nucléole. Les *Cladophora*, par exemple, se distinguent par la persistance du nucléole au cours du cycle mitotique et par sa division



en deux au moyen d'un étirement à l'anaphase (fig. 123). Chez les Conjuguées, le genre *Spirogyra* a souvent attiré l'attention des chercheurs en raison de la présence, dans les noyaux, de volumineux nucléoles (caryosomes pour beaucoup d'auteurs), tandis que l'espace périnucléolaire (nucléoplasme) apparaît comme très pauvre en matériel chromatique ; au cours de la mitose, les chromosomes semblent être élaborés aux dépens du nucléole ; mais il résulte des recherches les plus récentes de CZURDA (1922) et de GEITLER (1930-35), que le nucléole ne prend aucune part, en réalité, à l'édition

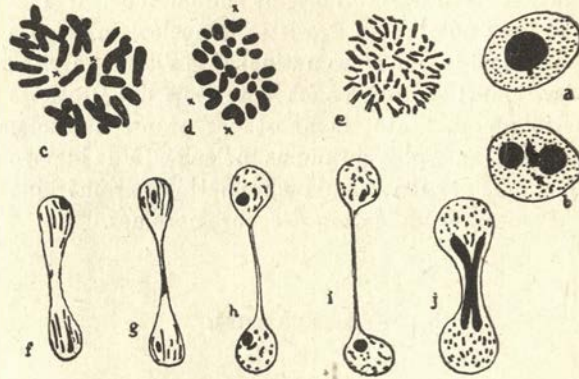


FIG. 123. — Noyaux de Cladophoracées, au repos (a, b), à la plaque équatoriale (c-e) et à l'anaphase (f-j) (GEITLER, 1936).

des chromosomes : ainsi chez le *Spirogyra majuscula*, d'après GEITLER (1930), la division nucléaire montre le tableau normal d'une mitose. Chez d'autres espèces la substance nucléolaire peut, à certains stades, masquer les chromosomes par suite de son caractère chromatique accentué ; d'autre part, au lieu de se fondre dans la caryolymphe pour former ensuite la substance fusoriale, ou pour contribuer à sa formation, la substance nucléolaire accompagne les chromosomes à la métaphase et à l'anaphase, rendant difficile leur distinction. A la prophase, les chromosomes, jusque-là incorporés au nucléole, se dégagent dans le nucléoplasme pour acquérir leur indépendance (fig. 124).

Chez une Floridée, le *Lomentaria rosea*, SVEDELIUS (1937) a montré qu'il existait une évolution nucléaire tout à fait comparable à celle de certains *Spirogyra*. C'est ainsi que les chromosomes de *Lomentaria* émigrent, durant la prophase, au sein du nucléole, formant de la sorte ce que l'on peut appeler un « noyau à caryosome » (fig. 125). D'autres Floridées présentent la même constitution de leur noyau et leur nucléole a été décrit comme un nucléole de chromatine (KYLIN, 1937). Les mitoses, au cours de la formation des tétraspores apomictiques de *Lomentaria rosea* sont encore particulières en raison de l'absence de fuseau et de stade spirème. D'une étude sur les noyaux des Rhodophycées, M. A. WESTBROOK (1935) a conclu qu'il n'y avait aucune bonne raison d'admettre que les chromosomes, chez ces Algues, tiraient leur



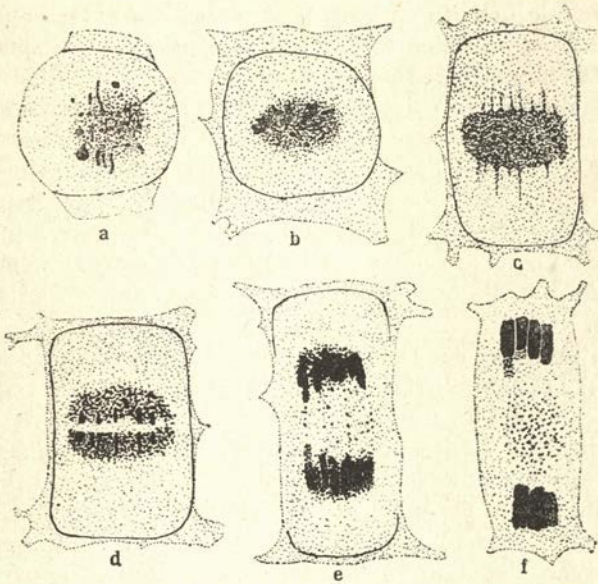


FIG. 124. — Mitose chez le *Spirogyra setiformis* : a, b, prophases avancées montrant les chromosomes qui pénètrent dans la substance nucléolaire ; c, métaphase avec les chromosomes vus en bout et enrobés dans la substance nucléolaire ; d, e, f, anaphases montrant l'épaississement progressif des chromosomes et la disparition parallèle de la substance nucléolaire (D'après GEITLER).

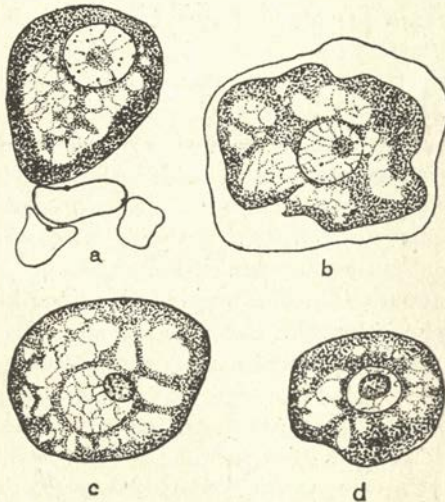


FIG. 125. — Les stades initiaux de la division nucléaire pendant la formation des tétraspores chez le *Lomentaria rosea* (Floridée) : a, le noyau au début de la prophase renferme environ 20 chromocentres, un réseau faiblement marqué et un nucléole au centre ; b, les chromocentres (ou chromosomes) commencent à émigrer dans le nucléole ; c, d, les chromosomes, tous logés à l'intérieur du nucléole, sont au nombre d'une vingtaine ;  $\times 1.500$  (D'après SVEDELIUS, 1937).



origine du nucléole. Le fait qu'il existe des connexions plus ou moins étroites, à certains stades, entre les chromosomes et les nucléoles ne saurait en effet conduire à cette conclusion.

Des faits analogues, au sujet des nucléoles et de la chromatine, ont été signalés chez certaines Diatomées comme la *Navicula radiosa* où, d'après GEITLER (1929), il existe dans les noyaux une accumulation centrale de chromatine comprenant dans sa masse le nucléole ; le noyau simule un noyau à caryosome et cette disposition pourrait faire croire, à tort, à la naissance des chromosomes aux dépens du nucléole. D'autres Diatomées, comme *Eunotia formica*, ont des noyaux à chromocentres dont le nombre d'ailleurs n'est pas fixe.

La division nucléaire des Diatomées, qu'ont fait connaître les recherches classiques de LAUTERBORN (1896), se distingue des mitoses végétales ordinaires par le caractère du « fuseau central » ; à ce point de vue elle se rapproche au contraire des mitoses de Métazoaires. Les centrosomes, très apparents, occupent les pôles de la figure mitotique et ils sont réunis, au travers de la cavité du noyau, par une sorte de cylindre, parcouru par des fibrilles parallèles (*Zentralspindel*), autour duquel se disposent les chromosomes. Ce mode de division s'applique à des Diatomées Pennées appartenant aux genres *Pinnularia* ou *Surirella*. La mitose est également du type « à fuseau central » chez *Navicula radiosa*, étudiée plus récemment par GEITLER (1929), mais les centrosomes, si apparents chez les *Surirella*, font ici défaut.

Les noyaux de *Spirogyra* appartiennent à la catégorie des noyaux dont le nucléoplasme apparaît homogène *in vivo*. Il en serait de même d'après SCHULZE du noyau « géant » des *Acetabularia*. Dans ce type de noyau la réaction nucléaire de Feulgen donne parfois des résultats en apparence négatifs et divers auteurs ont signalé le fait chez les *Spirogyra*. Il résulte des travaux plus récents de SUEMATSU (1936) et de GEITLER (1935) que les noyaux de cette Conjuguée renferment en réalité des chromocentres qui se colorent par la méthode de Feulgen. Ce type de noyau euchromocentrique et pauvre en chromatine semble relativement rare chez les Algues et les noyaux du type granuleux ou réticulé (noyaux à chromonémas) s'observent chez la plupart des Diatomées (*Pinnularia*, *Gyrosigma*, *Nitzschia*) et chez les Cladophoracées. Ces noyaux n'ont jamais l'apparence homogène *in vivo*, mais présentent une structure très apparente qui, à première vue, semble finement granuleuse. Des régions plus colorables (hétérochromatiques) peuvent constituer des chromocentres associés à un réticulum chez les *Cladophora* ou chez les *Edogonium*.

En somme il existe chez les Algues, comme le laissent prévoir des recherches encore peu étendues, des types de noyaux tout à fait comparables à ceux des Métaphytes : noyaux à chromocentres (et même sans doute à euchromocentres), noyaux réticulés, noyaux granuleux.



## II. — L'ORGANISATION CELLULAIRE ATYPIQUE CYANOPHYCÉES ET BACTÉRIACÉES

Les études cytologiques modernes ont mis en lumière l'importance exceptionnelle du noyau et des chromosomes dans la constitution des Organismes. Cette tendance a conduit certains cytogénéticiens et non des moindres à une hiérarchie des valeurs cellulaires qui met en première place, et très au-dessus des autres constituants, les chromosomes et l'ensemble des gènes dont ils sont le support. Dans une cellule, il semble ainsi que les chromosomes et surtout les gènes représentent l'élément prédominant, voire le lieu exclusif des propriétés vitales essentielles, dont dépendent toutes les autres. Pour certains cytologistes, la cellule est, par excellence, le réceptacle d'un certain nombre de gènes qui agissent au sein et par l'intermédiaire d'un milieu variable et nettement subordonné comprenant le cytoplasme et ses inclusions. Dans quelle mesure cette opinion est-elle fondée, c'est ce qu'il est difficile de dire actuellement, car nous ignorons encore trop la nature des gènes et leur action ? Cependant rien ne permet d'affirmer que l'opinion des généticiens touchant les chromosomes et les gènes soit entachée d'exagération ; mais ce n'est tout de même qu'une hypothèse et qui ne saurait rallier l'unanimité des cytologistes. Dans ces conditions il est particulièrement intéressant d'étudier les Organismes chez lesquels un noyau véritable n'a pu encore être mis en évidence, ou dont les noyaux semblent dépourvus de chromosomes et de caryocinèse : tels sont les Cyanophycées (Algues bleues) et les Bactériacées (Schizophytes).

### a) Cyanophycées.

Le caractère particulier de la cellule dans le groupe des Algues bleues a été reconnu depuis longtemps, mais c'est seulement avec les progrès de la technique histologique qu'il a fallu se rendre à l'évidence et renoncer à retrouver purement et simplement chez les Cyanophycées l'organisation habituelle et commune aux Organismes cellulaires. C'est principalement autour de l'existence d'un noyau ou de l'équivalent d'un noyau que les thèses se sont affrontées, mais les discussions ont porté aussi parfois sur la question des chromatophores et des mitochondries : il est difficile d'admettre en effet, pour certains, qu'une cellule d'Algue puisse être totalement dépourvue de plastes et de chondriosomes. Pourtant, après les travaux les plus minutieux, il est permis d'affirmer aujourd'hui que la cellule des Cyanophycées se distingue par l'absence de plastes et de chondriosomes et qu'elle est en outre dépourvue de noyau véritable ; le seul problème qui reste en suspens étant de savoir s'il existe dans cette cellule un corps équivalent à un noyau par sa constitution chimique et par son rôle. D'autre part, le fait que les Cyanophycées sont dépourvues de plastidome et de chondriome semble



bien établi : c'est là sans doute une exception unique chez les Végétaux chlorophylliens et, dans la cellule des Algues bleues, le pigment assimilateur, contrairement au cas général, semble imprégner le cytoplasme périphérique, sans se localiser sur des corpuscules définis.

La cellule des Algues bleues apparaît donc construite sur un type tout différent de celui des autres cellules chlorophylliennes. Les différenciations qu'on y observe sont d'ordre cytoplasmique et elles conduisent à distinguer en premier lieu une région externe pigmentée (*chromatoplasme*) et une région centrale incolore (*centroplasma*). Ces régions ont été nettement distinguées par les anciens observateurs comme BÜTSCHLI (1890) et NADSON (1895). Le chromatoplasme est parfois assez nettement circonscrit pour donner l'apparence d'un chromatophore pariétal et certains auteurs ont conclu effectivement à la présence d'un tel organe (FISCHER, en 1905, estimait la présence d'un tel chromatophore aussi nettement démontrée que chez les Chlorophycées, les Mousses et les Diatomées !); mais la majorité des algologues a conclu différemment et, sauf exceptions toujours possibles, nous devons admettre aujourd'hui que le chromatoplasme n'a nullement la valeur morphologique d'un chloroplaste. Le pigment chlorophyllien, chez les Algues bleues, se trouve donc réparti uniformément dans la couche cellulaire corticale, soit d'une manière diffuse, soit sous forme de granulations microscopiques.

La distinction entre le chromatoplasme et le centroplasma n'est pas d'ailleurs très tranchée : il semble, dans bien des cas, y avoir un passage insensible entre ces deux régions. D'autre part il paraît bien exister des Cyanophycées chez lesquelles le pigment n'est pas uniquement localisé dans la couche cytoplasmique externe, mais colore également la région centrale. C'est la conclusion à laquelle arrive Miss ACTON (1914) chez beaucoup de Chroococcacées où, dans la majorité des espèces, il n'y a pas de démarcation entre une région centrale et une région périphérique : la seule distinction consisterait dans une accumulation de produits du métabolisme différents qui seraient la *métachromatine* dans le premier cas et des granules de *cyanophycine* dans le deuxième.

Le cytoplasme, dans la cellule des Algues bleues, renferme diverses inclusions sous forme de granulations particulières, ou bien encore des vacuoles plus ou moins développées qui peuvent dans certains cas lui donner une apparence alvéolaire. Les granulations les plus constantes sont constituées par la substance réfringente de nature protéique, appelée *cyanophycine* par BORZI : elles s'observent surtout dans la région corticale. Il semble exister également, d'une manière constante, des vacuoles, généralement petites et nombreuses ; elles paraissent correspondre aux « Schleimkügelchen » que PALLA (1893) colorait vitalement par le bleu de méthylène, aux « grains rouges » de BÜTSCHLI et à la « substance centrale » de ZACHARIAS. Or ce dernier auteur avait montré, dès 1887, que le corps central des Cyanophycées présentait certaines réactions caractéristiques des nucléines : la « substance centrale » dont il étudiait ainsi les propriétés représentait ce que nous appelons aujourd'hui la *métachromatine*. Cette substance se trouve, comme l'on sait maintenant, en solution colloïdale épaisse à l'intérieur des vacuoles ; sous l'in-



fluence de la coloration vitale les vacuoles se gonflent et leur contenu est susceptible de précipiter sous forme de corpuscules métachromatiques (P. A. DANGEARD, 1933 ; GUILLIERMOND, 1926). Les vacuoles à métachromatine, d'après GUILLIERMOND, seraient localisées principalement au voisinage du corps central. A la longue et lorsque la coloration devient postvitale, le corps central lui-même peut fixer le colorant.

Il existe encore, dans la cellule des Algues bleues, des inclusions lipidiques, sous forme de petites granulations graisseuses et parfois aussi du glycogène. Ce dernier corps est très abondant dans certaines espèces, en particulier dans le corps central (MASSART, 1901). Pour ZACHARIAS (1900) le glycogène s'observerait tantôt dans le corps central, tantôt dans le plasma périphérique. Enfin on a signalé chez certaines Cyanophycées des vacuoles à gaz.

C'est en 1879 que SCHMITZ signala l'existence, dans la cellule d'une espèce de *Gloeocapsa*, d'une masse centrale homogène, fortement colorable, qu'il pensa être un noyau. Cependant la question de ce corps central et de sa nature représente encore aujourd'hui le sujet le plus controversé de la cytologie des Cyanophycées : en effet, alors que beaucoup d'auteurs n'y ont vu qu'un ensemble mal défini de substances du métabolisme, d'autres l'ont interprété soit comme un noyau véritable, soit comme l'équivalent d'un noyau. Parmi les premiers nous pouvons citer A. FISCHER (1905) pour qui le « corps central » n'est nullement comparable à un noyau, mais représente simplement la partie centrale incolore du contenu cellulaire, chargée de produits de l'assimilation et de réserves. Au moment de la division cellulaire, ce corps central se trouve comprimé, puis séparé en deux portions sensiblement équivalentes par le développement centripète de la cloison membranaire. MASSART (1901), en se basant sur les résultats obtenus au moyen de colorations vitales par le bleu de méthylène, nie que le corps central puisse figurer un noyau, même d'un type simple. ZACHARIAS (1904) est également d'avis que la partie centrale de la cellule des Cyanophycées est essentiellement distincte des noyaux bien caractérisés des autres Organismes, et il insiste sur le fait que le corps central est dépourvu de cette charpente nucléaire caractéristique des vrais noyaux.

Dans ses recherches sur les Chroococcacées Miss ACTON (1914) émet l'hypothèse d'un noyau primitif, mais de complexité graduelle : elle admet en effet l'existence dans ce groupe, d'une série d'étapes au moyen desquelles le corps central se compliquerait progressivement jusqu'à pouvoir être envisagé comme un noyau défini : c'est ainsi que, d'après elle, dans la plupart des espèces, il n'y aurait pas même de corps central délimité, tandis que chez d'autres, comme le *Merismopedia elegans*, cette région existerait sous la forme d'une accumulation de chromatine, tandis qu'enfin, dans le *Chroococcus macrococcus*, un « noyau » distinct du cytoplasme serait finalement différencié. Etudiant l'*Anabaena circinalis* et le *Gloeocapsa æruginosa*, HAUPT (1923) se range également parmi les partisans de l'absence d'un noyau ou même d'un « corps central » différencié chez les Algues bleues : d'après lui, une substance fortement colorable et granuleuse occupe la



région centrale des cellules et forme des masses fibreuses ressemblant parfois à des chromosomes ; cette substance est homogène et ne présente aucune ressemblance avec un réticulum nucléaire.

Parmi les auteurs ayant admis l'existence d'un noyau ou d'un corps central équivalent à un noyau, citons BÜTSCHLI (1902), HEGLER (1901), WAGER (1903), (fig. 126) GUILLIERMOND (1907-1926). Ce dernier savant avait admis tout d'abord, dans ses premières recherches, que le corps central des Cyanophycées était comparable à un véritable réseau chromatique et qu'il

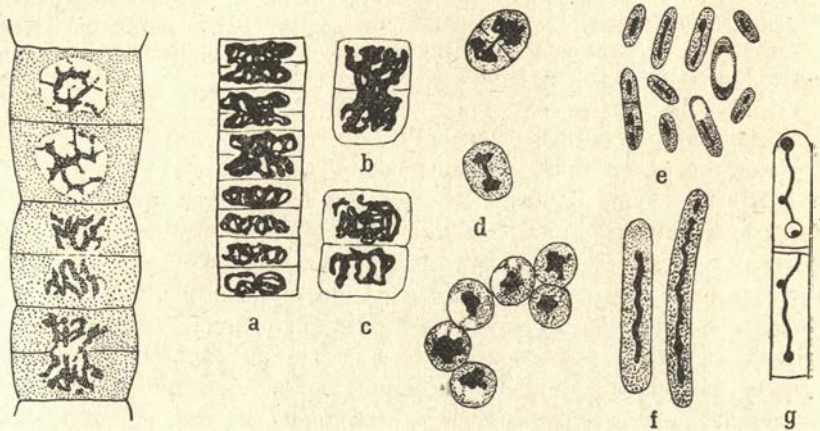


FIG. 126. — A gauche, corps central et sa division chez le *Tolypothrix lanata* (Cyanoph.) (D'après WAGER, 1903) ; a, b, c, corps central et sa division chez le *Calothrix pulvinata* ; d, chez un *Nostoc* ; e, Bactérie en culture colorée par la méthode de Feulgen ; f, Bactérie de tétard ; g, Sulfobactérie (D'après GUILLIERMOND et B. DELAPORTE).

devait être assimilé à un *appareil chromidial*, comme celui que décrivaient les zoologistes de cette époque chez certains Protozoaires : mais la théorie chromidiale de HERTWIG s'est révélée inexacte et son application à la cellule des Cyanophycées ne saurait être retenue. Aussi, dans ses recherches nouvelles, GUILLIERMOND abandonne-t-il l'idée d'un appareil chromidial. D'après lui il existerait, dans la cellule des Algues bleues, un corps central ayant les caractères d'un noyau d'organisation primitive « réduit à un peloton chromatique, sans membrane et par conséquent souvent mal délimité du cytoplasme ». Ce corps central, au moment de la division cellulaire, subirait une sorte de cinèse, non sans analogie avec une mitose simplifiée et « semblable à celle qu'on observe chez les Infusoires Ciliés, les Eugléniens et certains Péridiniens ». Nous retrouvons, dans cette conception de GUILLIERMOND, la notion souvent formulée d'un « noyau primitif » ; mais la difficulté consiste à se représenter ce que peut être la signification et le rôle d'un noyau dépourvu de chromosomes, de nucléoles et de membrane ? Un fait paraît bien certain, c'est que la comparaison avec le noyau des Eugléniens ou des Péridiniens ne saurait être retenue, car nous connaissons suffisamment aujourd'hui les noyaux de ces Protistes pour savoir qu'ils sont très



éloignés comme structure du corps central des Cyanophycées. Dans des recherches encore plus récentes ce savant est revenu sur ce sujet du corps central des Cyanophycées en insistant sur le fait qu'il présente avec une grande netteté la réaction nucléale de Feulgen (1938). Il critique d'autre part l'opinion de Ch. HOLLANDE pour qui le corps central n'est qu'un groupement de substances de réserve, tandis que les vrais noyaux seraient représentés par des grains minuscules passés inaperçus jusqu'ici de tous les observateurs (*nucléosomes*) (1).

L'existence d'une réaction nucléale positive au niveau du corps central représente, semble-t-il, un argument important en faveur de la nature nucléaire du corps central, car l'acide thymonucléique n'a pas été rencontré jusqu'ici en dehors des noyaux (sauf peut-être dans certains blépharoplastes) et M<sup>lle</sup> DELAPORTE, dans un Mémoire récent (1939), a souligné l'importance de ce fait déjà reconnu auparavant par POLJANSKY et PETRUSCHEWSKY (1929). Pour elle la présence d'acide thymonucléique suffirait en somme pour que l'on puisse affirmer la nature nucléaire d'un constituant cellulaire qui en serait pourvu; mais sa définition d'un noyau fondée sur ce caractère nous paraît assez arbitraire et il serait imprudent d'accorder une telle importance à l'acide thymonucléique. Nous pouvons donc conclure que la cellule des Cyanophycées, en l'état actuel de nos connaissances, semble privée de noyau véritable et que le corps central en représente seulement l'ébauche ou la forme primitive. La présence d'un noyau et de chromosomes ne paraît d'ailleurs pas s'imposer dans un groupe qui se signale par l'absence totale de sexualité.

### b) Bactéries.

La cellule des Bactéries a donné lieu à des recherches exactement parallèles à celles qui ont été poursuivies sur les Cyanophycées. La structure cellulaire dans ces deux groupes n'est pas d'ailleurs sans présenter certaines analogies et l'absence de plastes et de mitochondries leur est un caractère commun. Comme les Algues bleues, les Bactéries contiennent des vacuoles à métachromatine colorables vitalement et susceptibles de renfermer, après leur précipitation, des corpuscules sidérophiles, fortement chromatiques (corpuscules métachromatiques). Comme autres substances du métabolisme doivent être signalés dans la cellule bactérienne, des granulations lipidiques, du glycogène, des granules de soufre (Sulfuraires) (2).

C'est enfin surtout par l'absence de noyau différencié que les Bactéries se distinguent des autres Organismes et, malgré la petitesse de leurs cellules, les cytologistes et les microbiologistes se sont efforcés depuis longtemps d'y

(1) Ch. HOLLANDE (1944) a développé depuis l'opinion que les cellules des Cyanophycées renferment les éléments cytologiques des cellules des Végétaux supérieurs, c'est-à-dire que le corps central possède un *spiremoidé*, avec *centres nucléosomiens* chargés de *métanucléosomes*; certains de ces centres peuvent se charger de volutine (pour l'explication de ces termes cf. p. 219).

(2) Le microscope électronique a permis de constater que les cils des Bactéries étaient homogènes contrairement à ceux des Protophytes.



retrouver un *nucléome* ou une formation équivalente. Il ne saurait être question, même succinctement, de retracer l'histoire de ces travaux, ni même d'énumérer les opinions diverses formulées au sujet de la cellule bactérienne. Retenons cependant, parmi les travaux anciens, ceux de BÜTSCHLI (1902) et surtout ceux de SCHAUDINN (1902), ce dernier ayant le plus contribué à établir et à répandre la théorie dite du « noyau diffus » : dans cette opinion le cytoplasme, dans la région centrale d'une cellule bactérienne, formerait un réseau dont les nœuds seraient occupés par des granulations chromatiques ; l'ensemble de ces grains chromatiniens dispersés représenterait l'équivalent d'un noyau.

Les travaux récents sur la structure des Bactéries n'ont pas confirmé l'idée d'un noyau diffus et il semble que les grains chromatiques du cytoplasme puissent, au moins en partie, représenter des substances de réserve (métachromatine). Il n'existe pas non plus, au moins chez beaucoup de Bactéries, de masse centrale chromatique comparable au corps central des Cyanophycées. Cependant chez les formes rondes (*Cocci*) il existe, d'après M<sup>lle</sup> DELAPORTE (1939), une masse centrale et chez les formes en bâtonnets (*Bacilles*), un filament rectiligne axial, ces formations n'étant pas sans rappeler le corps central des Algues bleues. Ces Bactéries différeraient cependant de ces dernières par une moindre constance de ce corps central qui serait susceptible de se fragmenter en petites granules à certains stades du développement.

Dans la période moderne, c'est plutôt l'emploi de techniques spéciales (1) et surtout l'application de la méthode de Feulgen qui ont apporté de nouvelles données sur la constitution de la cellule bactérienne : ainsi a été démontré l'existence de nucléoprotéides du type de l'acide thymonucléique chez les Bactéries. Des auteurs comme PIETSCHMANN et RIPPEL (1931), MILOVIDOV (1935), M<sup>lle</sup> PETER (1933) ont obtenu, chez les Bactéries, une coloration nucléale diffuse ou localisée dans les spores. M<sup>lle</sup> DELAPORTE, tout récemment (1939), a beaucoup étendu ces observations et, d'après elle, il existerait, dans toute cellule bactérienne, un *corps chromatique* ayant le rôle et la signification d'un noyau et donnant une réaction de Feulgen positive : il s'agirait tantôt d'un filament axial (bâtonnets), tantôt d'un corps sphérique (*Cocccées*). Ce corps chromatique entrerait dans la constitution de la spore et il subirait une division par étirement en deux parties égales au cours de la division cellulaire.

On peut se demander dans quelle mesure ces corps chromatiques décrits, par B. DELAPORTE, sont comparables aux *nucléoides* de PIEKARSKI (1937), ou encore aux *nucléosomes* de HOLLANDE (1932). Les premiers de ces éléments, les nucléoides, ont été observés dans les cellules des *paratyphus*-et *coli*-bacilles : ils se présentent comme des corpuscules bien délimités et l'auteur les considère comme ayant « biologiquement et chimiquement » la valeur de noyaux. Généralement au nombre de deux par cellule, ils se divi-

(1) La technique des microgrammes électroniques « à projection d'ombre » donne de magnifiques images permettant de définir, avec son relief, la forme des corps bactériens et de leurs flagelles.



sent avant chaque bipartition cellulaire et contiennent une substance Feulgen-positive. Dans le même ordre d'idées STILLE (1937), dans une étude des Bacilles du groupe *Megatherium*, montre qu'il existe, dans ces Microbes, des constituants cellulaires doués de pérennité et remarquables par leur comportement régulier au cours de la division cellulaire et pendant la formation des spores. Ces caractères, joints à ceux, positifs, apportés par la méthode de Feulgen, parlent en faveur de la nature nucléaire de ces corpuscules. Ce sont peut-être les mêmes éléments que BADIAN (1935) a considéré

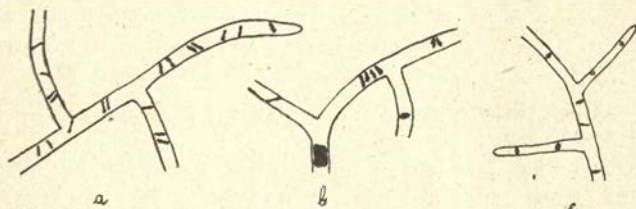


FIG. 127. — Filaments végétatifs d'un *Actinomyces* montrant ce que l'auteur interprète comme des chromosomes, isolés, ou venant de se diviser (D'après BADIAN, 1936).

comme ayant la valeur de chromosomes ; cette même structure, avec « chromosomes libres », se retrouverait chez les Myxobactéries et chez les Actinomycètes ; le même auteur va jusqu'à admettre l'existence d'une réduction chromatique avant la formation des spores (fig. 127). GEITLER (1941) semble, avec raison, attacher peu de crédit à cette opinion ; NEUMANN (1941) cependant, retrouve les bâtonnets vus par BADIAN et les colore par la méthode de Feulgen chez plusieurs Bacilles et *Bacterium*, mais personne n'imaginera que leur nature chromosomienne puisse être prouvée, *ipso facto*, par ce résultat.

Les nucléosomes de Ch. HOLLANDE se présentent, chez les Microbes jeunes, comme des organites constamment en division et présentant des *desmomes* plus ou moins persistantes ; mais les nucléosomes ne sont, d'après cet auteur, qu'une partie de l'appareil nucléaire des Bactériacées qui comprend encore des corpuscules appelés *paranucléosomes* et *métanucléosomes*. D'après HOLLANDE, la théorie nucléosomienne doit être étendue non seulement aux Cyanophycées, mais encore aux Organismes Supérieurs. Il est difficile pour l'instant de formuler un jugement au sujet des nucléosomes et de leur signification chez les Bactéries. La division régulière de ces corps, par étirement en deux parties égales, plaide en faveur de leur valeur morphologique ; cependant des auteurs comme GUILLIERMOND les tiennent pour des granulations banales.

On voit, par ces quelques données, combien les vues des cytologistes diffèrent encore au sujet de la structure nucléaire qu'il convient d'attribuer aux Bactéries. Incontestablement aujourd'hui la théorie ancienne du noyau diffus a perdu du terrain et l'attention se concentre sur de très petits corps, très chromatiques, homogènes, se divisant par étirement en donnant des



figures en forme d'haltères. S'il se confirme que ces très petits corps (nucléoides, corps chromatiques) donnent une réaction Feulgen positive et si leur permanence au cours du cycle évolutif s'affirme, il sera possible d'y reconnaître les éléments d'un appareil nucléaire d'un type primitif. Les travaux récents, sauf ceux de HOLLANDE, semblent d'autre part avoir creusé une sorte de fossé entre les Algues bleues et les Bactériacées, les premières étant pourvues d'un corps central, tandis que les secondes auraient un corps chromatique très petit et homogène.

## BIBLIOGRAPHIE

- ACTON, E. — Observations on the cytology of the *Chroococcaceae*. *Ann. of Bot.*, 1914, **28**, 433-454.
- ALEXEIEFF, A. — Sur la division nucléaire et l'enkystement chez quelques Amibes du groupe *limax*. *C. R. Soc. Biol.*, 1911, **70**, 455-457; 534 et 535, 588-591.
- Sur les caractères cytologiques et la systématique des Amibes du groupe *limax*. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 1912, **37**, 55-74.
- Systématisation de la mitose dite, « primitive ». Sur la question du centriole. *Arch. f. Protistenk.*, 1913, **29**, 344.
- Sur la question du noyau chez les Bactéries. *Arch. f. Protistenk.*, 1924, **49**, 396-432.
- ARAGAO, H. de BEAUREPAIRE. — Sobre a *Amæba diplomitotica* n. sp. *Mém. Inst. Osw. Cruz*, 1909, **1**, 33-43.
- BADIAN, J. — Eine cytologische Untersuchung über das Chromatin und den Entwicklungszyklus der Bakterien. *Arch. Mikrob.*, 1933, **4**, 409.
- Sur la cytologie du *Bacillus mycoides*. *Acta Societatis Bot. Pol.*, 1935, **12**.
- Sur la cytologie du *Bacillus megatherium*. *Acta Soc. Bot. Pol.*, 1935, **12**, 69-74.
- Ueber die zytologische Structur und den Entwicklungszyklus der Actinomyeten. *Ibid.*, 1933, **13**, 105-126.
- Sur la cytologie des Levures. *Bull. Ac. Polon. des Sc. et des L.*, sér. B, 1, 1937, 61-87.
- BEAMS, H. W., L. W. ZELL et N. M. SULKIN. — Cytological studies on yeast cells with special reference to the budding process. *Cytologia*, 1940, **11**.
- BELAR, K. — Protozoenstudien. *Arch. f. Protistenk.*, 1916, **36**, 13-51. *Ibid.*, 1921, **43**, 431.
- Der formwechsel der Protistenkerne. *Ergebn. u. Fortschr. der Zool.*, 1926, **6**, 235-654.
- BIECHELER, M<sup>lle</sup> B. — La cyclose chromatique des Péridiniens est un stade de leur division. *C. R. Ac. Sc.*, 1938, **207**, 1067.
- BORGERT, A. — Kern und Zellteilung bei marinen *Ceratium*. Arten. *Arch. f. Protistenk.*, 1910, **20**, 1-46.
- BROWN, V. E. — The cytology and binary fission of *Peranema*. *Quart. Journ. Micr. Sc.*, 1930, **73**, 403-419.
- BÜTSCHLI, O. — Ueber den Bau der Bacterien und verwandter Organismen, 1890.
- Bemerkungen über Cyanophyceen und Bacteriaceen. *Arch. f. Protistenk.*, 1902, **1**, 41-58.



- CALKINS, G. N. — Mitosis in *Noctiluca*. Journ. Morph., 1899, **15**, 711-772.
- CHADEFAUD, M. — La mitose chez les Eugléniens. Rev. Scient., 1942, **80**, 443.
- CHATTON, Ed. — Essai sur la structure du noyau et la mitose chez les Amœbiens. Faits et théories. Arch. Zool. exp. et gén., 1910, 5<sup>e</sup> S., **5**, 267-337.
- Sur un mécanisme cinétique nouveau : la mitose syndinienne chez les Péridiniens parasites plasmodiaux. C. R. Ac. Sc., 1921, **173**, 859-861.
- Titres et travaux scientifiques. Sète, 1938.
- CHATTON, E. et SÉGUÉLA, J. — La continuité génétique des formations ciliaires chez les Ciliés hypotriches. Le cinétome et l'argyrome au cours de la division. Bull. Biol. Fr. et Belge., 1940, **74**, 349-442.
- CHEN, T. T. — Observations on mitosis in Opalinids. I. The behaviour and individuality of chromosomes and their significance. II. The association of chromosomes and nucleoli. Proc. Nation. Acad. Sc., 1936, **22**, 594-607.
- CHOLNOKY, B. V. — Vergleichende Studien über Kern-und Zellteilung der faden-bildenden Conjugaten. Arch. f. Protistenk., 1932, **78**, 522.
- Die Kernteilung von *Melosira arenaria*. Zeitschr. f. Zellf. u. mikr. Anat., 1933, **19**, 698.
- CONARD, A. — Quelle est la signification du nucléole chez les *Spirogyra*. C. R. Soc. Biol., 1931, **107**, 925.
- Sur l'association temporaire de la caryotine et de la substance nucléolaire au cours des phénomènes de division chez *Degagnya* et *Spirogyra*. C. R. Soc. Biol., 1933, **113**, 93-96.
- COOK, W. R. T. — The method of nuclear division in the Plasmodiophorales. Ann. Bot., 1928, **42**, 374-377.
- DALLEUX, M<sup>lle</sup> G. — Recherches sur les plasmodes de deux Myxomycètes. Rev. de Cyt. et de Cytoph., 1939, **4**, 132-182.
- DANGEARD, P. — Recherches sur les *Bangia* et les *Porphyra*. Le Botaniste, 1927, **18**, Paris.
- DANGEARD, P. A. — Recherches sur les *Cryptomonadinae* et les *Euglenae*. Le Botaniste, 1889, **1**, 1-37.
- Sur la structure histologique des Levures. C. R. Ac. Sc., 1893, **117**, 68.
- Recherches sur les Eugléniens. Le Botaniste, 1902, **8**, 97-357.
- Note sur la structure d'une Bactériacée, le *Chromatium Okenii*. Bull. Soc. Bot. Fr., 1909, **56**, 291.
- Etudes sur le développement et la structure des organismes inférieurs. Le Botaniste, 1910, **11**, 1-311.
- Observations sur le vacuome des Cyanophysées. C. R. Ac. Sc., Paris, 1933, **197**, 1016.
- Mémoire sur la famille des Péridiniens. Le Botaniste, 1938, **29**, 3-182.
- Second Mémoire sur la famille des Péridiniens. Le Botaniste, 1938, **29**, 267-310.
- DELAPORTE, M<sup>lle</sup> B. — Recherches cytologiques sur les Bactéries et les Cyanophycées. Rev. gén. Bot., 1939.
- Sur la cytologie de *Proactinomyces rubropertinctus*. C. R. Ac. Sc., 1942, **214**, 678.
- DUBOS. — The bacterial cell (1 vol. Paris, 1945). Addendum par Robinow sur la cytologie de la cellule bactérienne.
- ENTZ, G. — Ueber die mitotische Teilung von *Polytoma uwelli*. Arch. f. Protistenk., 1918, **38**, 324.



- Ueber die mitotische Teilung von *Ceratium hirundinella*. Arch. f. Protistenk., 1921, **43**, 416-430.
- ESCOYEZ. — Le noyau et la cariocinèse chez le *Zygnema*. La Cellule, 1907, **24**, 353-366.
- FERGUSON, J. M. — On the mitotic division of *Draparnaldia glomerata*. Ann. of Bot., 1932, **46**, 703.
- FISCHER, A. — Untersuchungen über den Bau der Cyanophyceen und Bakterien. Iena, 1897. Die Zelle der Cyanophyceen. Bot. Zeit., 1905, **63**, 51
- GEITLER, L. — Ueber den Bau der Kerne zweier Diatomeen. Arch. f. Protistenk., 1929, **68**, 625.
- Kernteilung von *Spirogyra*. Arch. f. Protistenk., 1930, **71**, 79.
- Untersuchungen über den Kernbau von *Spirogyra* mittels Feulgens Nuklealfärbung. Ber. d. d. bot. Gesell., 1935, **53**, 270-275.
- Vergleichende Untersuchungen über den feineren Kern- und Chromosomenbau der Cladophoraceen. Planta, 1936, **25**, 530.
- Schizophyceen. Handb. d. Pfl. Anat., 1936.
- Kern- und Chromosomenbau bei Protisten im Vergleich mit dem höherer Pflanzen und Tiere. Ergebnisse und Probleme. Naturwiss., 1942, **30**.
- GOJDICS, M. — The cell morphology and division of *Euglena deses*. Trans. amer. microsc. Soc., 1934, **53**, 299-307.
- GOLDSCHMIDT, R. et POPOFF. — Die Karyokinese der Protozoen und der Chromidial apparat der Protozoen- und Metazoenzelle. Arch. f. Protistenk., 1907, **8**, 321-343.
- GRASSÉ, P. P. — Contribution à l'étude des Flagellés parasites. Arch. Zool. exp. et gén., 1926, **65**, 345.
- Centromères et centrosomes dans la mitose des Flagellés. C. R. Soc. Biol., 1939, **131**, 1015.
- GUILLIERMOND, A. — La cytologie des bactéries. Bull. Inst. Pasteur, 1907, **5**, 273.
- Contribution à l'étude cytologique des Cyanophycées. Rev. gén. de Bot., 1907, **18**, 392-408 ; 447-465.
- Les progrès de la cytologie des Champignons. *Progressus rei botan.*, 1913, **4**, 389.
- Sur la structure des *Beggiatoa* et leurs relations avec les Cyanophycées. C. R. Soc. Biol., 1926, **94**, 579-581.
- Nouvelles recherches sur la structure des Cyanophycées. Rev. gén. Bot., 1926, **38**, 129 et 190.
- Observations cytologiques sur les Rhodothiobactéries. C. R. Ac. Sc., 1932, **194**, 1259.
- Sur la structure des Bactéries C. R. Ac. Sc., 1932, **194**, 2.
- Nouvelles observations sur la structure des Bactéries C. R. Soc. Biol., 1933, **103**, 1095.
- La structure des Cyanophycées. C. R. Ac. Sc., 1933, **147**, 182.
- HALL, R. P. — Morphology and binary fission of *Menoidium incurvum* (Fres.) Klebs. Univers. Calif. Publ. Zool., 1923, **20**, 447-476.
- Mitosis in *Ceratium hirundinella* O. F. M. Univ. of Calif. Publ. Zool., 1925, **28**, 29-64.
- A note on behavior of the chromosomes in *Euglena*. Trans. amer. microsc. Soc., 1937, **56**, 288-290.



- HARPER, R. — Cell and nuclear division in *Fuligo varians*. Bot. Gaz., **30**, 217-251.
- HAUPT, A. W. — Cell Structure and cell division in the *Cyanophyceae*. Bot. Gaz., 1923, **75**, 170-190.
- HARTMANN, M. — Die Konstitution der Protistenkerne. Iena, G. FISCHER, 1910.  
— *Rhizopoda*. Handwörterbuch der Naturwissenschaften. Iena, 1913, **8**, 422-455.
- HARTMANN, M. et PROWAZEK, S. VON. — Blepharoplast, Caryosom et Centrosom. Arch. f. Protistenk., 1907, **10**, 306-333.
- HEGLER, R. — Untersuchungen über die Organisation der Phykochromaceenzelle. Jahrb. f. wiss. Bot., 1901, **36**, 229-354.
- HOLLANDE, A. — Etude cytologique et biologique de quelques Flagellés libres : Volvocales, Cryptomonadines, Eugléniens, Protomastigines. Thèse Paris, 1942.  
— Contribution à l'étude morphologique et cytologique des genres *Biomyxa* et *Cercobodo*. Arch. Zool. exp. et génér., 1942, **82**, 119-128.
- HOLLANDE, A. Ch. — Contribution à l'étude cytologique des microbes. Arch. f. Protistenk., 1934, **83**, 465.  
— Remarques au sujet de la structure cytologique de quelques Cyanophycées. Arch. de Zool. exp. et génér., 1933-1935, **75**, 145.  
— Contribution à l'étude cytologique des microbes. (*Coccus*, *Bacillus*, *Vibrio*, *Spirillum*, *Spirochæta*). Arch. f. Protistenk., 1934, **83**, 465-608.  
— Les nucléosomes et l'organisation du noyau de la cellule. Arch. Zool. exp. et gén., 1937, **79**, 317-380.
- HOLLANDE, A. Ch. et M<sup>me</sup> G. — Etude cytologique de quelques microbes pathogènes à l'homme. Arch. Zool. exp. et génér., 1932, **72**, 445-576.  
— La structure cytologique des Bactéries et des Cyanophycées. *Ibi d.*, 1946, **84**, 375-441.
- HOLLANDE, A. Ch. et G. — Observations sur la structure cytologique de quelques Cyanophycées. Bull. Soc. Bot. Fr., 1944, **91**, 61.
- HORNE, A. S. — Nuclear division in the Plasmodiophorales. Ann. of Bot., 1930, **44**, 199.
- HOWARD, F. L. — Nuclear division in plasmodia of *Physarum*. Ann. of Bot., 1932, **46**, 461.
- IVANIC, M. — Bau und Teilung des Kernapparates bei *Colpidium colpoda* Stein. Zool. Anz., 1928, **75**.  
— Neue Beiträge zur Kenntnis der mit den Reorganisationsprozessen des Kernapparates verbundenen Vermehrungsruehstadien von *Chilodon uncinatus*. Arch. f. Protistenk., 1932, **79**, 170-199.  
— Kernverhältnisse und Kernteilung bei *Cepedea dimidiata* Stein. *Ibid.*, 1933, **80**, 1-33.
- JAHN, E. — Myxomycetenstudien, 16. Die Kernphasen und die Zahl der Chromosomen. Ber. d. d. bot. Gesell., 1936, **54**, 517.
- JANSSENS, Fr. A. — Recherches cytologiques sur la cellule de Levure. La Cellule, 1898, **14**, 203-241.
- JOHNSON, D. F. — Morphology and life history of *Colacium vesiculosum* Ehrb. Arch. f. Protistenk., 1934, **83**, 241-263.
- KARLING, J. S. — Nuclear and cell division in *Nitella* and *Chara*. Bull. Torrey Bot. Club, 1926, **53**, 319-378.
- KATER, J. Mc A. — Amitosis. The Bot. Rev., 1940, **6**, 164-180.



- KOFOID, C. A et SWEZY, O. — Mitosis in *Trichomonas*. Proc. Nat. Ac. Sc., 1915, 1, 315.
- On the morphology and Mitosis of *Chilomastix Mesnili* Wenyon Univ. of Calif. Publ. in Zool., 1920, 20, 117-144.
- KRICHENBAUER, H. — Beitrag zur Kenntniss der Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Gattungen *Euglena* und *Phacus*. Arch. f. Protistenk., 1937, 90, 88.
- KURSSANOV. — Ueber die teilung der Kerne bei *Vaucheria*. Biol. Zeitsch. Moscou, 1911, 2, 13-26.
- KUSANO, S. — Cytology of *Synchytrium fulgens*. Schröt. Journ. Coll. Agric. Imp. Univ. Tokoy, 1930, 10, 347-388.
- LACKEY, J. B. — Studies in the life history of the *Euglenida*. Biol. Bull., 1934, 67, 145-162.
- LAUTERBORN, R. — Untersuchungen über Bau, Kernteilung und Bewegung der Diatomeen. Leipzig, 1896.
- LE CALVEZ, J. — Une Amibe, *Wahlkampfia discorbini* n. sp. Arch. Zool. exp. et gén., 1939-1940, 81, 123.
- LINDEGREN, C. C. — Genetical studies of *Bacteria*. Zentralbl. f. Bakt. Paras. u. Infectk. 1935-1936, 92.
- MAIRE, R. et TISON, A. — Nouvelles recherches sur les Plasmodiophoracées. Ann. Mycol., 1911, 9, 226-246.
- MASSART. — Sur le protoplasme des Schizophytes. Mém. Ac. Roy. Belg., 1901, 61, 21.
- Mc CLINTOCK, B. — Neurospora I. Preliminary observations of the chromosomes of *N. crassa*. Amer. J. Bot., 1945, 32, 671-78.
- MILOVIDOV, P. F. — Untersuchungen an *Plasmodiophora brassicae* Woron. Arch. f. Protistenk., 1930, 73, 1-42.
- Ergebnisse mit nuclealfärbung bei einigen niederen Pflanzen. Arch. f. Protistenk., 1933, 81, 138.
- Ergebnisse der Nuclealfärbung bei den Myxobakterien und einigen anderen Bakterien. Archiv. f. Mikrob., 1935, 6, 475-509.
- NADSON, G. — Ueber den Bau des Cyanophyceen-Protoplastes. 1895, 1-76.
- NÆGLER, K. — Entwicklungsgeschichtliche Studien über Amöben. Arch. f. Protistenk., 1909, 15, 1-51.
- Ueber Kernteilung und Fortpflanzung von *Cercobodo agilis* Moroff. Arch. f. Protistenk., 1914, 34, 133-138.
- NEUMANN, F. — Untersuchungen zur erforschung der Kernverhältnisse bei der Bakterien. Zentralbl. f. Bakt. Parasit. u. Infect. Krankh., 1941, 103, 385-400.
- PALLA, E. — Beitrag zur Kenntniss des Baues des Cyanophyceen-Protoplasts. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot., 1893, 25, 511-562.
- PATAU, K. — Sat-chromosomen und spiralstruktur der chromosomen der extracapsularen Körper (*Merodinium* sp.) von *Collozoum inerme*. *Cytologia*, 1937, 667-680.
- PAVILLARD, J. — Etat actuel de la Protistologie végétale. *Progressus rei botanicae*, 1909, 3, 474-544.
- PESHKOFF, M. A. — Fine structure and mechanism of division of the nuclei of the bacterium *Caryophanon latum*. Nature, 1946, 157, 137.
- PETIT, A. — Contribution à l'étude cytologique et taxinomique des Bactéries. Thèse, Paris, 1921.



- PETTER, H. E. M. M<sup>lle</sup>. — La réaction nucléale de Feulgen chez quelques Végétaux inférieurs. C. R. Ac. Sc., Paris, 1933, **197**, 89.
- PIEKARSKI, G. — Ueber Kernähnliche Strukturen bei *Bacillus mycoides*. Arch. Mikrob., 1940, **11**.
- Endomitose beim Grosskern der Ziliaten. Biol. Zentralbl., 1941, **61**, 446, 426.
- PIEKARSKI, G. u. H. RUSKA. — Ueber-mikroskopische Untersuchungen an Bakterien unter besonderer Berücksichtigung der sogar Nukleioide. Arch. Mikrob., 1939, **10**.
- PIERRE, M. M<sup>lle</sup>. — La sporulation et la spore d'un Bacille géant, *Bacillus (Flexilis) lophospora* n. sp. C. R. Ac. Sc., 1942, **214**, 923.
- REICHENOW, E. et DOFLEIN, F. — Lehrbuch der Protozoenkunde, Jena, 1928.
- RENAUD, J. — Sur la division du noyau des Levures au cours du bourgeonnement : mise en évidence d'un centrosome et de la mitose. C. R. Ac. Sc., 1938, **206**, 1918.
- ROCHLIN, E. — Ueber Nuklealreaktion bei Hefen. Zentralbl. f. Bakt. 1933, **88**, 304-306.
- ROY, M<sup>me</sup> K. — Recherches sur la structure du noyau quiescent et sur les mitoses somatiques de quelques Fucacées. Rev. algol., 1938, **11**, 101.
- SAVILLE, D. B. O. — Nuclear structure and behavior in species of the Uredinales. Amer. Journ. of Bot., 1939, **26**, 585.
- SCHUSSNIG, B. — Zur heterochromosomenfrage bei der gattung *Cladophora*. Osterr. bot. Z., 1939, **88**.
- SCHULZE, K. L. — Cytologische Untersuchungen an *Acetabularia mediterranea* und *A. Wettsteini*. Arch. f. Protist. K. 1939, **92**, 179.
- SMITH, F. — On direct nuclear divisions in the vegetative mycelium of *Saprolegnia*. Ann. of Bot., 1923, **145**, 63.
- SPEARING, J. K. — Cytological studies of the *Myxophyceae*. Arch. f. Protistenk., 1937, **89**, 209.
- STILLE, B. — Zytopologische Untersuchungen an Bakterien mit Hilfe der Feulgenschen Nuclealreaktion. Arch. f. Mikrob., 1937, **8**, 125.
- SUEMATSU, S. — Karyological studies of *Spirogyra* by means of nuclealreaktion. Sc. Rep. Tokyo Bunr. Daig. 1936, B3, **47**, 35-40.
- SVEDELIUS, N. — The apomeiotic tetrad division in *Lomentaria rosea*. *Symbolae botanicae Upsalienses*. II, **2**, 1937, 1-53.
- TAYLOR, M., HAYEN, C. — Mitosis in Amœbae. Nature, 1942, **135**, 319.
- TERBY, M<sup>lle</sup> J. — Origine et destinée du fuseau et de la vésicule polaire dans la division somatique du *Plasmodiophora brassicae*. Bull. Soc. Roy. Bot. Belg., 1934, **66**, 122-140.
- TRÖNDLE, A. — Der nukleolus von *Spirogyra* und die Chromosomen höherer Pflanzen. Zeitschr. f. Bot., 1912, **4**, 721-747.
- TSCHENZOFF, B. — Die Kernteilung bei *Euglena viridis* Ehrb. Arch. f. Protistenk., 1916, **36**, 137-173.
- VENDRELY, R. et J. LIPARDY. — Acides nucléiques et noyaux bactériens. C. R. Ac. Sc., 1946, **223**, 342.
- WAGER, H. W. T. — Nucleus of the Yeast Plant. Ann. of Bot., 1898, **12**, 449.
- The cell structure of the *Cyanophyceae*. Proc. of the Roy. Soc., 1903, **72** 401-408.



- WEBB, P. C. R. — The cytology and life-history of *Sorosphaera Veroniceae*. Amer. Journ. Bot., 1935, **49**, 41.
- WENRICH, D. H. — Nuclear structure and nuclear division on the trophic stages of *Entamoeba muris* (Protozoa, Sarcodina). Journ. of Morph., 1940, **66**, 215-239.
- Nuclear structure and nuclear division in *Dientamoeba fragilis* (Protozoa). Journ. of Morph., 1944, **74**, 467-488.
- WESTBROOK, M. A. — Observations on nuclear structure in the *Florideae*. Beih. z. botan. Centralbl., 1935, **53**.
- WINGE, O. — Cytological studies in the *Plasmodiophoraceae*. Ark. f. Bot., 1912, **12**, 1-39.
- WISSELINGH, VAN, C. — Ueber den Nucleolus von *Spirogyra*. Bot. Zeit., 1898, **56**, 195-226.
- YAGIU, R. — The division, conjugation and nuclear reorganization of *Entorhizidium echini* Lynch. Journ. Sc. Hiros. Univ., s. B., div. 1.
- ZACHARIAS, E. — Ueber die Zellen der Cyanophyceen. Bot. Zeit., 1890, **48**, 1892, **50**; 1893, **51**.
- Ueber die Cyanophyceen. Abhand. aus dem Geb. d. Naturwiss. 1900, **16**, 50.
- Ueber die Cyanophyceen. Jahrb. d. hamb. wissenschaft. Anst. 1903, **21**, 49-89.
- ZULUETA, A. DE. — Promitosis y syndieresis. Trab. d. Mus. Nac. Sc. Natur., sér. Zool., 1917, **33**, 1-54.
-



## CHAPITRE VIII

### L'appareil centrosomien et la cinétide.

Les centrosomes sont des éléments cellulaires qui jouent un rôle important au cours de la division, surtout chez les Animaux : en venant se placer aux deux pôles de la figure mitotique, ils semblent en effet la diriger, lui donner son orientation, d'où le nom de *sphères directrices* qui leur a été attribué et, d'autre part, le fuseau achromatique dont nous avons vu la fonction au cours de la mitose, semble, dans certains cas, tirer son origine de fibres astériennes émanant des centrosomes. Si l'on ajoute que, dans diverses circonstances, les centrosomes peuvent intervenir dans la production des organes locomoteurs de la cellule (cils, flagellums), on voit toute l'importance de ces formations en relation surtout avec les manifestations cinétiques de la cellule.

Les centrosomes ont de bonne heure attiré l'attention des cytologistes, et déjà, avant 1900, FLEMMING, MEVES, GUIGNARD, HENNEGUY, ont publié des revues sur ce sujet ou des travaux d'ensemble. Nous rappellerons seulement que le terme de centrosomes a été créé par BOVERI (1887) pour désigner la partie centrale de la *sphère attractive* de VAN BENEDEN. Aujourd'hui cependant les cytologistes s'accordent en général pour appliquer ce nom de centrosome au corpuscule de très petite taille, fortement colorable, situé au centre de la sphère (*centriole* de Boveri). Le centrosome ainsi compris, c'est-à-dire le corpuscule colorable, représente d'ailleurs l'élément essentiel et permanent de l'appareil centrosomien : tout le reste, c'est-à-dire la substance condensée qui l'entoure immédiatement et la sphère proprement dite qui s'étend au delà, n'ont pas d'importance fondamentale, car elles sont constituées par des différenciations cytoplasmiques souvent momentanées

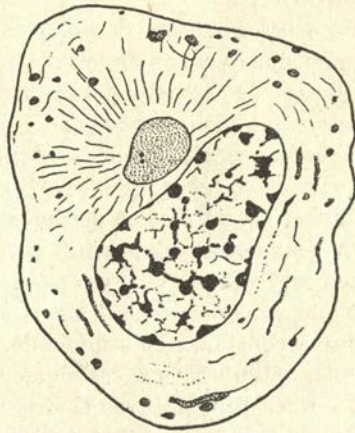


FIG. 128. — Spermatogonie de la Salamandre montrant le noyau et la centrosphère ; celle-ci est entourée d'un aster et renferme deux centrioles ;  $\times 500$  (D'après PRENANT, BOUIN et MAILLARD).



et en rapport avec les conditions physiologiques. Au maximum de sa complication l'appareil centrosomien peut donc se composer d'une sorte de sphère, pourvue ou non de stries radiaires, et différenciée parfois en deux zones, l'une claire au centre, l'autre granuleuse à la périphérie. Au centre de cette sphère on reconnaît un corps fortement colorable, parfois divisé en deux, presque toujours homogène, c'est le centrosome (centriole) (fig. 128). A la périphérie de la sphère peuvent se développer enfin des stries radiaires qui s'étendent parfois fort loin dans le cytoplasme environnant : ce sont les *fibres astériennes*, dont l'ensemble constitue une figure étoilée caractéristique, l'*aster*. La substance de la sphère et les « fibres » astériennes elles-mêmes semblent constituées par le cytoplasme spécial, en rapport avec la motricité, auquel STRASBURGER avait appliqué autrefois le terme de *kino-plasma*. On voit ces formations se développer dans certaines circonstances, notamment pendant la mitose, puis diminuer de visibilité, et finalement disparaître. Dans la cellule en période de repos, le centrosome n'est parfois accompagné que d'une légère accumulation de cytoplasme plus dense, et parfois même cette condensation cytoplasmique peut se désagréger et disparaître (1).

Le centrosome est l'élément essentiel et le plus constant du complexe, comme nous venons de le voir, mais la question de sa permanence à toutes les phases de la vie cellulaire se pose cependant, et ce problème n'est pas précisément facile à résoudre, car, en dehors de ses périodes d'activité, le centrosome, par suite de sa petite taille, peut passer facilement inaperçu. D'autre part, chez la plupart des cellules végétales, le centrosome fait défaut et les mitoses se déroulent suivant le type dit *anastral*. La présence d'un centrosome n'apparaît donc pas indispensable à l'accomplissement d'une caryocinèse, et il est permis de se demander si, même dans la cellule animale, le centrosome a les caractères d'un élément cellulaire doué d'une certaine constance et autonomie.

Nous indiquerons successivement les caractères et les propriétés du centrosome en rapport avec la division cellulaire dans la cellule animale, puis nous insisterons plus particulièrement sur ce que l'on sait de ce même corps dans la cellule végétale et sur les rapports des centrosomes avec l'appareil ciliaire.

#### a) Caractères et propriétés des centrosomes chez les Métazoaires.

Chez les Métazoaires, les centrosomes sont des granules très petits (centrioles), intensément colorables, qui interviennent d'une manière apparente et active au cours des mitoses (fig. 29), mais qui, en dehors de cette période,

(1) Une formation qui peut être rattachée aux centrosomes, au moins en partie, est le *fusome*, terme créé par HIRSCHLER (1932) pour un constituant cellulaire particulier observé dans les cellules sexuelles mâles chez les Lépidoptères. Le fusome se présente sous l'aspect de faisceaux de fibrilles. D'après HIRSCHLER, il faudrait distinguer un *nucléo*, et un *centrofusome*. Les mitochondries peuvent s'unir au fusome pour constituer le corps mitochondrial des spermatozoïdes chez les Insectes et les Myriapodes (cf. p. 119).



sont parfois difficiles à identifier. Lorsque le noyau entre en prophase, les centrosomes, déjà divisés préalablement, s'éloignent l'un de l'autre : entre eux prend naissance, aux dépens du cytoplasme, un fuseau fibrillaire (*fuseau primaire*) et la figure achromatique formée par le fuseau et l'ensemble des deux asters partant des centrioles reçoit le nom d'*amphiaster*. Pendant la prophase avancée, la membrane nucléaire disparaît et le fuseau primaire se développe dans l'intérieur de la substance nucléaire pour donner le fuseau définitif (*fuseau central*) dont les pôles sont maintenant occupés par les cen-

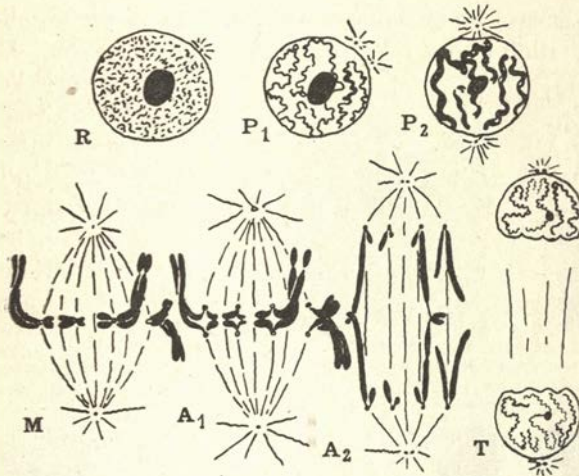


FIG. 129. — Schéma général du cycle mitotique dans un noyau accompagné de centrosomes : R, repos ; P<sub>1</sub>, P<sub>2</sub>, prophase ; M, métaphase ; A<sub>1</sub>, A<sub>2</sub>, anaphase ; T, télophase (D'après DARLINGTON, 1937).

triotes entourés de leurs asters. Dans ce type de mitose *amphiastrale*, les centrosomes se comportent comme des corpuscules permanents, dont la division (effectuée généralement à la métaphase de la mitose précédente) et les déplacements semblent servir de guide à la figure mitotique. D'autre part, la figure achromatique toute entière, et en particulier le fuseau, apparaissent en relation étroite avec les centrosomes : c'est en effet à partir de leurs centres colorables, les centrioles, que s'ordonnent les fibrilles du fuseau central et les rayons des figures astérales. Le centrosome se comporte donc comme un *centre cinétique*. Il est d'autre part entièrement extérieur au noyau (centrosome extra-nucléaire), contrairement à ce qui se passe chez certains Protistes où le centrosome, comme nous le verrons, peut être intranucléaire.

Le lien qui existe normalement entre les centrosomes, les formations astériennes et les noyaux, peut être rompu dans certains cas : c'est ainsi que divers auteurs (BOVERI, LÆB, E. B. WILSON, etc.) ont obtenu chez des larves, notamment celles d'Oursin, des centrosomes et des asters se multipliant indépendamment des noyaux. WILSON a donné le nom de *cytasters* aux formations astériennes qui se développent et se multiplient dans certains cas en l'absence de noyaux et de centrosomes. Chez une Grégarine, *Pterospora maldaneorum*,



Ed. CHATTON, de son côté, a observé une multiplication autonome des centrosomes en l'absence de toute participation des noyaux. A ces formations centrosomiennes entourées d'asters il réserve le nom d'*achromocentres*. Ces faits montrent que le mécanisme centrosomien peut fonctionner en l'absence d'une participation des éléments nucléaires habituels.

### b) Les centrosomes dans la cellule végétale.

Chez les Plantes Supérieures, les centrosomes font défaut à toutes les phases de l'existence et les quelques exemples où l'on a cru les observer n'ont pas reçu confirmation : nous faisons allusion ici aux travaux de GUIGNARD

dans lesquels l'éminent cytologiste avait décrit des centres chez les Végétaux Supérieurs. Enfin nous signalerons que, dernièrement encore, leur présence a été signalée chez les Caprifoliacées, par FENG (*Le*

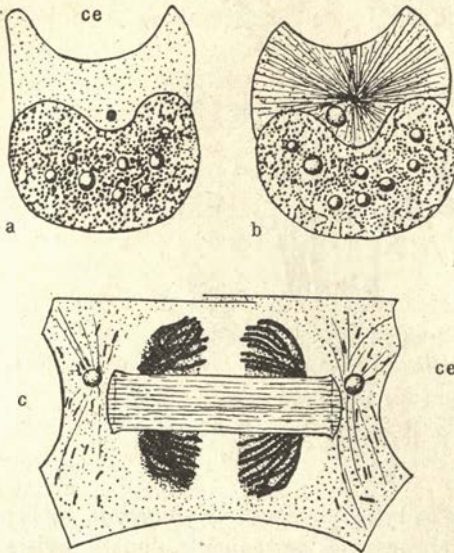


FIG. 130. — Les centrosomes au cours de la mitose chez le *Surirella calcarata* : a, stade de repos montrant la centrosphère (ce) dans une dépression du noyau ; b, début de prophase montrant le centrosome d'où partent des stries rayonnantes et sur le côté, un corps globuleux qui est l'ébauche du fuseau central ; c, anaphase, montrant les deux groupes chromosomiques, le fuseau central et les centrosphères d'où partent quelques stries ou fibrilles astériennes ;  $\times 800$  (D'après LAUTERBORN, 1896).



FIG. 131. — Noyau d'*Haplopteris* sp. (Sphacélarinée) se préparant à la division et montrant les centrosomes avec des asters ;  $\times 800$  (D'après SWINGLE, 1897).

*Botaniste*, 1932), à tort, semble-t-il, et par suite d'une confusion avec des extrusions chromatiques banales ou des micronucléoles.

Les centrosomes existent par contre d'une manière certaine chez les Végétaux inférieurs et, à certaines phases de la vie, chez les Cryptogames vasculaires et chez les Gymnospermes.

C'est chez les Diatomées (où ils sont parfois visibles sur le vivant) que les



centrosomes ont été observés sans doute pour la première fois chez les Végétaux (BÜTSCHLI, 1891, chez une *Surirella*). LAUTERBORN (1896), peu après, décrivit leur rôle dans la division (fig. 130). Chez beaucoup d'Algues les divisions cellulaires sont accompagnées par la division des centrosomes, qui occupent les pôles du fuseau mitotique et sont souvent pourvus d'asters. Les Sphacélariées (fig. 131), les *Fucus*, les *Dictyota*, diverses Floridées, en fournissent des exemples. Chez les *Fucus*, YAMANOUCHI (1909) observe des centrosomes dans toutes les mitoses végétatives. Ces corps se voient égale-

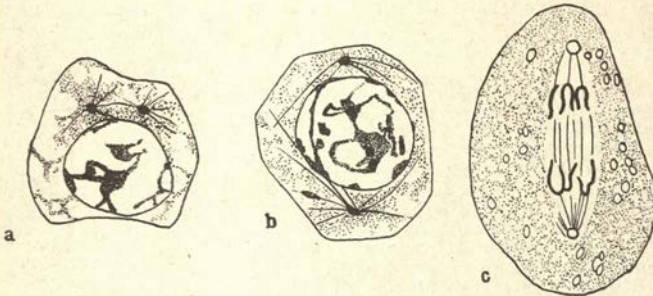


FIG. 132. — Centrosomes des Cryptogames : a, b, *Polytrichum juniperinum* (Mousse), dernière division précédant les androcytes, ou cellules-mères d'anthérozoïdes, d'après ALLEN 1912 ; c, *Marsilia vestita* (Hydroptéride), division précédant la formation des cellules spermatogènes ;  $\times 2.000$  (D'après BELAJEFF, 1899).

ment, aux pôles du fuseau, au moment des divisions réductrices dans l'anthéridie et dans l'oogone ; ils sont tout à fait minuscules, mais pourvus, dans le dernier cas, d'un aster bien développé ; il en est de même dans la première mitose de l'œuf fécondé ; au moment de la fécondation, le gamète mâle apporte avec lui un centrosome qui s'ajoute à celui de l'oosphère et qui prend part avec ce dernier à la première division de l'œuf. Alors que le centrosome paraît être un élément permanent de la cellule chez la Sphacélariée *Stypocaulon* (SWINGLE, 1897), il se formerait *de novo*, au début de chaque mitose, chez les *Polysiphonia*, d'après YAMANOUCHI (1906).

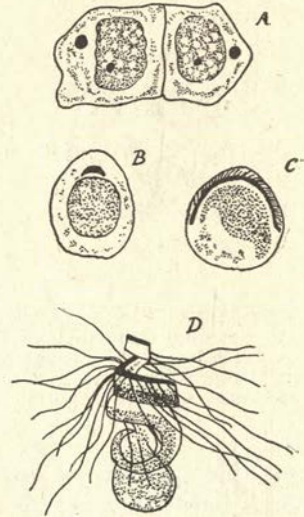
La présence d'un centrosome paraît très générale chez les Champignons Ascomycètes, particulièrement dans les divisions des noyaux à l'intérieur de l'asque. Ce seraient, d'après HARPER, des éléments cellulaires permanents. Les centrosomes y occupent une situation intranucléaire, et le fuseau qui prend naissance en relation avec eux se développe à l'intérieur de l'espace circonscrit par la membrane nucléaire (GUILLIERMOND, 1911).

Les cellules des Bryophytes sont normalement dépourvues de centrosomes ; cependant divers auteurs ont observé ces corpuscules dans les cellules spermatogènes ou dans les mitoses qui suivent la germination des spores. L'existence de centrosomes paraît bien prouvée au cours des divisions dans l'anthéridie chez le *Marchantia* (IKENO, 1903), et dans la dernière mitose des cellules spermatogènes chez les *Polytrichum* (ALLEN, 1917, WEIER, 1931, etc.) (fig. 132).



Chez les Ptéridophytes (fig. 133), il résulte de nombreux travaux comme ceux de YAMANOUCI (1908) chez les *Nephrodium*, de SHAW (1898) chez les *Marsilia*, de GUIGNARD (1898), de BELAJEFF (1897) et de SHARP (1912) chez les *Equisetum*, que des corpuscules ayant les attributs des centrosomes sont présents dans les dernières mitoses au cours de la spermatogénèse, mais, alors que chez les *Marsilia* toutes les divisions dans l'anthéridie se font avec centrosomes, chez les *Equisetum* ces corps ne font leur apparition que dans la dernière division, celle qui produira les cellules-mères des anthé-

FIG. 133. — Spermatogénèse chez une Fougère (*Gymnogramme*) d'après BELAJEFF. A, deux spermatides dans chacune desquelles on observe le noyau et un corps arrondi, très colorable, le blépharoplaste ou centrosome. B, le blépharoplaste s'étale en un croissant qui recouvre le noyau. C, le blépharoplaste s'est allongé en une longue bande cillifère. D, spermatozoïde définitif dont le corps cellulaire et le noyau sont enroulés en tire-bouchon; sous les premiers tours de spire se trouvent la bande ciliée et le blépharoplaste sous-jacent et au dernier tour est appendu le résidu du corps cellulaire.



rozoïdes. Les centrosomes semblent donc, chez les Cryptogames vasculaires: comme chez les Bryophytes, être en voie de disparition et ne s'être conservés que dans les divisions destinées à produire les gamètes mâles, c'est-à-dire des éléments ciliés; comme, d'autre part, les corps en question interviennent finalement dans la formation des cils des anthérozoïdes, un certain nombre d'auteurs leur ont refusé la qualité de centrosomes et n'ont voulu voir dans ces éléments que des formations en rapport avec l'appareil ciliaire (*blépharoplastes*). Nous allons donc examiner quels sont les rapports entre centrosomes et blépharoplastes chez les Bryophytes et les Ptéridophytes, puis chez les Gymnospermes ayant conservé des gamètes mâles ciliés (*Ginkgo*, Cycadées).

### e) Les rapports entre les centrosomes et les blépharoplastes.

Au sujet de ces rapports deux opinions principales se sont affrontées: pour les uns, comme IKENO, JAHN, SCHAFFNER, GUIGNARD, BELAJEFF, SHARP, centrosomes et blépharoplastes sont des structures homologues. Les corpuscules observés dans les divisions spermatogènes des Archégo-



niates seraient de vrais centrosomes, comme le montrent leur propriété de se bipartir, leur situation aux pôles des fuseaux de division et la présence parfois d'asters bien développés. Dans les cellules-mères des anthérozoïdes ils deviennent des blépharoplastes, c'est-à-dire des corps aux dépens desquels se forment les cils des gamètes.

D'après d'autres auteurs, dont STRASBURGER et WEBBER, les blépharoplastes seraient des formations particulières et nullement des centrosomes transformés ; ces auteurs insistent, d'autre part, sur les différences qui séparent ces corpuscules formateurs des cils, des vrais centrosomes.

L'opinion de WEBBER se base principalement sur l'évolution du blépha-

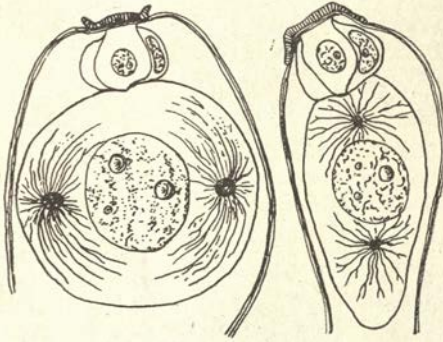


FIG. 134. — Centrosomes dans la cellule anthéridienne, représentés à deux états successifs, dans l'extrémité d'un tube pollinique, avant la fécondation, chez le *Dioon edule* (Cycadées) ;  $\times 237$  (D'après CHAMBERLAIN).

roplaste pendant la spermatogénèse des *Ginkgo* et des *Zamia*. Cette évolution est classique et nous la décrivons d'après cet auteur. Les *Ginkgo* et les Cycadées (fig. 134) comme les *Zamia*, en raison de la grande taille de leurs anthérozoïdes, sont en effet des objets particulièrement favorables à la démonstration d'une relation entre les flagelles des gamètes mâles et des corpuscules appelés blépharoplastes, assimilés ou assimilables à des centrosomes. En 1894, HIRASE avait observé, chez le *Ginkgo*, deux corps situés de chaque côté du noyau de la cellule anthéridienne et qu'il avait comparé aux sphères attractives. Plus tard, WEBBER (1897), retrouve ces mêmes corps et les nomme blépharoplastes en raison de leur rôle dans la formation des flagelles. Chez le *Zamia* (1897 et 1901), le même auteur donne une description détaillée de la spermatogénèse ; d'après lui les blépharoplastes apparaissent *de novo* dans le cytoplasme sous forme de corpuscules sphériques relativement gros (7 à 10  $\mu$  de diamètre) qui s'entourent de stries rayonnantes (asters), et sont situés de part et d'autre du noyau générateur ; ils ne prennent pas part à la formation du fuseau. Au cours de la mitose du noyau générateur, ces blépharoplastes se vacuolisent, puis se résolvent en granules, qui s'unissent en un ruban très allongé disposé à la périphérie de la cellule spermatogène, dans la couche protoplasmique superficielle. Chaque



blépharoplaste finit par constituer une bande enroulée en spirale de cinq à six tours, à la surface de laquelle poussent des filaments destinés à former les cils des gamètes. WEBBER soutient que le blépharoplaste des *Zamia* a pour seule fonction de produire les cils vibratiles et qu'il n'est pas de nature centrosomienne. Il diffère en effet, d'après lui, d'un véritable centrosome par sa taille, par le fait qu'il ne participe pas à la formation du fuseau, par son intervention dans une seule mitose (celle du noyau générateur), par sa fragmentation et son évolution très spéciale en une bande ciliifère, enfin par son

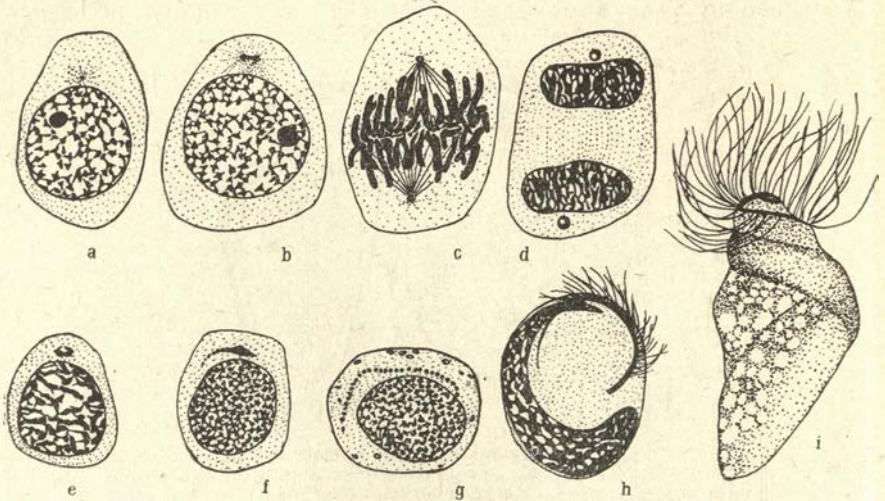


FIG. 135. — La spermatogénèse chez un *Equisetum* montrant particulièrement le comportement des centrosomes : a, centrosome avec aster ; b, sa division ; c, métaphase ; d, télophase de la division précédant les cellules-mères d'anthérozoïdes ; e, spermatide au début de la fragmentation du blépharoplaste ; f, g, les granules blépharoplastiques s'ordonnent en un long filament ; noyau et blépharoplaste allongés et courbés en spirale montrant le premier développement des cils sur le blépharoplaste ; i, anthérozoïde achevé, fixé par les vapeurs d'acide osmique montrant le blépharoplaste ciliifère, le noyau homogène et plus clair et le cytoplasme vacuolisé.  $\times 2533$  (D'après SHARP, 1912).

rôle négatif au cours de la fécondation. Il est prouvé en effet que l'anthérozoïde, au moment de la fécondation, abandonne la bande ciliée dans le cytoplasme de l'œuf, où elle demeure inutilisée. On sait au contraire qu'un centrosome véritable, introduit par le gamète mâle dans l'œuf, joue un rôle important dans la première mitose de segmentation chez les Métazoaires.

La thèse soutenue par WEBBER a été l'objet d'une critique serrée de la part du cytologiste américain SHARP (1912) ; comme le fait remarquer ce savant, beaucoup des arguments avancés par WEBBER contre la nature centrosomienne du blépharoplaste, perdent de leur force si l'on considère comment cet organe a évolué progressivement depuis les Bryophytes jusqu'aux Gymnospermes, en passant par les Ptéridophytes. Alors que chez les *Marsilia* il existe des blépharoplastes dans toutes les cellules spermatogènes,



ceux-ci sont localisés dans la dernière division de ces cellules chez les *Cycadées*. Chez les *Equisetum*, comme le souligne SHARP (1912), les blépharoplastes se comportent exactement comme des centrosomes au cours de la dernière mitose dans l'anthéridie (fig. 135) : ils sont pourvus d'asters et ils occupent les pôles du fuseau ; cependant leur évolution pour donner le filament ciliifère est analogue à celle qui aboutit chez les *Cycas* à la bande ciliifère des anthérozoïdes. Par une série d'intermédiaires nous voyons donc comment les centrosomes ont pu se transformer en un organe producteur des flagelles ou des cils, le blépharoplaste.

La thèse défendue par SHARP et qui fait appel à la notion d'évolution des organes en cytologie paraît, à l'heure présente, comme la mieux fondée et nous adopterons donc, ainsi que la plupart des cytologistes actuels, l'opinion qui voit dans les blépharoplastes des Archégoniates des centrosomes transformés.

Les centrosomes et les blépharoplastes (ou tout au moins certains d'entre eux) semblent jouer un rôle de premier plan au cours des cinèses. De quelle nature est ce rôle et comment doit-on envisager l'intervention des centrosomes dans la mécanique des cinèses ? Diverses hypothèses ont été formulées, dont les unes établissent une comparaison entre les centres et les pôles d'attraction d'un champ magnétique, et dont les autres font appel à des forces engendrées par l'affinité chimique et la nature des corps en présence (voir aussi p. 195). Il est certain que les figures formées par les asters autour des centres cinétiques rappellent les lignes de force observées en direction des pôles dans un champ magnétique, mais n'y a-t-il là qu'une simple analogie ? Pour en décider certains observateurs ont voulu savoir si les stries rayonnantes autour des centres, si nettes dans les préparations fixées, avaient bien une existence réelle : or il en est bien ainsi, tout au moins pour les centrosomes et les asters de la mitose chez les Métazoaires, et les expériences de microdissection, dues à CHAMBERS (1917) ne laissent pas de doute à ce sujet. D'après ce savant, les raies astérales seraient comparables à des sortes de canaux parcourus par des courants convergents vers les centres, tandis que les intervalles seraient occupés par du cytoplasme relativement rigide et à l'état de gel. Si, par microinjection, on arrive à introduire des gouttelettes d'huile de paraffine dans la région de l'aster, on voit ces gouttelettes s'étirer, prendre une forme allongée et conique, avec l'extrémité étroite dirigée vers le centre de l'aster. Cette expérience montre qu'il existe, autour des centres, des variations localisées et orientées de la consistance du cytoplasme. Dans l'œuf fécondé d'Oursin, le développement des asters est accompagné d'une augmentation de la viscosité du cytoplasme : ainsi l'aiguille à micrurgie introduite dans ce cytoplasme orienté, rencontre une résistance marquée dans la région où les raies astérales sont bien développées.

Chez les Végétaux, par contre, les résultats de l'observation vitale semblent montrer que les figures astérales sont artificielles et dues à l'action des fixateurs ; les structures cytoplasmiques rayonnantes décrites autour des blépharoplastes de *Cycas revoluta* dans les préparations fixées, ne sont aucu-



nement visibles dans la cellule vivante (KUWADA Y. et MAEDA, T., 1929) ; le cytoplasme y montre un état alvéolaire, sauf au voisinage immédiat du centre où figure une aire hyaline dépourvue de microsomes. Des observations comparables ont été faites sur le *Ginkgo*. Il faudrait en déduire une certaine différence d'action ou d'efficacité entre les centrosomes de la cellule animale et ceux de la cellule Végétale.

#### d) Les centrosomes et les blépharoplastes chez les Protistes et chez les Thallophytes.

Nous avons provisoirement laissé de côté, dans cette comparaison entre blépharoplastes et centrosomes, le cas des Organismes inférieurs : Algues,

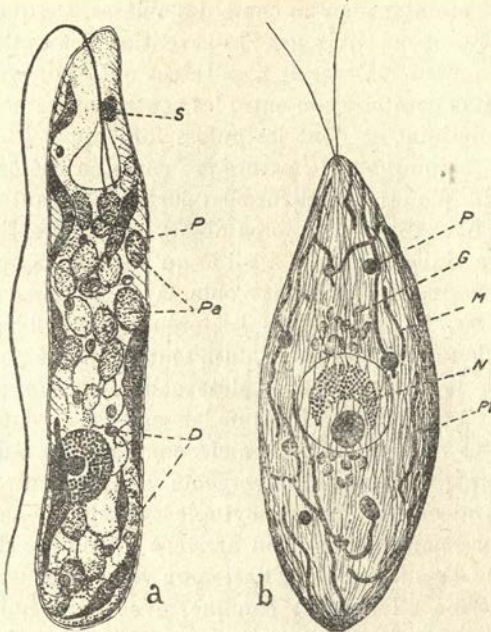


FIG 136. — a, *Euglena gracilis* montrant l'organisation interne : P, plastes avec pyrénoides ; D, dictyosomes ; Pa, grains de paramylon ; S, stigma.  $\times 2.500$  ; b, *Chlorogonium euchlorum* : G, corps de Golgi ou dictyosomes ; M, chondriosomes filamenteux  $\times 4.000$  (fix. et color. hématoxyli.). A la base des flagelles, les mastigosomes (D'après P. P. GRASSÉ et A. HOLLANDE, 1941).

Champignons, Protistes flagellés. En effet, chez ces Organismes, les flagelles sont en relation, très généralement, avec des corpuscules colorables, qui ont reçu d'ailleurs des noms divers (blépharoplastes, corpuscules basaux, mastigosomes, etc.) (fig. 136) et dont l'interprétation est assez délicate : tantôt en effet il s'agit visiblement de corpuscules qui cumulent en quelque sorte les fonctions de centrosomes et de blépharoplastes (*centroblépharoplastes*), comme on le voit chez nombre de Flagellés et dans les zoospores des Myxomycètes (JAHN, 1904), tantôt les corpuscules basaux se montrent distincts et nettement séparables des centrosomes ; ce dernier cas est également celui



qu'on observe dans les épithéliums à cils vibratiles des Métazoaires. La question apparaît donc comme particulièrement complexe, surtout si l'on envisage également les homologues possibles entre la cellule flagellée des Protistes et le spermatozoïde animal.

STRASBURGER (1892), qui avait été parmi les premiers à décrire des corpuscules colorables à la base des cils chez les zoospores des Algues (*Edogonium*, *Cladophora*, *Vaucheria*), considérait ces formations comme des différenciations du cytoplasme dans la région de l'insertion ciliaire ; elles étaient pour lui en quelque sorte de nature cuticulaire et dérivées d'une « hautschicht », d'un épaissement local de la membrane plasmique ; aussi STRASBURGER refuse-t-il, bien entendu, à ces corpuscules le caractère de centrosomes, de même qu'aux blépharoplastes des Plantes Supérieures dont ils seraient l'origine. Tel n'est pas au contraire l'avis de BELAJEFF (1906) pour qui les corpuscules basaux des Algues dérivent des centrosomes. Cependant ce savant est amené finalement à l'idée que tous les blépharoplastes ne sont pas identiques, et qu'il est nécessaire d'établir entre eux certaines distinctions ; il en donne le classement suivant qui suppose l'existence de trois sortes de ces corpuscules : 1° les blépharoplastes de nature centrosomienne, comme ceux des Myxomycètes, des Bryophytes, Ptéridophytes et Gymnospermes ; 2° les blépharoplastes d'origine plasmodermique comprenant ceux des *Chara* et de certaines Chlorophycées ; 3° les blépharoplastes d'origine nucléaire comme ceux de quelques Flagellés.

La variété du monde des Protistes flagellés a longtemps masqué l'unité de l'appareil locomoteur et des formations cellulaires qui s'y rattachent ; aussi de nombreux travaux ont-ils été nécessaires pour s'en faire une idée approchée. Parmi les auteurs qui ont le plus contribué à la connaissance de l'appareil flagellaire et de ses connexions citons P. A. DANGEARD (1899-1901), M. HARTMANN (1911), KOFOID et SWEZY (1915-1923), ENTZ (1918), BELAR (1921), HALL (1923-25), et tout particulièrement CHATTON (1924).

D'après P. A. DANGEARD on trouve chez le Flagellé *Polytoma uvella*, un corpuscule colorable situé vers la base commune des deux cils ; ce corpuscule se relie d'autre part au moyen d'un filet chromatique, le *rhizoplaste*, à un grain chromatique situé contre la surface du noyau et auquel est réservé le nom de *condyle* (1). DANGEARD se rallie par ailleurs à l'opinion de STRASBURGER et se refuse à toute assimilation entre le blépharoplaste et un centrosome.

Un type analogue de structure a été retrouvé et décrit avec précision chez la plupart des Phyto- et des Zooflagellés et, bien que la terminologie soit encore assez flottante, on s'accorde en général pour désigner le corpuscule

(1) Il n'est peut-être pas inutile de reproduire le passage où ce fait est signalé : « Dans nos observations sur les Chlamydomonadées, nous avons déjà attiré l'attention sur l'existence d'un mince filet chromatique qui, partant du blépharoplaste, se dirige dans la direction du noyau : cette disposition se rencontre également dans le *Polytoma*. Nous avons pu constater que cet organe se met, au moins dans certains cas, en relation directe avec le noyau ; ainsi nous avons vu le filet chromatique ou *rhizoplaste* se terminer sur la membrane nucléaire par un petit renflement chromatique ou *condyle* analogue au blépharoplaste » (Le Botaniste, 1901, p. 18).



juxtanucléaire sous le nom de centrosome et le grain basal des cils parle terme de blépharoplaste, ou mieux de *mastigosome*. Le filament d'union, ou rhizoplaste, devient le *mastigomite* dans la terminologie moderne de CHATTON (1925-1931). D'ailleurs il existe des variations importantes de l'appareil flagellaire : c'est ainsi qu'il existe des Flagellés où le grain basal des cils est à la fois un corpuscule d'insertion flagellaire et un centrosome, car il occupe les pôles de la mitose au cours de la division (*Trichomonas*, *Monas vulgaris*). Tout se passe comme si mastigosome et centrosome avaient fusionné (*centroblépharoplastes*) ; lorsque le corpuscule d'insertion flagellaire est séparé du centrosome, il peut être complètement indépendant, par suite de l'absence de toute connexion avec le centrosome et avec le noyau. Les variations de l'appareil moteur, son importance comme constituant cellulaire, ses dérivés multiples et son importance dans l'évolution phylogénétique, ont amené E. CHATTON à proposer, pour l'ensemble des formations en relation avec cet appareil, le nom de *cinétide*. Nous croyons utile de donner un aperçu de ce que représente la cinétide chez les Protistes et dans les cellules flagellées d'une manière générale.

#### e) La cinétide chez les Protistes et dans les cellules flagellées.

La cinétide, comme la conçoit le savant protistologue français, est l'unité de structure flagellaire et elle se compose des flagelles, des corpuscules qui leur donnent insertion directe ou indirecte, des connexions qui relient ces corpuscules entre eux ou avec le noyau et enfin, dans certains cas, d'un appareil annexe, le *parabasal*. Dans la nomenclature proposée par CHATTON la cinétide comprend donc, outre les flagelles, des centrosomes, des mastigosomes et des filaments de connection : *centromite* pour le connectif caryo-centrosomien, *mastigomite* pour le connectif centro-mastigosomien. Les centrosomes, corpuscules d'insertion flagellaire jouant un rôle dans la mitose, et les mastigosomes, corpuscules de même sorte, mais sans intervention dans la division, sont qualifiés de *cinétosomes*.

Dans la cinétide, l'élément essentiel, le seul durable en l'absence des autres, est le cinétosome : tantôt ce corpuscule produit directement les cils ou flagelles, tantôt il engendre au préalable un deuxième granule, le corpuscule basal ou mastigosome, à partir duquel se développe l'organe locomoteur. L'appareil parabasal, caractéristique de nombreux Zooflagellés, est représenté par « une écaille, un cordon ou un bâtonnet de substance chromophile auquel s'accolent, soit une gouttelette, soit une ou plusieurs vésicules de substance chromophobe » ; il s'agit d'un dérivé centrosomien d'après CHATTON, mais DUBOSCQ et GRASSÉ le comparent à l'appareil de Golgi (*idiozome*) des spermatozoïdes qui présente, à certains stades, les mêmes rapports que lui avec le centrosome et le flagelle (1). Il est intéressant de noter que, dans

(1) Le parabasal des Zooflagellés représenterait, d'après GRASSÉ et HOLLANDE, la forme primitive de l'appareil de Golgi, sous forme d'un dictyosome relié au centrosome,



La cinétide, les différentes parties peuvent acquérir une certaine indépendance les unes par rapport aux autres et que les cinétides elles-mêmes peuvent se multiplier indépendamment de l'énergide, c'est-à-dire de l'ensemble noyau-cytoplasme. Dans les *Trichonympha*, la multiplication des cinétides conduit à la formation d'un *cinétome*, dont les appareils ciliés sont indépendants et équivalents. Chez les Holomastigotes, la multiplication des éléments en série linéaire amène la formation d'un appareil ciliaire complexe (*cinétide* composée, ou *cinétie*) dont les mastigosomes sont réunis entre eux. L'appareil ciliaire des anthérozoïdes de *Cycas*, celui des zoospores et des gamètes d'*Oodogonium* et de *Derbesia*, peuvent être assimilés à une cinétie. Enfin, chez les Ciliés, les cinétides composées sont isolées et autonomes et les centrosomes ont disparu : seuls se retrouvent leurs dérivés, c'est-à-dire les mastigosomes. Les corpuscules basaux des cils sont eux-mêmes dédoublés, le plus souvent, et composés de deux éléments dont l'un est argyrophile et permanent (*cinétosome*), l'autre transitoire et disparaissant avec le cil (*cinétoplaste*). Le réseau argentophile des Infusoires ou *argyrome* montre également des relations avec les corps basaux des cils. On voit jusqu'où peut atteindre la complexité des cinétides et de ses dérivés centrosomiens.

Deux sortes d'organes très spécialisés, observés chez les Protistes, seraient encore des produits ou des dérivés de la cinétide, bien qu'ils n'aient plus en apparence de relation avec la fonction locomotrice : ce sont, d'une part les *cnidocystes* de certains Péridiniens comme les *Polykrikos* et d'autre part les *trichocystes* des Infusoires. Comme l'a montré CHATTON (1907-1913), les *cnidocystes* correspondent à un appareil flagellaire interne détourné de sa fonction habituelle et devenu indépendant. Les *trichocystes* (CHATTON et LWOFF, 1930) sont formés par différenciation aux dépens de certains *cinétosomes* et par conséquent ils dérivent de la cinétide. Finalement nous admettons que les *cinétosomes* ont, chez les Protistes, des propriétés élaboratrices ou morphogènes d'une grande variété allant de la formation des flagelles et des axostyles jusqu'à la production de trichites, de trichocystes et de *cnidocystes* et enfin peut-être de parabasaux.

Nous venons de voir les complications de la cinétide dans son évolution chez les Protistes ; mais il existe des états que l'on peut appeler dégradés, de la cinétide : ce sont les exemples des cellules qui ont perdu leur faculté locomotrice entraînant la perte des flagelles et de leurs racines, tandis que les centrosomes seuls peuvent être conservés (cellules des Métazoaires, de certaines Algues) ; un pas de plus et les centrosomes eux-mêmes ont disparu complètement (Métaphytes), ou ne sont plus conservés que dans certaines mitoses privilégiées (Bryophytes, Ptéridophytes, *Ginkgo*, Cycadées). Cette manière de voir qui considère le *cinétosome* comme l'élément fondamental dont dérivent toutes les autres parties de la cinétide, et même le centrosome, se trouve en accord avec la théorie de GUIGNARD-BELAJEFF et SHARP sur

disposition qui s'observe encore aujourd'hui chez les Eponges et chez les Echinodermes et qui a persisté dans la spermatide des Métazoaires.



l'homologie du centrosome et du blépharoplaste, mais elle en renverse les termes. Pour CHATTON, en effet, c'est le centrosome qui dérive du blépharoplaste et non l'inverse et cette idée, pour séduisante qu'elle soit, n'est pas sans entraîner quelques difficultés. D'après SHARP (1912) il serait plus facile de comprendre que le centrosome ait fait l'acquisition peu à peu d'une nouvelle fonction, celle de produire des cils, que d'admettre un blépharoplaste se transformant en organe directeur de la mitose. Dans cette question, tout repose un peu sur l'importance que l'on accorde au centrosome dans la cinétide. La position adoptée par CHATTON est indiscutablement forte, car elle s'appuie sur la dérivation reconnue des cellules non motiles aux dépens des cellules flagellées ou ciliées; mais l'élément essentiel de la cinétide est-il le corpuscule d'insertion flagellaire, blépharoplaste ou mastigosome? Nous ne le pensons pas. D'autre part, si l'on prend comme élément fondamental de l'appareil moteur un corpuscule mixte participant à la fois du centrosome et du blépharoplaste, le cinétosome, on admet implicitement que les deux fonctions étaient fusionnées à l'origine et, dans ces conditions, il n'est pas plus exact de dire que le centrosome est un blépharoplaste transformé que l'inverse. On pourrait peut-être penser que, dans un appareil montrant à l'origine la dualité centrosome-blépharoplaste, seul le centrosome aurait subsisté dans certains cas, comme dans la cellule acinétique des Métazoaires. La cellule flagellée avec centrobépharoplaste n'est pas en effet forcément le type ancestral le plus primitif. En adoptant cette hypothèse, nous allons voir maintenant comment l'on peut interpréter l'appareil moteur des cellules motiles des Métazoaires et en particulier des spermatozoïdes.

#### f) La cinétide des cellules motiles des Métazoaires.

Alors que la cinétide des cellules non motiles des Métazoaires apparaît, sinon comme dégradée, du moins comme réduite à son centrosome, dans la cellule ciliée d'un épithélium vibratile, nous pouvons parfois observer à la fois un appareil centrosomien et des granules d'insertion ciliaire.

C'est aux travaux d'HENNEGUY (1897) et de MEVES (1897), que nous devons nos premières connaissances sur les rapports des cils vibratiles avec les centrosomes. Ces deux savants ont été en effet parmi les premiers à montrer que, dans la spermatogénèse des Animaux, le filament axile de la queue des futurs spermatozoïdes a pour origine « un filament flagelliforme se formant en rapport avec le centrosome, apparaissant, soit de bonne heure dans les cellules-mères des spermatozoïdes, soit plus tardivement dans les spermatides » (1). Vers la même époque divers auteurs montraient que, dans cer-

(1) L'histoire complète des centrioles au cours de la spermiogénèse ne peut trouver place ici : elle est en effet complexe, étant donné que, dans la spermatide, le centriole se divise en deux parties qui se séparent et occupent des positions différentes. L'un de ces centrioles seulement (centriole distal) se comporte comme blépharoplaste, soit directement, soit après avoir subi une division, tandis que le centriole proximal subit une destinée variable (fig. 138).



taines cellules épithéliales, les cils sont en rapport avec des corpuscules comparables à des centrosomes qui se seraient déplacés vers la surface libre des cellules. Signalant que les corpuscules colorables situés à la base des cils, dans les cellules à cils vibratiles (fig. 137), ont les mêmes caractères histologiques que les centrosomes, HENNEGUY conclut que ces granulations représentent de véritables centrosomes (1898). LENHOSSEK, à la même époque, arrive à une conclusion identique.

L'évolution des centrosomes, au cours de la spermiogénèse, montre que ces corps peuvent se comporter comme des blépharoplastes au moment de l'élaboration d'un élément flagellé comme le microgamète. Sur ces bases, on a cherché depuis longtemps, soit à comparer le spermatozoïde animal à l'anthéro-

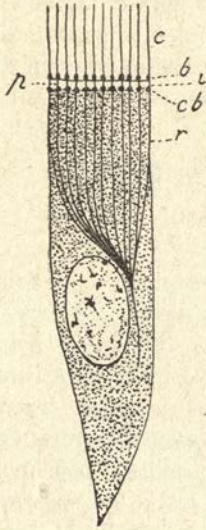


FIG. 137. — Schéma d'une cellule vibratile : *c*, cil ; *b*, blépharoplaste externe ; *cb*, blépharoplaste interne ; *r*, racine ciliaire (D'après A. PRENANT, 1913).

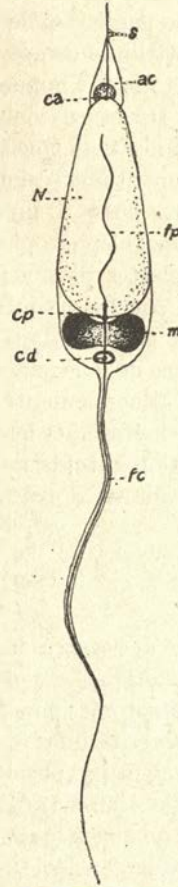


FIG. 138. — Schéma d'un spermatozoïde d'après O. DUBOSCQ et P. GRASSÉ. 1933. *n*, noyau ; *ac*, acroosome ; *m*, corps mitochondrial ; *ca*, centriole proximal ; *cp*, centriole distal ; *cd*, centriole distal ; *s*, stéréocil ; *fp*, flagelle proximal ; *fc*, flagelle caudal postérieur.

zoïde des *Chara* ou des Cryptogames vasculaires, soit à trouver un rapport direct avec la cellule flagellée typique des Protistes. BELAJEFF (1897), souligne l'homologie entre, d'une part le blépharoplaste, le filament qui en dérive et les cils des anthérozoïdes, d'autre part le centrosome, la pièce intermédiaire et la queue du spermatozoïde (fig. 138). P. A. DANGEARD, un peu



plus tard (1904), établit une comparaison entre la structure du Flagellé *Polytoma uvella* et celle des spermatozoïdes. Il conclut, non sans hardiesse évidemment, que « l'appareil locomoteur des spermatozoïdes est identique à celui des gamètes du *Polytoma uvella* ». D'après LÉGER et DUBOSQ enfin, le gamète mâle représenterait un stade de retour à l'état flagellé ancestral, tandis que CHATTON, de son côté, arrive à une opinion très voisine, en admettant que le gamète mâle est un élément dont la cinétide a été reconstituée avec ses attributs complets (1) (Titres et trav. scient., p. 43).

Dans l'étude de l'appareil moteur nous avons vu qu'on pouvait considérer la double structure centrosome-blépharoplaste comme l'élément essentiel de son organisation. Quelle est l'origine de cette double structure ? et s'agit-il là d'un constituant cellulaire autonome ? telle est la question que nous devons nous poser. De nombreux auteurs ont admis, depuis STRASBURGER, que certains blépharoplastes pouvaient avoir une origine cytoplasmique (blépharoplastes plasmodermiques), c'est-à-dire dériver d'une différenciation de la couche cytoplasmique. Cependant, à supposer que cette origine puisse être prouvée dans certains cas, telle n'est pas certainement le mode de naissance de la grande majorité des corpuscules basaux : ils se forment en effet, très généralement, aux dépens de corpuscules préexistants, centrosomes ou cinétosomes lesquels dérivent eux-mêmes assez souvent du noyau. La dérivation cytoplasmique ou ectoplasmique des centrosomes ne saurait donc être admise d'une manière générale.

### g) Origine des centrosomes.

L'origine des centrosomes, la question de leur permanence en dehors de la période mitotique, ont donné lieu à bien des discussions. Il arrive parfois que les centrosomes persistent entre deux divisions successives, par exemple dans certaines cellules animales : aussi des auteurs comme VAN BENEDEN et BOVERI avaient-ils considéré le centrosome comme un élément permanent de la cellule (fig. 139) et O. HERTWIG avait admis que les centrosomes font partie intégrante du noyau lui-même. Ce savant supposait qu'il existait un lien génétique entre les nucléoles et les centrosomes, idée qui a été souvent reprise depuis. Cependant, dans la grande majorité des cas, semble-t-il, les centrosomes disparaissent à la fin de la division pour réparaître au début de la division suivante. Les centrosomes ne sont d'ailleurs nullement constants dans les cellules animales et, d'après HUETTNER (1933), ces corps manquent dans les divisions de maturation des Arthropodes, des Vertébrés et de l'œuf d'*Ascaris* (2).

(1) L'expression d'un retour à l'état ancestral appliquée au spermatozoïde animal n'est peut-être pas très adéquate, car, d'une manière générale, l'évolution se montre irréversible et une structure disparue ne peut être retrouvée dans la suite, semble-t-il, que sous forme de vestiges conservés et non comme une réapparition. L'état flagellé des gamètes mâles de Métazoaires devrait donc être plutôt envisagé comme un témoin d'une condition ancestrale, abolie partout ailleurs, que comme un retour pur et simple à un état antérieur.

(2) L'origine de certains centrosomes ou centrioles surnuméraires, comme on en



Chez les Plantes, les centrosomes manquent, ou bien ils ne font leur apparition qu'à un certain moment du cycle évolutif; le problème de leur genèse se pose donc naturellement. Le plus souvent le centrosome se montre tout d'abord très près du noyau et au contact de la membrane nucléaire mais, ordinairement, il n'est pas possible de préciser autrement son origine. D'après SHARP (1912), chez l'*Equisetum*, le centrosome pourrait dériver d'un granule cytoplasmique. Chez les Fougères, YUASA (1937-1938), croit pouvoir affirmer que le blépharoplaste provient du noyau de la spermatide.

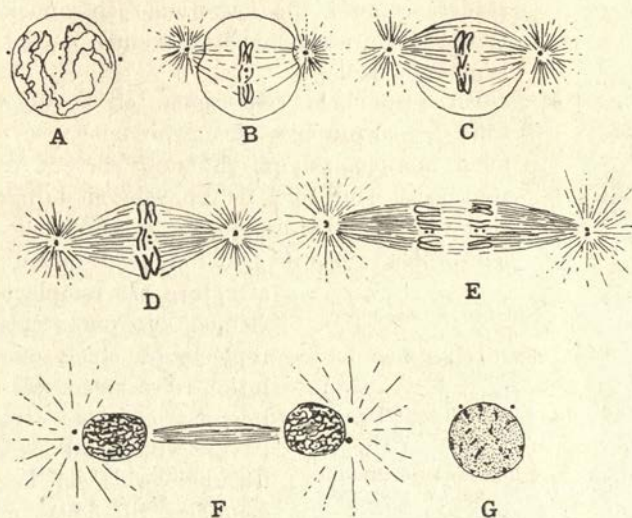


FIG. 139. — Les centrosomes et leur continuité au cours de la mitose chez le *Drosophila melanogaster* (Diptère) (D'après HUETTNER, 1933).

car on l'observe pour la première fois tout contre la membrane et comme enchâssé dans la substance nucléaire. Comme néanmoins le blépharoplaste donne une réaction négative par la méthode de Feulgen, l'auteur suppose que la substance nucléolaire contribue à sa formation, ou même qu'il peut être engendré par le nucléole. Enfin il est prouvé que, dans certains cas, le centrosome fait partie intégrante du noyau, comme dans les mitoses qui se déroulent à l'intérieur des asques ou des hyphes ascogènes. Le fuseau a lui-même alors une origine intranucléaire. Il en est de même dans la Diatomée *Surirella calcarata*. On a vu d'autre part quel était le rôle du centrosome dans la formation de la membrane des ascospores chez les Ascomycètes.

Chez les Organismes inférieurs, le centrosome s'observe assez souvent en relation avec le noyau, ou même directement relié au nucléole par un filament. Chez les zoospores d'un Myxomycète, l'*Amaurochaete atra*, les flagelles

trouve dans la spermatogénèse anormale de la Paludine (*Vivipara*), a pu être rapportée à des centromères ou Kinétochores qui seraient passés du noyau dans le cytoplasme où ils se confondraient avec les centrioles normaux (POLLISTER, 1939).



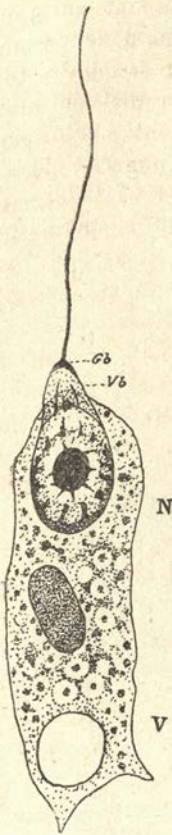


FIG. 140. — Zoospore de l'*Amaurochaete atra* (Myxomycète) montrant les relations entre le noyau et l'appareil flagellaire : Gb, corpuscule basal; Vb, cône de réunion coiffant le noyau; v, vacuole pulsatile.  $\times 4.000$  (D'après JAHN).

poussent aux dépens des centrosomes qui occupent les pôles du fuseau pendant la division et ils restent reliés, ainsi que ces derniers, au noyau, par une formation conique qui correspond au reste du fuseau de division (JAHN, 1904) (fig. 140). D'après YUASA (1935-36), dans la germination des spores de *Fuligo septica*, on peut voir le blépharoplaste se former en relation avec le nucléole du noyau. Chez les Phytoflagellés, le centrosome peut être observé à certains stades comme un corpuscule intranucléaire. Une comparaison a pu être établie entre le centrosome et le micronucléole.

En résumé, le centrosome et le blépharoplaste sont des corpuscules de même nature et complètement homologues qui diffèrent surtout par leur situation et leur rôle. Ils représentent la partie essentielle de l'appareil moteur de la cellule ciliée. Lorsque leurs rôles respectifs sont fondus en un seul, la double

structure est remplacée par un élément unique (centro-blépharoplaste ou cinétosome). L'évolution des structures cinétosomiennes compte, comme nous l'avons vu, parmi les problèmes les plus ardues de la cytologie générale. Si nous admettons, comme tout porte à le croire, l'antériorité des cellules flagellées

et leur ancienneté, il n'est pas invraisemblable que la cinétide puisse s'être dégradée dans les cellules non motiles jusqu'à ne plus être représentée que par un appareil centrosomial intermittent, ou même, finalement, par des corpuscules dépourvus de toute fonction directrice comme les micronucléoles.

#### BIBLIOGRAPHIE

- ALLEN, C. E. — The spermatogenesis of *Polytrichum juniperinum*. Ann. Bot., 1917, **31**, 269-292.
- BELAJEFF, W. — Ueber die Spermatogenese bei den Schachtelhalmen. Ber. d. d. bot. Gesell., 1897, **15**, 339-342.
- Ueber den Nebenkern in spermatogenen Zellen und die Spermatogenese bei den Farnkräutern. Ber. d. d. bot. Gesell., 1897, **15**, 337-339.
- Ueber die centrosome in den spermatogenen Zellen. Ber. d. d. bot. Gesell., 1899, **17**, 199-205.



- BELAR, K. — Protozoen studien. Arch. f. Protistenk., 1916, 1921, **36-43**.
- BIECHELER, M<sup>lle</sup> B. — Mise en évidence d'un réseau mitochondrial chez quelques Périidiniens autotrophes. C. R. Ac. Sc., 1934, **199**, 1241.  
— Sur la cinétide des Périidiniens. C. R. Ac. Sc., 1938, **206**, 2005.
- BÜTSCHLI, O. — Ueber die sogenannten Centralkörper der Zelle. Verh. d. Nat. Med. Vereins zu Heidelberg. N. F., 1891, **4**, 535.
- CHADEFAUD, M. — Sur l'organisation d'*Euglena stellata* Mainx et sur la discrimination des Euglènes viridoïdes. Arch. Zool. Paris, 1939, **80**, 49-54.
- CHAMBERLAIN, C. J. — The homology of the blepharoplast. Bot. Gaz., 1898, **26**, 431-435.  
— Spermatogenesis in *Dioon edule*. Bot. Gaz., 1909, **47**, 215-236.
- CHAMBERS, R. — Microdissection studies. II. The cell aster. J. exp. Zool., 1917, **23**, 483-504.
- CHATTON, E. — Sur les connexions flagellaires des éléments flagellés. Centrosomes et mastigosomes. La cinétide. C. R. Soc. Biol., 1924, **91**, 577.  
— Essai d'un schéma de l'énergide, d'après une image objective et synthétique : le Dinoflagellé *Polykrikos Schwartzi* Bütschli. Arch. Zool. ital., 1931, **16**.  
— Titres et travaux scientifiques (1906-1937). Sète, 1938.
- CHATTON, E. et BRACHON, S. — Les relations du chondriome avec l'infra-cilia-ture chez divers Ciliés ; mitochondries ciliaires et parabasaux. C. R. Soc. Biol., 1935, **118**, 958.
- CHATTON, E. et HOVASSE, R. — Sur les premiers stades de la cnidogénèse chez le Périidinié *Polykrikos Schwarzii*. C. R. Ac. Sc., 1944, **218**, 61.
- CHATTON, E. et LWOFF, A. — Note préliminaire sur la systématique des Ciliés. Bull. Soc. Zool. Fr., 1930, **2**, 296-327.
- DANGEARD, P. A. — Etude sur la structure de la cellule et ses fonctions. Le *Polytoma uella*. Le Botaniste, 1901, **8**, 18.
- DANGEARD, P. — Sur l'existence d'un système de fibrilles préfusoriales dans la mitose somatique du Pin maritime. C. R. Ac. Sc., 1940, **211**, 657.
- DEVISÉ, R. — La figure achromatique et la plaque cellulaire dans les microporocytes du « *Larix europaea* ». La Cellule, 1922, **32**, 249.
- DUBOSCQ, O. et GRASSÉ, P. — L'appareil parabasal des Flagellés. Arch. de Zool. exp. et gén., 1933, **73**, 381-621.  
— L'appareil flagellaire des Trichonymphines. C. R. Ac. Sc., 1941, **213**, 367-70.
- ENTZ, G. — Ueber die mitotische teilung von *Polytoma uella*. Arch. f. Protistenk., 1918, **138**, 324-354.
- ESCOYEZ, E. — Blépharoplaste et centrosome dans le *Marchantia polymorpha*. La Cellule, 1907, **24**, 247-256.
- FENG, Y. A. — Observations sur la présence d'asters et de centrosomes. Le Botaniste, 1932, **24**, 335-357.
- GRASSÉ, P. P. — Etude de mécanique cellulaire : centromère et centrosomes dans la mitose de certains Flagellés. C. R. Soc. Biol., 1939, **131**, 1015-1018.
- GRASSÉ, P. et POISSON, R. — Nouvelles observations sur la cytologie des Euglènes. C. R. Soc. Biol., 1933, **114**, 662-666.
- GUIGNARD, L. — Les centres cinétiques chez les végétaux. Ann. Sc. Nat. Bot., 1898, S. VIII, **5**, 177-220.  
— Centrosomes in plants. Bot. Gaz., 1898, **25**, 158-164.



- GUILLIERMOND, A. — Aperçu sur l'évolution nucléaire des Ascomycètes. Rev. gén. de Bot., 1911, **23**, 89-121.
- HARPER, R. A. — Kerntheilung und freie Zellbildung im Ascus. Pringsh. Jahrb. wiss. Bot., 1897, **30**, 249.
- HENNEGUY, L. E. — Sur les rapports des cils vibratiles avec les centrosomes. Arch. d'Anat. micr., 1898, **1**, 481-496.
- HIRASE, S. — Notes on the attraction sphere in the pollen cells of Ginkgo. Bot. Magaz., 1894, **8**, 359.
- HOLLANDE, A. — L'appareil parabasal des Cryptomonadines. C. R. Ac. Sc., 1938, **206**, 370.
- Le chondriome des Eugléniens et des Cryptomonadines. C. R. Ac. Sc., 1940, **210**, 317.
- HUETTNER, A. F. — Continuity of the centrioles in *Drosophila melanogaster*. Zeitschr. f. Zellf. u. mikr. Anat., 1933, **19**, 419.
- IKENO, S. — Untersuchungen über die Entwicklung der Geschlechtsorgane und den Vorgang der Befruchtung bei *Cycas revoluta*. Jahrb. wiss. Bot., 1898, **32**, 557-602.
- Beiträge zur Kenntnis der pflanzlichen Spermatogenese. Beih. z. Bot. Zentralbl., 1903, **15**, 65.
- Die Spermatogenese von *Marchantia polymorpha*. Beih. z. Bot. Centralbl., 1903, **15**.
- Blepharoplasten im Pflanzenreich. Biol. Centralbl., 1904, **24**, 211-221.
- Zur Frage nach der Homologie der Blepharoplasten. *Flora*, 1906, **96**, 538-542.
- JAHN, E. — Myxomycetenstudien-3-Kernteilung und Geißelbildung bei den Schwämmern von *Stemonitis flaccida* Lister. Ber. d. d. bot. Gesell., 1904, **22**, 84-92.
- KOFOID, C. A. and SWEZY, O. — Mitosis in *Trichomonas*. Proc. nat. Ac. Sc., 1915, **1**, 315.
- KUWADA, Y. et MAEDA, T. — On the structure of the cytoplasm around the blepharoplast in *Cycas revoluta* Thunb. Mem. Coll. Sc. Kyoto Imp. Univ., S. B. 1929, vol. **IV**, 165.
- LAUTERBORN, R. — Untersuchungen über Bau, Kernteilung und Bewegung der Diatomeen. Leipzig, 1896, 165 p.
- MOTTE, J. — La Cytologie des Muscinées. Rev. Bryol., 1929, **2**, 167.
- MOTTIER, D. M. — Das Centrosom bei *Dictyota*. Ber. d. d. bot. Gesell., 1898, **16**, 123-128.
- POLLISTER, A. W. — Centrioles and chromosomes in the atypical spermatogenesis of *Vivipara*. Proc. of the Nat. Acad. of Sc., Wash. 1939, **25**, 189.
- SASAKI, M. — Spermatoteleosis in *Nitella* with special reference to the morphology of the blepharoplast. Bot. Mag. Tokio, 1935, **49**, 513-519.
- SHARP, L. W. — Spermatogenesis in *Equisetum*. Bot. Gaz., 1912, **54**, 89-119.
- Spermatogenesis in *Marsilia*. Bot. Gaz., 1914, **58**, 419-431.
- Spermatogenesis in *Blasia*. Bot. Gaz., 1920, **69**, 258-268.
- SHAW, W. R. — Ueber die blepharoplasten bei *Onoclea* and *Marsilia*. Ber. d. d. bot. Gesell., 1898, **16**, 177-184.
- STRASBURGER, E. — Ueber Reduktionsteilung, Spindelbildung, Centrosomen und Cilienbildner in Pflanzenreich. Hist. Beitr., 1900, **4**, 49-158.
- SWINGLE, W. T. — Zur Kenntnis der Kern- und Zellteilung bei den Sphacelariaceen. Jahrb. f. wiss. Bot., 1897, **30**, 297-350.



- VILLENEUVE-BRACHON, S. — Recherches sur les Ciliés hétérotriches. Arch. Zool. exp. et gén., 1940, **82**, 1-180.
- WEBBER, H. J. — The development of the antherozoid of *Zamia*. Bot. Gaz., 1897, **24**, 16-22.
- Spermatogenesis and fecundation of *Zamia*, U. S. Dep. of Agric., Bureau of Plant Ind., n° 2, 1901, 1-92.
- WEIER, T. E. — The plastid during sporogenesis in *Polytrichum commune*. La Cellule, 1931, **40**, 261-290 et **41**, 51-85.
- WILSON, M. — Spermatogenesis in the Bryophyta. Ann. of Bot., 1911, **25** 415, 457.
- YAMANOUCI, S. — The life history of *Polysiphonia violacea*. Bot. Gaz., 1906, **42**, 145-175.
- Spermatogenesis, oogenesis and fertilization in *Nephrodium*, Bot. Gaz. 1908, **45**, 145-175.
- Mitosis in *Fucus*. Bot. Gaz., 1909, **47**, 173-197.
- YUASA, A. — Studies in the cytology of Pteridophyta XIV. Spermatoteleosis and fertilization in some ferns, with special reference to border-brim. Japan. Journ. of Bot., 1937, **9**, 17-36.
- The genesis of the flagellum in the planocyte of *Fuligo septica* Gmelin. Bot. Magaz. (Tokyo), 1935, **49**, 538-545.
- Studies in the cytology of reproductive cells. IV. Feulgen's nuclear-reaction applied to the blepharoplast. Bot. Mag. (Tokyo), 1935, **49**, 868-875.
- Critical observations on the origin of the blepharoplast and centrosome in plants. Japan. Journ. of Bot., 1939, vol. **X**, 258.
- YUASA, A et SINOTO, Y. — Studies in the cytology of reproductive cells VI. On the moter apparatus of the flagellated cells in some lower plants. Cytologia, 1939, **9**, 441-446.
-



## CHAPITRE IX

# La méiose ou réduction chromatique.

### Généralités et définitions.

L'étude des divisions somatiques nous a appris que les chromosomes sont des éléments essentiels du noyau, qui, au moment de la caryocinèse, sont divisés et répartis très régulièrement entre les cellules-filles. Les divisions somatiques sont caractérisées en outre par leur nombre pair de chromosomes (chiffre normal  $2n$  ou diploïde), et l'origine de ce nombre diploïde remonte à la formation de l'œuf par fusion de gamètes dont chacun apporte  $n$  chromosomes. On appelle *diplophase* la partie de la plante dérivée de l'œuf dont les cellules sont toutes du type diploïde : dans les Végétaux Supérieurs la diplophase est représentée par la plante feuillée qui porte finalement les organes reproducteurs où s'élaborent les cellules sexuelles. Cette plante feuillée est aussi le *sporophyte*, car elle produit des spores de deux sortes, microspores dans l'anthère et mégaspores dans le nucelle de l'ovule ; l'état sporophytique ou diplophasique prend fin, précisément, au moment de la formation des spores par la succession de deux divisions à caractères particuliers qui assurent le retour à l'état haploïde (*divisions réductrices*).

Les divisions réductrices, chez les Phanérogames, s'observent d'une part dans la cellule-mère des microspores ou grains de pollen et d'autre part dans la cellule-mère des mégaspores à l'intérieur du nucelle. Par le jeu de ces divisions quatre cellules sont formées ayant le nombre réduit ( $n$ ) de chromosomes : c'est la *réduction chromatique*.

Chez les Végétaux autres que les Phanérogames la réduction chromatique a lieu dans les mêmes conditions assurant le passage entre diplophase et haplophase, mais l'étendue respective de ces deux phases est très différente suivant les groupes envisagés.

La réduction chromatique a lieu, chez les Animaux, au cours des divisions de maturation qui précèdent la formation des gamètes : dans la lignée mâle elle intéresse les spermatocytes et dans la lignée femelle les oocytes ; ces derniers, après une période de grand accroissement occupée par la prophase méiotique, sont le siège de deux divisions au cours desquelles la réduction chromatique s'opère en même temps que sont éliminés les globules polaires.

La réduction chromatique, encore appelée *méiose*, est donc le phénomène par lequel on passe de l'état diploïde à l'état haploïde : c'est un phénomène



d'une grande généralité, puisqu'il se retrouve dans tous les êtres vivants pourvus de reproduction sexuée. On peut le regarder comme un mécanisme compensateur de la karyogamie, ou fusion nucléaire de caractère sexuel, intervenant dans l'œuf. Dès l'instant même où la reproduction sexuée a été connue dans sa nature essentielle, il était possible de prévoir que le doublement du nombre des chromosomes, réalisé à la fécondation, devait être compensé par un procédé antagoniste à chaque génération. C'est ainsi que l'existence d'une réduction chromatique a été considérée comme une nécessité

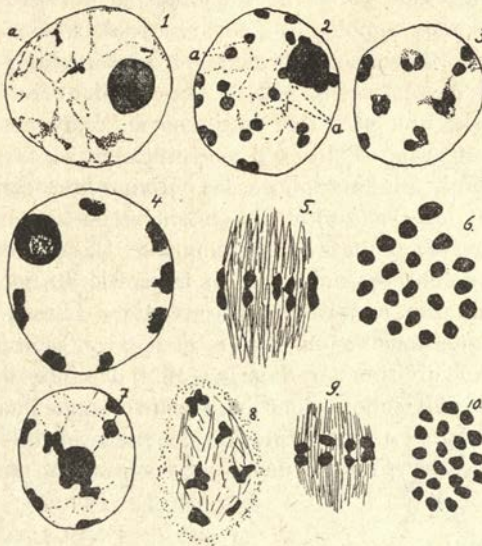


FIG. 141. — Les principaux stades de la méiose dans les cellules-mères du pollen d'une plante à chromosomes courts, le *Drosera longifolia* : 1-4, prophase ; 5,6, métaphase vue latérale et vue polaire ; 7-10, prophase et métaphase de la 2<sup>e</sup> division (D'après ROSENBERG, 1904).

théorique par WEISSMANN, et l'étude cytologique est venue apporter une remarquable confirmation de ces vues prophétiques, en établissant le mécanisme de ce phénomène.

La réduction chromatique a été observée pour la première fois, chez l'*Ascaris megalcephala*, par VAN BENEDEN et JULIN (1884), puis chez les Végétaux par STRASBURGER (1888) et par GUIGNARD (1889). Elle a lieu au cours de deux divisions successives (fig. 141) dont la première a des caractères particuliers qui lui ont fait donner le nom de *mitose hétérotypique* (FLEMING, 1889, spermatogénèse de la Salamandre), tandis que la deuxième ressemble à une mitose ordinaire somatique et reçoit le nom de *mitose homéotypique* (fig. 141).

La différence essentielle, et en quelque sorte théorique, entre une mitose somatique et une mitose réductionnelle peut être exposée brièvement ; la mitose somatique est *équationnelle*, c'est-à-dire qu'elle assure une division



et une répartition égale des chromosomes entre les cellules-filles : chaque chromosome subit en effet au cours de cette mitose, une bipartition complète dans le sens de la longueur (clivage longitudinal) ; les deux moitiés obtenues de chaque chromosome sont équivalentes et elles sont réparties vers l'un et l'autre pôle où se reconstituent les noyaux-fils. Les chromosomes étant différenciés, comme nous l'avons vu, dans le sens de la longueur, le clivage longitudinal apparaît comme le procédé nécessaire pour obtenir une division égale de la substance chromosomique.

Au cours des mitoses réductionnelles, le stock chromosomique de  $2n$  chromosomes se trouve réduit à  $n$ , chiffre haploïde, par le rapprochement deux à deux des chromosomes homologues : cette sorte de soudure, d'appariement entre chromosomes d'origine paternelle et maternelle porte le nom de *synapsis* ou encore de *syndèse* (fig. 142, B). On croyait autrefois qu'il se faisait, durant ce synapsis, une véritable conjugaison, pouvant aller jusqu'à la fusion, mais on sait aujourd'hui qu'il y a seulement contact étroit au cours de la prophase ; puis, à la métaphase, les chromosomes constituant chaque couple se séparent (*disjonction*) et se rendent respectivement dans chaque cellule-fille pendant l'anaphase et la télophase. Chaque cellule-fille reçoit donc un nombre de chromosomes qui est la moitié du nombre diploïde ou somatique. La réduction numérique se trouve donc assurée.

Le mécanisme que nous venons d'énoncer n'exige, semble-t-il, pour s'accomplir qu'une seule division : or, dans la réalité, deux divisions se succèdent avec des caractères particuliers, dont l'une achève ce que l'autre a commencé et dont le résultat final est la formation de quatre cellules, ou de quatre spores, ayant le nombre réduit ( $n$ ) de chromosomes (*tétracytes*, *tétraspores*).

## I. — ÉTUDE CYTOLOGIQUE

### a) Description générale de la méiose.

Si le principe du phénomène de réduction chromatique est simple, il n'en est pas de même de la réalité cytologique. Il est en effet peu de questions en cytologie plus difficiles et qui aient suscité autant de travaux, soulevé plus de discussions, plus d'interprétations différentes que la méiose et ses diverses phases, telles qu'on peut les observer dans les cellules sexuelles. Aujourd'hui l'analyse de ce phénomène a été poussée jusque dans les plus petits détails, où, naturellement, les divergences subsistent entre les chercheurs. Dans l'ensemble la méiose montre une remarquable unité, car elle se retrouve avec les mêmes étapes caractéristiques dans les deux Règnes et même chez la plupart des Organismes inférieurs.

Chez les Végétaux nos connaissances sur la méiose sont dues principalement aux travaux de STRASBURGER (1888, 1900, 1904), GUIGNARD (1891), GRÉGOIRE (1899, 1904), ALLEN (1905), MOTTIER (1905, 1907), FARMER et MOORE (1905).



Plus récemment, SAX et l'école américaine, DARLINGTON et l'école anglaise, KUWADA, MATSUURA et l'école japonaise ont plus spécialement contribué aux derniers progrès de cette science difficile. La physiologie de la méiose a retenu l'attention de l'école de Fribourg en Brisgau (EHLKERS et ses élèves). Des mises au point sur la méiose (en dehors de celles déjà anciennes de GRÉGOIRE) sont dues à DARLINGTON (1931, 1940), EHLKERS (1933), KUWADA (1940).

Actuellement d'ailleurs, les travaux sur la méiose apparaissent fortement influencés par des considérations génétiques, de sorte que parfois les cytologistes quittent le terrain solide des faits bien établis pour donner libre cours à leur imagination ; mais les hypothèses sont nécessaires aux progrès scientifiques et tout en regrettant certains excès dans l'exposé de théories invérifiables, on doit reconnaître tout l'intérêt et les mérites de cette science nouvelle, la Cytogénétique, qui progresse rapidement aujourd'hui et dont les résultats s'appuient sur une connaissance toujours plus complète de la méiose.

Pendant la prophase de la mitose hétérotypique, qui est particulièrement longue et complexe, se succèdent un certain nombre de stades caractéristiques auxquels on a dû donner des noms spéciaux. On distingue ainsi les étapes suivantes (fig. 142) :

1. STADE LEPTOTÈNE (*leptonema*).—

Les noyaux, à ce début de la méiose renferment des filaments très minces et très longs, plus ou moins emmêlés, entre eux, ou formant de larges boucles, disposés dans toute l'étendue du noyau sans ordre apparent ; parfois cependant, surtout dans les cellules animales, les filaments leptotènes ont une orientation caractéristique et semblent partir d'une même région du noyau : c'est le stade « bouquet » (1) observable également aux stades suivants (fig. 143) Pas plus que dans la prophase somatique il ne paraît y avoir à ce stade, malgré les apparences, un cordon continu qui serait composé par les chromosomes placés bout à

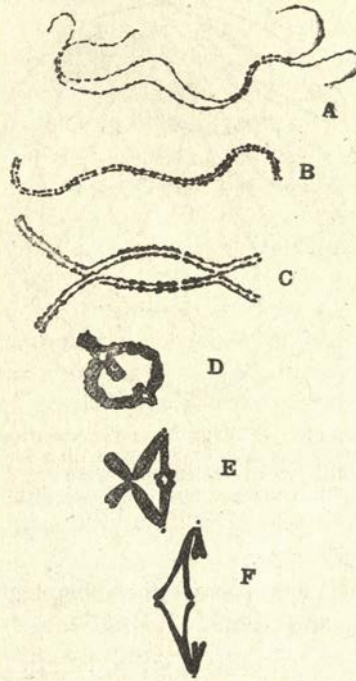


FIG. 142. — Schéma du cycle chromosomique à la méiose depuis le stade zygotène jusqu'à l'anaphase (D'après DARLINGTON, 1937).

(1) L'arrangement des filaments leptotènes qui caractérise le stade « bouquet » observé surtout chez les Animaux, a été décrit également chez quelques Plantes (*Osmunda Tradescantia*). Cet arrangement favorise sans doute l'appariement, car il est possible de constater que ce phénomène débute à l'extrémité des chromosomes dirigée vers le pôle du noyau, pour se propager, à partir de là, sur toute la longueur de ces éléments.



bout (stade spirème) ; une observation attentive permet d'ailleurs, parfois, d'observer les bouts libres de certains chromosomes, malgré le caractère de peloton inextricable présenté par le noyau.

2. STADE ZYGOTÈNE (*zygonema*). — Il se manifeste, dans cette phase, une mise en contact deux à deux des chromosomes longs et fins qui contractent entre eux une soudure plus ou moins étendue en certains points et tout particulièrement au niveau de la future région d'insertion. On admet qu'il



FIG. 143. — Diagramme représentant le noyau au stade pachytène chez le *Chorhippus* (Acridien) ; le figuré des différents chromosomes est conventionnel (D'après DARLINGTON, 1936).

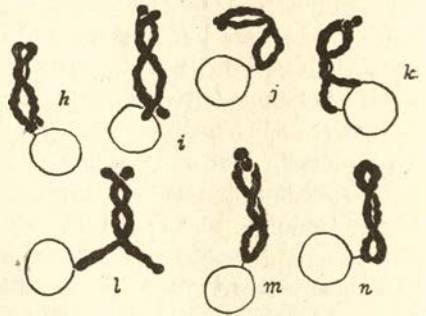


FIG. 144. — Bivalent au stade diplotène, montrant les divers aspects de son attache avec le nucléole, chez l'*Eremurus spectabilis* (Liliacée) ; il y a 3 ou 4 chiasmata (D'après URCOTT, 1936).

s'agit des chromosomes homologues dont l'appariement se produit donc au *zygonema* (fig. 142, B).

3. STADE PACHYTÈNE (*pachynema*) (fig. 143). — Les chromosomes appariés, mais qui, jusque-là, ne se touchaient qu'en certains points, sont maintenant en contact sur toute leur longueur : il en résulte que le noyau pachytène renferme des chromosomes relativement épais dont la nature est double ; mais, en même temps, cette dualité est devenue moins évidente par suite du rapprochement étroit des deux filaments chromosomiques homologues. Ces chromosomes pachynétiques sont en nombre haploïde, comme il est possible de le constater dans certains exemples favorables. Cependant cette numération est assez souvent délicate en raison de la longueur des filaments pachytènes, qui n'ont encore subi bien souvent qu'un raccourcissement presque insignifiant par rapport aux filaments leptotènes.

Les chromosomes du *pachynema* montrent parfois distinctement un enroulement l'un par rapport à l'autre (enroulement dit *relationel* ou *réci-proque*), mais c'est surtout au stade suivant que cet aspect devient marqué, ce qui a motivé le terme souvent employé de *strepsinema*.



4. STADE DIPLÔTÈNE (*diplonema*). — A ce stade, les chromatides, précédemment unies en toute leur étendue, se séparent en certaines régions tout en restant encore attachées ensemble en d'autres points : ces points d'union qui persistent sont appelés des *chiasmata*, et plus les chromosomes sont allongés, plus il y a de chances que ces chiasmata soient multiples. Les chromosomes, au diplonema, sont donc formés de boucles plus ou moins nombreuses, séparées par les chiasmata (fig. 144).

Le *synapsis* et le *synizesis*. Au début de la prophase, ou plutôt entre le leptonema et le pachynema, le noyau se montre très sensible aux causes d'altération qui peuvent agir sur lui, et les boucles chromosomiques dont le noyau est rempli, s'effondrent facilement d'un côté formant une sorte de grumeau constitué par des filaments très tassés. Ce stade, auquel on avait à tort autrefois attaché une grande importance a été souvent décrit sous le nom de *synapsis* ; mais, étant donné que ce dernier terme a prévalu pour désigner l'appariement des chromosomes d'une manière générale (*synsyndèse*), il vaut mieux employer un mot nouveau, celui de *synizesis* pour cette structure qui en réalité est artificielle. Néanmoins il était bon de citer cette apparence rencontrée au cours de la prophase et qui a été longtemps considérée comme un stade essentiel de la méiose.

Par suite de l'aspect condensé du peloton chromatique au moment du *synizesis*, ce stade est souvent désigné sous le nom de *première contraction*, en même temps que ce terme s'oppose à un autre moment de la prophase quelque peu analogue, mais moins accentué, prenant place, lorsqu'il existe, entre le diplonema et la diacinèse (*seconde contraction*). Quant au *synapsis* proprement dit, ou *syndèse*, nous l'avons décrit, au cours de la prophase (au stade zygonema), suivant le mode généralement admis, comme une mise en contact intime des chromosomes homologues préalablement disposés parallèlement l'un à l'autre. Cet appariement latéral réalise le mode d'union des chromosomes qui reçoit le nom de *parasyndèse* (ou de *parasygnapsis*) ; il s'oppose à celui dans lequel les filaments leptotènes s'unissent bout à bout (*métasyndèse* ou *métasygnapsis*). Il y a quelques années les travaux sur la méiose se signalaient par les discussions souvent ardentes entre les partisans de ces deux modes d'appariement, les *para-* et les *métasyndétistes*. On s'accorde aujourd'hui pour admettre la parasyndèse comme le mode général d'appariement et certaines dispositions aberrantes commencent à trouver leur explication comme dans la méiose des plantes à caténation (voir p. 375).

5. DIACINÈSE. — A la diacinèse, qui termine la prophase méiotique, il s'est produit un raccourcissement important des chromosomes, de sorte que nous avons désormais des couples de chromosomes assez courts et trapus, parfois encore répartis sans ordre, mais souvent aussi disposés sur le pourtour de la cavité nucléaire (1). Ces couples, formés de chromosomes homologues associés, ont reçu les noms de *gemi*, de *bivalents* ou de *dyades* ;

(1) Cette disposition semble due à une répulsion entre des couples de chromosomes portant une charge électrique de même signe et qui tend à les écarter les uns des autres.



leurs formes, souvent très variées dans un même noyau, sont en X, en Y, en O, en double ou en triple boucle ; chaque constituant d'une dyade est en effet déjà en grande partie libéré de son partenaire, auquel il n'est rattaché qu'en un ou plusieurs points correspondant aux chiasmats. Le nucléole ou les nucléoles, qui avaient persisté jusque-là, disparaissent en général à la diacynèse (fig. 145).

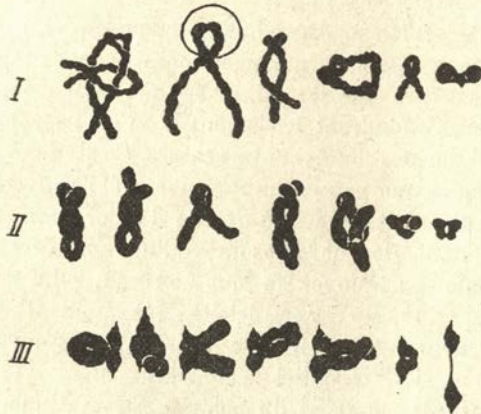


FIG. 145. — Les sept bivalents à la méiose chez l'*Eremurus spectabilis* (Liliacée) ; I, diplotène montrant à gauche un cas d'« interlocking » entre 2 bivalents ; II, diacynèse ; III, métaphase en vue latérale.  $\times 2.500$  (D'après URCOTT, 1936).

6. MÉTAPHASE. — Les bivalents, à la métaphase hétérotypique, se placent à l'équateur du fuseau et, comme ils sont déjà largement disjoints, les régions d'insertion se disposent en sens inverse, en dehors du plan équatorial et tournés chacun vers un pôle opposé. Les centromères, qui étaient déjà



FIG. 146. — La première métaphase méiotique chez le *Tradescantia bracteata*, montrant l'emplacement des centromères (D'après DARLINGTON, 1938).

séparés et comme repoussés l'un par l'autre à la diacynèse, vont donc se placer, non dans le plan médian du fuseau, comme dans une métaphase ordinaire, mais en dehors, de part et d'autre de celui-ci (fig. 146).

7. ANAPHASE. — Les chromosomes se séparent totalement pour se diriger respectivement en sens inverse vers les pôles du fuseau. Dès ce moment et avant même leur libération complète, ils apparaissent clivés et divisés en deux moitiés équivalentes. Suivant leur forme, les chromosomes anapha-



siques apparaissent alors par exemple, soit comme des V simples, soit comme de doubles V, égaux ou inégaux. Ce clivage anaphasique est celui qui deviendra effectif à la division suivante (homéotypique).

À la télophase, les noyaux ont le nombre réduit de chromosomes, mais comme chacun de ceux-ci est clivé, les noyaux en renferment en réalité, un nombre double (on notera d'ailleurs que le clivage est incomplet, de sorte que les chromatides demeurent partiellement séparées). Après la reconstitution des noyaux-fils se place une période de repos, ordinairement de courte durée, mais dans certains cas aussi, largement comparable à l'interphase d'une mitose (*Lilium*, *Tradescantia*) : le terme d'*intercinèse* lui est parfois réservé.

2<sup>e</sup> DIVISION. — La deuxième division rappelle une division somatique : elle peut être dite en effet équationnelle, mais elle diffère cependant d'une mitose ordinaire par le clivage précoce des chromosomes qui s'est effectué à l'anaphase (et même, comme nous le verrons, en réalité dès la prophase de la mitose précédente hétérotypique). Ce clivage devient très apparent dès la prophase de cette deuxième division. Toutefois il n'intéresse pas le centromère qui demeure indivis jusqu'à l'issue de la métaphase : ainsi les chromatides restent associées par paires à la région centro-nergique.

En somme, dans la réduction chromatique que nous venons de décrire, deux divisions se sont succédées rapidement avec un seul clivage des chromosomes (au lieu de deux), ce qui entraîne la réduction numérique. Les chromosomes de la cellule-mère ont été répartis dans les quatre cellules-filles de ces divisions (*tétracytes* ou *tétraspores* suivant les cas) lesquelles ont maintenant le nombre réduit, mais en dehors de ce résultat purement quantitatif, la méiose assure une distribution nouvelle des chromosomes : en effet la disjonction, phénomène essentiel de la mitose hétérotypique, se fait au hasard, c'est-à-dire que les partenaires de chaque bivalent peuvent être disjoints vers l'un ou l'autre pôle suivant les cas : cela tient à ce que les couples de la diacinèse peuvent se disposer en plaque équatoriale chacun suivant deux alternatives. Pour fournir un exemple, si l'on suppose que la disjonction s'applique à trois couples de bivalents A a, B b, C c, celle-ci une fois effectuée, nous aurons la possibilité des combinaisons suivantes au nombre de 8 : A B c, A b C, a B c, a b C, A b c, A B C, a, b, c.

La méiose offre donc la possibilité d'un regroupement des chromosomes et, dans le cas où les bivalents sont hétérogènes, ce résultat est évidemment important pour la descendance qui se trouvera diversifiée.

## b) Etude particulière de la méiose.

### 1. — LE PLAN D'ASSOCIATION ET LE PLAN DE CLIVAGE LES TÉTRADES DE CHROMATIDES

Nous avons supposé, dans la description précédente, que le clivage unique des chromosomes qui caractérise la méiose se produisait, ou du moins



n'était visible, qu'à l'anaphase de la première division de maturation. Or, chez beaucoup d'Animaux et nombre de Végétaux également, la fissuration longitudinale des chromosomes est souvent visible dès la prophase hétérotypique : c'est généralement au stade diplotène, lorsque les filaments chromosomiques se séparent, qu'ils apparaissent précisément doubles et composés de deux moitiés ; il y a même lieu de penser que les chromosomes pachyténiques sont eux-mêmes constitués par deux filaments chromosomiques homologues déjà clivés et qu'ils sont par conséquent en réalité formés par quatre filaments disposés parallèlement côte à côte (quadripartition, *fourth strand*). Les quatre éléments chromosomiques ainsi distingués sont les *chromatides* de la méiose.

L'existence de chromosomes clivés et par conséquent doubles au diplonema entraîne la disposition en tétrades (1) à la diacinèse (au lieu des dyades ou bivalents), les *geminis* étant constitués par des chromosomes homologues fissurés, et l'on est amené à considérer dans une tétrade deux plans, dont l'un est le *plan synaptique*, ou d'union, qui sépare les chromosomes homologues et l'autre le *plan équationnel*, ou de clivage, qui correspond à la division longitudinale d'une mitose somatique et sépare les chromosomes-fils. Ces deux plans, en général, ne peuvent pas être distingués l'un de l'autre cytologiquement.

La distinction de ces deux plans entraîne deux modes possibles de réduction, suivant que l'on admet une séparation anaphasique le long du plan synaptique ou suivant le plan équationnel : il y a *pré-réduction* dans le premier cas et *post-réduction* dans le second. La plupart du temps il n'est pas possible d'obtenir une indication décisive permettant de choisir entre l'un ou l'autre de ces deux procédés (2). On sait d'ailleurs aujourd'hui, qu'en raison des échanges entre chromosomes, chacune de ces deux divisions peut contribuer à la réduction (voir à ce sujet p. 328).

## 2. — STRUCTURE DES CHROMOSOMES MÉIOTIQUES (CHROMOMÈRES ET ENROULEMENT SPIRAL)

Un des caractères de la prophase méiotique, c'est de montrer parfois, avec une particulière évidence, la structure chromomérique des chromosomes. Les filaments leptotènes, déjà, ont assez souvent une disposition monili-

(1) En fait, entre le diplonema et la diacinèse, l'un des plans de séparation entre les quatre chromatides, peut s'estomper, à la suite d'un accollement plus étroit des chromatides deux à deux, de telle sorte que, le plus souvent, on n'observe que des bivalents à la diacinèse.

(2) L'existence, dans certains Organismes, de paires inégales de chromosomes homologues (bivalents hétéromorphes, hétérochromosomes) pourrait permettre de trancher la question d'une pré- ou d'une post-réduction. Malheureusement, les cas de ce genre étant exceptionnels, il est difficile de tirer de ces faits des conclusions valables d'une manière générale. D'ailleurs ces observations permettent de conclure, tantôt à une pré-, tantôt à une post-réduction. L'étude des spores formées en série linéaire chez un Ascomycète, le *Neurospora crassa*, a permis à LINDEGREEN (1936-37) de situer à quel moment se fait la ségrégation de certains facteurs portés par les chromosomes. Or cette ségrégation a lieu, tantôt à la première, tantôt à la deuxième division et cette constatation a pu être faite également pour la disjonction des facteurs de la sexualité chez l'*Ascobolus geophilus* (BETTS et MEYER, 1939).



forme par suite de la présence d'épaississements fortement chromatiques occupant une situation déterminée le long du chromonema; mais c'est au stade pachytène que les chromomères deviennent le plus évidents : en effet, au moment de l'appariement des chromosomes homologues, les chromomères se disposent côte à côte par paires de telle manière que les partenaires se correspondent par leur taille et leur situation se trouvent étroitement juxtaposés (fig. 147). Dans certains cas il est même possible, en raison du cli-vage existant, d'observer quatre rangées de chromomères au pachynema.

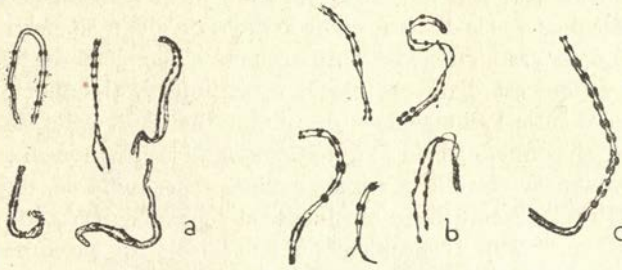


FIG. 147. — Les chromomères à la méiose au stade *pachynema* plus ou moins avancé;  $\times 2.060$  (D'après R. TAYLOR, 1931).

La mise en évidence des chromomères et de leur importance comme éléments permanents et caractéristiques du chromosome sont dûs principalement aux travaux de WENRICH (1916) sur l'Orthoptère *Phrynotettix magnus*, de GELEI (1921) sur *Dendrocælum lacteum*, de BELLING (1926-28) chez diverses Liliacées, de HUSKINS et SMITH (1935) dans le genre *Trillium* (Liliacée); BELLING a pu compter ces grains dont le nombre est évalué par lui entre 1.500 et 2.500 au stade pachytène dans les Liliacées des genres, *Lilium*, *Aloe* et *Agapanthus*; il les a considérés comme des chromomères vrais (ultimes) (voir à ce sujet p. 220, chap. VI), représentant des gènes enrobés par de la chromatine. HUSKINS et SMITH donnent les chiffres de 900 à 1.000 chromomères, au pachynema, dans le genre *Trillium*. HEILBORN (1939-40) a fait une étude des chromomères au stade pachytène dans le genre *Lilium* et, d'après lui, les chromomères seraient des disques, ce qui rappellerait la structure des chromosomes géants des Diptères. Il résulte de tous ces travaux que chaque chromosome possède une organisation définie qui s'exprime dans la constance de la taille relative et de la position de ses chromomères. A cet égard les figures classiques de WENRICH semblent particulièrement probantes. Cependant la réalité de ces chromomères soulève toujours certaines objections, et tous les cytologistes actuels ne sont pas convaincus de leur existence. Parmi ceux qui ont émis un doute sur ce point, encore récemment, citons R. GATES (1938). D'après NAITHANI (1937), les chromomères des chromosomes méiotiques ne seraient qu'une apparence produites par l'enroulement en spirale de fins filaments entrelacés (chez *Hyacinthus orientalis*) (1).

(1) RIS (1945) qui vient de reprendre l'étude des divisions méiotiques des Orthoptères n'a pu confirmer les données de WENRICH. C'est toute la question des chromomères qui est remise en jeu par ces travaux.



## 3. — EVOLUTION DES CHROMOSOMES ; CYCLE DE SPIRALISATION.

L'évolution des chromosomes, au cours de la prophase méiotique, correspond d'autre part à un raccourcissement considérable à partir des filaments leptotènes et pachytènes jusqu'à la diacinèse. Dans certains exemples favorables, une évaluation a pu être faite de ce raccourcissement : ainsi, d'après BELLING (1928), chez divers *Lilium* et chez l'*Aloe purpurascens*, les chromosomes se contractent, à partir du pachytène, jusqu'à la diacinèse où leur longueur n'est plus que le dixième environ de ce qu'elle était primitivement. Par contre, dans ces plantes, les chromosomes s'allongent du leptotène au pachytène, ce qui est d'ailleurs plutôt exceptionnel. Il importe en outre de ne pas confondre l'allongement des chromosomes et celui des chromonémas : c'est ainsi que, dans le *Trillium erectum*, les chromonémas doublent environ de longueur entre la diacinèse et l'anaphase avancée, tandis que la longueur du chromosome reste sensiblement inchangée (WILSON, G. B. et C. L. HUSKINS, 1939). L'enroulement en spirale se produirait comme une conséquence de l'allongement du chromonéma à l'intérieur d'une gaine ou pellicule d'enveloppe, constituée sur le pourtour du filament chromosomique.

La contraction des chromosomes méiotiques, pendant la prophase, ne se produit pas toujours d'une manière régulière et égale en tous les points des filaments : certaines régions, dès le *pachynéma*, sont plus condensées que les autres et, de ce fait, plus colorables (hétérochromatiques). Chez une Liliacée du genre *Agapanthus*, par exemple, BELLING (1931), puis DARLINGTON (1932), ont montré qu'au pachytène les chromosomes montraient un véritable resserrement de leurs chromomères dans le voisinage du point d'attachement (centromère). Cette condensation plus précoce, ou *différentielle*, permet de repérer la région centromérique dès les premiers stades de la prophase. Elle paraît dépendre d'un enroulement en spirale prématuré du filament chromosomique de chaque côté du centromère.

Il résulte de ces faits que les filaments leptotènes doivent être envisagés, le plus souvent, comme représentant des chromonémas au maximum d'extension. Dans la contraction qui s'ensuit, on admet qu'il se développe une double spirale (fig. 148) : une petite spirale (*spirale mineure*) et une grande spirale (*spirale majeure*). Ce double enroulement a été découvert par le cytologiste japonais FUJII (1927) chez le *Tradescantia*, puis retrouvé chez nombre de plantes (1). Il a pu être observé vitalement dans les cellules-mères du pollen de *Trillium*, montées dans une solution saccharosée (SHIMAKURA, 1937). On peut encore mettre en évidence les larges spires en obtenant leur déroulement au moyen des vapeurs d'ammoniaque (KUWADA et NAKAMURA, 1934). SHINKE (1930-1934) a montré la structure spiralée des chro-

(1) Les termes de « spiral minor » et de « spiral major » sont dus à HUSKINS et SMITH (1935). Ces expressions peuvent être traduites par « spirale mineure » et « spirale majeure », la première désignation s'appliquant à l'enroulement du filament chromosomique à la métaphase somatique, aussi bien qu'à l'enroulement de premier ordre des chromosomes de la méiose.



mosomes méiotiques au moyen d'acétocarmin. Les chromosomes de la première métaphase méiotique correspondent ainsi à des chromonémas doublement enroulés.

Si l'existence d'un double enroulement à la méiose, au moins chez les Végétaux, semble bien établie, en revanche l'indécision subsiste au sujet du nombre de chromonémas qui prendraient part à la constitution des bivalents (ou tétravalents métaphasiques). Certains auteurs (SHARP, KAUFMANN), admettent que chaque chromatide est clivée à ce stade (fig. 148), ce



FIG. 148. — Schéma d'un chromosome du type *Tradescantia* à la métaphase de la première division méiotique : les chromatides filles se trouvent en contact étroit et elles sont enroulées suivant les spirales majeures et mineures ; en outre chaque chromatide est représentée comme formée d'une paire de chromonémas entrelacés ; les uns comme les autres sont logés dans la matrice achromatique (interprétation de B. P. KAUFMANN).

B

qui donnerait le chiffre de huit chromonémas, correspondant à l'union synaptique de quatre  $1/2$  chromatides ; d'autres même, comme NEBEL et RUTTLE (1936-37), vont plus loin en admettant un clivage supplémentaire, de sorte qu'une tétrade de la métaphase de la première division méiotique ne contiendrait pas moins de seize chromonémas. Beaucoup de cytologistes sont ainsi amenés à penser que les filaments leptotènes, malgré leur apparence simple, dans la plupart des cas, pourraient être en réalité déjà clivés, ou même doublement clivés (NEBEL). Parmi les auteurs qui voient dans les filaments leptotènes des éléments doubles, citons KAUFMANN (1931), chez les *Tradescantia*, SMITH (1932) chez le *Galtonia*, KOSHY (1934) chez les *Allium*, HOARE (1934) chez les *Scilla*, GATES et NANDI (1935) chez les *Oenothera*.

L'apparence moniliforme assez fréquente des filaments leptotènes pourrait être due précisément à l'entrelacement de deux chromonémas. Il faut reconnaître cependant que dans la grande majorité des cas, les filaments leptoténiques paraissent simples, mais on a de bonnes raisons de croire à leur dualité foncière, étant donné l'existence, souvent indiscutable, d'un clivage antérieur (à la télophase précédente en particulier) ; on peut ad-



mettre que ce clivage se trouverait masqué, par suite de l'étirement au maximum de deux filaments d'une grande minceur étroitement accolés et qui ont naturellement tendance à fusionner. A cette manière de voir de la plupart des cytologistes s'oppose, comme l'on sait, DARLINGTON et son école, car, pour lui, l'appariement précède le clivage et il considère ce fait comme un des caractères essentiels de la prophase méiotique (1). En conséquence les filaments leptotènes sont pour lui de nature simple et n'ayant pas encore subi de fissuration (fig. 142 A, p. 317).

Si l'on compare maintenant les caractères de l'enroulement chromoné-

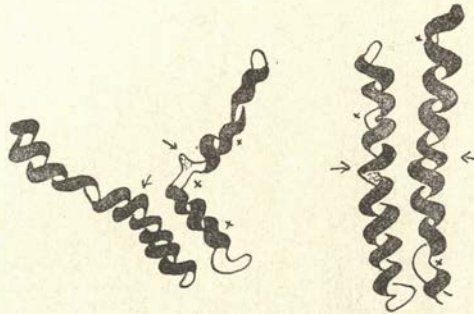


FIG. 149. — Les changements de sens de la spirale chromosomique à la méiose dans les chromosomes de *Trillium erectum* (Liliacée); les flèches indiquent la région d'insertion et les signes + les régions où la spire s'inverse (D'après HUSKINS et WILSON, 1938).

matique pendant la méiose, à ceux de la mitose, on notera les différences suivantes : alors que les chromosomes mitotiques, au début de la prophase, conservent un reste d'enroulement (enroulement dit résiduel, voir p. 183), ceux de la méiose apparaissent entièrement déroulés au stade leptotène. Le double enroulement qui s'établit ensuite au cours de la prophase méiotique, avec spirale mineure et spirale majeure, n'a pas d'équivalent sans doute pendant la mitose : seule la spirale mineure correspond à l'enroulement normal de la prophase mitotique. Le double enroulement permet sans doute d'expliquer la condensation plus accentuée des chromosomes de la première métaphase des divisions réductrices, par rapport à ceux d'une métaphase ordinaire. Enfin, caractère commun entre les deux types de division, les chromatides de la méiose, comme celles d'une mitose, montrent entre elles

(1) Certains chromosomes, comme ceux des *Tradescantia* ou ceux des *Trillium*, sont particulièrement favorables pour mettre en évidence les chromonèmes enroulés, aussi a-t-on pu pousser parfois très loin l'analyse de l'enroulement et montrer dans certains cas que le nombre des spires, le long d'un chromosome de la première métaphase méiotique, était proportionnel à la longueur de ce chromosome (MATSUURA, 1934). On a pu de même préciser le sens de l'enroulement qui ne semble d'ailleurs pas être caractéristique d'un chromosome donné, mais se montre essentiellement variable (fig. 149); la direction de l'enroulement se fait indépendamment l'une de l'autre dans les deux bras d'un même chromosome (NEBEL, 1932). En outre le sens de l'enroulement peut s'inverser en un point quelconque de la spire (MATSUURA, 1935; HUSKINS et WILSON, 1938). Ce changement a lieu le plus souvent dans la région d'attachement (SAX et HUMPHREY, 1935) (HUSKINS et SMITH, 1935). Il se fait aussi des changements de sens intercalaires et plusieurs auteurs supposent qu'ils sont dus à la présence des chiasmats.



l'enroulement réciproque (*relational coiling*), c'est-à-dire qu'elles sont comme tordues ensemble (d'où le nom de *strepsinema*). En tenant compte de la structure chromomérique et de la disposition en tétrades, on peut établir un schéma résumant les diverses étapes de la mitose hétérotypique, tel que celui donné par DARLINGTON (fig. 142, p. 317).

#### 4. — EVOLUTION DES POINTS DE CHIASMA (LA CHIASMATYPIE).

L'étude des stades allant du *pachynema* à la diacinèse nous a montré que l'appariement des chromosomes homologues, visible au *zygonema* ou au *pachynema*, était suivi d'une séparation (disjonction), laquelle est cependant incomplète et laisse des points de contact entre les chromatides (*chiasmata*, entrecroisements). Ces chiasmata sont en nombre variable, mais jamais très élevé et rarement plus de six ou huit pour les plus longs chromosomes ; ils sont séparés par des boucles, au niveau desquelles s'est faite la séparation des chromatides. Or cette « ouverture » du *pachynema*, qui conduit au *diplo-nema*, peut se faire de deux manières différentes, soit dans le plan synaptique, soit dans le plan équationnel. Dans une première interprétation, dont l'origine se trouve dans les travaux de JANSSENS (1923) et qui a été brillamment soutenue par DARLINGTON à la suite de recherches sur diverses Liliacées, la séparation au *diplo-nema*, de chaque côté d'un chiasma, aurait toujours lieu suivant le plan synaptique ; autrement dit, elle se ferait toujours entre homologues (théorie dite du plan unique) ; avec cette manière de voir, les points de chiasma correspondraient à un entrecroisement des demi-chromatides et, en ces points, se ferait un échange de partenaires (fig. 150, b).

Pour d'autres auteurs, l'« ouverture » au *diplo-nema* se produirait à la fois dans le plan synaptique et dans le plan de clivage, et, de part et d'autre d'un chiasma, la séparation se produirait dans des plans différents (théorie des deux plans) (fig. 150, a). Comme on admet en général que la région du centromère se sépare réductionnellement (*pré-réduction*), le plan de séparation, pour les parties distales du chromosome, se trouve déterminé par le nombre des chiasmata interposés entre ces parties et le centromère. Cette « ouverture » dans des plans différents des boucles successives, observée au stade diplotène, pourrait rendre compte de la disposition fréquente de ces boucles dans des plans perpendiculaires. La théorie des deux plans est encore connue sous le nom de théorie classique ou de Mc CLUNG ; elle a été défendue par SAX, NEBEL et RUTTLE. Enfin, une troisième théorie, qui n'est qu'une variante de la précédente, a été mise en avant par un savant japonais (MATSUURA, 1937-1938) sous le nom de « nouvelle théorie des deux plans » : ce qui la caractérise surtout, c'est qu'elle admet, pour la région centromérique, la possibilité d'une division aussi bien équationnelle que réductionnelle. De cette sorte, le mode de séparation des chromatides serait indépendant de celui des régions d'insertion et la séparation en paires, au stade diplotène, se ferait d'une manière indéterminée et tout à fait au hasard dans un plan ou dans un autre.



On attachait autrefois une certaine importance au moment véritable de la réduction quantitative au cours de la méiose ; or, si la disjonction des tétrades se fait suivant le plan équationnel, on voit que cette réduction a lieu seulement au cours de la deuxième division (postréduction), tandis que dans l'autre alternative, elle a lieu dès la première (préréduction). Mais, comme le fait remarquer justement DARLINGTON, c'est l'ensemble des deux divisions se succédant rapidement, avec un seul clivage, qui est quantitativement réductionnelle et non pas l'une ou l'autre en particulier. Cela tient à ce que,

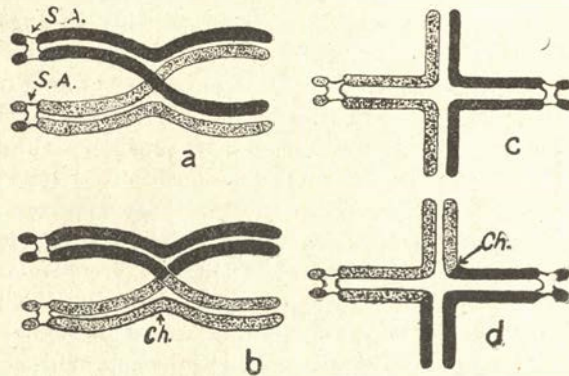


FIG. 150. — Schéma de l'association des partenaires au stade diplotène dans la théorie des deux plans (a) et dans la théorie du plan unique (b). En c et en d on voit le résultat au stade suivant (diacinèse) après rotation. S A, région centromérique ; ch, chiasma. D'après WHITE, 1937.

comme nous venons de le voir, et en raison de l'existence des chiasmas, la première mitose peut être réductionnelle pour une partie d'un chromosome et équationnelle pour une autre. Le problème est d'ailleurs accessible génétiquement, au moyen de l'analyse des tétrades, dans certains exemples favorables comme les Ascomycètes (LINDEGREEN), les Basidiomycètes, certaines Algues, les Organismes haplo-diplontiques (*Sphaerocarpus*), des Phanérogames à grains de pollen restant unis par groupes de quatre. Chez les *Sphaerocarpus*, par exemple, le sexe serait toujours disjoint à la première mitose (préréduction), tandis que d'autres facteurs portés sur les autosomes peuvent ne l'être qu'à la deuxième (postréduction). Pour l'étude du comportement particulier des chromosomes sexuels à la méiose nous renvoyons au chapitre XI, p. 404.

Cytologiquement il serait important, pour l'interprétation exacte de la méiose, de pouvoir choisir entre les diverses théories en présence, mais il est difficile, dans la plupart des cas, de pouvoir se prononcer avec des raisons suffisantes. En effet la nature véritable de l'entrecroisement et la manière dont évoluent les chiasmas depuis le stade diplotène, où ils sont le plus nombreux, jusqu'à la diacinèse, représente un problème cytologique très délicat et en grande partie d'ailleurs insoluble : il a fait l'objet des travaux récents de DARLINGTON. Ce dernier a émis l'hypothèse que la réduction du nombre



des chiasmas à la diacinèse serait due à un phénomène désigné par lui sous le nom de *terminalisation* : il consisterait dans un glissement vers les extrémités de la tétrade affectant certains chiasmas ; pendant ce mouvement, qui a pour résultat d'éloigner les chiasmas de la région centromérique, les chromatides resteraient unies dans la direction de l'avancement, tandis qu'elles se sépareraient dans un autre plan derrière le point en déplacement (fig. 151). Cette hypothèse est basée, non sur des études vitales (impossibles dans les conditions actuelles de la technique), mais sur des numérations et sur des études statistiques des stades observés dans les préparations

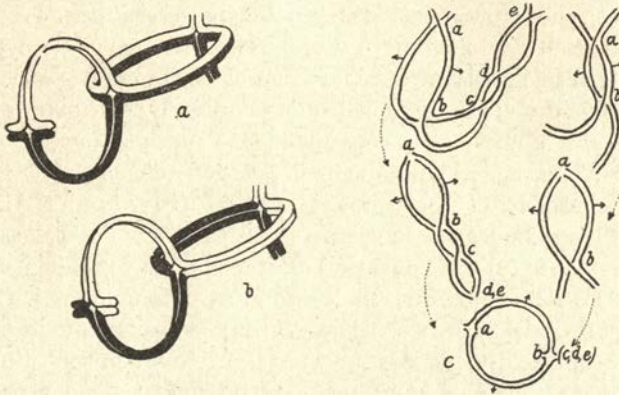


FIG. 151. — A gauche, les deux interprétations d'une tétrade en forme de double boucle : *a*, dans la théorie « des deux plans » avec séparation alternativement suivant le plan réductionnel, ou suivant le plan équationnel ; *b*, dans la théorie « du plan unique » avec échange de segments. A droite, schéma de la formation d'un anneau à la métaphase à la suite du phénomène de déplacement des points de chiasmas (terminalisation au sens de DARLINGTON) ; en haut le point de départ est un stade diplotène, avec 5 chiasmas à gauche, et avec 2 chiasmas à droite (EHLKERS, tiré de GEITLER).

fixées, au fur et à mesure des progrès de la méiose. Par ce procédé, deux chromatides ayant présenté un ou plusieurs chiasmas intercalaires au stade diplotène, peuvent ne plus avoir que des chiasmas terminaux à la diacinèse, ceux-ci étant, suivant l'interprétation exposée, des chiasmas « terminalisés ».

Dans une autre manière de voir qui s'adapte à la théorie des deux plans, on considère que le glissement des chromatides l'une sur l'autre est rendu impossible par leur enroulement réciproque et que, par conséquent, les points de chiasmas ne subissent pas de déplacement : ils représenteraient toutefois des points de moindre résistance, de sorte que la diminution du nombre des chiasmas enregistrée entre le diplotène et la diacinèse serait due à la rupture d'un certain nombre d'entre eux pendant ce stade de la méiose ; cette rupture entraînerait un nouvel aboutement des chromatides et elle aurait pour conséquence un échange de segments (cross-over) (SAX, 1930).

En somme, dans la théorie du plan unique, l'entrecroisement ou crossing-over est réalisé au stade précédant le diplotène et les chiasmas ne font que



traduire son existence matérielle; tandis que, dans la théorie des deux plans, l'échange de segments se présente comme une conséquence de la formation des chiasmas et il n'est réalisé qu'au moment où ceux-ci sont rompus.

##### 5. — LA CHIASMATYPIC ET LE CROSSING-OVER (ENJAMBEMENT).

L'évolution des chiasmas (chiasmotypie de JANSSENS) (1) est particulièrement importante à considérer par suite du résultat qu'elle est susceptible d'entraîner et qui est l'échange de segments entre chromosomes homologues. Elle fournit, semble-t-il, une image cytologique du crossing-over (2) (enjambement, entrecroisement) des généticiens américains. La chiasmotypie est une réalité cytologique qui apparaît à beaucoup de cytologistes comme le mécanisme assurant la répartition et l'échange des gènes dont la nécessité découle des études de génétique. D'après DARLINGTON et nombre de cytologistes, il y aurait une correspondance parfaite (*one to one*) entre crossing-over et chiasma; l'enjambement des généticiens précédant la formation des chiasmas et déterminant ceux-ci, GUYÉNOT et A. NAVILLE (1932), après leurs études sur la spermatogénèse et sur l'ovogénèse de *Drosophila melanogaster* (3) ont conclu à l'existence d'un « parallélisme remarquable entre les faits génétiques et les données cytologiques ». Cependant lorsqu'il s'agit de préciser le mécanisme et le moment exact du crossing-over, les preuves qui ont été apportées en faveur de cette opinion sont d'une nature particulièrement délicate et nous ne pouvons songer à en reproduire le détail, renvoyant pour cela aux ouvrages spéciaux. Disons cependant que les « preuves cytologiques » ont été tirées, soit de l'étude des configurations diploïtiques chez les polyploïdes (par exemple chez les Jacinthes triplôïdes), soit de l'existence d'« interlocking », ou entremêlement des chromatides dans certaines méioses. Pour l'examen et la discussion de ces images cytologiques nous prions le lecteur de se reporter aux travaux de DARLINGTON, de MATHER et aux exposés synthétiques de OEHLKERS, de NAVILLE (1937, en français) et de GUYÉNOT (1942).

Nous ne pouvons finalement oublier que, si la majorité des cytologistes admet une relation entre les chiasmas et les crossing-over, des objections ont été faites

(1) C'est le cytologiste belge JANSSENS qui émit en 1909 l'hypothèse d'un échange de segments aux points de chiasmas. En ces régions il supposait que les chromosomes appariés subissaient une recombinaison. Il écrivait à ce sujet : « quand les chromosomes se touchent aux chiasmas, ce qui est d'après nous la règle, nous ne pensons pas qu'ils restent indépendants. Leurs filaments subissent des contacts qui peuvent changer leurs rapports d'un segment au suivant. Il en résultera de nouvelles combinaisons segmentaires..... » Ce fut ensuite Morgan (1911) qui exposa comment la chiasmotypie expliquait l'échange des facteurs portés par les chromosomes.

(2) Le terme de *crossing-over* peut se traduire par le mot *enjambement* proposé par le biologiste belge HERLANT. Si l'on envisage le phénomène génétique en lui-même, indépendamment de toute image mécanique, le mot de *recombinaison*, employé par GUYÉNOT, paraît très adéquat.

(3) Ces auteurs ont montré en effet que l'ovogénèse chez la Drosophile présente la série complète des stades prophasiques (*leptonema*, *pachynema*, *strepsinema*), tandis que ces stades font totalement défaut dans l'histoire de la lignée mâle : or, on sait, par l'étude génétique de la Drosophile, que la recombinaison, ou crossing-over, n'a pas lieu chez les mâles. WHITE (1939) a observé des faits du même ordre chez deux Orthoptères.



à cette manière de voir et nous citerons notamment le cytologiste japonais MATSUURA (1940) pour qui le crossing-over ne serait pas en relation avec les chiasmas cytologiques : au lieu de se produire à la prophase méiotique, c'est à la métaphase qu'il aurait lieu. GUYÉNOT (1942), de son côté, a opposé certains arguments à l'opinion classique : il a fait remarquer que le crossing-over suppose un clivage ultra-microscopique d'une grande précision, dont il est difficile de trouver la représentation dans les images microscopiques relativement grossières de la diploténié et, dit-il, les gènes étant très probablement des molécules de grosses dimensions, les modèles macrophysiques que l'on est tenté de construire pour expliquer les échanges entre chromosomes ont bien des chances d'être inadéquats ». L'idée de GUYÉNOT peut se défendre, mais, si l'on se range à cet avis, que deviennent alors les chiasmas ? N'auraient-ils donc aucune signification ? Les cytologistes se rallieront difficilement à cette solution.

Quoi qu'il en soit, l'étude des chiasmas, en rapport étroit avec les études de cytogenétique, a donné lieu à de nombreux travaux de détail et, parmi les auteurs qui ont poussé le plus loin l'analyse de ce phénomène, nous citerons DARLINGTON, BELLING, SATO, SAX, MATHER, MAEDA. Des mises au point récentes sont dues à DARLINGTON (1940), MATHER (1938), EHLKERS (1940), GUYÉNOT (1943).

Les problèmes suivants se rapportant aux chiasmas retiennent surtout l'attention des cytologistes : fréquence des chiasmas aux différents stades de la prophase méiotique, dans leurs relations avec la longueur des chromosomes ; interférences entre chiasmas ; réduction du nombre de ceux-ci et mécanisme de cette réduction ; sans compter, comme nous l'avons vu plus haut, la nature même de l'entrecroisement cytologique qui donne lieu à beaucoup d'hypothèses. Nous ne pouvons donner qu'une idée très succincte de ces travaux poursuivis obligatoirement sur des plantes à grands chromosomes. Qu'on nous permette seulement de citer l'exemple des Fritillaires, genre de Liliacées, particulièrement étudié par DARLINGTON (1930-31). Ce genre montre une très grande variation, aussi bien pour la fréquence que pour la distribution des chiasmas formés par les chromosomes associés à la prophase méiotique. Chaque type spécifique, cependant, possède un comportement moyen constant : parfois les chiasmas sont localisés près du centromère (*Fritillaria meleagris*) ; ailleurs, les chiasmas sont formés au hasard avec une fréquence moyenne constante pour chaque variété (*F. imperialis*).

La formation des chiasmas, d'après DARLINGTON et son école, dépend essentiellement de l'association au zygotène : à ce stade, en effet, les chromosomes homologues, non clivés, s'associent latéralement particule contre particule ; ces chromosomes appariés s'enroulent l'un sur l'autre en raison de leur tension interne et de telle manière qu'il se fait un équilibre entre l'enroulement interne et l'enroulement réciproque. C'est alors que se produit le clivage, dont le résultat est de diminuer la résistance des filaments et de relâcher les forces d'attraction qui les unissaient. De ce conflit résultent des cassures dans les chromatides suivies d'une détorsion et de la réunion de bouts différents, d'où crossing-over ; au diplotène, l'attraction cesse entre chromosomes appariés, qui se séparent, tandis que les chiasmas matérialisent les points où se sont fait des échanges. Dans cette explication, on voit



que l'enroulement réciproque des chromatides est en quelque sorte remplacé par le crossing-over. On peut s'expliquer ainsi que la tension d'enroulement soit diminuée de part et d'autre d'un chiasma, et que, en conséquence, les chances d'un autre crossing-over dans ces régions soient réduites ; de là résultent les interférences entre les chiasmas.

D'autre part, étant donné l'importance de l'appariement, le maximum de formation des chiasmas sera obtenu dans le cas où, toutes les parties des chromosomes associés étant similaires, celui-ci sera complet. Si les chromosomes ne sont semblables qu'en partie et sur des portions disséminées de leur longueur, l'appariement restera incomplet et la fréquence des chiasmas sera proportionnellement réduite : c'est ce qui arrive dans la Fritillaire pintade (*F. meleagris*), où l'appariement s'interrompt, bien avant d'avoir pu se compléter de sorte qu'il reste confiné dans la région proximale (au voisinage du centromère). L'interruption de l'appariement serait due à la division prématurée des régions non accouplées et, d'après DARLINGTON (1935), les espèces chez lesquelles il se montre incomplet sont celles dont les chromosomes se divisent précocement avant qu'ils aient eu le temps de s'apparier.

#### b) L'association secondaire des chromosomes.

Dans les conditions ordinaires, les dyades (ou tétrades) de chromatides se disposent d'une manière apparemment quelconque en métaphase : cependant il n'en est pas toujours ainsi et, sous le nom d'« association secondaire », on a décrit le groupement, à la métaphase de la première division méiotique, de bivalents qui se rassemblent par deux ou trois côte à côte. Ce phénomène a été interprété comme traduisant une affinité spéciale de certains bivalents les uns vis-à-vis des autres, et on a cherché à tirer parti des faits d'association ainsi révélés pour interpréter la constitution chromosomique de certaines plantes et l'origine de certaines espèces polyploïdes. Ce phénomène, observé sans doute pour la première fois par KUWADA (1910) chez *Oryza sativa*, a été particulièrement étudié par DARLINGTON (1928) et LAWRENCE (1931) qui en ont souligné l'importance comme moyen d'analyser la polyploidie. On peut penser, écrit LAWRENCE (1931), que des chromosomes homologues qui n'ont pas pu former de chiasmas, par suite de leur nombre, de leur différenciation linéaire ou de leur longueur, ont cependant une affinité générale les uns pour les autres et qu'ils pourront, dans certaines conditions, manifester cette affinité en s'associant à la métaphase : c'est l'association dite secondaire et celle-ci serait une preuve d'une affinité plus lointaine et moins directe que celle exprimée par l'association primaire synaptique.

L'association secondaire ne s'observe que pour les plantes à petits chromosomes. Dans la tribu des *Pomoideae*, l'étude de ce phénomène a permis à DARLINGTON et MOFFETT (1930) et à MOFFETT (1931), de démontrer que le chiffre chromosomique haploïde rencontré dans ce groupe (17) est en réalité



un nombre de base secondaire, dérivé d'une forme ancestrale pourvue de 7 paires chromosomiques. MEURMAN (1933), MATSUURA (1935), NANDI (1936) et beaucoup d'autres, ont vérifié et développé les idées théoriques formulées par DARLINGTON et LAWRENCE; mais d'autres les ont critiquées, de sorte qu'il serait sans doute imprudent d'accorder un trop large crédit à des déductions fondées sur une base qui semble encore bien hypothétique.

## II. — EXPLICATION DE LA MÉIOSE : LES THÉORIES

Les divisions méiotiques ont été souvent opposées aux divisions somatiques par suite de leurs caractères particuliers; cette constatation avait même conduit à séparer la division, dite hétérotypique, de celle qui lui succédait et qui ne se distinguait pas d'une mitose ordinaire homéotypique. Cependant on attache aujourd'hui beaucoup moins d'importance à une telle distinction, car il est apparu que les différences entre ces deux modes de division étaient moins profondes que l'on ne pensait. On a pu montrer également que les mêmes forces agissaient dans l'un et l'autre cas : forces d'attraction et de répulsion des chromosomes les uns par rapport aux autres, influences ayant leur origine dans les centromères ou dans les centrosomes.

Examinons par exemple de plus près les mécanismes mis en jeu à la méiose de façon à les comparer à ceux que nous connaissons dans les divisions du type somatique. Un phénomène qui semble bien particulier à la prophase méiotique c'est l'appariement observé au zygotène et au pachytène entre chromosomes homologues. Cette attraction synaptique, qui se manifeste ainsi, a suscité diverses hypothèses : on a cherché à l'expliquer par l'existence d'une affinité spéciale des chromosomes homologues les uns pour les autres; cependant on ne voit pas très bien pourquoi ces chromosomes, qui se montraient jusque-là indifférents, accusent tout d'un coup une attraction réciproque. Pour tenir compte de cette difficulté, DARLINGTON (1932) a supposé que les chromosomes, naturellement, possédaient une tendance à s'associer par paires et que, dans une mitose ordinaire, cette tendance se trouvait satisfaite par le clivage des filaments chromatiques observé dès le début de la prophase. Dans une division méiotique, par contre, les noyaux entraient en prophase d'une manière précoce et avant que les filaments chromatiques aient eu le temps de se cliver; ces filaments chromosomiques seraient ainsi dans la nécessité de s'apparier, d'où le synapsis observé pendant la première partie de la prophase; à partir du diplonema, le clivage se produisant, l'affinité entre partenaires cesse et ceux-ci se séparent, justement dans la mesure et au moment précis où leur nature double se révèle; l'association ne persiste qu'au niveau des chiasmata. Les caractères particuliers de la méiose seraient dûs par conséquent à une entrée en prophase rapide et précoce. Une simple différence de temps aurait entraîné des conséquences d'une portée considérable pour l'évolution des organismes. Cette hypothèse séduisante est connue sous le nom de *théorie de la précocité*.



Un certain nombre de faits sont favorables à la théorie de DARLINGTON : la méiose étudiée chez les polyploïdes et chez les hybrides montre, par exemple, que l'attraction synaptique est toujours satisfaite par une association par paires ; dans un tripléide, on observe ainsi l'union de deux partenaires, tandis que le troisième reste libre et dans un tétraploïde il se produit deux paires synapsées, les partenaires pouvant d'ailleurs changer le long des filaments associés. (NEWTON et DARLINGTON, 1929 ; DARLINGTON, 1929). C'est précisément d'ailleurs l'étude approfondie de la méiose dans les polyploïdes qui a servi de base à la théorie de DARLINGTON (fig. 163).

Dans les hybrides de structure on a constaté que le synapsis n'a pas lieu essentiellement entre des chromosomes agissant comme des unités, mais

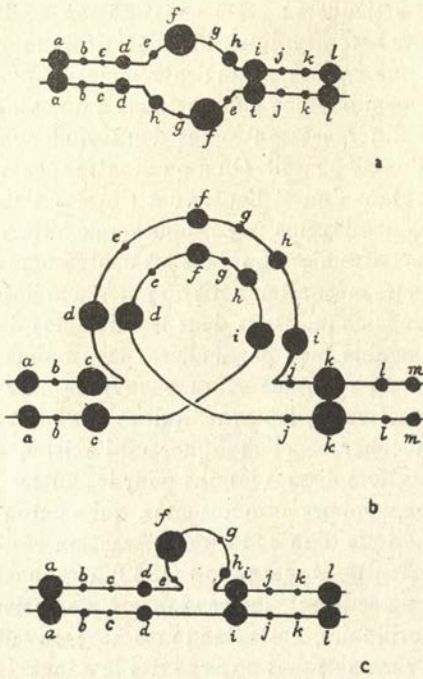


FIG. 152. — Schéma de l'association des chromomères au stade pachytène dans le cas d'une petite inversion (a), d'une inversion plus importante (b), d'une délétion ou d'une inversion plus importante (c). Les chromomères ont été représentés comme des sphères de grosseurs différentes se correspondant deux à deux dans chaque chromatide (d'après WHITE, 1937).

entre des régions homologues de ces mêmes chromosomes. C'est ainsi que, dans les hybrides de déficience, deux chromosomes peuvent être amenés à s'apparier, alors que l'un d'eux diffère de son partenaire par un segment en moins : or, dans ce cas, les filaments s'associent le long de leurs parties homologues, tandis que la région dépourvue de segment correspondant dans l'autre partenaire, forme une boucle (fig. 152). Des faits du même ordre s'observent lorsque, dans certains hybrides, deux chromosomes diffèrent l'un de l'autre par une inversion : une boucle se forme sur l'emplacement du segment inversé, ce qui rétablit la possibilité du synapsis dans cette région (fig. 152). On admet que la réaction synaptique est une réaction entre gènes qui se correspondent d'un chromosome à l'autre. L'appariement entre segments homologues ne saurait d'ailleurs être considéré comme une règle absolue et Mc CLINTOCK a signalé, chez le Maïs, des exemples d'appariement entre des régions chromosomiques non homologues. Des faits de ce genre ont été reconnus également au cours de la méiose des plantes haploïdes (voir aussi p. 353).

La théorie de la précocité, par contre, est basée sur certaines données actuellement très discutées ; elle suppose en effet que le clivage chromoso-



mique, dans une mitose, a lieu pendant l'intervalle entre deux divisions et que les chromosomes sont simples à l'anaphase et à la télophase ; or de nombreux observateurs soutiennent que les chromosomes sont déjà divisés dès l'anaphase et la télophase de la division précédente. On conçoit que si ce clivage existe, les filaments leptotènes de la prophase méiotique doivent être en réalité doubles, malgré leur apparence de filaments simples et que, en conséquence, la théorie de DARLINGTON soit mise en échec. C'est sans doute pour obvier à cette difficulté qu'une théorie nouvelle a été formulée récemment par KUWADA (1940). Le savant japonais suppose que les chromatides de la prophase méiotique sont associées latéralement de façon si étroite que le résultat de leur union peut être envisagé au point de vue fonctionnel, mais non au point de vue morphologique, comme un filament simple. Cette hypothèse apparaît donc comme une tentative pour réconcilier la théorie de la précocité avec les observations d'un clivage préméiotique.

La théorie de DARLINGTON est encore adoptée, mais avec certaines retouches, par HUSKINS (1933) qui formule une hypothèse nouvelle dite de la mitose-méiose. Ce savant admet, comme DARLINGTON, que les filaments chromosomiques ont une tendance à s'associer par paires et qu'ils se repoussent au contraire d'une paire à l'autre ; mais ces principes, d'après lui, seraient valables pendant le cours entier de la méiose et non pas seulement à la prophase comme dans la théorie de la précocité. D'autre part la métaphase méiotique serait précédée d'un clivage supplémentaire (« tertiary split » de l'auteur), déjà observé par NEBEL (1932). La théorie de HUSKINS n'est donc qu'une variante de celle de DARLINGTON, basée sur les mêmes principes, mais en différant par l'interprétation de l'époque des clivages de chromatides.

### III. — LES ANOMALIES DE LA MÉIOSE

La méiose est une phase critique du cycle évolutif dont le mécanisme délicat peut se trouver déréglé ou perturbé sous diverses influences naturelles ou d'ordre expérimental. En outre, la méiose intervenant dans les conditions normales chez les êtres diploïdes, présentera évidemment des caractères particuliers dans les organismes polyploïdes ou haploïdes et dans les hybrides, qu'il s'agisse d'hybrides sexuels ou d'hybrides de structure. Nous envisagerons la méiose pour les cas d'hybridité ou de polyploidie dans un prochain chapitre en relation avec la Génétique et nous voulons seulement, à cette place, donner une idée générale des anomalies les plus fréquentes de la méiose.

Les types les plus répandus de ces anomalies sont, tout d'abord, l'absence ou défaut d'appariement connu sous le nom d'*asynédèse* ou d'*asynapsis* (1), la

(1) L'asynapsis peut se comporter, dans certains cas, à la manière d'une particularité raciale : c'est ainsi qu'on a signalé des races asynaptiques de Pois, de Maïs, de *Datura* de Rumex. On attribue cette propriété à certains gènes portés par les chromosomes (BEADLE, 1930).



séparation prématurée des chromatides après leur appariement (*desynapsis*), la non-disjonction des bivalents de la première mitose réductrice, le retard à la disjonction, le retard dans l'ascension polaire anaphasique de certains chromosomes (défaut de simultanéité), la formation de « ponts » anaphasiques, la rupture de certains chromosomes à l'anaphase avec pro-

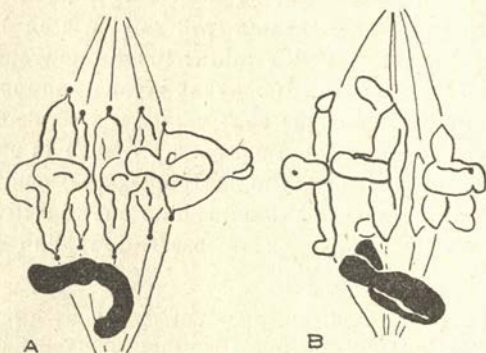


FIG. 153. — Défaut d'orientation d'un bivalent à la première métaphase méiotique chez le *Podophyllum versipelle* (Berbéridacée)  $\times 2.400$  (D'après DARLINGTON).

duction de fragments et rejet de ces fragments ou même de chromosomes entiers (fig. 153, 154). Ces dérèglements de la méiose entraînent souvent une stérilité partielle, ou même parfois complète, mais ils sont également la source de mutations réalisant de nouveaux équilibres chromosomiques. On cherchera donc souvent à les provoquer, dans le but d'obtenir des nouveautés et

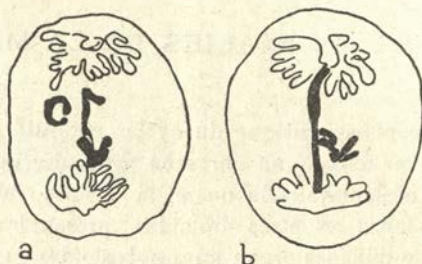


FIG. 154. — « Ponts de chromatine » à l'anaphase de la P. M. R. dans le pollen d'*Allium Bidwelliae* : a, « pont simple » avec sur le côté un fragment de forte taille ; b, « pont double » avec deux fragments (les chromatides du pont ayant fusionné, le tractus paraît simple).  $\times 1.500$  env. (D'après MENSINKAI, 1939).

l'action des rayons X, les chocs de température, les traumatismes, l'influence de certaines substances chimiques, ont fait leurs preuves d'efficacité.

Dans les conditions naturelles, ce sont sans doute les variations brusques de température à l'époque de la méiose qui sont le plus susceptibles d'altérer le cours normal des divisions réductrices. En Cytologie expérimentale, le procédé qui consiste à soumettre de jeunes boutons floraux à de brusques



élevations de température, s'est montré assez souvent très efficace (voir p. 361); mais c'est surtout l'irradiation qui s'est révélée l'arme la meilleure pour agir sur les cellules sexuelles et sur leur maturation; de très nombreux travaux se poursuivent dans cette voie. Il ne peut être question d'en donner ici un aperçu, même succinct, et nous renvoyons pour cela aux ouvrages de Génétique. On notera d'ailleurs, du point de vue cytologique, que l'on est encore très mal fixé sur le mode d'action, soit des rayons X, soit des chocs de température, soit de toute autre agent extérieur sur la cellule et les chromosomes. L'expérimentateur agit en quelque sorte à l'aveuglette et le résultat qu'il recherche n'est obtenu le plus souvent que sur une proportion infime des descendants.

Les rayons X sont surtout les agents de cassures provoquées des chromosomes ou des chromatides; leurs particules, animées d'une grande vitesse, peuvent occasionner des brèches, sans doute très minimes d'abord et à l'échelle sub-microscopique, mais qui peuvent ensuite évoluer en une rupture complète du chromosome intéressé. Il faut en effet souligner, qu'entre le traumatisme initial et le résultat final constaté par les méthodes cytologiques, il s'écoule un certain intervalle pendant lequel l'effet primaire se trouve transformé. Si l'effet primaire est trop brutal, la cellule meurt; mais dans le cas d'un traumatisme moins sévère, des actions de réparation interviennent qui conduisent à un nouvel état d'équilibre cellulaire. Il est bien certain que nous sommes assez mal renseignés sur ces réactions des chromosomes et de la cellule tout entière à la suite de l'irradiation (1).

L'action des chocs de température sur la méiose est d'un autre ordre, car elle agit surtout en accélérant ou en ralentissant les phénomènes nucléaires. Son influence est d'ailleurs très variable suivant qu'elle intéresse telle ou telle phase du cycle méiotique: un noyau, au stade leptotène, ne réagira pas de la même façon qu'un noyau diacinétique. L'action d'une température élevée diminue par exemple, dans certains cas, le nombre des chiasmas de la prophase, ou bien elle peut entraîner un défaut d'appariement des chromosomes: ainsi la méiose peut devenir anormale au point de se résoudre en deux cycles mitotiques distincts. Ces exemples établissent des termes de passage entre la mitose et la méiose et dépeignent dans une certaine mesure la méiose de son caractère mystérieux. Nous citerons par exemple l'étude des anomalies de la méiose dues à une élévation de la température à l'époque des divisions réductrices chez le *Trillium kamschaticum* Pall. (MATSUURA, 1937). Dans cette Liliacée la méiose a lieu normalement dans le sol et sous la neige, avant la floraison. En portant la température aux environs de 16°, on observe une accélération des processus de clivage d'où résultent des métaphases anormales montrant, au lieu de 5 bivalents, soit 10 univalents,

(1) D'après SPARROW (1944) la sensibilité des chromosomes à l'action des rayons X varie au cours de la méiose et cette variation semble sous la dépendance du métabolisme des acides nucléiques: en effet les stades de grande sensibilité (métaphase et anaphase) sont riches en acides nucléiques à désoxyribose, tandis que ceux de faible sensibilité en sont presque dépourvus. Pour une réserve récente de l'action des radiations ionisantes sur les chromosomes, voir CATCHESIDE, 1945.



soit 20 chromatides distinctes, soit même encore 40 demi-chromatides. Ces anomalies résultent d'une évolution discordante du centromère et du filament chromosomique.

Les travaux plus anciens sur l'influence des variations brusques de la température sur la microsporogénèse sont ceux de BELLING (1925), MICHAELIS (1928), SAKAMURA et STOW (1926), SAX (1936). Enfin l'action des chocs de température sur la méiose a été particulièrement étudiée encore par STRAUB (1937-1939) de l'école d'EHLKERS. Cet auteur a montré l'importance, dans les résultats obtenus, du stade de la méiose qui se trouve influencé par une élévation brusque de température. Les anomalies observées sont principalement l'*asynapsis*, c'est-à-dire l'absence de l'appariement des chromosomes homologues et le *desynapsis*, c'est-à-dire la rupture précoce de l'appariement sans formation de chiasmas durables.

Parmi les actions chimiques provoquant des méioses anormales, une place à part doit être faite à la colchicine dont nous avons déjà dit quels étaient les effets sur la mitose (voir p. 201). D'assez nombreux auteurs ont étudié l'action de la colchicine sur les divisions réductrices (WALKER, 1938 ; DERMEN, 1938 ; LEVAN, 1939 ; SATO, 1939). Ces auteurs ont soumis de jeunes boutons floraux, à l'époque des divisions de maturation, à l'action de la colchicine, en les badigeonnant avec des solutions de cet alcaloïde plus ou moins concentrées (généralement de 2 à 5 p. 1.000) ; ils ont observé, à la suite de ce traitement, la formation de microspores anormales, diploïdes, tétraploïdes, voire même octoploïdes ; la division hétérotypique peut être modifiée par suite de la paralysie du mécanisme fusorial. D'après LEVAN (1939) chez divers *Allium*, la colchicine provoque la formation d'un grand nombre d'univalents ; les bivalents qui se constituent sont anormaux, en raison du nombre réduit des chiasmas ; en outre, par suite de l'absence de fuseau et de la non-répulsion des centromères, la dissociation dicentrique des chromatides n'a pas lieu et celles-ci restent associées côte à côte après leur séparation. La reconstitution d'un noyau tétraploïde résulte finalement de la condensation en une seule cinèse anormale des deux divisions réductrices. On voit que les anomalies de la méiose dues à la colchicine ressemblent, dans leurs résultats, à celles qui ont été provoquées par une température anormalement élevée.

#### BIBLIOGRAPHIE

- ABRAHAM, A. — Chromosome structure and the mechanics of mitosis and meiosis. *Ann. of Bot.*, n. s., 1939, vol. III, p. 545.
- ALLEN, C. E. — Nuclear division in the pollen mother cells of *Lilium canadense*. *Ann. of Botany*, 1905, **19**, 189-258.
- AFIFY, A. — Chromosome form and behaviour in tetraploid *Aconitum*. *Journ. of Genetics*, 1938, **36**, 373.
- BEADLE, G. W. — Genetical and cytological studies of mendelian asynapsis in *Zea Mays*. *Cornell Univers. Agric. exp. St.*, 1930, **129**, 1-21.



- BELLING, J. — The ultimate chromomeres of *Lilium* and *Aloe* with regard to the number of genes. Univ. of Calif. Publ. Bot., 1928, **14**.
- Contraction of chromosomes during maturation divisions in *Lilium* and other plants. Univ. of Calif. Publ. Bot., 1928, **14**, 335-343.
- Chromomeres of Liliaceous plants. Univ. of Calif. Publ. Bot., 1931, **16**, 153-170.
- Chiasmata in flowering plants. Univ. Calif. Publ. in Bot., 1931, **16**, 311-338.
- BOLL, L. et STRAUB, J. — Die Paarungskräfte im Hetero- und Euchromatin von tetraploider *Impatiens balsamina*. *Planta*, 1942, **32**, 489.
- CLELAND, R. E. — Meiosis in pollen mother cells of *Oenothera franciscana sulfurea*. Bot. Gaz., 1924, **77**, 149-170.
- CATCHESIDE, D. G. — Effects of ionizing radiations on chromosomes. Amer. Natur., 1945, **79**, 14.
- CLELAND, R. E. et BLAKESLEE, A. F. — Segmental interchange, the basis of chromosomal attachments in *Oenothera*. *Cytologia*, 1930-1931, **2**, 175.
- COOPER, K. W. — Analysis of meiotic pairing in *Olfersia* and consideration of the reciprocal chiasmata hypothesis of sex chromosome conjunction. Genetics, 1944, 537-538.
- CSIK, L. and KOLLER, P. C. — Relational coiling and chiasma frequency. *Chromosoma*, 1939, **1**, 191-196.
- DARLINGTON, C. D. — Chromosome behaviour and structural hybridity in the *Tradescantiae*. J. Gen., 1929, **21**, 207-286.
- Chromosome studies in *Fritillaria*. III, Chiasma formation and chromosome pairing in *Fritillaria imperialis*. *Cytologia*, 1930-1931, **2**, 37.
- Meiosis. Biol. Rev., 1931, **6**, 221-264.
- Meiosis in *Agapanthus* and *Kniphofia*. *Cytologia*, 1932, **4**, 229-240.
- The origin and behaviour of chiasmata. IX. Diploid and tetraploid *Avena*. *Cytologia*, 1933-1934, **5**, 128.
- The time, place and action of crossing-over. Journ. of Genetics, 1935, **31**, 185-212.
- The internal mechanics of the chromosomes. I. The nuclear cycle in *Fritillaria*; II. Prophase pairing at meiosis in *Fritillaria*; III. Relational coiling and crossing-over in *Fritillaria*. Proc. Roy. Soc. B, 1935, **118**, 39-59, 59-73, 74-96.
- The analysis of chromosome movements, I. *Podophyllum versipelle*. *Cytologia*, 1936, **7**, 242.
- Crossing-over and its mechanical relationships in *Chorthippus* and *Stauroderus*. Journ. of Genetics, 1936, **33**, 465.
- Chromosome behaviour and structural hybridity in the *Tradescantiae*. II. Journ. of Genetics, 1938, **35**, 259.
- «The prime variable of meiosis» Biol. Rev., 1940, **15**, 307-322.
- DARLINGTON, C. D. et MOFFETT, A. A. — Primary and secondary chromosome balance in *Pyrus*. Journ. of Genet., 1930, **22**, 129-151.
- DARLINGTON, C. D. et UPCOTT, M. B. — The measurement of packing and contraction in chromosomes. *Chromosoma*, 1939, **1**, 23-32.
- DERMEN, H. — A cytological analysis of polyploidy, induced by colchicin and by extreme of temperature. Journ. of Hered, 1938, **29**, 211-229.
- FARMER, J. B. et MOORE, J. E. S. — On the meiotic phase in Animals and Plants. Quart. Journ. micr. Sc., 1905, **48**, 489-557.



- GENTSCHOFF, G. — Zytologische und embryologische Studien über einige *Hieracium* arten. *Planta*, 1937, **27**, 165-195.
- GATES, R. R. — The structure of the chromosomes. *Journ. Roy. Micr. Soc.*, 1930, **58**, 97-111.
- GRÉGOIRE, V. — La réduction numérique des chromosomes et les cinèses de maturation. *La Cellule*, 1904, **31**, 297-314.  
— Les cinèses de maturation dans les deux Règnes. *La Cellule*, 1905, **22**, 219-316 et 1910, **26**, 221-422.
- GUYÉNOT, E. — L'hérédité, 3<sup>e</sup> éd., 1942. Doin, éd. Paris.
- GUYÉNOT et NAVILLE, A. — Les bases cytologiques de la théorie du crossing-over. *La Cellule*, 1933, **42**, 211-230.
- HÅKANSSON, A. — Die Meiosis bei haploiden Pflanzen von *Godetia Whitneyi*. *Hereditas*, 1940, **26**, 411-429.  
— Meiosis in a hybrid with one set large and one set of small chromosomes. *Hereditas*, 1943, **29**, 461-474.
- HEILBORN, O. — Temperatur und Chromosomen-Konjugation. *Svensk. Bot. Tidskr.*, 1930, **24**, 12-25.  
— On the structure of pachytene chromosome in *Lilium*. *Hereditas* 1939, **25**, 103-108.  
— Further contributions to a chromomere analysis of *Lilium*. *Hereditas* 1940, **26**, 100-106.
- HERMANS, C. — La prophase méiotique chez le *Lilium Martagon*. *La Cellule*, 1936-1937, **45**, 45.
- HOARE, G. — A comparative study of the chromosomes of *Scilla nonscripta* during somatic and meiotic mitosis. *La Cellule*, 1934, **43**, 5-43.
- HUSKINS, C. L. — Mitosis and Meiosis. *Nature*, 1933, **132**, 62.
- HUSKINS, C. L. et SPIER, J. D. — The segregation of heteromorphic homologous chromosomes in pollen mother-cells of *Triticum vulgare*. *Cytologia*, 1933-1934, **5**, 269.
- HUSKINS, C. L. et SMITH, S. G. — Meiotic chromosome structure in *Trillium erectum*. *Ann. of Bot.*, 1935, **49**, 119-150.
- HUSKINS, C. L. et WILSON, B. — Probable causes of the changes in direction of the major spiral in *Trillium erectum* L. *Ann. of Bot.*, 1938, n. s., vol. **11**, 281.
- HUSTEDT, L. — Chromosome breakage and Knot formation in *Paris* and *Pan-cratium*. *Journ. of Gen.*, 1937, **34**, 329.  
— Relational coiling in *Tradescantia*, *Allium* and *Vicia Faba*. *Cytologia*, 1938, **8**, 368.
- IWATA, J. — Studies on chromosome structure. II. The attachment chromomeres in the meiotic chromosomes. *Jap. Journ. Bot.*, 1940, **10**, 375-383.
- JANSSENS, F. A. — La théorie de la chiasmotypie. *La Cellule*, 1909, **25**, 389-411.  
— La chiasmotypie dans les Insectes. *La Cellule*, 1924, **34**, 135-359.
- JAPHA, B. — Die meiosis von *Oenothera*. II. *Zeitsch. f. Bot.*, 1939, **34**, 321.
- KOLLER, P. C. — Asynapsis in *Pisum sativum*. *Journ. Genet.*, 1938, **36**, 275-306.
- KUWADA, Y. — A cytological study of *Oryza sativa* L. *Bot. Magaz.*, Tokyo, 1910, **24**, 267-281.  
— The double coiled spiral structure of chromosomes. *Bot. Magaz.*, 1932, **46**, 257-258.



- A morphological view of meiosis. Rep. Zool. Bot. Kyoto Imp. Univ., n° 2, 1937.
- Studies of mitosis and meiosis in comparison. I. A morphological analysis of meiosis. *Cytologia*, 1940, **11**, 217-244.
- KUWADA, Y. and NAKAMURA, T. — Behaviour of chromonemata in mitosis. I. Observation of pollen mother cells in *Tradescantia reflexa*. Mem. Coll. of Sc. Kyoto Imp. Univ. 1933, s. B. vol. **IX**.
- The major spiral in diakinesis. *Cytologia*, 1938, **9**, 28-34.
- LAWRENCE, W. J. C. — The secondary association of chromosomes. *Cytologia*, 1932, **2**, 352-384.
- LEVAN, A. — The effect of colchicin on meiosis. *Hereditas*, 1939, **25**, 9-26.
- Meiosis of *Allium Porrum*, a tetraploid species with chiasma localisation. *Hereditas*, 1940, **26**, 454-462.
- Mc CLINTOCK, B. — The association of non-homologous parts of chromosomes in the mid-prophase of meiosis in *Zea Mays*. Zeitsch. f. Zellf. u. mikr. Anat., 1933, **19**, 191.
- The behaviour in successive nuclear divisions of a chromosome broken at meiosis. Proc. Nat. Acad. of Sc., U. S. A., 1939, **25**, 405.
- MAEDA, T. — Chiasma studies in *Allium fistulosum*, *Allium Cepa* and their F<sup>1</sup>, F<sup>2</sup> and backcross hybrids. Jap. J. Gen., 1937, **13**, 146-159.
- MARQUARDT, H. — Die Meiosis von *Oenothera*, Zeitschr. f. Zellf. u. mikr. Anat., 1937-1938, **27**, 159.
- MARSHAK, A. — A comparison of the sensitivity of mitotic and meiotic chromosomes of *Vicia Faba* and its bearing on theorie of crossing-over. Proc. Acad. Sc. U. S. A., 1939, **25**, 510.
- MATHER, K. — Meiosis in *Lilium*. *Cytologia*, 1934-1935, **6**, 354.
- Competition between bivalents during chiasma formation. Proc. of the Roy. Soc. of London, ser. B, 1937, **121**, 208.
- Crossing-over. Biolog. Rev., 1938, **13**, 252.
- Competition for chiasmata in diploid and trisomic Maize. *Chromosoma*, 1939, **1**, 119-129.
- MATSUURA, H. — A Karyological investigation of *Mitrostemon Yamamotoi*, Mak. with special reference to the so called « diffuse stage » in meiosis. Journ. of the Fac. of Sc. Hokk. Imp. Univ., sér. V, Bot. vol. **III**, 1935, 189.
- On the secondary association of meiotic chromosomes in *Tricyrtis latifolia* Max. and *Dicentra spectabilis*. Journ. of the Fac. of Sc. Hokk. Imp. Univ. sér. V., Bot., vol. **III**, 1935, 251.
- Chromosome studies on *Trillium Kamtschaticum* I. The number of coils in the chromonema of the normal and abnormal meiotic chromosomes. *Cytologia*, 1934-1935, **6**, 270-280.
- Chromosome studies on *Trillium Kamtschaticum* Pall. II. The direction of coiling of the chromonema within the first meiotic chromosomes in the P. M. C. Journ. of the Fac. of Sc. Hokk. Imp. Univ. sér. V. Botany, 1935, vol. **III**, 233-250.
- III. The mode of chromatid disjunction at the first meiotic méta-phase of the P. M. C. *Cytologia*, 1937, **8**, 142-177.
- V. Abnormal meiotic divisions due to high temperature. [Ibid., 1937, **1**, 20-34.
- Chromosome studies on *Trillium Kamtschaticum* Pall. VIII. — Addi-



- tional evidence for the Neo-two-plane theory of bivalent constitution. *Cytologia*, 1938, **9**, 78-97.
- XI. A simple new method for the demonstration of spiral structure in chromosomes. *Ibid.*, 243-248.
  - Chromosome studies on *Trillium Kamtschaticum* Pall. XII. The mechanism of crossing-over. *Cytologia*, 1940, **10**, 390-405.
  - *Ibid.* XIV. Primary and secondary chiasmata. *Cytologia*, 1941, **11**, 380-387.
- MATSUURA, H. et HAGA, T. — Chromosome studies on *Trillium Kamtschaticum* Pall. VIII. On the mitosis-meiosis relationship. *Cytologia*, 1940, **10**, 382-389.
- MEURMAN, O. — Chromosome morphology, somatic doubling and secondary association in *Acer platanoides*. L. *Hereditas*, 1933, **18**, 145-173.
- MOTTIER, D. M. — The development of the heterotypic chromosomes in pollen mother-cells. *Ann. of Bot.*, 1907, **21**, 309-347.
- NAITHANI, S. P. — Chromosome studies in *Hyacinthus orientalis* L. *Ann. of Bot.*, 1937, n. s., **1**, 129.
- NAVILLE, A. — Les bases cytologiques du crossing-over. *La Cellule*, 1937, **46**, 75.
- NEBEL, B. R. et RUTTLE, M. L. — Chromosome structure in *Tradescantia* VIII. The direction of coiling in *T. reflexa* as related to the mode of crossing-over. *Cytologia*, 1934-1935, **6**.
- Chromosome structure XIII. Meiosis in *Dissosteira carolina* L. *Zeitschr. f. Zellf. u. mikr. Anat.*, 1937, **26**, 281.
  - Chromosome structure. IX. *Tradescantia reflexa* and *Trillium erectum*. *Amer. Journ. Bot.*, 1936, **23**, 652-663.
- NEWTON et DARLINGTON, C. D. — Meiosis in polyploids. *Journ. of Genetics*, 1929, **21**, 1-56.
- (EHLKERS, F. — Neuere Karyologische Probleme und Ergebnisse. *Zeitschr. f. Bot.*, 1933, **26**, 328.
- Untersuchungen zur Physiologie der meiosis III. *Zeitschr. f. Bot.*, 1936-1937, **30**, 253.
  - Die cytologischen Grundlagen des genetischen « crossing-overs » *Ber. d. d. bot. Gesell.*, 1937, **55**, 96.
  - Meiosis und crossing-over. *Biol. Zentralbl.*, 1940, **60**, 337-348.
  - Die Auslösung von Chromosomenmutationen in der Meiosis durch Einwirkung von chemischen Kalien. *Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererb. lehre*, 1943, **81**, 312.
- RENNER, O. — Ueber das crossing-over bei *Oenothera*. *Flora*, N. F., 1942-1943, **36**, 117-214.
- RIBBANDS, C. R. — The consequence of structural hybridity at meiosis in *Lilium × testaceum*. *Journ. of genetics*, 1938, **35**, 1.
- RIS, H. — The structure of meiotic chromosomes. *Biol. Bull.*, 1945, **89**.
- SANSOME, E. R. — Segmentalinterchange in *Pisum*. II. *Cytologia*, 1933-1934, **V**, 15.
- SATÔ, D. — The effect of colchicine on meiosis in *Aloineae*. *The Bot. Mag. Tokyo*, 1939, **53**, 200-207.
- SAX, K. — Chromosome structure and the mechanism of crossing-over. *Journ. Arnold Arboretum*, 1930, **11**, 193-220.
- Variation in chiasma frequencies in *Secale*, *Vicia* and *Tradescantia*. *Cytologia*, 1934-1935, **6**, 289.



- Chromosome structure in the meiotic chromosomes of *Rhæo discolor* Hance. Journ. Arn. Arboretum, 1935, **16**, 216-224.
- Chromosome coiling in relation to meiosis and crossing-over. Genetics, 1936, **21**, 324-338.
- The experimental production of polyploidy. Journ. Arn. Arboretum, 1936-1937, 153.
- Chromosome behaviour and nuclear development in *Tradescantia*. Genetics, 1937, **22**, 523.
- SAX, K. et HUMPHREY, L. M. — Structure of meiotic chromosomes in microsporogenesis of *Tradescantia*. Bot. Gaz., 1934-1935, **96**, 353.
- SAX, K. et MATHER, K. — An X-ray analysis of progressive chromosome splitting. Journ. of Gen., 1939, **37**, 483.
- SAX, K. et SAX, H. J. — Chromosome structure and behaviour in mitosis and meiosis. Journ. Arn. Arboretum, 1935, **16**, 423.
- SHIMAKURA, K. — The chromonemata observed in fresh P. M. C. of *Trillium Kamtschaticum* Pall. mounted with saccharose solution. Cytologia, F. J., 1937, 256-261.
- SHIMOTOMAI, N. — Ueber Störungen der meiotischen Teilungen durch niedrige Temperatur. Bot. Mag. Tokyo, 1927, **41**, 149.
- SHINKE, N. — Spiral structure of chromosomes in *Sagittaria Aginashi*. Mém. Coll. Sc. Imp. Univ. Kyoto, sér. B. vol. **IX**, 1934.
- SKOVSTED, A. — Cytological studies in cotton. I The mitosis and the meiosis in diploid and triploid asiatic cotton. Ann. of Bot., 1933, **47**, 227-251.
- SMITH, F. H. — The structure of somatic and meiotic chromosomes of *Galtonia candicans*. La Cellule, 1932, **41**, 241-265.
- SPARROW, A. H. — X-ray sensitivity changes in meiotic chromosomes and the nucleic acid cycle. Proc. of the nat. Acad. of Sc., 1944, **30**, 147-155.
- STEBBINS, G. L. — Chromosome structure and the mechanism of meiosis in plants. Amer. Nat., 1935, **69**, 81.
- STRAUB, J. — Die wirkung von temperaturstößen auf die reduktionsteilung. Ber. d. d. bot. Gesell., 1937, **55** (160).
- Die cytologie einiger Bulbine-arten. Ber. d. d. bot. Gesell., 1938, **56**, 406-424.
- Untersuchungen zur physiologie der meiosis VII. Zeitschr. f. Bot., 1938, **32**, 225.
- Neuere Karyologische Probleme und ergebnisse. IV. Die Spiral-struktur der chromosomen. Zeitschr. f. Bot., 1938-1939, **33**, 65.
- Polyploidieauslösung durch temperaturwirkungen. Zeitschr. f. Bot., 1939, **34**, 385-480.
- UPCOTT, M. — The origin and behaviour of chiasmata. XII. *Eremurus spectabilis*. Cytologia, 1936, **7**, 118.
- The external mechanics of the chromosomes. VI. The behaviour of the centromere at meiosis. Proc. Roy. Soc. London, 1937, sér. B., **124**, 336-361.
- The internal mechanics of chromosomes. VI. Relic and relational coiling in pollen grains. Cytologia, 1938, **8**, 398-408.
- The genetic structure of *Tulipa*, III. Meiosis in polyploids. Journ. of Genetics, 1939, **37**.
- WALKER, R. I. — The effect of colchicine on microspore mother cells and microspores of *Tradescantia paludosa*. Amer. Journ. Bot., 1938, **25**, 280-285.



- WENRICH, D. H. — The spermatogenesis of *Phrynotettix magnus* with special reference to synapsis and the individuality of the chromosomes. Bull. Mus. Comp. Zool., 1916, **60**, 57-135.
- WILSON, G. B. and HUSKINS, C. L. — Chromosome and chromonema length during meiotic coiling in *Trillium erectum* L. Ann. of Bot., 1939, **111**, 257.
- WHITE, M. J. D. — The influence of temperature on chiasma. J. Genet., 1934, **29**, 203-215.
- A new type of anomalous meiosis. Genetics, 1939, **24**, 110.
- WOODS, M. W. — Meiotic studies in triploid *Tulipa* with special reference to bridging and fragmentation. Bot. Gaz., 1937, **99**, 103.
-



## CHAPITRE X

# La Cytogénétique.

---

### Généralités.

#### Les rapports entre la cytologie et la génétique.

L'étude cytologique des hybrides apporte des faits très nombreux et très concluants en faveur de la théorie chromosomique de l'hérédité; mais indépendamment des considérations très générales en rapport avec la constitution des organismes, l'hybridation peut être envisagée dans ses conséquences purement cytologiques et celles-ci sont, à elles seules, d'un très grand intérêt. Il n'est d'ailleurs pas possible de séparer complètement l'étude cytologique dans les hybrides de ses répercussions sur la morphologie des Organismes; malgré tout, nous devons dans le présent ouvrage, nous limiter surtout aux questions purement cytologiques. On doit même penser qu'il est avantageux de traiter ces problèmes en cytologiste plutôt qu'en généticien, car on peut toujours craindre une influence trop exclusive de l'esprit généticien sur l'esprit cytologiste. Néanmoins la technique cytologique a fait de tels progrès qu'il n'est plus possible aujourd'hui de nier les relations entre la mécanique chromosomique et le mécanisme héréditaire. Ce ne sont pas de simples coïncidences fortuites qui peuvent établir les rapports si souvent constatés entre certaines particularités chromosomiques et certains détails morphologiques. L'étude de ces rapports constitue le domaine de la Cytogénétique et la manière dont s'établissent ces rapports, représentant le côté physiologique du problème, appartient plus spécialement au domaine de la Génétique physiologique.

Les véritables hybrides, comme l'on sait, sont les *hybrides sexuels* qui résultent d'une fécondation entre deux plantes différant l'une de l'autre à des degrés divers. C'est ainsi qu'on distingue des hybrides entre variétés (métis), entre espèces et même entre genres différents. L'hybride, qui réunit dans sa constitution deux patrimoines héréditaires différents, est encore qualifié d'*hétérozygote*, terme qui s'oppose à celui d'*homozygote* appliqué à un organisme dont la constitution est uniforme. Théoriquement, le caractère homozygote ne se rencontre qu'à l'intérieur d'une race pure se reproduisant par auto-fécondation; dès qu'il y a fécondation croisée on peut soupçonner l'apparition d'une certaine hétérozygotie.

L'hybridation, qui a toujours intéressé les botanistes, conduit à des résul-



tats fort variés, dont les caractères n'ont pu être dégagés qu'à la suite des recherches, devenues célèbres, de NAUDIN (1863) et de MENDEL (1865). Le savant tchèque découvrit un certain nombre de règles de l'hérédité dans les croisements entre variétés et ce sont ces règles qui ont pris, depuis 1900, une grande importance en génétique sous le nom de lois de Mendel. Il n'est pas dans notre intention d'exposer ces lois, mais uniquement d'envisager les notions que le mendélisme introduit en cytologie. L'une de ces notions, la plus importante, est celle de *gène*.

L'étude des croisements, entre plantes différant les unes des autres par un très petit nombre de caractères, conduit à considérer en effet ces caractères comme des unités susceptibles de se réunir ou de se séparer. On est ainsi amené à supposer l'existence de particules dont dépend la réalisation de tel ou tel détail morphologique : ce sont les *gènes*, lesquels représentent en quelque sorte l'unité pour le généticien, comme l'atome pour le physicien.

On ne peut encore faire que des hypothèses au sujet de la nature des gènes ; aussi, afin de ne rien préjuger au sujet de ces éléments, certains généticiens préfèrent appeler *facteurs*, ou *réalisateurs*, les particules qui conditionnent l'apparition des caractères. Suivant la définition du généticien américain MORGAN, un facteur est quelque chose qui subit une ségrégation dans les cellules sexuelles et qui est lié à des effets particuliers sur l'organisme qui les contient. Les gènes sont localisés sur les chromosomes, comme cela ressort évidemment du rôle de ces derniers dans l'hérédité, et ils y seraient disposés, non d'une façon quelconque, mais en série linéaire le long d'un support en forme de filament très allongé, le *genonéma*. La structure chromosomique que l'on tend de plus en plus à vérifier et qui comporte, comme nous l'avons vu, un filament chromatique permanent, le *chromonéma*, s'accorde bien avec la conception des généticiens. Le chromonéma, à certains stades de l'évolution chromosomique, montrant clairement un alignement de chromomères disposés en série longitudinale, on a pu penser que ces petites masses de chromatine représentaient les gènes eux-mêmes. Ainsi le cytologiste américain BELLING avait-il pu croire qu'il avait observé les gènes. Cependant on sait aujourd'hui que les chromomères peuvent tout au plus correspondre à l'emplacement des gènes et que ceux-ci sont très probablement trop petits pour être visibles : ils seraient d'ordre ultra-microscopique (1).

C'est pendant la méiose, au stade pachytène principalement, que la structure chromomérique des chromosomes est apparente, et l'on peut supposer

(1) D'après DEMEREC: un gène serait une particule ultramicroscopique qui deviendrait visible au microscope lorsqu'elle serait très grossie par un revêtement de chromatine matricielle. Ces gènes seraient de l'ordre de grandeur des molécules organiques. Une de leurs propriétés serait de se reproduire aux dépens les uns des autres et les mutations seraient causées par des changements dans les atomes constituants. Comme on le voit, les gènes ne sont pas réellement du domaine de la Cytologie : ce sont encore, comme on l'a dit, d'une manière assez abstraite, les premiers anneaux d'une chaîne de causalités dont l'autre extrémité (les caractères adultes) est connue. Les découvertes récentes sur la nature des virus permettent d'autre part une comparaison intéressante entre les gènes et les nucléo-protéines-virus.



que chaque chromomère marquerait la position d'un gène ou d'un groupe de gènes, masqués et enveloppés par la substance chromatique du chromomère. On a pu calculer que, dans le genre *Lilium* par exemple, il y aurait environ 2.000 chromomères de tailles différentes, disposés en file, et réunis ensemble par le chromonéma, alors que le nombre des gènes distincts serait aussi de cet ordre de grandeur. L'exemple des chromosomes géants des glandes salivaires des Diptères apporte, comme nous l'avons vu, un appui à la conception des chromosomes comme supports des gènes.

Certains faits de génétique, observés à la suite des croisements, ont conduit d'autre part les généticiens à l'hypothèse ingénieuse du *crossing-over* (enjambement ou entrecroisement). Si les gènes demeuraient fixés sur le même chromosome, il serait impossible d'expliquer que deux caractères liés à un chromosome particulier puissent se trouver séparés : or c'est pourtant ce que l'on constate très souvent. En supposant que les chromosomes peuvent échanger des portions entre eux à la suite d'un entrecroisement, on obtient une explication satisfaisante de nombreuses particularités de la descendance des hybrides. L'entrecroisement a d'autant plus de chances d'aboutir à la séparation entre deux gènes portés sur un même chromosome que ceux-ci sont plus éloignés l'un de l'autre. Ainsi deux gènes très voisins seront liés presque constamment et il résulte de ce fait que la fréquence des disjonctions entre deux gènes permet de se faire une idée de leur place sur le chromosome. Cependant, lorsque deux gènes sont très éloignés, ils peuvent ne pas se disjoindre s'il y a double entrecroisement, ce qui vient perturber les résultats.

Pour certains organismes, particulièrement étudiés au moyen de milliers de croisement, on a pu localiser sur les chromosomes l'emplacement des gènes et établir ainsi une *carte des gènes*. Il en est ainsi pour la petite Mouche *Drosophile* dont les facilités d'élevage permettent des recherches génétiques sur une vaste échelle. Chez des plantes comme le Maïs, le *Lathyrus odoratus*, on a pu également préciser la position de nombreux facteurs sur les divers chromosomes.

Au point de vue strictement cytologique, c'est le phénomène de chiasmotypie, constaté au cours de la méiose, qui peut fournir, semble-t-il, la représentation matérielle du *crossing-over* des généticiens. En général la cytologie vérifie l'existence de l'entrecroisement dans les exemples où ce phénomène est postulé par les recherches de génétique.

## I. — L'ÉTUDE CYTOLOGIQUE OU LES CHROMOSOMES DANS LES HYBRIDES

L'étude cytologique des hybrides interspécifiques apporte des données très intéressantes sur les qualités des chromosomes qui entrent dans leur constitution. L'un des premiers exemples, qui a été le point de départ de recherches ultérieures très nombreuses, est l'étude faite par ROSENBERG



(1909) de l'hybride naturel entre deux *Drosera* différant par leur nombre chromosomique, le *Drosera longifolia* ( $2n = 40$ ) et le *Drosera rotundifolia* ( $2n = 20$ ). ROSENBERG observa l'hybride (*D. intermedia*), croissant parmi les parents, dans une tourbière près de Tromsø en Norvège. Cet hybride possède 30 chromosomes ( $2n = 30$ ). Au moment de la méiose, chez l'hybride, on constate qu'il se produit seulement 10 bivalents, tandis que 10 chromosomes restent à l'état d'univalents (fig. 155).

L'explication de ce comportement particulier à la méiose peut être la suivante : les 10 bivalents peuvent être formés par un même nombre de chromosomes de *longifolia* appariés (c'est un cas d'autosyndèse) ; ou bien ils peuvent être formés par l'association des chromosomes de *rotundifolia* avec un même nombre de chromosomes de *longifolia* (cas d'allosyndèse) ; dans le premier cas, les univalents sont tous des chromosomes de *rotundifolia* qui n'ont pas trouvé de partenaires ; dans le second cas, les chromosomes non appariés appartiennent au *D. longifolia*. La forme et la taille des chromosomes semblables chez l'une ou l'autre espèce, ne permet pas de décider entre ces deux interprétations. On se trouve d'ailleurs, dans cet exemple des *Drosera*, en présence d'un croisement entre une espèce tétraploïde (*D. longifolia*) et une espèce diploïde (*D. rotundifolia*), de sorte que l'autosyndèse peut être admise aussi bien que l'allosyndèse.

À l'anaphase de la division hétérotypique, les univalents se répartissent tout à fait au hasard vers l'un ou l'autre pôle.

La présence de chromosomes différents réunis dans l'hybride et leur

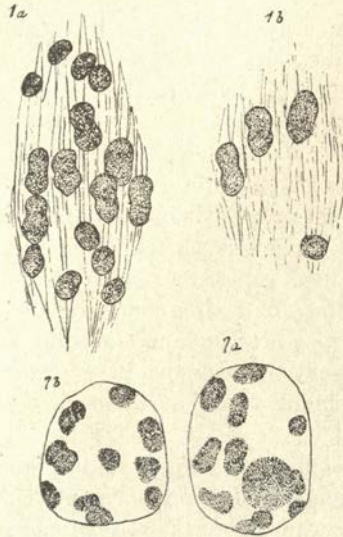


FIG. 155. — La méiose dans l'hybride *Drosera rotundifolia* × *D. longifolia* : 1 a et 1 b représentent les deux parties qui se complètent dans une même métaphase hétérotypique montrant 10 bivalents et 10 monovalents, × 3.000 ; 7 a et 7 b sont les deux parties d'une même diacynèse dans le noyau de la cellule-mère du sac embryonnaire montrant la même disposition chromosomique, × 1.000. (D'après ROSENBERG, 1904).

incompatibilité explique, dans bien des cas, la stérilité de ces plantes. La présence de chromosomes non appariés, demeurant à la méiose à l'état d'univalent, la disjonction irrégulière qui en résulte, entraînent un haut pourcentage d'avortement des cellules sexuelles. L'absence d'appariement des chromosomes à la méiose, comme on l'observe dans beaucoup d'hybrides, soit totale, soit partielle, est connue sous le nom d'asynndèse (fig. 156).

On peut dire que la réduction chromatique, dans les hybrides, correspond à toute une gamme de possibilités qui s'échelonnent entre l'asynndèse totale, l'autosyndèse ou l'allosyndèse et la combinaison de ces trois procédés. Le



nombre des chromosomes apportés respectivement par les parents, l'éloignement ou l'affinité de ces chromosomes entre eux, le caractère polyploïde de l'un ou l'autre des progéniteurs viennent combiner leurs effets. Enfin, l'hybridité est souvent une cause d'altération du déroulement normal de la méiose et de la réduction numérique des chromosomes, et elle a pour conséquence, assez souvent, la formation de grains de pollen réduits, surnuméraires ou avortés, la production de gamètes diploïdes et l'apogamie qui s'en suit.

Nous examinerons quelques exemples, choisis parmi beaucoup d'autres, des principaux types de la méiose dans les hybrides.

Lorsque les parents de l'hybride ont le même nombre de chromosomes,

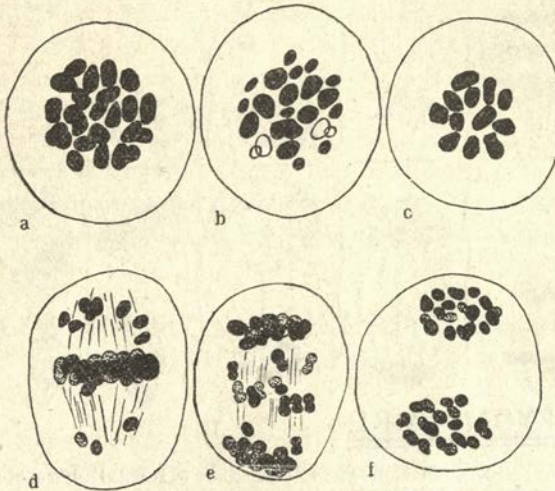


FIG. 156. — La méiose dans les cellules-mères du pollen de deux espèces de *Nicotiana* et de leur hybride : plaques équatoriales de la P. M. R. chez *N. rustica* (a) avec  $2n = 48$  ; chez *N. paniculata* (c) avec  $2n = 24$  ; chez l'hybride (b) avec 12 univalents et 12 bivalents ; d, e, f, métaphase, anaphase et télophase de l'hybride (D'après GOODSPEED et CLAUSEN).

il peut y avoir méiose normale si les chromosomes en présence sont susceptibles de s'apparier tous entre eux (allosyndèse totale). Ce phénomène peut se produire, même dans le cas où les génomes en présence sont nettement différents, comme dans le croisement intergénérique *Zea Mays* × *Euchlaena mexicana* ( $n = 10$  pour chacun des parents). Mais, d'ordinaire, l'asyndèse sera plus ou moins complète avec, comme conséquence, une perturbation plus ou moins prononcée du phénomène méiotique (1).

Lorsque les parents de l'hybride ont des nombres chromosomiques diffé-

(1) Nous avons laissé de côté, dans cette étude de la méiose dans les hybrides, le cas des hybrides dont les chromosomes diffèrent, non par leur nombre, mais par leur structure, à la suite de translocations ou d'inversions. Le cas de ces hybrides sera examiné plus loin (voir p. 378 et p. 380). Leur méiose se distingue par la formation d'anneaux, de cercles ou de ponts anaphasiques.



rents, il y aura souvent production d'un nombre de bivalents égal à la moitié du chiffre chromosomique le plus élevé ; ceux-ci étant accompagnés d'univalents correspondant au chiffre chromosomique le plus bas. C'est le type *Drosera*, déjà décrit, et la même distribution se présente dans le croisement de *Nicotiana rustica* ( $2n = 24$ ) avec *N. paniculata* ( $2n = 12$ ). L'hybride montre 12 bivalents et 12 univalents (GOODSPEED, CLAUSEN et CHIPMAN, 1926). De même, l'hybride entre deux *Crepis* à chiffres chromosomiques très éloignés, *C. setosa* ( $n = 4$ ) et *Crepis biennis* ( $n = 20$ ) montre 10 bivalents

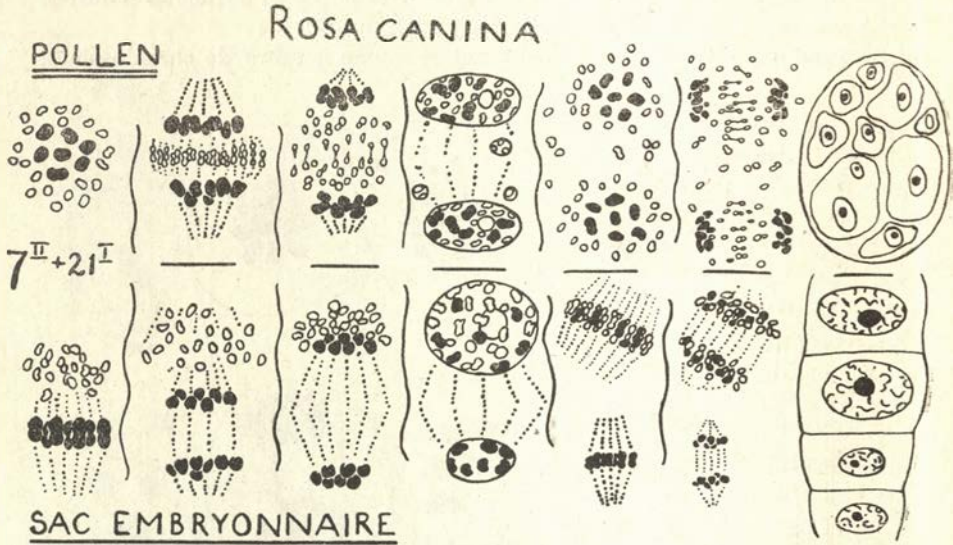


FIG. 157. — Les divisions réductrices dans la formation du pollen et du sac embryonnaire chez *Rosa canina* avec 7 bivalents (en noir) et 21 univalents (en clair). Les stades figurés sont, de la gauche à la droite : 1°, la métaphase I ; 2° et 3°, l'anaphase I ; 4°, l'intercénèse ; 5°, la métaphase II ; 6°, l'anaphase II ; 7°, les tétracytes. Au cours de la formation du pollen les univalents se scindent en deux à chaque division ; ils se répartissent irrégulièrement entre les pôles et ils sont en partie éliminés en formant de petits noyaux accessoires. Dans la formation du sac embryonnaire, les univalents se rassemblent sans se diviser au pôle supérieur, puis ils se bipartissent dans la division II. Le sac embryonnaire se développe à partir du noyau supérieur de la tétrade (D'après TAECKHOLM et DARLINGTON).

et 4 univalents. Dans ce dernier cas il s'agit certainement d'autosyndèse qui s'explique par le caractère polyploïde du *Crepis biennis*.

Les univalents peuvent avoir un sort variable, suivant qu'ils demeurent indivis ou non au cours de la première mitose. Dans le premier cas ils peuvent être répartis au hasard et irrégulièrement entre les noyaux-fils à la mitose I et se diviser ensuite normalement à la mitose II (croisement *Nicotiana rustica* × *paniculata*), ou bien les univalents peuvent se diviser à la première mitose seulement et se répartir au hasard entre les pôles de la deuxième mitose (*Triticum*). On connaît aussi des plantes (*Crepis*, *Viola*, *Rosa*) chez lesquelles les univalents subissent une séparation à chaque anaphase des di-



visions réductrices (fig. 157), ce qui a pour résultat d'attribuer des chromosomes supplémentaires aux tétracytes. Le retard des univalents sur les bivalents à l'anaphase est cause bien souvent d'ailleurs qu'ils ne prennent pas part à la reconstitution télophasique et qu'ils sont souvent éliminés ; d'autres fois ils entrent dans la constitution de noyaux réduits, diminués et avortés, et ils peuvent se trouver engagés dans des grains de pollen incomplets et abortifs surajoutés à une tétrade normale.

L'incertitude où l'on demeure assez souvent au sujet du mode d'association des chromosomes dans les hybrides, tient à l'impossibilité parfois de distinguer l'origine des chromosomes par leurs caractères morphologiques. C'est le cas des *Drosera*, des *Nicotiana*. Cependant lorsque, comme dans les *Crepis*, les chromosomes sont suffisamment distincts, ils peuvent être reconnus dans les cellules de l'hybride. On constate alors parfois, comme l'a montré NAWASCHIN (1927, 1933-34), que certaines particularités des chromosomes peuvent disparaître à la suite du croisement. Ainsi dans l'hybride *Crepis tectorum* ( $n = 4$ )  $\times$  *C. capillaris* ( $n = 3$ ) le satellite de l'un des chromosomes de *C. tectorum* n'est plus reconnaissable. La morphologie des chromosomes peut donc se trouver modifiée dans une certaine mesure sous l'influence du cytoplasma, sans que l'on doive pour cela supposer une altération de la constitution génique (phénomène d'*amphiplastie*, NAWASCHIN, 1927).

## II. — LES MUTATIONS CHROMOSOMIQUES : LA POLYPLOÏDIE (1)

L'étude des chromosomes dans les divisions somatiques nous a montré l'existence d'une variation dont les causes ne sont pas toujours connues et qui conduit à une multiplication du nombre chromosomique propre à l'espèce. Lorsque ce phénomène a lieu régulièrement et affecte les cellules reproductrices, il y a production de plantes nouvelles caractérisées par un chiffre chromosomique qui est un multiple du chiffre normal. D'autre part certaines variations peuvent au contraire comporter une diminution de moitié du nombre diploïde, ce qui entraîne l'existence de sporophytes anormaux haploïdes. Enfin, certaines mutations sont caractérisées par une altération du chiffre chromosomique dont la formule normale  $2n$  est modifiée et devient par exemple  $2n + 1$  ou encore  $2n + \epsilon$  ( $\epsilon$  désignant un fragment chromosomique au lieu d'un chromosome entier. D'une manière générale les variations du chiffre chromosomique diploïde normal sont désignées sous le nom d'*hétéroploïdie* (WINKLER, 1916). Parmi les hétéroploïdes on distinguera les *euploïdes*, ou polyploïdes réguliers, dont le caryotype est un multiple du chiffre normal et les *aneuploïdes*, dont le caryotype est irrégulier par adjonction ou suppression de quelques unités ou fragments chromosomiques (fig. 158).

(1) La polyploïdie manque généralement chez les Animaux. Les exceptions sont surtout présentées par les groupes hermaphrodites.



## a) L'euploïdie. Haploïdie et hémiploïdie. Définitions.

Dans les diploïdes, l'assortiment chromosomique correspond à la duplication d'un même stock haploïde  $n$  (ou monoploïde). Ceux qui, parmi les

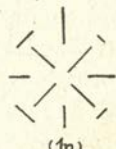













Types équilibrés	Types non équilibrés				
Haploïde  (1n)	Haploïdes modifiés				
Diploïde  (2n)	Diploïdes modifiés				
	 (2n-1) ↙	 (2n+1) ↗	 (2n+2) ↗	 (2n+1+1) ↗	
Triploïde  (3n)	Triploïdes modifiés				
	 (3n-1) ↙	 (3n+1) ↗			
Tétraploïde  (4n)	Tétraploïdes modifiés				
	 (4n-1) ↙	 (4n+1) ↗	 (4n+2) ↗	 (4n+1+1) ↗	

Fig. 158. — Tableau représentant d'une manière schématique les principaux types chromosomiques rencontrés chez les *Datura* (D'après BLAKESLEE et BELLING, 1924). (On notera la distinction entre les types équilibrés « balanced » et non-équilibrés « unbalanced »). (La configuration adoptée pour grouper les chromosomes est purement artificielle).

polyploïdes ( $3n$ ,  $4n$ ,  $8n$ , etc.) sont constitués par la répétition d'un même stock haploïde sont appelés des *autopolyploïdes*. D'autres polyploïdes cependant sont moins simples et leur constitution est disparate, car ils peuvent résulter de la réunion, dans un même noyau, de stocks haploïdes différents.



Leur origine peut être présumée due à une hybridation proche ou lointaine. On les appelle des *allopolyploïdes*.

Des exposés d'ensemble sur la polyploïdie ont été publiés par TISCHLER (1915), WINKLER (1916), R. R. GATES (1924) et plus récemment par TISCHLER (1935, 1942), A. TÉTRY (1940), STEBBINS (1940), LINDSTRÖM (1936), DOBZHANSKY (1937), J. ROSTAND (1941).

Un premier exemple d'hétéroploïdie, qui représente le degré inférieur de cette sorte de mutation, nous est offert par certaines plantes dont l'assortiment chromosomique est le plus simple possible. Certains sporophytes peuvent se développer en effet en ayant dans tous leurs noyaux le chiffre haploïde de chromosomes ( $n$ ). Cette circonstance, qui est relativement rare, s'explique par le développement d'un œuf non fécondé, c'est-à-dire, par la parthénogénèse générative, laquelle est très généralement femelle. Cependant DARLINGTON (1932) a signalé l'obtention de mutants haploïdes comme conséquence de la parthénogénèse générative mâle (*androgénèse*). Plus récemment GERASSIMOVA (1936) a obtenu expérimentalement une plante haploïde dérivant sans doute d'un noyau du pollen chez un *Crepis*.

C'est à BLAKESLEE et à ses collaborateurs (1922) que l'on doit l'obtention expérimentale de la première plante à fleur haploïde, chez le *Datura*. Des sporophytes haploïdes ont été obtenus ensuite dans de nombreux genres comme les *Epilobium*, les *Crepis*, les *Nicotiana*, les *Solanum*, les *Triticum*,

les *Enothera*. Par suite de leur constitution ce sont des plantes hautement stériles, puisque, si ce sont de vrais haplontes, leur structure chromosomique s'oppose à l'existence d'une méiose normale (1). Il ne peut y avoir production chez ces êtres de spores viables, que si, exceptionnellement, dans la méiose, tous les chromosomes se groupent à l'un des pôles et reconstituent un noyau à  $n$  chromosomes. Ces faits montrent que, jusqu'à présent, une plante ayant moins de chromosomes que le chiffre haploïde n'est pas viable (2).

(1) Cependant on a constaté parfois l'appariement, à la prophase de la méiose, de segments d'un même chromosome à la suite de la formation d'une boucle, ou bien encore un appariement irrégulier ou partiel (fig. 159).

(2) Le cas des hémiploïdes obtenus par WETTSTEIN semble contredire cette affir-

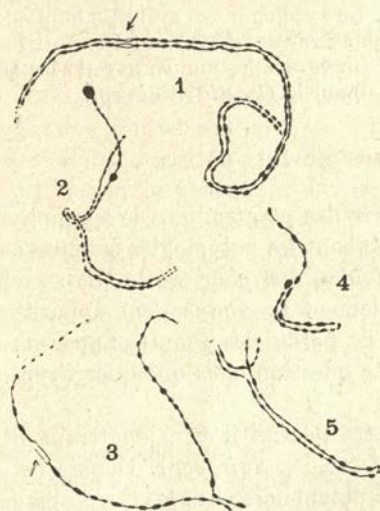


FIG. 159. — L'appariement pachyténique chez des *Nicotiana tabacum* haploïdes : 1, l'appariement semble se faire entre homologues seulement à droite de la région d'insertion (flèche) ; 2, les chromomères ne sont pas régulièrement opposés les uns aux autres ; 3, l'appariement n'intéresse qu'une très courte région des filaments ; 4, 5, autres anomalies de l'appariement (D'après LAMMERTS, 1934).



Les plantes haploïdes ont parfois, exceptionnellement, une certaine fertilité et leur méiose peut être plus ou moins normale par suite de la formation de bivalents. Il s'agit sans doute alors de *pseudochaplontes* dont les stocks chromosomiques renferment en réalité des chromosomes homologues, et les espèces dont ils proviennent peuvent être présumées polyploïdes. L'étude des haplontes peut donc servir à rectifier un nombre de base, surtout lorsque ce nombre de base est représenté par un chiffre pair. Lorsqu'une plante haploïde présente un certain degré de fertilité il devient possible d'en obtenir une descendance par autofécondation ; les diplontes ainsi réalisés, par doublement d'un haplonte, seront, en principe, des homozygotes parfaits : c'est ce qu'ont obtenus par exemple LINDSTRÖM et KOOS (1931) chez la Tomate. La cytologie des mutants haploïdes a été particulièrement étudiée récemment par STRAUB (1941) sur les Epilobes, par MÜNTZING (1937) et par LEVAN (1943) sur le Seigle, par ERNST (1940) sur l'*Antirrhinum majus*, par HAKANSSON (1940) sur le *Godetia Whitneyi*.

#### 1. — ORGANISMES INFÉRIEURS ET BRYOPHYTES.

Il est beaucoup plus fréquent d'observer des plantes dont le sporophyte compte  $3x$ ,  $4x$ ,  $5x$ ,  $6x$  chromosomes : ce sont les polyploïdes connus sous le nom de *triploïdes*, *tétraploïdes*, *pentaploïdes*, *hexaploïdes*, etc. Ils se rencontrent dans la nature et l'on sait également provoquer leur apparition par voie expérimentale (1), mais avant de parler des Plantes Supérieures nous résumerons ce que l'on sait sur cette question chez quelques Cryptogames.

L'obtention de cellules polyploïdes a été décrite il y a longtemps par GERASSIMOW (1902) dans ses expériences sur les *Spirogyra*. Depuis cette époque il est peu question, semble-t-il, de polyploïdie chez les Cryptogames cellulaires. Cependant DREW (1939) a signalé l'existence, chez le *Plumaria elegans*, de plantes triploïdes formant des spores triploïdes (*parasporanges* ou *paraspores*). Récemment, l'action de la colchicine a permis de « polyploïdiser » certaines Algues (voir chap. V, p. 203) et aussi des Amibes (COMANDON J. et P. DE FOMBRUNE, 1942) et, chez les Paramécies, il a été signalé diverses races ayant des *micronucleus* différents par la taille et le nombre de leurs chromosomes (TZE TUAN CHEN, 1940).

Chez les Bryophytes les expériences de bouturage du sporophyte jeune dues à E. et EM. MARCHAL (1911), biologistes belges, poursuivies ensuite par Fr. V. WETTSTEIN et d'autres auteurs, ont conduit à l'obtention de gamétophytes diploïdes et de sporophytes (sporogones) tétraploïdes. La

mation. Ce savant a, en effet, signalé l'existence chez une Mousse, le *Physcomitrium piriforme*, de deux races, possédant la moitié du nombre haploïde normal du gamétophyte ( $n = 36$ ). L'existence de deux races différentes, avec 18 chromosomes dans le gamétophyte, montre que le stock haploïde normal de *P. piriforme* est constitué par deux génomes différents. On pourrait tout aussi bien dire que cet ensemble chromosomique est diploïde, ou plutôt dihaploïde, et les hémiploïdes ne seraient plus en réalité que des haplontes. Le cas du *Physcomitrium* est donc très exceptionnel et, à ce titre, il ne fait que confirmer la règle énoncée plus haut. Dans un travail plus récent d'ailleurs, WETTSTEIN (1938) admet que la forme sauvage du *Physcomitrium piriforme* doit être considérée comme polyploïde.

(1) Les plantes polyploïdes présentent un chiffre chromosomique qui est un multiple d'un certain nombre plus simple qu'on appelle le *nombre de base*. Par convention il est désigné ici par la lettre  $x$  ; l'emploi de la lettre  $b$  a encore été proposé (R. GATES, 1935). Ainsi une plante dont les noyaux du sporophyte (à  $2n$ ) renferment  $8x$  chromosomes est octoploïde.



nouvelle race obtenue est équilibrée et elle se reproduit normalement. La duplication du nombre chromosomique se traduit toutefois par des modifications de la taille d'ensemble et de la grosseur des cellules qui sont augmentées dans les tétraploïdes. En bouturant le sporogone tétraploïde on obtient un protonéma puis un gamétophyte tétraploïde, lequel est stérile. En fécondant une oosphère diploïde par un gamète mâle haploïde on peut obtenir une plante feuillée triploïde.

Les savants belges ont obtenu des formes hétéroploïdes chez le *Mnium hornum* et le *Bryum capillare* ( $n = 10$ ), l'*Amblystegium serpens* ( $n = 12$ ). FR. VON WETTSTEIN a obtenu des *Funaria hygrometrica* avec 56 chromosomes ( $4n$ ). Dans cette voie on est même allé jusqu'à des formes 16-ploïdes.

Une méthode différente pour provoquer la polyploïdie consiste à centrifuger des protonémas ou à les traiter par l'éther ou le chloroforme. WETTSTEIN a obtenu, par ces procédés, chez le *Funaria hygrometrica* et le *Bryum caespiticium*, la formation de cellules diploïdes à partir desquelles se sont développés des gamétophytes à  $2n$  chromosomes. Par croisement, des sporophytes triploïdes ou tétraploïdes peuvent en résulter. Dans la constitution des polyploïdes dérivant de cette deuxième méthode, n'entrent que des multiples d'un même stock haploïde, tandis qu'avec la première méthode il s'en trouve réunis plusieurs différents puisque le point de départ est un sporophyte à  $2n$ .

Bien que les Hépatiques se soient montrées moins favorables que les Mousses à ces transformations du génome, on peut citer la production occasionnelle par les *Sphaerocarpus* de spores groupées par deux (dyades) au lieu de tétrades. Ces spores, non réduites, produisent des gamétophytes diploïdes portant des organes des deux sexes (LORBEER, 1927, 1930, 1934). Chez l'*Anthoceros laevis* LANG (1901) a déterminé expérimentalement la production d'un gamétophyte aposporique à la suite d'un traumatisme du sporophyte. BURGEFF (1930-1937) a décrit des races polyploïdes de *Marchantia*.

La polyploïdie expérimentalement provoquée chez les Mousses et les Hépatiques est surtout intéressante dans ses rapports avec les changements de la sexualité chez les espèces dioïques. Elle constitue un ensemble de faits démonstratifs en faveur du rôle de certains chromosomes dans la détermination du sexe (voir chap. XI).

## 2. — PTÉRIDOPHYTES.

Chez les Fougères, où l'aposporie et l'apogamie sont des phénomènes fréquents, des changements ont pu également être observés dans le nombre chromosomique normal, soit du gamétophyte, soit du sporophyte. Mais certaines difficultés cytologiques dues, en particulier, au grand nombre des chromosomes, retardent encore nos connaissances sur la polyploïdie chez les Filicinées. Déjà, anciennement, FARMER et DIGBY (1907), avaient montré qu'on pouvait obtenir, chez l'*Athyrium Filix-femina*, des gamétophytes diploïdes développés par aposporie. Ces prothalles étant apogames ou par-



thénogénétiques, on a, dans cette Fougère, l'exemple d'une plante dont le sporophyte et le gamétophyte ont le même nombre de chromosomes.

Les travaux plus récents de HEILBRONN (1928), MANTON (1932), MISS LAWTON (1932-1936) ont montré la possibilité, chez diverses Fougères, d'obtenir des gamétophytes et des sporophytes polyploïdes. Chez le *Polypodium aureum*, l'*Aspidium marginale*, le *Woodwardia virginica*, l'*Osmunda regalis*, ces auteurs ont obtenu des gamétophytes diploïdes aposporiques, puis des sporophytes tétraploïdes. Ceux-ci, enfin, ont donné des gamétophytes à  $4n$  chromosomes. En croisant des prothalles à  $n$  et à  $2n$  chromosomes on a obtenu des sporophytes triploïdes.

La polyploïdie, chez les Fougères, peut déterminer comme chez les Mousses, des modifications dans la taille des cellules en rapport avec l'accroissement du nombre des chromosomes. Quant aux prothalles diploïdes, leur étude a montré qu'ils étaient normaux dans leur ensemble et qu'ils pouvaient porter des organes sexuels bien constitués. A mesure cependant que le degré de polyploïdie augmente, il est plus difficile d'obtenir un gamétophyte à partir du sporophyte; tandis que cette génération sporophytique est au contraire favorisée et tend à se former spontanément par transformation d'un prothalle à nombre de chromosomes multiplié. L'apogamie tend ainsi à devenir la règle chez un prothalle tétraploïde et les organes sexuels perdent leur fonction. Il a même été observé par LAWTON, chez le *Dryopteris marginalis*, que des gamétophytes provenant de la régénération de sporophytes diploïdes pouvaient anormalement être porteurs de sporanges.

D'une manière générale cependant on peut affirmer, et c'est là un point intéressant, que la duplication du génome ne transforme pas un gamétophyte en sporophyte. L'existence des deux générations n'est donc pas uniquement fonction du chiffre chromosomique. Elle correspond à une condition de vie qui a sa réalité en soi en dehors de l'alternance des phases nucléaires.

### 3. — PHANÉROGAMES.

#### Les mutants polyploïdes : la tétraploïdie.

Chez les Plantes Supérieures, la polyploïdie naturelle ou provoquée a fait l'objet d'un nombre considérable de recherches depuis la découverte des premiers exemples de tétraploïdie comme celui de l'*Oenothera gigas*. Cette plante, observée par DE VRIES en 1886 dans un peuplement d'*O. Lamarckiana*, fut décrite par le savant hollandais comme une mutation. Elle se distingue par sa taille un peu plus grande que celle de l'espèce type et surtout par le gigantisme marqué de toutes les parties de l'appareil végétatif; les cellules sont plus grandes également que dans l'*Oenothera* de Lamarck. Les recherches cytologiques ultérieures (MISS LUTZ, 1907; R. GATES, 1908) ont montré qu'il s'agissait d'une plante tétraploïde possédant 23 chromosomes ( $4n$ ) au lieu de 14 ( $2n$ ) présents dans les cellules somatiques d'*O. Lamarckiana*. Une preuve encore plus directe a été fournie récemment par TH. J. STOMPS (1941) qui a obtenu expérimentalement l'*O. gigas* de DE



VRIES en traitant par la colchicine l'œ. *Lamarckiana*. La tétraploïdie a été ensuite rencontré maintes fois, entre autres chez *Primula sinensis* (GREGORY, 1914), *Datura Stramonium* (BLAKESLEE, 1923), *Campanula persicifolia* (GAIRDNER, 1926), *Solanum nigrum* (JÖRGENSEN, 1928). Il s'agit, dans ces exemples, de tétraploïdes sans hybridation, ou *autotétraploïdes*, lesquels sont relativement fréquents parmi les plantes cultivées. L'un des tétraploïdes le plus anciennement connu serait une forme géante de la Campanule à feuille de pêcher qui a été décrite et figurée en 1795, puis a disparu. On a retrouvé depuis une forme analogue dont la nature didiploïde a été démontrée (1).

Il ne suffit pas de connaître le nombre de chromosomes d'une plante donnée et de constater que ce nombre est le double de celui d'une race ou d'une espèce voisine pour conclure à son caractère tétraploïde. L'analyse cytologique est nécessaire. En général, dans la méiose d'un tétraploïde sans croisement, on observera des groupes de quatre chromosomes au lieu des bivalents habituels d'un diploïde; cependant il n'est pas possible de donner une règle fixe au sujet des associations chromosomiques réalisées à la prophase hétérotypique, car tantôt il se produit  $n$  quadrivalents, tantôt un mélange de quadrivalents et de bivalents; enfin il peut arriver que les chromosomes se groupent en  $2n$  bivalents; il n'est pas rare non plus d'observer des groupes trisomes dans la méiose de ces tétraploïdes montrant que parfois le mécanisme de ces mitoses se trouve déséquilibré. Les tétraploïdes peuvent donc montrer une fertilité diminuée.

#### L'amphidiploïdie.

Les exemples précédents rentrent dans la catégorie de la tétraploïdie sans croisement ou tétraploïdie par doublement. Plus intéressants encore sont les faits connus d'*allotétraploïdie* ou tétraploïdie par addition (tétraploïdie à la suite de croisement ou d'hybridation). La formule des premiers est (AAAA) (BBBB); celle des seconds peut être (AAaa) (BBbb). Ce sont des tétraploïdes hétérozygotes (ou *amphidiploïdes*). L'existence de ces hybrides « redoublés » prophétisée par WINGE en 1917, a été démontrée pour la première fois par CLAUSEN et GOODSPEED (1925) sur les *Nicotiana*.

Les tétraploïdes d'addition sont souvent très fertiles et ils se comportent alors comme de bonnes espèces (2). Ainsi une Primevère obtenue à Kew, la *Primula Kewensis* résulte du croisement entre *P. floribunda* et *P. verticillata*, chacune de ces plantes ayant  $2n = 18$  chromosomes. L'hybride obtenu est stérile et diploïde comme les parents (3), mais on a obtenu des

(1) Un cas extrême de tétraploïde cité par LINDSTRÖM (1936) est celui d'une forme de Tomate obtenue à partir d'une plante haploïde dont on provoque à deux reprises le doublement. L'ensemble des chromosomes de cette plante est formé de quatre génomes identiques.

(2) Nous envisagerons ici précisément les exemples d'amphidiploïdes les plus intéressants par leur fertilité. Il ne faut pas oublier cependant qu'une bonne partie d'entre eux ont une fertilité réduite, surtout lorsqu'ils sont des produits artificiels. M. NAWASCHIN (1933) note que les hybrides amphidiploïdes de *Crepis* sont largement stériles, bien qu'ils renferment un stock diploïde complet de chacun des parents. Les amphidiploïdes obtenus chez les céréales sont aussi caractérisés par l'irrégularité de leur méiose.

(3) Ce qui est curieux c'est que le *P. Kewensis* diploïde est stérile bien que ses chromosomes s'apparient presque tous normalement.



rejets tétraploïdes ( $4n = 36$ ) constituant une espèce nouvelle stable et fertile. Son assortiment chromosomique étant constitué de  $2n$  chromosomes de *P. verticillata* associés à  $2n$  chromosomes de *P. floribunda*, la méiose est normale et au synapsis il se forme non des groupes de 4, mais des bivalents par suite de l'association des *verticillata* aux *verticillata* et des *floribunda* aux *floribunda*. Il y a appariement régulier des chromosomes homologues

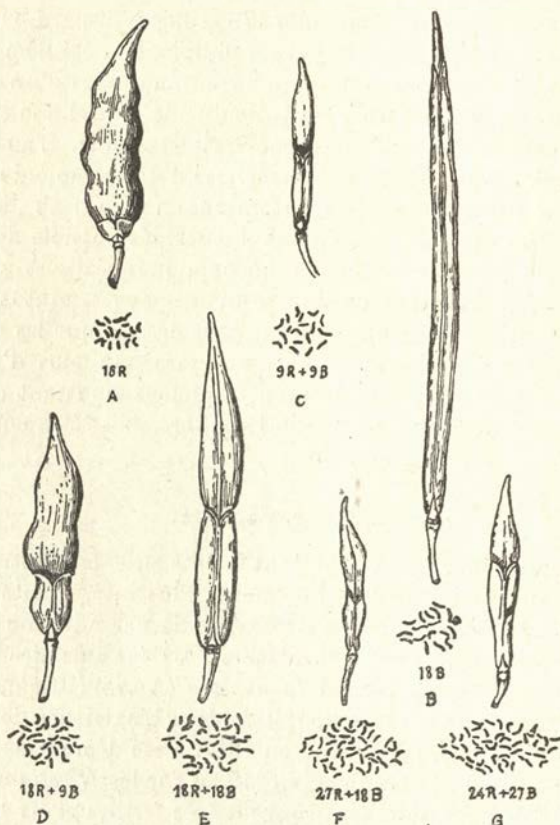


Fig. 160. — Les siliques et les stocks chromosomiques représentés côte à côte dans le radis (A), dans le chou (B) et dans les divers hybrides obtenus entre eux ; les formules indiquent comment sont combinés entre eux, dans les hybrides, les génomes des deux parents : C, hybride diploïde ; D, triploïde ; E, tétraploïde ; F, pentaploïde ; G, hypohexaploïde ; E, représente l'amphidiploïde fertile (D'après KARPECHENKO, tiré de DOBZANSKY).

ou autosyndèse. Les *Primula Kewensis* sont nettement différentes de la plante-mère diploïde dont elles se distinguent par la taille presque doublée, par leur haute fertilité et par la constance de leurs caractères dans les générations successives (MISS DIGBY, 1912 ; NEWTON et PELLEW, 1929).

Le croisement entre Chou et Radis fournit également l'exemple d'un tétraploïde d'addition. Ce croisement réussit en prenant le Radis comme



mâle, tandis que l'essai inverse ne donne aucun résultat. Cet hybride, déjà obtenu anciennement et pour la première fois par SAGERET en 1826, se montre vivace et luxuriant (*heterosis*), mais il est complètement stérile. Cependant, plus récemment, un savant russe, KARPECHENKO, l'ayant produit de nouveau (1927, 1928, 1929) a élevé ces hybrides en grand et les a étudiés très complètement (fig. 160). Il a obtenu accidentellement sur certains rameaux des graines fertiles qui, par semis, ont fourni une plante féconde et stable dont toutes les cellules ont 36 chromosomes ( $4n$ ). La fertilité et la stabilité s'expliquent ici encore par la présence en double exemplaire des garnitures chromosomiques de chacun des parents. Le même hybride, ou un type très voisin, a été obtenu et étudié à Cambridge (RICHARIA, 1937). D'autres ont été obtenus à la villa Thuret par SIMONET et CHOPINET (1942) en croisant des *Raphanus niger* et des *Brassica oleracea* tétraploïdes.

D'autres exemples du même phénomène sont les *Nicotiana tabacum* à 48 chromosomes, issus du croisement entre deux *Nicotiana* à 24 chromosomes, ( $2n$ ), l'*Aesculus carnea*, tétraploïde issu du croisement entre *Ae. pavia* et *Ae. Hippocastanum*.

L'*Aesculus carnea*, connu depuis une centaine d'années, est suppose-t-on un hybride entre l'*Ae. Hippocastanum* d'Europe et l'*Ae. Pavia* de l'Amérique du Nord. Il a des caractères intermédiaires entre les parents présumés. D'après les figures données par SKVOSTEDT (1929), les chromosomes d'*Ae. Hippocastanum* ( $2n = 40$ ) et d'*Ae. Pavia* ( $2n = 40$ ) diffèrent nettement par la taille et cette différence se retrouverait dans les cellules de l'*Ae. carnea*, ce qui démontrerait le caractère hybride de ce dernier. Sans infirmer ce dernier point, UPCOTT (1936) fait remarquer qu'il n'est pas possible de distinguer dans les mitoses somatiques aussi bien que méiotiques de l'*Ae. carnea*, les chromosomes provenant des parents présumés. L'association secondaire des chromosomes à la méiose (métaphase) et la présence occasionnelle d'un quadrivalent montrent que les parents sont tétraploïdes. L'hybride doit être considéré comme octoploïde. L'*Aesculus plantierensis* ( $2n = 60$ ) est un hexaploïde provenant du *back-cross* (croisement de retour) entre *Ae. carnea* et *Ae. Hippocastanum*. On voit donc que l'origine hybride d'une plante ne peut être affirmée cytologiquement que si les chromosomes des deux espèces du croisement peuvent être reconnus dans les cellules de l'hybride, ce qui est relativement rare.

Le *Nicotiana digluta* obtenu par CLAUSEN et GOODSPEED en 1925 à partir d'un croisement entre *N. tabacum* ( $n = 24$ ) et *N. glutinosa* ( $n = 12$ ), est fertile et constant; il possède 36 paires de chromosomes formées probablement de 24 paires de *N. tabacum* associées à 12 paires de *N. glutinosa*. Il y a eu redoublement de chacun des génomes des parents.

Plus récemment un Japonais, U (1935), aurait obtenu le *Brassica Napus* à partir du croisement de *B. oleracea* et de *B. Rapa*, si l'on en croit TISCHLER (1942), lequel cite encore les travaux de RYBIN (1936), à qui l'on doit l'obtention du prunier cultivé par croisement de *P. spinosa* et de *P. divaricata*, et la production du *Nicotiana rustica* par EGHIS (1940), autre savant russe, en croisant et



« polyploïdisant » deux espèces sauvages de *Nicotiana*. DE CUGNAC cite le *Festuca loliacea* Huds. comme un amphidiploïde, réalisé de synthèse, par croisement de *Festuca pratensis* Huds. avec *Lolium perenne* L.

La production d'hybrides constants et fertiles par amphidiploïdie a pu avoir lieu dans les conditions naturelles et certaines bonnes espèces linnéennes sont connues aujourd'hui comme étant des tétraploïdes d'addition. Le *Brassica Napus* L. ( $n = 19$ ) serait, d'après U et NAGAHARU (1935), un amphidiploïde avec deux génomes de *B. campestris* L. ( $n = 10$ ) et deux génomes de *B. oleracea* L. ( $n = 9$ ). La démonstration a pu en être donnée par l'analyse cytologique confirmée par la production expérimentale au moyen d'un croisement *B. campestris*  $\times$  *B. oleracea*. Une autre espèce linnéenne anciennement connue, le *Galeopsis tetrahit* ( $n = 16$ ), a pu être reconstituée par MÜNTZING (1930) en croisant les deux espèces diploïdes ( $n = 8$ ), *G. pubescens* et *G. speciosa*. C'est le premier exemple d'une espèce linnéenne qui a pu être obtenue de synthèse. Un deuxième exemple serait celui du *Salix cinerea* synthétisé par H. NILSSON (1931) au moyen de *S. viminalis* et de *S. caprea*. Le *Spartina Townsendii* est une Graminée habitant les estuaires et le littoral du nord de l'Europe. Son apparition est relativement récente et là où elle s'est développée, elle a éliminé ses compétiteurs par sa grande puissance de multiplication végétative. Or le nombre de ses chromosomes (126) et ses caractères morphologiques font penser (HUSKINS, 1931) qu'il s'agit d'un amphidiploïde né du croisement entre deux autres *Spartina*: le *S. stricta* européen à 56 chromosomes et le *S. alterniflora*, espèce introduite d'origine américaine à 70 chromosomes (1).

Des tétraploïdes d'addition ont encore été décrits chez les Iris par SIMONET (1934) et par ANDERSON (1936). Le *Narcissus dubius* Gouan, analysé par A. FERNANDES (1937), paraît être une espèce engendrée par hybridation entre une forme diploïde de *N. Tazetta* et une forme tétraploïde de *N. juncifolius*, suivie de duplication chromosomique. Si l'on désigne par J et par T les génomes respectifs de ces deux espèces, on voit que la constitution chromosomique de *N. dubius* serait JJJJTT. Au lieu d'une espèce didiploïde, nous avons une espèce ditétraploïde, ou hybride stable différant par conséquent par son origine des amphidiploïdes ordinaires. FARDY et HITIER (1945), dans un Mémoire récent bien illustré, signalent l'obtention d'hybrides redoublés de *Nicotiana* associant les génomes de trois espèces différentes (triples diploïdes).

On voit l'importance des amphidiploïdes pour expliquer la formation de certaines espèces dans les conditions naturelles. Ce procédé permet également de comprendre la genèse de certains hybrides constants et fertiles.

(1) Sans réfuter complètement l'origine hybride de *S. Townsendii*, A. CHEVALIER (1933) estime que de nouvelles recherches sont nécessaires. En effet cette plante est extrêmement voisine « de l'un des nombreux phénotypes du groupe *S. alterniflora-glabra-pilosa* représenté par tant de formes spontanées sur le littoral atlantique de l'Amérique du Nord ». Le *S. Townsendii*, dont la première apparition en France avait été signalée par CORBIÈRE en 1906 le long du canal de Carentan, est très abondant aujourd'hui dans la baie du Mont Saint-Michel. Il présente toujours des caractères extrêmement homogènes et se comporte comme s'il était un homozygote.



Cependant, même lorsqu'ils ont été obtenus par voie expérimentale, le mécanisme précis de leur origine n'est pas toujours connu. Il peut y avoir d'ailleurs plusieurs voies conduisant à ces formes de doublement. Le *Raphano-brassica* de KARPECHENKO proviendrait de la fusion de gamètes non réduits ainsi que l'*Aegiloliticum*, amphidiploïde obtenu par croisement des genres *Aegilops* et *Triticum* (TSCHERMAK et BLEIER, 1926 ; KIHARA et KATAYAMA, 1930 ; PERCIVAL, 1930). Beaucoup d'autres auraient également cette origine, tandis que le *Nicotiana digluta*, le *Solanum nigrumluteum* (JÖRGENSEN, 1928), le *Primula Kewensis*, résulteraient d'un doublement somatique de la F<sup>1</sup> et que l'*Iris autosyndetica* de SIMONET provient d'une hybridation entre deux Iris tétraploïdes.

#### Obtention expérimentale des polyplloïdes.

L'obtention de mutants tétraploïdes par voie expérimentale est devenue, depuis quelques années, une pratique courante dans les laboratoires spécialisés. Or les procédés qui peuvent concourir à ce résultat sont variés.

D'une manière générale la production d'un changement dans le nombre des chromosomes d'un noyau est due à une mitose ou à une méiose anormale. C'est ainsi qu'on a observé des grains de pollen géants à  $2n$  chromosomes (nombre doublé). La fusion végétative entre deux cellules somatiques voisines, comme on en connaît quelques exemples, conduit également au doublement du nombre chromosomique normal. C'est là, semble-t-il, un phénomène rare, qu'on a signalé par exemple chez certaines Fougères comme le *Lastraea pseudo-mas* var. *polydactyla*, où il amène la formation d'un sporophyte apogame à  $2n$  chromosomes.

Des mitoses ou des méioses anormales peuvent être provoquées par de nombreux facteurs parmi lesquels les plus efficaces sont une brusque élévation ou abaissement de température (1), ou encore une irradiation convenable par certains rayons comme les rayons X. Une méthode très souvent employée pour obtenir le doublement du nombre des chromosomes est la décapitation : la régénération obtenue aux dépens du cal de cicatrisation donne naissance, très souvent, à une certaine proportion de rejets tétraploïdes. Ce procédé est particulièrement efficace chez les Solanées, comme la tomate (JÖRGENSEN, 1928 ; LINDSTRÖM, 1936).

Parmi les agents chimiques, le chloral (NEMEC, 1903-1910) a été l'un des premiers employés. Plus récemment, le rôle de la colchicine pour induire la polyplloïdie chez les *Datura* a été démontré par BLAKESLEE (1937) et l'emploi de cette substance, étant très efficace, s'est généralisé depuis.

De nombreux chercheurs ont soumis des plantes variées à l'action de la colchicine et dans un grand nombre de cas avec succès. On a précisé égale-

(1) Comme exemple de polyplloïdie provoquée par une élévation de température, on peut citer le cas du Maïs où des tétraploïdes et des octoploïdes ont été obtenus en soumettant les épis à une température élevée à l'époque des premières divisions de l'œuf (RANDOLPH, 1932). Des résultats de même sorte ont été obtenus chez les *Capsicum*, les Tabacs (KOSTOFF, 1939). Dans les conditions naturelles l'action des « chocs » de température paraît être un des facteurs les plus efficaces pour déterminer des variations chromosomiques (voir aussi chap. IX, p. 337).



ment le mode d'action cytologique de cette substance. La colchicine peut être employée en solution de 0,2 à 0,8 p. 100 qu'on pulvérise sur les points de végétation, les méristèmes, ou qu'on fait agir sur les graines. BLAKESLEE (1937) a obtenu les premières mutations tétraploïdes par emploi de la colchicine sur des *Datura* (fig. 161). Cet alcaloïde agissant sur les méristèmes y provoque la formation abondante de branches dans lesquelles le nombre de chromosomes est doublé. SIMONET et divers collaborateurs (1938) ont également provoqué, sur les *Pétunia*, des mutations tétraploïdes après traitement à la colchicine et ils ont obtenu des descendants de ces plantes mutées qui se distinguaient par leur végétation retardée, la texture charnue de leur feuillage, le pollen plus volumineux. Chez le Lin cultivé, SIMONET, CHOP-

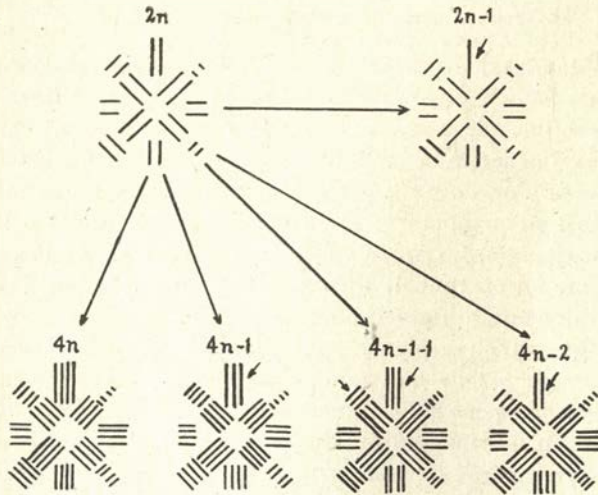


FIG. 161. — Les types chromosomiques de *Datura* obtenus par l'action de la colchicine, d'après BLAKESLEE, 1939 (mêmes remarques que pour la fig. 158, p. 352).

NET et SOUILJAERT (1938) ont signalé l'obtention de tétraploïdie, après trempage des graines dans des solutions aqueuses de colchicine à 0,1 p. 100, 0,2 p. 100, 0,4 p. 100 pendant plusieurs jours. D'après eux, le changement chromosomique pourrait avoir eu comme origine une variation de bourgeons.

L'action de la colchicine, sur les graines, a permis à différents auteurs (WARMKE et BLAKESLÉE 1939; Y. NOGUTI, K. OKUMA et H. OKA, 1939) d'obtenir des *Nicotiana* polyplloïdes. Les résultats ont été parfois très copieux, puisque les premiers auteurs ont obtenu jusqu'à 51 p. 100 de plantes polyplloïdes par le traitement des graines de *Nicotiana Sanderae* avec une solution de colchicine. La fertilité des autotétraploïdes de *Nicotiana* traités par la colchicine est souvent assez diminuée (FARDY et HITIER).

La colchicine a pu également permettre d'obtenir des formes polyplloïdes chez les Fougères et chez des Algues comme les *Edogonium* (TSCHERMAK, 1942).



D'autres agents chimiques polyploïdisants ont été encore employés avec succès comme l'acénaphthène, les acides  $\alpha$ -naphtalène-acétique et B. indolbutyrique (A. LEVAN), le phényluréthane (J. LEFÈVRE), le paradichlorobenzène (SIMONET et GUINOCHET, 1939). Les vapeurs de camphre et d' $\alpha$ -naphtylamine ont permis à BAUCH (1941) d'obtenir, chez les Levures, des cellules géantes probablement octoploïdes et le même auteur a signalé la production de mutations-*gigas* chez ces mêmes organismes par l'action des hormones de croissance végétale. La *véraltrine* a enfin été récemment signalée comme nouvel agent polyploïdisant (WITKUS et BERGER, 1944).

#### Les mutants triploïdes.

Alors que la réduction chromatique peut être normale chez les tétra-ploïdes et d'une manière générale chez les polyploïdes à nombre pair de génomes, il n'en est pas de même chez ceux qui associent dans leur constitution un nombre impair de stocks haploïdes. Ainsi les plantes connues sous

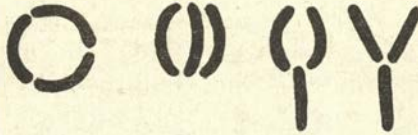


FIG. 162. — Quelques modes possibles d'association des chromosomes par groupes de 3 (groupes trisomes), lors de la diacinèse, chez un mutant triploïde de *Datura Stramonium* (BELLING et BLAKESLEE, 1923).

le nom de *mutants triploïdes* avec  $3n$  chromosomes. On en connaît particulièrement chez les *Datura*, où ils ont 36 chromosomes, mais aussi chez la *Drosophile*, le Maïs, les *Cénothères* (*O. semi-gigas*,  $n = 21$ ), le Riz, les *Chrysanthèmes*, etc. Leur mode normal de formation est par fécondation d'un gamète diploïde par un gamète normal à  $n$  chromosomes. Ils s'observent comme des mutations « spontanées », ou bien ils ont été produits expérimentalement.

La réduction chromatique dans les triploïdes est très spéciale, car, au lieu qu'il se forme des bivalents à la diacinèse, ce sont des groupes de trois, ou groupes *trisomes* qui apparaissent. La configuration de ces associations trisomiques est très variable et les figures 162 et 163 donnent quelques-unes des combinaisons rencontrées. La disjonction qui s'ensuit est irrégulière et les gamètes peuvent avoir tous les nombres possibles de chromosomes entre  $n$  et  $2n$ . En somme les triploïdes ont une formule chromosomique déséquilibrée qui ne permet pas une méiose normale. Aussi les triploïdes, lorsqu'ils sont fertiles, ont-ils une descendance très hétérogène ; mais le hasard fait qu'ils peuvent former parfois des gamètes normaux haploïdes. Le plus souvent les gamètes ne sont pas viables et la stérilité est complète.

Certains triploïdes ont une utilisation, précisément en raison de leur quasi-stérilité. Ainsi le Cresson de fontaine, *Nasturtium officinale*, triploïde, possède une fertilité réduite, mais en revanche un beau développement végétatif. Les Cerisiers japonais cultivés pour leurs fleurs et non pour leurs fruits sont des triploïdes. Lorsqu'une plante cultivée se multiplie largement par voie végétative, il peut être avantageux d'en propager des races triploïdes.



Les plus belles variétés cultivées de Jacinthe sont des triploïdes et la même condition se rencontre dans les Narcisses, les Tulipes, les *Canna*, les *Hemerocallis*. Les variétés triploïdes de Jacinthe ont des bulbes et des fleurs de plus grande taille que les diploïdes, mais le cas des Jacinthes est exceptionnel car la fertilité est conservée en ce qui les concerne. Certaines Tulipes triploïdes ont été sélectionnées pour leur taille plus grande. Chez les espèces sauvages la polyploïdie élevée peut être une cause de stérilité complète ou partielle et elle semble avoir entraîné l'apomixie comme chez divers *Allium*

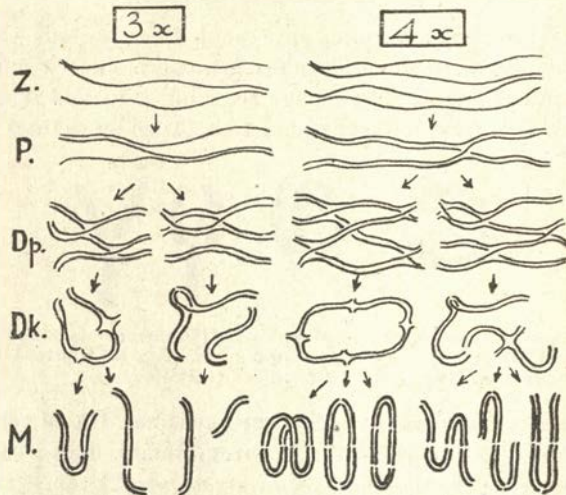


FIG. 163. — Schémas montrant la disposition des chromosomes et les modalités de leur appariement pendant la prophase et la métaphase de la P. M. R., chez des triploïdes,  $3x$ , et des tétraploïdes,  $4x$ ; les centromères sont médians et il y a terminalisation complète; les flèches indiquent quelques possibilités, soit dans la disposition des chiasmata, soit dans l'orientation à la métaphase: Z, zygotène; P, pachytène; Dp, diplotène; Dk, diacinèse; M, métaphase (D'après DARLINGTON, 1937).

qui se reproduisent par bulbilles, chez le *Festuca ovina* vivipare, chez la Ficaire, chez les Tulipes qui se multiplient par stolons ou par bulbilles, dans le genre *Lilium* (LEVAN, 1937) (1).

#### Les séries polyploïdes naturelles.

La polyploïdie est très fréquente parmi les plantes cultivées et les conditions tétraploïdes ou triploïdes sont de beaucoup les plus fréquentes, il n'est pas rare non plus d'observer des multiples plus élevés d'un nombre de base haploïde  $x$ , sans que l'on sache toujours, si, dans leur constitution, il entre un même génome ou plusieurs différents. Ce sont des pentaploïdes ( $5x$ ), hexaploïdes ( $6x$ ), heptaploïdes ( $7x$ ), octoploïdes ( $8x$ ), etc. Nous en donnons quelques exemples.

(1) Chez les Animaux, où les faits de ce genre sont plus rares, signalons les *Trichoniscus* (Isopodes) dont VANDEL a décrit une race triploïde.



Dans les Blés, alors que l'Engrain (*Triticum monococcum*) est une espèce diploïde ( $2n = 14$ ), le Froment (*T. vulgare*) est hexaploïde ( $6x$ ) et le *Triticum durum* tétraploïde ( $4x$ ). Dans les Fraisiers, à côté du *Fragaria vesca* diploïde ( $2n = 14$ ), on connaît le *F. elatior*, hexaploïde et le *F. chiloensis*, octoploïde. Dans les Rosiers, qui ont été particulièrement étudiés, on connaît des diploïdes ( $2x$ ) comme *Rosa arvensis* de formule AA, des triploïdes ( $3x$ ) comme les Roses de Chine et les Roses Thé de formule AAA, des tétraploïdes comme *Rosa centifolia* (allotétraploïde, AABB) des pentaploïdes irréguliers comme *Rosa canina* qui associe dans sa formule chromosomique plusieurs génomes différents (AA B D E).

### La polyplôïdie dans l'établissement des espèces.

La connaissance très complète que l'on a maintenant des nombres chromosomiques d'un grand nombre d'espèces appartenant à un même genre a permis de tirer parti de la cytologie dans l'interprétation des affinités. La cytologie est devenue ainsi un complément indispensable des recherches systématiques et phylogénétiques. Parmi les genres qui ont fait l'objet de recherches étendues, on peut citer les *Rosa* (TACKHOLM), les *Chrysanthemum* (TAHARA, SHIMOTOMAI), les *Potentilla* (MÜNTZING), les *Crepis* (NAWASCHIN, BABCOCK), les *Triticum* (nombreux auteurs), les *Tradescantia*. L'un des résultats a été de montrer que de nombreux genres de Phanérogames renfermaient des espèces dont les chiffres chromosomiques étaient des multiples d'un nombre de base, de sorte que ces genres constituent des séries polyplôïdes naturelles. Le nombre de base est 9 dans les Chrysanthèmes, 7 dans les Potentilles, 12 dans les *Solanum*, 9 dans les *Hieracium*, 19 dans les *Salix*, 7 pour le Blé, 12 pour le Riz.

Les espèces d'un même genre peuvent parfois être réparties en plusieurs groupes d'après leur nombre chromosomique. Dans le genre *Allium*, il existe trois séries d'espèces ayant respectivement pour nombres de base, 7, 8 et 9 ; chez les *Viola*, le même cas se présente avec les nombres de base 6 et 10. Dans les *Triticum*,  $n = 7$  ( $2x$ ) dans le groupe de l'engrain, aux caractères primitifs, (*T. monococcum*, *T. ægilopoides*) ;  $n = 14$  ( $4x$ ) dans un groupe comprenant entre autres, *T. durum*, *T. turgidum*, *T. polonicum* ;  $n = 21$  ( $3x$ ) dans les espèces plus modernes, *T. vulgare*, *T. spelta*, *T. compactum*.

Parfois le nombre de base peut être sujet à discussion comme dans les *Crepis* ou les chiffres chromosomiques connus se rattachent, soit à  $x = 4$ , soit à  $x = 5$ . D'après BABCOCK (1934), le nombre de base serait  $x = 5$ , bien qu'il soit représenté dans une minorité d'espèces, car il correspond aux espèces à caractère le plus primitif. M. NAWASCHIN a montré, d'autre part, que les chromosomes des diverses espèces de *Crepis* pouvaient être répartis d'après leur configuration en cinq catégories différentes. On peut donc penser que, par exemple, les espèces à nombre chromosomique multiple de 4 dérivent de ceux qui ont pour base 5, par suite de la perte de l'une de ces catégories chromosomiques. Chez les *Crepis*, comme chez les *Rosa*, les *Rubus*,



les *Antennaria*, les *Taraxacum*, la polyploïdie se complique d'apomixie (STEBBINS, 1940).

La polyploïdie, telle qu'on l'observe dans les séries d'espèces d'un même genre, ne doit pas cependant être considérée comme un simple phénomène d'addition ou de multiplication d'un nombre de base. En dehors du fait que des génomes différents peuvent entrer dans la constitution des polyploïdes comme on le voit chez les *Rosa* et dans beaucoup d'autres plantes (1), des modifications de structure peuvent être intervenues dans les chromosomes sans que leur nombre soit influencé. L'étude chromosomique des espèces d'un même genre conduit ainsi, non seulement à y distinguer des faits de polyploïdie, mais à y caractériser différents groupes chromosomiques à l'intérieur d'un même génome haploïde et aussi à y déceler des modifications structurales secondairement acquises. On peut ainsi par l'analyse du caryotype pénétrer dans une certaine mesure dans l'histoire de l'espèce et l'étude de certains genres a été conduite avec succès dans cette intention (2). Les principaux faits qui ont pu contribuer à diversifier les caryotypes et par conséquent intervenir dans la genèse des espèces, sont le doublement (d'un ou de plusieurs chromosomes), l'adjonction ou la perte d'un chromosome ou d'un fragment, la soudure entre deux chromosomes ou entre un chromosome et un fragment, la fragmentation d'un chromosome, etc. Nous pouvons, sans crainte de nous tromper, affirmer que de tels changements chromosomiques ont joué un rôle dans la formation des espèces, car nous en connaissons des exemples récents ou actuels (voir au § mutations p. 370). Cependant des phénomènes analogues à ceux d'amphiplastie dont nous avons parlé plus haut, les interactions entre génomes associés et, d'une manière générale, les modifications morphologiques que peuvent avoir subies les chromosomes sous l'influence du cytoplasme, restreignent la portée pratique des recherches de cette sorte et les rendent surtout assez aléatoires, particulièrement dans le cas des espèces plus ou moins anciennement différenciées.

#### Les races caryologiques.

La polyploïdie n'est pas toujours associée d'ailleurs à une différence d'ordre spécifique, elle peut l'être seulement à une différence très minime, d'ordre racial tout au plus, comme pour les races caryologiques de *Silene ciliata* ( $n = 12, 24$  ou  $96$ ) ou les jordanons d'*Erophila verna* ( $n = 7, 15, 32$ ); dans ce dernier cas, les nombres chromosomiques ne sont même pas des multiples exacts d'un nombre de base (WINGE, 1940).

(1) Chez les Roses, par exemple, celles de la section *Caninae* n'ont jamais plus de 7 bivalents à la diacinèse (nombre de base = 7); bien qu'elles soient polyploïdes avec des nombres somatiques de  $4n, 5n, 6n$ , le surplus des chromosomes reste à l'état de monovalents. Cette situation « déséquilibrée », se maintient pourtant grâce à l'apomixie facultative et aussi grâce à une distribution particulière des chromosomes non appariés (TAECKHOLM, 1922; ERLANSON, 1930) (fig. 357).

(2) Nous citerons comme exemple le Riz cultivé (*Oryza sativa*) étudié par K. H. NANDI (1936): ce serait un allotétraploïde secondairement équilibré provenant d'une hybridation entre deux espèces à 5 chromosomes compliquée d'une duplication de deux chromosomes. Le nombre haploïde d'*O. sativa* ( $n = 12$ ) s'expliquerait ainsi.



Les races polyploïdes ne se distinguent parfois les unes des autres, en dehors de leur nombre chromosomique, que par une distribution géographique différente, ou par un caractère végétatif comme d'être annuelles ou vivaces. L'un des exemples le mieux connu est celui de la Crucifère *Biscutella laevigata*, dont la race tétraploïde est largement distribuée dans les montagnes alpines d'Europe, tandis que la race diploïde est confinée dans quelques vallées (Rhin, Elbe, Oder, Danube supérieur, etc.) (MANTON, 1934). D'après WINGE (1917), le *Chenopodium album*, espèce à 54 chromosomes, s'observe en Suède avec 18 ( $2n$ ) et en Amérique avec 36 chromosomes. MATSUURA (1935) signale chez une Fritillaire deux *karyo-écotypes* et MAUDE (1940) trouve que l'*Arum maculatum* possède 56 chromosomes ( $2n$ ) dans certaines contrées d'Angleterre (Cheshire, Devonshire), tandis qu'il y en a 84 dans d'autres localités (Surrey).

Les Graminées ont fourni plusieurs exemples de ces divisions ou de ces races caryologiques ou chromosomiques : ainsi le *Festuca elatior* de Linné comprend l'hexaploïde *F. arundinacea* et le diploïde *F. pratensis*, deux sous-espèces dont les exigences écologiques sont différentes, la première étant une plante du littoral, tandis que la deuxième vit dans les pâturages calcaires. Le *Poa annua*, d'après de LITARDIÈRE (1938), possède deux races, l'une diploïde à  $2n = 14$ , l'autre tétraploïde à  $2n = 28$ .

Les *Tradescantia* nord-américains étudiés par ANDERSON (1936) offrent à la fois des espèces et des races diploïdes et tétraploïdes. Les races qui diffèrent par leur chiffre chromosomique ( $2n$  ou  $4n$ ) ont la plus grande ressemblance morphologique : néanmoins lorsqu'on est parvenu à les isoler par la méthode cytologique, on peut noter que les plantes tétraploïdes diffèrent des diploïdes par leur robustesse, leur floraison un peu plus longue, et leur aptitude plus grande à vivre dans des conditions variées. Aussi les tétraploïdes ont-ils une distribution géographique plus étendue que les diploïdes dont l'aire est souvent très limitée. On est amené à penser également que les races tétraploïdes sont dérivées des espèces diploïdes. Les faits présentés par les *Tradescantia* ne sont pas isolés et, d'après MÜNTZING (1936), il existe de nombreuses espèces auxquelles peuvent être rattachées des races différant du type par leur nombre chromosomique.

#### 4. — CONSÉQUENCES PHYSIOLOGIQUES DE LA POLYPLOÏDIE.

La polyploïdie, et principalement la tétraploïdie qui en est la forme la plus commune, a une influence, non seulement sur le volume cellulaire et sur la taille des individus, comme nous l'avons déjà noté, mais elle a encore des conséquences sur la morphologie générale et sur la physiologie. Si la taille des organes est ordinairement augmentée, dans le cas des polyploïdes élevés, il peut au contraire y avoir nanisme. Les organes deviennent plus courts et plus larges, comme dans les feuilles de *Solanum*, *Datura*, *Nicotiana*, les fruits de *Datura* et des Cucurbitacées. BLAKESLEE, SINNOTT et leurs collaborateurs (1934) ont montré que chez les *Datura* trisomiques, l'extra-chromosome influait sur la disposition anatomique, en particulier sur la struc-



ture du pétiole. Les effets physiologiques de la polyploïdie ont été très nettement mis en évidence : la croissance est ordinairement ralentie chez les tétraploïdes par comparaison avec les diploïdes ; la régénération, à partir d'une bouture ou d'un cal cicatriciel, se fait plus vite chez une plante haploïde que chez une plante diploïde. On a remarqué aussi, dans diverses plantes, que la forme ou l'espèce tétraploïde était vivace, tandis que la plante voisine diploïde était annuelle.

Une Graminée américaine voisine du Maïs, l'*Euchlaena mexicana*, est diploïde avec 20 chromosomes, tandis que l'*E. perennis*, tétraploïde à 40 chromosomes, est vivace. Dans le genre *Sorgho* les espèces annuelles ont 10 chromosomes, tandis qu'une espèce vivace possède deux fois ce chiffre. L'*Oenothera gigas*, tétraploïde, a une propension plus grande à la biannualité que l'*Oe. Lamarckiana*. Récemment plusieurs savants japonais, Y. NOGUTI, H. OKA et T. OTUKA (1940) ont montré que les Tabacs tétraploïdes avaient une végétation plus prolongée et une floraison tardive comparés aux diploïdes. Il paraît assez probable que le retard dans la croissance, en relation avec un nombre plus élevé de chromosomes, est dû à un ralentissement du rythme des divisions cellulaires. Chez les Mousses en effet, WETTSSTEIN a observé une différence marquée dans la rapidité de la division cellulaire chez les polyploïdes.

On a signalé également chez des tétraploïdes des changements dans la constitution chimique, la production de la matière sèche, la valeur de la photosynthèse et de la respiration, le développement de la surface foliaire (LARSEN, 1943) : des tomates tétraploïdes renferment plus de sucres, d'acides organiques et de vitamines que les diploïdes. Le Sorgho sucrier tétraploïde présente une teneur en sucre augmentée (A. DUSSEAU, 1945). La formation plus abondante de matière organique chez les tétraploïdes paraît due à une assimilation chlorophyllienne plus intense. On s'explique par ces changements dans le métabolisme que les tétraploïdes, d'une manière générale, n'aient pas les mêmes exigences écologiques que les diploïdes et que leurs facultés adaptatives soient plus grandes. Dans cet ordre d'idées ROHWEDER (1934) a montré que les tétraploïdes, dans le genre *Dianthus*, pouvaient vivre sur un sol riche en calcium et en azote, alors que les diploïdes ne peuvent s'y adapter.

Des faits de ce genre pourraient expliquer la distribution géographique de l'*Agropyrum junceum* dont les plantes tétraploïdes ( $2n = 28$ ), d'après SIMONET (1935), ont été récoltées à Dunkerque, Dinard et Chatelaillon, donc sur le littoral occidental, alors que les hexaploïdes ( $2n = 42$ ) proviennent de la Méditerranée (Camargue et Palavas). En dehors d'une végétation plus vigoureuse le type méditerranéen présente quelques caractères morphologiques différents permettant de la considérer comme une sous-espèce.

La plus grande résistance, la faculté d'adaptation plus marquée des polyploïdes, permet d'expliquer la répartition géographique singulière des races à nombre de chromosomes élevés (voir plus haut p. 367). Les polyploïdes peuplent avec prédilection les milieux alpins ou arctiques, les terrains salés



(WULFF, 1937) : les Graminées de hautes montagnes sont souvent polyploïdes. L'*Empetrum hermaphroditum* (tétraploïde) déborde vers le nord l'aire géographique de l'espèce souche diploïde l'*E. nigrum* (HAGERUP, 1927). TISCHLER (1935), WULFF (1937), ont calculé le pourcentage des polyploïdes dans la flore de certaines régions. Ce pourcentage serait plus élevé dans les régions froides.

Il ne faudrait pas croire cependant que les polyploïdes ont toujours une vitalité supérieure à celle des diploïdes : ainsi la Salamandre des Etats-Unis (*Eurycea bislineata*) présente une forme tétraploïde ( $2n = 56$ ) dont la vigueur est moindre que celle de la forme normale (les tétraploïdes ont des cellules et des noyaux plus gros ; mais ils ont moins de cellules, étant de même taille que les diploïdes, d'où sans doute l'infériorité constatée).

Enfin la considération des chromosomes et de leur morphologie peut, au moins dans certains cas, jouer un rôle important dans les recherches phylogénétiques applicables à de grands groupes de la systématique. La découverte faite par Mc. KELVEY et SAX (1933) que les *Yucca*, appartenant à la famille des Liliacées et les *Agave*, appartenant à celle des Amaryllidacées ont des stocks chromosomiques identiques (composés dans les deux cas de cinq très grands chromosomes et de vingt-cinq très petits) est un fort argument en faveur de la réunion de ces deux genres dans une même famille (Agavacées), comme l'a proposé HUTCHINSON (1934). La même conclusion ressort des recherches de SATO, D (1935) sur le caryotype des *Yucca*, des *Agave* et des genres voisins et de GRANICK (1944) sur les *Agave*. On a remarqué d'autre part que des nombres chromosomiques élevés caractérisent des plantes « reliques » d'origine très ancienne, telles que les *Psilotum*, les *Botrychium*, les *Ophioglossum* et les *Equisetum*, mais il y a des exceptions (*Ginkgo*, Gymnosperme ancienne dont le nombre chromosomique n'est pas élevé).

### b) L'Aneuploïdie.

Les irrégularités dans le nombre chromosomique connues sous le nom d'*aneuploïdie* correspondent le plus souvent à l'adjonction dans un stock diploïde d'un chromosome supplémentaire. Les plantes ainsi constituées sont appelées *trisomiques*, parce que l'un de leurs chromosomes est représenté en triple exemplaire, au lieu de deux, formant ainsi un groupe de trois ou groupe *trisome*. La formule d'un trisomique est ainsi  $2n + 1$ . Lorsque, au contraire, l'un des chromosomes d'une paire homologue est seul représenté, il s'agit d'une plante *monosomique*,  $2n - 1$  (si une paire chromosomique fait défaut, la plante est dite *nullisomique*,  $2n - 2$ ). D'une manière générale les plantes qui ont plus ou moins de chromosomes que le chiffre  $2n$  sont appelées *polysomiques* et leur formule chromosomique peut être  $2n + 1$ ,  $2n + 2$ ,  $2n - 1$ ,  $2n - 2$ , etc.



1. — MUTANTS POLYSOMIQUES DE *Datura* ET DE MAÏS (fig. 164).

L'un des exemples de mutation polysomique le mieux étudié est celui des *Datura Stramonium* que nous ont fait connaître les recherches étendues de BLAKESLEE et de BELLING. Le savant américain BLAKESLEE a découvert, en 1915, des mutants de *Datura* qui sont apparus dans des cultures étendues de ces plantes ; l'un des premiers observé a été le mutant *Globe*, ainsi nommé à cause de ses capsules sphériques, puis d'autres se montrèrent. Douze de

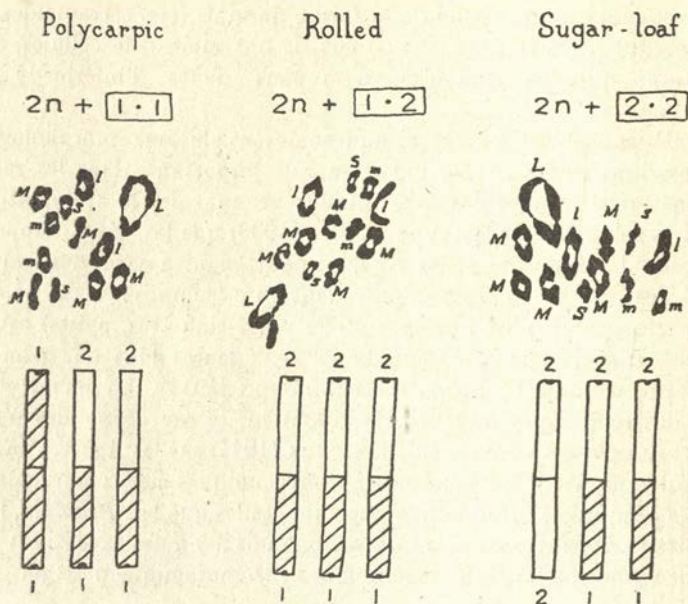


FIG. 164. — Formules et configurations chromosomiques chez les mutants trisomiques primaires et secondaires de *Datura*. La ligne horizontale du haut donne les formules du mutant primaire « rolled » ( $2n + 1.2$ ) et des deux mutants secondaires « polycarpic » ( $2n + 1.1$ ) et « sugar loaf » ( $2n + 2.2$ ) dérivés de lui. La ligne horizontale du milieu donne les stocks chromosomiques diploïdes correspondants à ces mutants et la ligne horizontale inférieure le schéma des groupes trisomes qui les caractérisent. Parmi les configurations chromosomiques, remarquer, en dehors des bivalents *M*, *m*, *s*, la présence d'un trivalent *L*, qui est formé de chromosomes associés en cercle dans les mutants secondaires, et dans le mutant primaire d'un extra-chromosome attaché latéralement au bivalent *L*. D'après BLAKESLEE.

ces mutants, étudiés cytologiquement, ont montré la formule chromosomique  $2n + 1$  ( $2n = 24$  chez le *D. Stramonium*), ce qui prouve leur nature trisomique. L'origine de ces mutants peut être expliquée par une anomalie de la réduction : il a pu se produire un cas de non-disjonction pour une paire chromosomique, ainsi deux chromosomes homologues, au lieu de se séparer, émigrent ensemble à un pôle de la mitose et le résultat est l'obtention d'un gamète de formule  $n + 1$ , qui, par fusion avec un gamète normal  $n$ , pourra produire une plante trisomique  $2n + 1$ .



Il y a une vérification intéressante de ce mode de naissance des trisomies : la théorie indique en effet la possibilité de 12 mutants de ce type, suivant que le chromosome supplémentaire est l'un ou l'autre des 12 chromosomes que comporte le stock haploïde ( $n = 12$ ). BLAKESLEE a trouvé 12 mutants répondant à ce type chromosomique et qui peuvent être distingués les uns des autres par de légères différences morphologiques, en même temps que par la nature de leur extra-chromosome. On a ainsi un moyen remarquable d'apprécier l'influence apportée dans un génome diploïde nor-

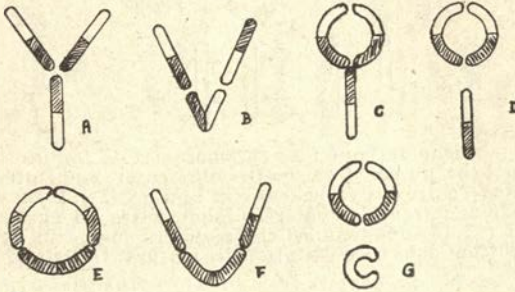


FIG. 165. — Schémas des configurations présentées à la méiose par les groupes trisomes des mutants polysomiques de *Datura* : A à D, dans le cas d'un mutant primaire. E à G, dans le cas d'un mutant secondaire. Tiré de BLAKESLEE et BELLING.

mal par un chromosome surajouté. Comme cette influence se traduit différemment pour chacun d'eux, on en déduit que les 12 chromosomes de *Datura* ont chacun, en quelque sorte, leur personnalité. Cependant d'autres mutants étant apparus en grand nombre avec la même formule chromosomique  $2n + 1$ , il fallait trouver pour eux une autre explication et BLAKESLEE en a donné une interprétation ingénieuse et très satisfaisante. Il est amené à considérer qu'à chacun des mutants précédents (m. primaires) peuvent correspondre deux autres plantes, dits *mutants secondaires*, dans lesquels le chromosome supplémentaire résulte d'un *interchangement*(1) : l'extra-chromosome est alors un chromosome nouveau composé de deux moitiés semblables. Les schémas ci-contre indiquent la constitution d'un groupe trisome dans un mutant primaire et dans un mutant secondaire (fig. 165). Etant donné que chaque mutant primaire peut produire deux mutants secondaires, il y a donc possibilité théorique de 24 mutants secondaires.

D'autres mutants se sont présentés toujours avec la constitution  $2n + 1$ , mais différant des précédents par leur aspect morphologique. BLAKESLEE a expliqué ces *mutants tertiaires*, d'une façon vraisemblable, en supposant que chez eux l'extra-chromosome serait formé de parties appartenant, non à des chromosomes homologues, mais à des chromosomes de paires différentes : en un mot il se serait produit une *translocation réciproque* et non plus

(1) Nous désignons sous le nom d'interchangement l'échange de segments entre chromosomes homologues ; le terme de translocation réciproque, dont il sera question plus loin, étant réservé à l'échange de segments entre des chromosomes non homologues.



seulement un interchangeement. On peut comprendre ce qui s'est passé en considérant que les 12 chromosomes de *Datura* sont chacun composés de deux moitiés susceptibles de se séparer par une brisure ; la garniture chromosomique peut être représentée par un schéma tel que celui de la figure 166 où chaque 1/2 chromosome porte un numéro de 1 à 24. On peut avoir par

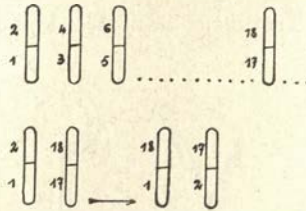


FIG. 166. — Ligne du haut : les chromosomes de *Datura* supposés constitués chacun par deux moitiés différentes, numérotés de 1 à 24 (quatre d'entre eux seulement sont représentés). Ligne du bas : schéma d'une translocation réciproque entre les chromosomes (1.2) et (17.18) donnant les chromosomes nouveaux (1.18) et (2.17) entrant dans la constitution des mutants tertiaires.

exemple un mutant tertiaire dont l'extra-chromosome résultera de la translocation survenue entre les chromosomes (1, 2) et (17, 18) amenant la combinaison nouvelle (1,18) et (2,17). Les plantes correspondantes ont donc pour formule respectivement  $2n + (1, 18)$  et  $2n + (2, 17)$  : elles ont été

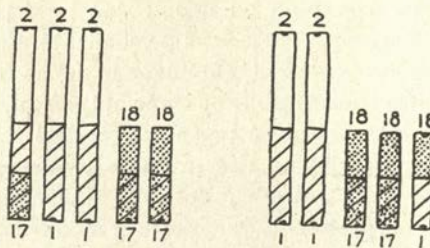


FIG. 167. — Représentation schématique des chromosomes caractéristiques des mutants tertiaires « wiry » ( $2n + 1.18$ ) à droite, « dwarf-sugarloaf » ( $2n + 2.17$ ) à gauche. Dans chacun des schémas est figurée une paire chromosomique normale et un groupe trisomie dont l'extra-chromosome résulte d'une translocation réciproque. D'après BLAKESLEE.

observées et décrites sous les noms de *wiry* dans le premier cas et de *dwarf-sugarloaf* dans le second (fig. 167).

On connaît aussi des mutants à  $2n + 2$ , ou tétrasomiques, et ils peuvent être différents suivant que les deux extra-chromosomes proviennent d'une même paire chromosomique ou de deux paires différentes : ce dernier cas pourra être noté  $2n + 1 + 1$  (double trisomique diploïde). En dehors des *Datura*, un exemple de tétrasomie est fourni par le Seigle qui présente une forme à  $2n = 16$  au lieu de  $2n = 14$ .



La conception des interchangements et des translocations réciproques conduisant aux mutants secondaires et tertiaires de *Datura* n'est pas une simple hypothèse ingénieuse ; elle s'appuie sur l'observation du comportement particulier des chromosomes à la méiose découvert par BELLING. Les trisomiques primaires et secondaires ont bien la même formule chromoso-

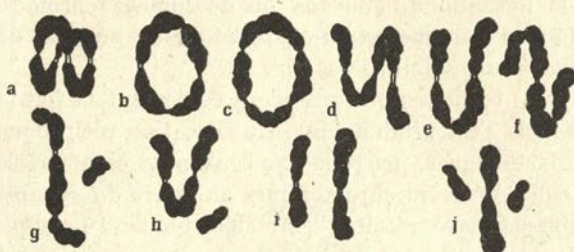


FIG. 168. — Configuration des chromosomes à la métaphase méiotique (P.M.R) dans quelques hybrides de structure montrant l'association en anneaux de 4 chromosomes (a, b, c), ou en chaînes complètes (d, e, f) et incomplètes (g, h), ou bien encore d'autres dispositions (i, j). Ces groupements correspondent à des hybrides de simple interchangement du type *Datura* ou *Campanula* et les chromosomes ont été représentés de trois tailles différentes (D'après DARLINGTON, 1937).

mique  $2n + 1$ , et chacun d'eux renferme par conséquent un groupe particulier composé de trois chromosomes (fig. 165) : or, s'il s'agit d'un trisomique primaire, ces trois chromosomes se disposent soit en V, soit en une figure formée d'un anneau et d'un chromosome adjacent à l'anneau, soit d'un anneau et d'un chromosome isolé rectiligne ; s'il s'agit au contraire d'un

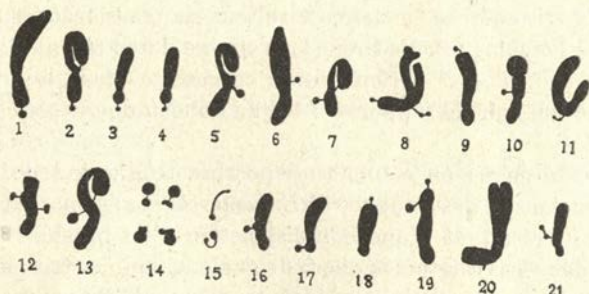


FIG. 169. — Les chromosomes satellitifères normaux de *Crepis biennis* (1, 2, 3, 4) et leurs variations observées (5-13 et 16-21) montrant la position anormale des satellites due sans doute à des translocations entre fragments chromosomiques tel que ceux des fig. 14 et 15;  $\times 2.650$  (D'après O. Swezy, 1934).

mutant secondaire, on observe le plus souvent, à la méiose, un anneau de trois chromosomes, ou bien un anneau de deux auquel s'ajoute un chromosome isolé fermé sur lui-même en une boucle. Ces particularités s'expliquent si l'on admet que, dans un chromosome, les extrémités semblables s'attirent et tendent à se rejoindre ; ainsi est-il permis de comprendre que l'extra-



chromosome, lorsqu'il est isolé, reste droit dans les mutants primaires et au contraire forme une boucle dans les secondaires, parce que ses extrémités ont les mêmes propriétés. C'est précisément pour rendre compte de ces configurations des groupes trisomes que BELLING et BLAKESLEE (1924) furent conduits à émettre l'hypothèse d'un interchangement dans les mutants de *Datura*. D'une manière générale, les translocations peuvent être reconnues à la formation d'anneaux ou de chaînes chromosomiques à la méiose (fig. 168), ou bien encore au changement de position du trabant s'il s'agit de chromosomes satellitifères (fig. 169).

Les trisomiques tertiaires qui possèdent également la formule  $2n + 1$ , mais chez lesquels s'est produite une translocation réciproque entre chromosomes non homologues, peuvent être également caractérisés par l'arrangement particulier de leurs chromosomes au cours du synapsis, en tenant compte du fait que les extrémités semblables tendent à s'apparier. L'étude du synapsis, dans les plantes ayant subi des translocations, montrera des figures fort variées.

Il existe des trisomiques, également bien étudiés, dans le Maïs. Dans cette plante se rencontrent dix chromosomes (chiffre haploïde) que l'on peut numéroté de 1 à 10 ; en conséquence il y a possibilité de l'existence de dix trisomiques primaires. En 1935, Mc CLINTOCK signalait que huit d'entre eux avaient été isolés correspondant à tous les chromosomes sauf à ceux numérotés 1 et 4. Tous ces trisomiques primaires sont plus petits et moins vigoureux que leurs frères disomiques. Un seul trisomique secondaire a été obtenu, c'est celui correspondant au chromosome 5. Ce chromosome est formé de deux bras légèrement inégaux que l'on peut nommer  $\alpha$  pour le plus court et  $\beta$  pour le plus long. Le trisomique secondaire aurait son chromosome 5 remplacé par un chromosome modifié de constitution  $\alpha\alpha$ . Enfin de nombreux trisomiques tertiaires résultent de translocations entre chromosomes non homologues. Ils tirent leur origine d'une fécondation produite par un gamète à  $n + 1$  chromosomes, ce gamète étant lui-même dérivé d'une disjonction dans le rapport 3 : 1 d'un anneau de quatre chromosomes à la méiose.

Chez les Œnothères, on connaît un nombre très grand de trisomiques en particulier dans la descendance d'*Œ. Lamarckiana* : ils possèdent 15 chromosomes et ils résultent d'une non-disjonction d'un bivalent à la méiose. C'est même dans les Œnothères que fut signalé le premier trisomique connu, *Œ. lata*. Plusieurs de ces trisomiques proviennent d'une non-disjonction double du même côté (CATCHESIDE, 1936), par exemple *Œ. oblonga* et *albida*, deux types observés et décrits par DE VRIES.

### III. — LE CAS DES ŒNOTHÈRES ÉT DES HYBRIDES DE COMPLEXES

Les Œnothères, plantes d'origine américaine introduites depuis longtemps en Europe, sont célèbres par les recherches étendues que leur a consa-



cré de VRIES et d'où est sortie la théorie des mutations comme source de l'évolution des êtres. L'origine de ces recherches a été la découverte à Hilversum, près d'Amsterdam, de nombreuses formes nouvelles que DE VRIES a étudiées dans leur descendance et dans leurs croisements. Mais il est apparu bientôt que les Œnothères ne donnaient pas dans les croisements les résultats qu'on aurait pu attendre suivant les lois de Mendel. La plupart d'entre elles en effet doivent être regardées comme des hybrides, mais ce sont des hybrides particuliers ou *hybrides de complexes* comme les a appelés RENNER.

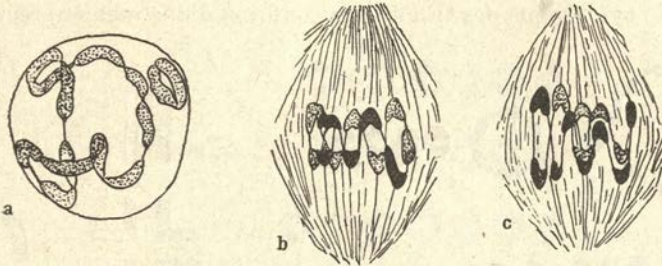


FIG. 170. — Les chromosomes à la méiose chez l'*Œnothera suljurea* : a, diacinèse montrant une chaîne de 12 chromosomes attachés bout à bout et un bivalent fermé en anneau ; b, c, aspects de la métaphase hétérotypique (D'après CLELAND, 1924).

Une Œnothère, comme *Œ. Lamarckiana*, possède en réalité, malgré les apparences, une constitution hétérozygote dans laquelle entrent deux ensembles de caractères liés entre eux, qui ont été appelés l'un le complexe *gaudens*, l'autre le complexe *velans*. Cette Œnothère est donc comme un hybride entre deux plantes qui seraient l'une *gaudens*, l'autre *velans* ; mais ces plantes n'ont jamais été obtenues, ce que l'on interprète en supposant que les combinaisons *gaudens* × *gaudens* et *velans* × *velans* sont frappées de stérilité ; au contraire l'association *gaudens* × *velans* est viable. On dit que les facteurs létaux qui s'opposent à la survie des homozygotes sont compensés dans le cas d'hétérozygotie.

La descendance des *Œ. Lamarckiana* est la suivante : les gamètes formés peuvent être, soit *gaudens*, soit *velans* (deux types de gamètes pour chaque sexe). On devrait donc avoir, dans la progéniture,  $1/4$  *gaudens* × *gaudens*,  $1/2$  *velans* × *gaudens*,  $1/4$  *velans* × *velans* ; mais la première et la troisième combinaison n'étant pas viables, seuls subsisteront des *velans* × *gaudens*, c'est-à-dire des *Œ. Lamarckiana*. Ceci explique la relative stabilité de cette Œnothère malgré son caractère hétérozygote et son maintien à la façon d'une espèce pure, moyennant il est vrai une diminution de la fertilité d'environ 50 p. 100.

D'autres Œnothères comme *Œ. biennis*, *Œ. muricata*, *Œ. suaveolens* doivent être rangées également parmi les hybrides de complexes, mais elles diffèrent d'*Œ. Lamarckiana*, par la transmission inégale des caractères par les gamètes de l'un ou l'autre sexe. C'est ainsi que *Œ. biennis* renferme les complexes *albicans* et *rubens* mais, alors que le caractère *rubens* est trans-



mis également bien par les gamètes ♂ et ♀, le caractère *albicans* est seulement transmis par le gamète ♀ (espèce dite semi-hétérogame). *Œ. muricata* a la constitution *rigens* × *curvans*, mais le premier complexe se rencontre uniquement dans les ovules, le deuxième dans les grains de pollen (espèce dite hétérogame) et il n'y a qu'une seule sorte de gamètes dans chaque sexe. Ces particularités expliquent les caractères de la descendance chez les espèces, ainsi que leur comportement au cours des croisements.

D'autres Œnothères, moins nombreuses, sont homozygotes, comme *Œ. Hookeri*.

L'étude cytologique des Œnothères confirme d'une manière remarquable

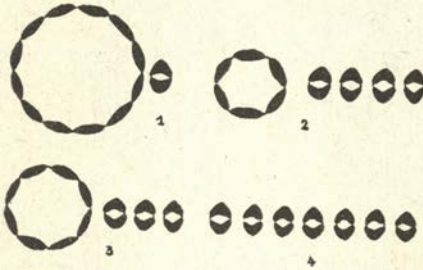


FIG. 171.—Schémas de la disposition des chromosomes à la prophase hétérotypique avancée (diacinèse) chez diverses Œnothères : 1, *O. Lamarckiana*. 2, *O. rubrinervis*. 3, *O. rubricalyx*. 4, *O. blandina* et *O. desrens* (D'après CLELAND, 1925).

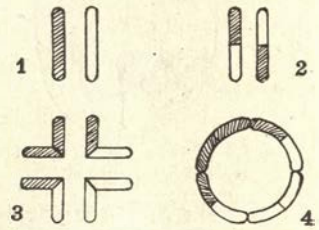


FIG. 172.— Schéma montrant comment une translocation réciproque (1 et 2) peut entraîner la formation d'un anneau chromosomique à la méiose (4; le stade intermédiaire (3) correspond au diploène).

les hypothèses précédentes au sujet de leur constitution. C'est en 1908 que R. GATES découvrait, dans l'*Œ. rubrinervis*, un groupement particulier des chromosomes se disposant en forme de chaîne à la diacinèse (fig. 170). Depuis, les nombreuses études consacrées aux Œnothères par R. GATES, DAVIS, CLELAND, CLELAND et BLAKESLEE, ŒHLKERS, DARLINGTON, ont montré que la méiose offrait des caractères particuliers chez un grand nombre d'Œnothères qui sont hétérozygotes dans leur constitution génétique. Alors que chez les espèces homozygotes il y a production à la métaphase de la première division réductrice de 7 bivalents ( $n = 7$  chez les Œnothères), il apparaît, en fin de prophase, chez la plupart des autres espèces qui sont hétérozygotes, des assemblages de chromosomes en un ou plusieurs anneaux ou bien encore en chaînes. Par exemple, dans l'*Œ. Lamarckiana*, il se produit un anneau de 12 chromosomes réunis bout à bout accompagné par un bivalent (fig. 171) et dans l'*Œ. muricata* un seul anneau est formé réunissant les 14 chromosomes.

Comme pour les *Datura* trisomiques, la formation d'anneaux à la méiose chez les Œnothères peut être expliquée par des translocations réciproques entre les divers chromosomes (CLELAND et BLAKESLEE, 1931) (fig. 172). Chez l'*Œ. Lamarckiana* où il existe un anneau de 12 chromosomes et une paire isolée, l'anneau résulte sans doute de translocations réciproques dans les chromo-



somes jadis homologues dans les homozygotes. Comme les extrémités de même nature s'attirent à la méiose, il se forme naturellement une chaîne qui se ferme en anneau (phénomène de *caténation*). Au moment de la métaphase la chaîne s'aplatit, se dispose en zig-zag, de telle sorte que les chromosomes, qui alternent, sont dirigés vers des pôles opposés (fig. 173). Or nous avons vu que l'*Œ. Lamarckiana* devait renfermer deux complexes (*gaudens* × *velans*) qui se disjoignent en bloc comme le ferait un couple de chromosomes. On est donc conduit à penser que dans l'anneau chromosomique de

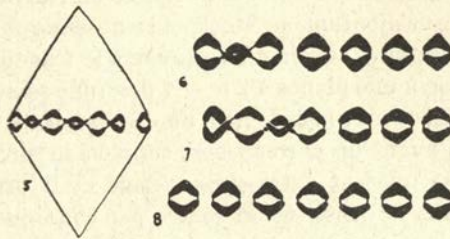


FIG. 173. — Schémas de la disposition des chromosomes à la métaphase hétérotypique chez diverses *Œnothères* : 5, *O. Lamarckiana* ; 6, *O. rubrinervis* ; 7, *O. rubricalyx* ; 8, *O. blandina* et *O. deserens*. (D'après CLELAND, 1925) (Le fuseau n'a pas été figuré, sauf en 5).

la méiose, les chromosomes *gaudens* et *velans* alternent régulièrement. La paire chromosomique qui existe en excédent peut se disjoindre au hasard, mais l'influence qu'elle peut exercer est sans doute insuffisante pour modifier le rôle dominant des complexes *gaudens* ou *velans*.

Les *Œnothères* sont donc des plantes très singulières dans leur constitution génétique et nous ignorons d'ailleurs comment a pu se réaliser la structure complexe de ces « hybrides permanents ». Leur cas n'est cependant pas tout à fait isolé, car, dans quelques autres genres, *Rhæo* (Commélinacées), *Chelidonium* et *Hypericum*, l'analyse cytologique démontre la formation d'anneaux à la méiose. Dans les genres *Zea*, *Datura*, *Pisum*, *Campanula* des dispositions analogues ont pu être obtenues expérimentalement, à la suite de translocations, ou observées dans certains hybrides. Les hybrides interspécifiques qui présentent à la méiose des phénomènes de caténation ne sont pas spécialement rares et leur comportement montre, suivant toute probabilité, qu'ils proviennent d'espèces dont les chromosomes diffèrent les uns des autres par des translocations. Ainsi la méiose des hybrides entre certaines espèces de *Datura* étudiée par BLAKESLEE et ses collaborateurs (1932-1935) a montré la formation d'anneaux ou de chaînes de chromosomes qui rappellent ceux des *Œnothères* hétérozygotes, et qui sont analogues aussi aux figures observées chez les hybrides interraciaux de *Datura Stramonium* dont il a été question plus haut. Le fait est intéressant, parce qu'il montre que dans un même genre, la différenciation entre les espèces a pu s'établir à la suite de modifications chromosomiques du type des translocations réciproques.



#### IV. — ANOMALIES CHROMOSOMIQUES : HYBRIDES DE STRUCTURE

Un autre type de changement dans la formule chromosomique est le suivant : on peut avoir une plante qui, au lieu d'un extra-chromosome, possède un *extra-fragment* et sa formule est  $2n + \varepsilon$ . On explique ce qui a pu se passer de cette manière : un chromosome s'est brisé et un fragment est passé dans les cellules sexuelles s'ajoutant au stock chromosomique normal. On peut, dans une certaine mesure, savoir d'où provient le fragment en comparant la plante en question à une plante à  $2n + 1$  dont elle se montre voisine.

Dans une Giroflée, connue sous le nom de « Snowflake », un mutant de type nain a été observé ayant un chromosome supplémentaire de taille réduite. On a pu démontrer que cet extra-chromosome était un fragment *a* d'un chromosome A. Dans sa constitution rentre par conséquent un groupe trisome AAa ; les grains de pollen et les ovules peuvent renfermer A, AA, Aa et *a* suivant la nature des disjonctions et il peut arriver que, dans la descendance, il y ait des plantes renfermant deux extra-chromosomes. On a observé également dans la Tomate des plantes différant des autres par un fragment chromosomique surajouté (LESLEY J. W. et LESLEY M. M., (1929).

Des cas de fragmentation ont été signalés chez les *Tradescantia*, où ils semblent particulièrement fréquents (DARLINGTON, 1929 ; WHITAKER, 1936), chez les Fritillaires (DARLINGTON, 1930), chez les *Uvularia* (Liliacées) (BELLING, 1925).

Les anomalies qui correspondent au gain d'un segment chromosomique rentrent dans les cas de *duplication* ; d'autres anomalies sont dues au contraire à la perte d'un fragment de chromosome : ces faits rentrent dans les cas de *déficienc*e ou de *délétion* (1). L'ordre de la disposition des gènes sur un chromosome peut enfin se trouver inversé par suite d'une rupture suivie du retournement bout pour bout du fragment chromosomique : il y a alors *inversion*, laquelle peut être terminale ou intercalaire.

Toutes ces anomalies peuvent s'observer comme une conséquence de l'irradiation.

L'inversion, c'est-à-dire le renversement de l'ordre des gènes, est particulièrement fréquente chez les Drosophiles (2). Chez ces Diptères, par suite

(1) Dans le cas de délétion ou de duplication, l'hybride de structure montrera, à la méiose, un bivalent formé de deux parties inégales. On a cité de nombreux cas de ces bivalents inégaux chez les Orthoptères et ailleurs. Ils pourraient être confondus avec des hétérochromosomes. Une déficience peut d'ailleurs se présenter, comme les autres anomalies chromosomiques, à l'état homozygote : ainsi Mc CLINTOCK (1944) a signalé, pour le chromosome 9 dans le Maïs, plusieurs déficiences qui correspondent à des mutations.

(2) Le changement de position des gènes, à la suite d'une inversion ou d'une translocation d'un segment chromosomique, semble avoir joué un rôle important dans l'évolution. Il apparaît que l'effet d'un gène sur la morphologie ou le développement (action phénotypique) dépend non seulement de la nature propre de ce gène, mais encore de sa position sur le chromosome : c'est ce qu'on a appelé l'*effet de position* (DOBZHANSKY, 1936).



de l'existence des chromosomes géants dans les glandes salivaires, il est relativement facile de reconnaître l'existence d'une telle anomalie, car elle détermine la formation d'une boucle entre les chromosomes homologues appariés. L'étude des configurations chromosomiques dans les glandes salivaires a même permis de mettre en évidence, non plus de simples inversions, mais des inversions doubles ou complexes. Certaines races de *Drosophiles* diffèrent ainsi les unes des autres par la présence, sur leurs chromosomes, d'un ou plusieurs secteurs inversés.

Chez les Organismes autres que la *Drosophile* les inversions ne sont pas

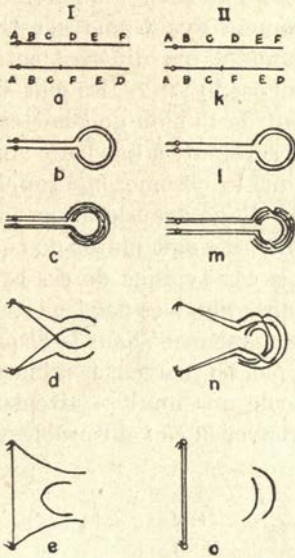


FIG. 174. — Schéma de la formation d'un « pont chromosomique » à la suite de « cross-over » dans un segment inversé : colonne de gauche, formation d'un « pont » et d'un fragment acentrique ; colonne de droite, formation d'un « double pont » et de deux fragments dans le cas de « cross-over » complémentaires. *ABCDEF* et *ABC FED*, les deux chromosomes dont l'un montre une inversion d'un segment par rapport au premier ; *b, l*, zygotène ; *c, m*, pachytène avec chiasmas dans la région inversée ; *d, n* et *e, o*, figures de diacinèses et d'anaphases (D'après WESTFALL, 1940).

rare, particulièrement chez les Végétaux : elles peuvent être reconnues cytologiquement par la formation de boucles au stade du synapsis de la prophase méiotique : c'est ainsi que Mc CLINTOCK (1933) a décrit un exemple typique d'inversion, chez le Maïs, grâce à l'étude approfondie des configurations chromosomiques de la prophase méiotique. L'association synaptique au stade pachytène, dans le cas d'inversion, ne peut plus s'effectuer par la simple mise en contact des chromosomes homologues disposés côte à côte, mais elle entraîne la formation d'une boucle. D'autre part, s'il se produit un entrecroisement (crossing-over), dans une région inversée entre chromosomes homologues, à l'anaphase de la première division méiotique se produisent deux segments dont l'un possède deux centromères (il est dicentrique), tandis que l'autre en est dépourvu (fragment acentrique). Le transfert vers des pôles opposés des deux centromères donne naissance à un bivalent étiré (pont chromosomique), tandis que le fragment acentrique se comporte passivement (fig. 174). L'existence de « ponts anaphasiques » peut ainsi permettre de reconnaître cytologiquement la présence d'inversions chromoso-



miques. MÜNTZING chez les *Crepis* (1934), SMITH H. (1935) chez le *Trillium*, DARLINGTON (1936) chez les Acridiens, *Chorthippus* et *Stauroderus*, RICHARDSON (1936) dans un hybride de *Lilium* ont signalé et décrit des phénomènes d'inversion et leurs conséquences cytologiques (fig. 174).

L'étude des *Datura* et celle des *Oenothères* nous ont mis en présence d'exemples typiques de méioses anormales à la suite de translocations réciproques. C'est même dans les *Datura* trisomiques qu'a été démontré, pour la première fois, l'existence d'une translocation entre chromosomes non homologues. D'autre part un *Datura* trisomique et d'une manière générale une plante dans laquelle est intervenue un changement chromosomique (par interchangeement, translocation, adjonction d'un ou plusieurs chromosomes ou d'un fragment) peut être considérée comme ayant une constitution hybride, puisqu'elle résulte de l'union de gamètes qui diffèrent entre eux dans leur constitution chromosomique. Parmi ces hybrides, les plus simples (hybrides numériques) sont ceux qui résultent de l'union de gamètes, différant par un chromosome normal simplement surajouté à une paire ordinaire comme dans les trisomiques primaires. Lorsque le chromosome supplémentaire est le produit d'un interchangeement ou d'une translocation, ou lorsqu'il s'agit seulement d'un fragment surajouté, il s'agit plutôt de ce qu'on appelle un *hybride de structure*. Cependant le cas typique de ces hybrides est celui des plantes provenant de gamètes dissemblables par leur structure chromosomique, c'est-à-dire ayant subi un remaniement dans la disposition de leurs gènes. Enfin la polysomie et la polyploïdie peuvent combiner leurs effets avec les modifications structurales. Seule une analyse attentive des configurations synaptiques peut amener à trouver la clef du problème posé par des cas complexes.

## BIBLIOGRAPHIE

- AASE, H. C. — Cytology of cereals. The Bot. Rev., 1935, **1**, 467-496.
- ALLEN, Ch. E. — The genetics of Bryophytes. The Bot. Rev., 1935, **1**, 269-292.
- ANDERSON, E. — Cytology in its relation to taxonomy. The Bot. Rev., 1937, **3**, 334-351.
- ANDERSON, E. and SAX, K. — A cytological monograph of the American species of *Tradescantia*. Bot. Gaz., 1936, **97**, 433-476.
- ARVY, L. — Les effets biologiques de la colchicine. Rev. Scient., 1940, **78**, 156-164.
- ATWOOD, S. — Tetraploid and aneuploid *Melilotus alba* resulting from heat treatment. Amer. Journ. Bot., 1936, **23**, 674-677.
- BABCOCK, E. B. — Basic chromosome numbers in plants with special reference to the *Compositae*. The new phytol., 1934, **33**, 386.
- Systematics, cytogenetics and evolution in *Crepis*. Bot. Rev., 1942, **8**, 139-190.
- BABCOCK, E. B. et SWEZY, O. — The chromosomes of *Crepis biennis* L. and *Crepis ciliata*. C. Koch. *Cytologia*, 1934-1935, **6**, 256.
- BABCOCK, E. B., STEBBINS, G. J. et JENKINS, J. A. — Genetic evolutionary process in *Crepis*. Amer. Natur., 1942, **76**, 337-363.



- BAUCH, R. — Experimentell erzeugte polyploidreihen bei der Hefe. Naturwiss., 1941, **29**, 687-688.
- BELLING, J. et BLAKESLEE, A. F. — The configurations and sizes of the chromosomes in the trivalents of 25-chromosome *Daturas*. Proc. Nat. Acad. Sc., 1924, **10**, 116-120.
- BERGÉ, C. A. et WITKUS, E. R. — A cytological study of C. mitosis in the polysomatic plant *Spinacia oleracea*, with comparative observations on *Allium Cepa*. Bull. Torrey Bot. Club, 1943, **70**, 457-466.
- BLAKESLEE, A. F. — Dédoulement du nombre de chromosomes chez les plantes par traitement chimique. C. R. Ac. Sc., 1937, **205**, 476.
- Fifteen-year breeding records of  $2N + 1$  types in *Datura Stramonium*. Coop. in Res. Carn. Inst. of Washingt., 1938, **501**, 315-351.
- Induced evolution in plants through chromosome changes. Proc. eighth Amer. Sci. Congr., 1942, **3**, 173.
- BLAKESLEE, A. F. et AVERY, A. G. — Methods of inducing doubling of chromosomes in plants. The Journ. of hered., 1937, **28**, 393.
- BLAKESLEE, A. F., BELLING, J., FARNHAM, A. BERGNER, D. — A haploid mutant in the Jimson weed « *Datura Stramonium* » Science, 1922, **55**, 646.
- BLAKESLEE et CLELAND. — Circle formation in *Datura* and *Oenothera*. Proc. Nat. Acad. Sc., 1930, **16**, 177-183.
- BOEUF, F. — Les bases scientifiques de l'amélioration des plantes. Paris, 1936.
- BOWDEN, W. M. — Diploidy, polyploidy and winter hardiness relationships in the flowering plants. Amer. Journ. Bot., 1940, **27**, 357-371.
- BRUUN, H. G. — Cytological studies in *Primula. Symbolae Botan. Upsal.*, 1932, **239**, **1**, 1-239.
- BURGEFF, H. — Ueber Polyploidie bei *Marchantia*. Zeitsch. f. ind. Abst. u. Vererb. Lehre, 1937, **73**, 394-403.
- CATCHESIDE, D. G. — The chromosomal relationships in the swede and turnip groups of *Brassica*. Ann. of Bot., 1934, **48**, 601.
- Origin, nature and breeding behaviour of *Oenothera Lamarckiana* trisomics. Journ. of Genetics, 1936, **33**, 1-23.
- CHEVALIER, A. — Nouvelles observations sur les *Spartina* et spécialement sur le *S. Townsendi*. Bull. Soc. Bot. Fr., 1933, **80**, 779-788.
- CLAUSEN, R. E. — Polyploidy in *Nicotiana*. Amer. Nat., 1941, **75**, 291-306.
- CLAUSEN, R. E. et GOODSPEED, T. H. — Interspecific hybridization in *Nicotiana*. Genetics, 1925, **10**, 279-284.
- CLELAND, R. E. — Some aspect of the cyto-genetics of *Oenothera*. The Bot. Rev., 1936, **2**, 316-349.
- CLELAND, R. E. et BLAKESLEE, A. F. — Segmental interchange, the basis of chromosomal attachments in *Oenothera*. Cytologia, 1931, **2**, 175-233.
- CCMANDON, J. et de FONBRUNE. — Action de la colchicine sur *Amœba sphaerococcus*, obtention de variétés géantes. C. R. Soc. Biol., 1942, **136**, 410.
- COOPER, D. C. — Artificial induction of polyploidy in alfalfa. Amer. Journ. Bot., 1939, **26**, 65.
- DARLINGTON, C. D. — Crossing-over and its mechanical relationships in *Chorithippus* and *Stauroderus*. Journ. of Genetics, 1936, **33**, 465-500.
- Chromosome behaviour and structural hybridity in the *Tradescantiae*. II. Journ. of Genetics, 1938, **35**, 259.
- The polygene concept. Nature, 1942, **150**, 154.



- DARLINGTON, C. D. and GAIRDNER, A. E. — The variation system in *Campanula persicifolia*. Journ. of Genetics, 1938, **35**, 97.
- DERMEN, H. — Colchicine polyploidy and technic. Bot. Rev., 1940, **6**, 599-635.
- DERMEN, H. et BAIN, H. F. — A general cytohistological study of colchicine polyploidy in cranberry. Amer. J. Bot., 1944, **31**, 451-463.
- DIGBY, L. — The cytology of *Primula Kewensis* and other related *Primula* hybrids. Ann. of Bot., 1912, **26**, 357-388.
- DOBZHANSKY, Th. — Genetics and the origin of species. New-York, 1937, et 2<sup>e</sup> éd., 1941.
- DOUGHTY, L. R. — Chromosome behaviour in relation to genetics of Agave. Journ. of Genetics, 1936, **33**, 197-205.
- DUSSEAU, M<sup>lle</sup> A. — Les effets de la tétraploïdie chez le Sorgho sucrier. C. R. Ac. Sc., 1945, **220**, 96.
- EMERSON, R. A., BEADLE, G. W. et FRASER, A. C. — A summary of linkage studies in maize. Mem. Cornell Agric. Exp. St., 1935, **180**, 1-83.
- EMERSON, S. — The genetic nature of de Vries's mutations in *Oenothera Lamarckiana*. Amer. Nat., 1935, **69**, 545.
- ERLANSON, E. V. — Chromosome organisation in *Rosa*. *Cytologia*, 1930-1931, **2**, 259.
- ERNST, H. — Zytegenetische Untersuchungen an haploiden Pflanzen von *Antirrhinum majus*. L. I Die meiosis. Zeitschr. f. Bot., 1940, **35**, 161.
- FABERGÉ, A. C. — The physiological consequences of polyploidy I. Growth and size in the tomato. Journ. of Genetics, 1936, **33**, 365.
- The concept of polygenes. Nature, 1943, **151**.
- FANKHAUSER, G. — Polyploidy in the salamander *Eurycea bislineata*. Journ. of Hered., 1939, **30**, 379.
- FARDY, A. et HITIER, H. — Formes amphidiploïdes du genre *Nicotiana*. C. R. Ac. Sc., 1945, **220**, 251 et Mémorial du Serv. des Tabacs, 1945, **1**, 127 p.
- FARMER, J. B. and DIGBY, L. — Studies in Apospory and Apogamy in Ferns. Ann. of Bot., 1907, **21**, 161-199.
- FERNANDES, A. — Le problème du *Narcissus Tazetta*, L. Bol. da Socied. Brotter., 1937, **12**, 159-219.
- Sur la caryo-systématique du genre *Narcissus* L. Ibid. 1939, **13**, 487-542.
- Sur le comportement d'un chromosome surnuméraire pendant la mitose. *Scientia genetica*, 1939, **1**, 141-166.
- FORD, C. E. — Non-disjunction in *Oenothera* and the genesis of trisomics. Journ. of Genetics, 1936, **33**, 275.
- FRANKEL, O. H. — Inversions in *Fritillaria*. Journ. of Genetics, 1937, **34**, 447.
- GAIRDNER, A. E. — *Campanula persicifolia* and its tetraploid form. Journ. of Genetics, 1926, **16**, 341-351.
- GATES, R. R. — The stature and chromosomes of *Oenothera gigas*. Arch. f. Zellf. 1909, **3**, 525-552.
- Polyploidy. The Brit. Journ. of exp. Biol., 1924, **1**, 153-182.
- The species concept in the light of cytology and genetics. The Amer. Nat., 1938, **72**, 340.
- GAVAUDAN, P. — Etude quantitative de l'action mito-inhibitrice des substances aromatiques : définition et terminologie des effets cytologiques utilisés comme test. C. R. Soc. Biol., 1943, **137**, 281.
- GEITLER, L. — Die polyploidie der dauergewebe höherer Pflanzen. Ber. d. d. bot. Gesell., 1940, **58**, 131-142.



- GENTCHEFF, G. et GUSTAFSSON, A. — The double chromosome reproduction in *Spinacia* and its causes. I. *Hereditas*, 1939, **25**, 349.
- GERASSIMOW, J. J. — Die abhängigkeit der Grösse der Zelle von Menge ihrer Kernmasse. *Zeitschr. allg. Phys.*, 1902, **1**, 220-258.
- GERASSIMOWA, H. — Experimentell erhaltene haploide Pflanze von *Crepis tectorum* L. *Planta*, 1937, **26**.
- GOODSPEED, T. H. et BRADLEY, M. V. — Amphidiploidy. *Bot. Rev.*, 1942, **8**, 271-316.
- GOODSPEED, T. H. et CLAUSEN, R. E. — Interspecific hybridization in *Nicotiana*. VIII. Univ. Calif. Publ. Botan., 1928, **11**, 775-844.
- GRANICK, E. B. — A Karyosystematic study of the genus *Agave*. *Amer. J. of Bot.*, 1944, **31**, 283-298.
- GREGORY, R. P. — On the genetics of tetraploid plants in *Primula sinensis*. *Proc. Roy. Soc. B.*, 1914, **87**, 484-492.
- GUINOCHET, M. — Recherches de taxinomie expérimentale sur la flore des Alpes et de la Région méditerranéenne occidentale. II. Sur quelques formes du *Campanula rotundifolia* L. sens. lat. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 1942, **89**, 70-75.
- Observations et réflexions sur l'action de la colchicine sur les cellules végétales. *Bull. Hist. appl.*, 1941, **18**, 213-222.
- GUYÉNOT, E. — L'hérédité, 3<sup>e</sup> éd., 1942, Doin, éd. Paris.
- HAGA, T. — The comparative morphology of the chromosome complement in the tribe *Parideae*. *Journ. Fac. Sc. Hokk. imp. Univ.*, sér. V, Bot., 1934, **3**, 1-32.
- HAGERUP, O. — *Empetrum hermaphroditum* (Lge) Hag a new tetraploid bisexual species. *Dansk. bot. Ark.*, 1927, **5**, 1-17.
- Ueber Polyploidie in beziehung zu Klima, Ökologie und Phylogenie. *Hereditas*, 1932, **16**, 19.
- Studies on the significance of polyploidy. III. *Deschampsia* and *Aira*. *Hereditas*, 1939, **25**, 185-192.
- IV. *Oxycoccus*, *Ibid.*, 1940, **26**, 399-410.
- Zytoökologische Bicornes-Studien. *Planta*, 1941, **32**, 6-14.
- HÅKANSSON, A. — Die Zytologie eines trisomischen *Pisum-typus*. *Hereditas*, 1935-1936, **21**, 223.
- Die reduktionsteilung in einigen Artbastarden von *Pisum*. *Hereditas*, 1935-1936, **21**, 245.
- HEILBRONN, A. — Ueber experimentell erzeugte tetraploidie bei Farnen. Berlin, 1927.
- HOVASSE, R. — Cytologie et génétique en accord sur la question du chromosome. *Rev. gén. des Sc.*, 1936, **47**, 151.
- HOWARD, H. W. — The fertility of amphidiploids from the cross *Raphanus sativus* × *Brassica oleracea*. *Journ. of Genetics*, 1938, **36**, 239.
- HUSKINS, C. L. — The origin of *Spartina Townsendii*. *Genetica*, 1931, **12**, 531-538.
- IVANOV, M. A. — Experimental production of haploids in *Nicotiana rustica* L. (and a discussion of haploidy in flowering plants). *Genetica*, 1938, **20**, 295-397.
- IYENGAR, N. K. — Pollen-tube studies in *Gossypium*. *Journ. of Gen.*, 1939, **37**, 69.
- JENKINS, J. A. — The cytogenetic relationships of four species of *Crepis*. *Univ. of Calif. Publ. in Agric. Sc.*, 1939, **6**, 369-400.



- JÖRGENSEN, C. A. — The experimental formation of heteroploid plants in the genus *Solanum*. Journ. of Gen., 1928, **19**, 133-211.
- KARPECHENKO, G. D. — Polyploid hybrids of *Raphanus sativus* L. × *Brassica oleracea* L. Bull. Appl. Bot., 1927, **17**, 305-408.
- KIHARA, H. et KATAYAMA, Y. — Zur entstehungsweise eines neuen Konstanten oktoploiden *Egilotricum*. *Cytologia*, 1931, **2**, 234-255.
- KISCH, R. — Morphologie und Zytologie haploider Pflanzen von *Epilobium hirsutum*. Zeitschr. f. Bot., 1940, **36**, 513.
- KOSHY, T. K. — Number and behaviour of chromosomes in *Aloe litoralis*. Ann. of Bot., N. S. 1937, **1**, 43.
- KOLTZOFF, N. K. — Les molécules héréditaires, Act. Sc. et ind., n° 776. 1939.
- KOSTOFF, D. — Directed heritable variations conditioned by euploid chromosome alterations. Journ. of Genetics, 1938, **36**, 447.
- Studies on polyploid plants. XXI. Journ. of Genetics, 1939, **37**.
- KOSTOFF, D. et SARANA, M. — Heritable variations in *Nicotiana Tabacum* L. induced by abnormal temperatures, and their evolutionary significance. Journ. of Genetics, 1939, **37**, 499.
- LAMMERTS, W. E. — On the nature of chromosome association in *N. tabacum* haploids. *Cytologia*, 1934-1935, **6**, 38-50.
- LAMPRECHT, H. — Genstudien an *Pisum sativum*. *Hereditas*, 1936-1937, **XXII**, 336.
- LANG, W. H. — On apospory in *Anthoceros laevis*. Ann. of Bot., 1901, **15**, 503-510.
- LARSEN, P. — The aspects of polyploidy in the genus *Solanum*. K. Dansk. Vidensk. Selsk. Medd., 1943, **18**, 1-51.
- LAWTON, E. — Regeneration and induced polyploidy in ferns. Amer. J. Bot., 1932, **19**, 303-333.
- Regeneration and induced polyploidy in *Osmunda* and *Cystopteris*. Ibid., 1936, **23**, 107.
- LEHMANN, E. — Polyploidie und geographische Verbreitung der Arten der Gattung *Veronica*. Jahrb. wiss. Bot., 1941, **89**, 461-542.
- LESLEY, J. W. et LESLEY, M. M. — Chromosome fragmentation and mutation in tomato. Genetics, 1929, **14**, 321-336.
- LEVAN, A. — Polyploidy and self-fertility in *Allium*. *Hereditas*, 1936-1937, **22**, 126.
- Tetraploidy and octoploidy induced by colchicine in diploid *Petunia*. *Hereditas*, 1939, **25**, 109-131.
- Studies on the meiotic mechanism of haploid rye: *Hereditas*, 1942, **28**, 177-211.
- LILIENFELD, F. A. — Karyologische und genetische studien an *Fragaria* II. Japan. Journ. of Bot., 1936, **8**, 119.
- LINDSTRÖM, E. W. — Genetics of polyploidy. The Bot. Rev., 1936, **2**, 197-221.
- LINDSTRÖM, E. W. et KOOS, K. — Cytogenetic investigations of a haploid tomato. Amer. Journ. Bot., 1931, **18**, 398.
- LITARDIÈRE, R. de. — Sur l'existence de figures didiploïdes dans le méristème radiculaire du *Cannabis sativa* L. La Cellule, 1925, **35**, 19-25.
- Recherches sur les *Poa annua* subsp. *exilis* et subsp. *typica*. Rev. de Cyt. et de Cytoph., 1938, **3**, 134-141.
- Recherches caryologiques et caryotaxonomiques sur les Borriginacées. Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. d. Nord., 1942, **32**, 319-323.



- LORBEER, G. — Geschlechtsunterschiede im chromosomensatz und in der zellgrösse bei *Sphaerocarpus Donnellii* Aust. Zeitschr. f. Bot., 1930, **23**, 932-956.
- Mc CLINTOCK, B. — A cytological and genetical study of triploid maize. *Genetics*, 1929, **14**, 180-222.
- The association of non homologous part of chromosomes in the mid-prophase of meiosis in *Zea Mays*. *Zeit. f. Zellf. u. mikr. An.*, 1933, **19**, 191-237.
- The relation of homozygous deficiencies to mutations and allelic series in maize. *Genetics*, 1944, **29**, 478-502.
- Mc KELVEY, S. D. et SAX, K. — Taxonomic and cytological relationships of *Yucca* and *Agave*. *Journ. Arn. Arbor.*, 1933, **14**, 76-81.
- MANGENOT, G. — Action de la colchicine sur les racines d'*Allium Cepa*. *Actualités scient. et industr.*, n° 915, 1942.
- MANTON, J. — Introduction to the general cytology of the *Cruciferae*. *Ann. of Bot.*, 1932, **46**, 509-554.
- Contributions to the cytology of apospory in ferns. *Journ. of Genetics*, 1932, **25**, 423-430.
- The problem of *Biscutella laevigata* L. I. *Zeit. indukt. Abst. Vererb.*, 1934, **67**, 41-57.
- II. The evidence from meiosis. *Ann. of Bot. N. S.* 1937, **1**, 439.
- MARCHAL, El. et Em — Aposporie et sexualité chez les Mousses. *Bull. Ac. Roy. Belg.*, 1907-1911, 765-789 ; 1249-1288 ; 750-778.
- MATHER, K. — Polygenic inheritance and natural sélection. *Biol. Rev.*, 1943, **18**, 32-64.
- MATSUURA, H. — On Karyo-ecotypes of *Fritillaria camschatcensis* (L.). *Ker-Gaw. Journ. of the Fac. of Sc. Hokk. Imp. Univ.*, 1935, sér. V. Bot., vol. **IV**, 219.
- The theory of genotypic parallelism as a basis of Group-variability. *Journ. of the Fac. Sc. Hokk. Imp. Univ.*, 1935, sér. V. Bot., vol. **III**, 139.
- MATSUURA, H. et SUTÔ, T — Contribution to the idiogram study in Phanerogamous Plant I. *Journ. of the Fac. of Sc., Hokk. Imp. Univ.*, 1935, sér. V., Bot., **4**, 33.
- MAUDE, P. F. — Chromosome numbers in some British Plants. *The new Phyt.*, 1940, **39**, 17.
- MENSINKAI, S. W. — Cytogenetic studies in the genus *Allium*. *Journ. of Genetics*, 1939, **39**, 1.
- MILOVIDOV, P. F. — Durch Welken und Austrocknen Künstlich hervorgerufene Mixoploidie bei Pflanzen. *Protoplasma*, 1938, **30**, 427-459.
- MÜNTZING, A. — Ueber chromosomenvermehrung in *Galeopsis-Kreuzungen*. *Hereditas*, 1930, **14**, 153-172.
- Cyto-genetic investigations on synthetic *Galeopsis Tetrahit*. *Hereditas*, 1932, **16**, 105-154.
- Chromosome fragmentation in a *Crepis* hybrid. *Hereditas*, 1934, **19**, 284-302.
- Cytogenetic studies on hybrids between two *Phleum* species. *Hereditas*, 1935, **20**, 103-136.
- The evolutionary significance of auto-polyploidy. *Hereditas*, 1936-1937, **21**, 263.
- Genetical effects of duplicated fragment chromosomes in Rye. *Hereditas*, 1943, **29**, 91.



- MÜNTZING, A. et PRAKKEN, R. — The mode of chromosome pairing in *Phleum* twins with 63 chromosomes and its cytogenetic consequences. *Hereditas*, 1940, **26**, 463-501.
- MÜNTZING, A., TOMETORP, G. et MUNDT-PETERSEN. — Tetraploid barley produced by heat treatment. *Hereditas*, 1936-1937, **22**, 401.
- NAGAHARU, U. — Genome-analysis in *Brassica*. Jap. Journ. of Bot., 1934, **7**, 389.
- NANDI, H. K. — The chromosome morphology, secondary association and origin of cultivated Rice. Journ. of Genetics, 1936, **33**, 315.
- NAWACHINE, M. — Chromosome alterations caused by hybridization and their bearing upon certain general genetic problems. *Cytologia*, 1933-1934, vol. **V**, 169.
- NEBEL, B. R. — Symposium on theoretical and practical aspects of polyploidy in crop plants. *Americ. Natur.*, 1941, **75**, 289-290.
- NEBEL, B. R. et RUTTLE, M. L. — The cytological and genetical significance of colchicine. Journ. Hered., 1938, **29**, 3-9.
- NEMEC, B. — Ueber die einwirkung des chloral-hydrates auf die Kern-und zellteilung. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, 1904, **39**, 645-730.
- NEWTON, W. C. F., et PELLEW, C. — *Primula Kewensis* and its derivatives. Journ. Genet., 1929, **20**, 405-467.
- NILSSON, H. — Eine diploide forms aus der tetraploiden *Oenothera gigantea*. *Hereditas*, 1939, **25**.
- NOGUTI, Y., OKUMA, K. et OKA, H. — Studies on the polyploidy in *Nicotiana* induced by the treatment with colchicine. I. General observations on the autotetraploid of *Nicotiana rustica* and *N. Tabacum*; II. Growth rate and chemical analysis. Jap. J. Bot., 1939, **10**, 309-319 et 1940, 343-364.
- NOGUTI, Y., OKA, H. et OTUKA. — Studies on the polyploidy in *Nicotiana* induced by the treatment with colchicine. Jap. Journ. Bot., 1940, **10**.
- OEHLKERS, F. — Die cytologischen grundlagen des genetischen « crossing overs ». Ber. d. d. bot. Gesell., 1937, **55**, 96.
- PARTHASARATHY, N. — Cytogenetical studies in *Oryzae* and *Phalarideae*. III. *Ann. of Bot.*, 1939, **3**, 43.
- PATHAK, G. N. — Studies in the cytology of *Oenothera*. *Amer. Journ. Bot.*, 1940, **27**, 117.
- RANDOLPH, L. F. — Some effects of high temperatures on polyploidy and other variations in maize. *Proc. Nat. Acad. Sc.*, 1932, **18**, 222-229.
- Cytogenetics of tetraploid Maize. *Journ. Agr. Res.*, 1935, **50**, 591-602.
- RENNER, O. — Artbastarde bei Pflanzen., 1929.
- Zur Kenntnis der 15-chromosomigen Mutanten von *Oenothera Lamarckiana*. *Flora*, 1939-1940, **134**, 257-310.
- Ueber das crossing-over bei *Oenothera*. *Ibid.*, 1942-1943, **36**, 117-214.
- RESENDE, F. — Gigas-formen mit geringerer chromosomen-zahl als die Stammarten. Ber. d. d. bot. Gesell., 1938, **56**, 533.
- RHOADES, M. M. — Note on the origin of triploidy in Maize. *Journ. of Genetics*, 1936, **33**, 355.
- RHOADES, M. M. et Mc CLINTOCK, B. — The cytogenetics of Maize. *The Bot. Rev.*, 1935, **1**, 292.
- RHOADES, M. M. et RHOADES, V. H. — Genetics studies with factors in the tenth chromosome in maize. *Genetics*, 1937, **22**, 302.



- RIBBANDS, C. R. — The conséquence of structural hybridity at meiosis in *Lilium testaceum*. Journ. of Genetics, 1938, **35**, 1.
- RICHARDSON, M. — Structural hybridity in *Lilium Martagon album* × *L. Hansoni*. Journ. of Genetics, 1936, **32**, 411-450.
- RICHARIA, R. H. — Cytological investigation of *Raphanus sativus*, *Brassica oleracea* and their F<sup>1</sup> and F<sup>2</sup> hybrids. Journ. of Genetics, 1937, **34**, 19.
- ROHWEDER, H. — Beiträge zur systematik und phylogenie des genus *Dianthus*. Bot. Jahrb., 1934, **66**, 249-366.
- ROSENBERG, O. — Cytologische und morphologische studien an *Drosera longifolia rotundifolia*. K. Svensk. Vet. Handl., 1909, **43**, 1-64.
- ROSENDAHL, G. — Versuche zur erzeugung von Polyploidie bei Farnen durch Colchicinbehandlung sowie Beobachtungen an polyploiden Farnprothallien. *Planta*, 1940, **31**, 597.
- ROSTAND, J. — La polyploidie expérimentale. Rev. Scient., 1941, **79**, 157-162.
- SATINA, S. and BLAKESLEE, A. F. — Balanced and unbalanced haploids in *Datura*. Journ. of Hered., 1937, **28**, 193.
- Cytological effects of a gene in *Datura*, with causes dyad formation in sporogenesis. Bot. Gaz., 1935, **96**, 521.
- SATINA, S., BLAKESLEE, A. F., AVERY, A. G. — Chromosome behaviour in triploid *Datura*. III. The seed. Amer. J. of Bot., 1938, **25**, 595.
- Demonstration of the three germ layers in the shoot apex of *Datura* by means of induced polyploidy in periclinal chimeras. Amer. J. of Bot., 1940, **27**, 895-905.
- SATÔ, D. — Chromosome studies in *Scilla*. *Cytologia*, 1935.
- Karyotype alteration and phylogeny. IV. Karyotypes in *Amaryllidaceae* with special reference to the Sat-chromosome. *Cytologia*, 1938, **9**.
- SAN, K. — Chromosome ring formation in *Rhoeo discolor*. *Cytologia*, 1932, **111**, 36.
- The cytological analysis of species-hybrid. The Bot., Rev., 1935, **1**, 100.
- SHIMOTOMAI, N. — Zur Karyogenetik der Gattung *Chrysanthemum*. J. Sc. Hirosh. Univ., 1933, B<sup>2</sup>, 2, 1-100.
- Cytogenetische untersuchungen über *Chrysanthemum*. *Bibliogr. genet.*, 1938, **12**, 161-174.
- SKOVSTEDT, A. — Cytological investigations of the genus *Æsculus*. *Hereditas*, 1929, **12**, 64-70.
- SIMONET, M. — Recherches cytologiques et génétiques chez les *Iris*. Thèse, Paris, 1934.
- Observations sur quelques espèces et hybrides d'*Agropyrum* I. Revision de l'*Agropyrum junceum* (L.) P. B. et de l'*Agropyrum elongatum* (Host.) P. B. d'après l'étude cytologique. Bull. Soc. Bot. Fr., 1935, **82**, 624-632.
- SIMONET, M., CHOPINET, R. et SOULIJAERT, G. — Sur l'obtention d'un *Linum usitatissimum* tétraploïde après application de colchicine. C. R. Ac. Sc., 1938, **207**, 85.
- SIMONET, M. et CHOPINET, R. — Sur la conjugaison chromosomique autosyndétique de quelques hybrides *Raphanobrassica*. C. R. Ac. Sc., 1942, **214**.
- SIMONET, M. et GUINOCHET, M. — Observations sur quelques espèces et hybrides d'*Agropyrum*. II. Sur la répartition géographique des races caryologiques de l'*Agropyrum junceum* (L.) P. B. Bull. Soc. Bot. Fr., 1938, **85**, 175.



- Apparition dans les tissus végétaux de cellules polyploïdes sous l'influence des vapeurs de paradichlorobenzène. C. R. Soc. Biol., 1939, **130**, 1057.
- SMITH, H. — The induction of polyploidy in *Nicotiana* species and species hybrids by treatment with colchicine. Journ. of Hered., 1939, **30**, 291.
- SMITH, H. — Induction of polyploidy in *Nicotiana* species and species hybrid by treatment with colchicine. Genetics, 1939, **24**, 85.
- STEBBINS, G. L. — The significance of polyploidy in plant evolution. The Amer. Natur., 1940, **74**, 54 et 1942, **76**, 36-45.
- STEBBINS, G. L. et BABCOCK, E. B. — The effect of polyploidy and apomixis on the evolution of species in *Crepis*. The Journ. of hered., 1939, **30**, 519.
- STOMPS, Th. J. — Ueber die Künstliche Herstellung von *Oenothera Lamarckiana gigas* de Vries. Ber. d. d. bot. Gesell., 1942, **60**, 125-131.
- STRAUB, J. — Polyploidie auslösung durch temperaturwirkungen. Zeitschr. f. Bot., 1939, **34**, 385-480.
- Die Zytologie der haploiden Epilobien und die phylogenie der Gattung. Biol. Centralbl., 1941, **61**, 573.
- STRELKOVA, O. — Polyploidy and geographo-systematic groups in the genus *Alopecurus* L. *Cytologia*, 1938, **8**, 468-480.
- SUGIURA, T. — Studies on the chromosome numbers in higher plants. IV et V. *Cytologia*, 1940, **10**, 324-333 et 363-370.
- Chromosome studies on *Papaveraceae* with special reference to the phylogeny. *Cytologia*, 1940, **10**, 558-576.
- SUTTON, E. — Cytological studies of *Pisum*. Ann. of Bot., 1937, vol. **1**, n° 4, 785.
- TÄCKHOLM, G. — Zytologische Studien über die gattung *Rosa*. Acta Hort. Berg., 1922, **7**, 97-381.
- TÉTRY, A. — Polyploïdie, oligoploïdie, greffe et évolution. Rev. scientif., 1940, **78**, 359.
- TISCHLER, G. — Die bedeutung der polyploidie für die verbreitung der Angiospermen. Bot. Jahrb., 1935, **67**, 1-36.
- Polyploidie und Artbildung. Naturwiss., 1942, **30**, 713.
- TSCHERMAK, E. — Durch Colchicinbehandlung ausgelöste Polyploidie bei der Grünalge *Edogonium*. Naturwiss., 1942, **30**, 683-684.
- TSCHERMAK, E. v. et BLEIER, H. — Ueber fruchtbare *Ægilops*-Weizen-bastarde. Ber. d. d. bot. Gezell., 1926, **44**, 110-132.
- UPCOTT, M. — The parents and progeny of *Æsculus carnea*. Journ. of Genetics, 1936, **33**, 135.
- The genetic structure of *Tulipa* II. Structural hybridity. Journ. of Genetics, 1937, **34**, 339.
- The nature of tetraploidy in *Primula Kewensis*. Journ. of Genetics, 1939, **37**, 79.
- The genetic structure of *Tulipa* III. Meiosis in polyploids. Journ. of Genetics, 1939, **37**, 303-340.
- UPCOTT, M. and LA COUR, L. — The genetic structure of *Tulipa*. I. A chromosome survey. Journ. of Genetics, 1936, **33**, 234.
- VANDEL, A. — La cytogénétique et la structure de la matière vivante. Rev. gén. des Sc., 1935, **46**, 296.
- Polyploïdie et distribution géographique. Bull. Biol. Fr. et Belg., 1940, **74**, 94.



- VILMORIN, R. de. — La production expérimentale de plantes polyploïdes aux Etablissements Vilmorin. C. R. Ac. Agric. Fr., 1943, **29**, 384-386.
- WALKER, R. I. — The effect of colchicine on microspore mother-cells and microspores of *Tradescantia paludosa*. Amer. Journ. Bot., 1938, **25**, 280.
- WARMKE, H. E. — Polyploidy and evolution. Amer. Nat., 1941, **75**, 344-346.
- WARMKE, H. E. et BLAKESLEE, A. F. — Induction of simple and multiple polyploidy in *Nicotiana* by colchicine treatment. Journ. of hered., 1939, **30**, 419.
- WATKINS, G. M. — Chromosome numbers and species characters in *Yucca*. Am. Journ. Bot., 1936, **23**, 328-333.
- WETTSTEIN, F. V. — Experimentelle Untersuchungen zum artbildungsprobleme. I. Zellgrößen-regulation und fertilwerden einer polyploiden Bryum-sippe. Zeitschr. f. ind. Abst. u Vererb. lehre. 1938, **74**, 34-53  
— Hemiploid forms and some problems of polyploidy. Genetics, 1938, **23**, 174.
- WHITAKER, T. W. — Fragmentation in *Tradescantia*. Amer. J. Bot., 1936, **23**, 517-519.
- WILKINSON, J. — The cytology of *Salix* in relation to its taxonomy. Ann. of Bot., 1944, **8**, 269-284.
- WINGE, O. — The chromosomes. Their numbers and general importance. Trav. lab. Carlsb. 1917, **13**, 131-275.  
— Taxonomic and evolutionary studies in *Erophila* based on cytogenic investigations. C. R. Trav. Lab. Carlsb. sér. phys., 1940, **23**, 41-78.
- WINKLER, H. — Ueber die experimentelle Erzeugung von Pflanzen mit abweichenden Chromosomenzahlen. Zeitschr. f. Bot., 1916, **8**, 417-531.
- WITKUS, E. R. et BERGER, C. A. — Veratrine, a new polyploidy inducing agent. Journ. Her. 1944, **35**, 131-133.
- WOODS, M. W. — Meiotic studies in triploid *Tulipa* with special reference to bridging and fragmentation. Bot. Gaz., 1937, **99**, 103.
- WRINCH, D. — The fabric structure of proteins with special reference to Cytogenetics. J. Gen., 1940, **40**, 359.
- WULFF, H. D. — Karyologische Untersuchungen an der halophyten flora Schleswig-Holsteins. Pringsh. jahrb. f. phys. Bot., 1937, **84**, 812.
- YAMASAKI, Y. — Some observations on the microsporogenesis of the haploid plant of *Triticum vulgare* Hcst. Jap. Journ. Bot., 1936, **8**, 152.
-



## CHAPITRE XI

# Le rôle des chromosomes dans l'hérédité du sexe.

---

L'importance des chromosomes dans l'hérédité s'est manifestée avec une spéciale évidence par la découverte, il y a une quarantaine d'années, d'une relation entre la détermination du sexe et la présence de chromosomes particuliers, les *chromosomes sexuels*.

La notion de chromosomes particuliers liés au sexe est l'œuvre tout d'abord de zoologistes (HENKING, DE SINETY) qui découvrirent vers la fin du siècle dernier, dans les cellules mâles de certains Insectes, la présence d'un chromosome remarquable, différant des autres par sa taille plus élevée. Ce chromosome, dont la nature exacte fut ensuite reconnue par Mc CLUNG (1902), reçut le nom d'*hétérochromosome* (MONTGOMERY, 1901), ou de chromosome X (WILSON, 1909). Il se comporte à la façon d'un chromosome supplémentaire univalent associé à des paires de chromosomes homologues du stock normal diploïde : ces derniers reçoivent le nom d'*autosomes*. Au moment de la réduction chromatique, au cours de la spermatogénèse, l'hétérochromosome (X) passe, en raison de son caractère d'univalent, dans une moitié seulement des gamètes. La lignée femelle, par contre, possède ce même chromosome X, en deux exemplaires, formant un bivalent qui se disjoints normalement à la méiose à la manière des autosomes : ainsi tous les gamètes femelles sont équivalents et pourvus de ce chromosome, tandis qu'il existe deux sortes de gamètes mâles, les uns possédant le chromosome sexuel X, les autres en étant dépourvus. On comprend dès lors que la fécondation des ovules par les gamètes mâles de formule  $n + X$ , donne des œufs se développant en femelles (puisque'ils ont la constitution  $2n + XX$ ), tandis que, dans l'autre alternative, les ovules produisent des œufs se développant en mâles ayant la constitution  $(2n + X)$  (1).

### I. — LES CHROMOSOMES SEXUELS CHEZ LES ANIMAUX

Le type de différenciation sexuelle que nous venons de décrire s'observe chez beaucoup d'Insectes comme des Orthoptères, des Hémiptères, des

(1) Ceci s'écrit souvent  $2n + XO$  pour marquer que le chromosome X n'est associé à aucun partenaire dans la formule chromosomique du mâle, autrement dit qu'il s'y comporte comme un univalent.



Coléoptères et chez des Nématodes. Il a été décrit comme le type *Protenor* (du nom de l'Hémiptère, *Protenor belfragei*, qui en fournit un bon exemple) ; on peut le désigner comme le type XO ; le sexe mâle possède un nombre de chromosomes impair ( $2n + X$ ), tandis que la femelle, avec une formule paire, équilibrée ( $2n + 2X$ ), renferme un chromosome de plus que le mâle. Chez d'autres Insectes, comme des Hémiptères du genre *Lygeus*, le chro-

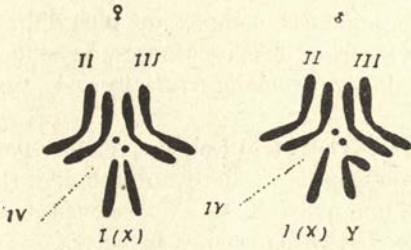


FIG. 175. — Stock chromosomique diploïde chez le mâle et chez la femelle de *Drosophila melanogaster* (faiblement schématisé) montrant en bas la paire des chromosomes sexuels  $xx$  pour la femelle et  $xy$  pour le mâle et en IV les microchromosomes; les chromosomes montrent l'appariement somatique ;  $\times 4.000$  (D'après MORGAN, BRIDGES et STURTEVANT).



FIG. 175 bis. — Paires d'hétérochromosomes se disjoignant à la première division méiotique: a, chez l'Homme; b, chez l'Opôssum, le Singe et l'Homme.

mosome X, chez le mâle, est associé à un chromosome plus petit (Y) avec lequel il forme une paire dissymétrique; de sorte que la disjonction méiotique assure la production de gamètes répartis en deux classes suivant qu'ils possèdent l'un ou l'autre de ces chromosomes sexuels. La femelle étant homogamétique (de constitution  $2n + 2X$ ) comme précédemment, les œufs se développeront en mâles ou en femelles suivant qu'ils seront fécondés par un gamète mâle de formule  $n + X$  ou  $n + Y$ . Le type *Lygeus* est désigné encore par l'appellation XY. Il est caractérisé par la présence, chez le mâle, d'une paire de chromosomes inégaux (hétérochromosomes) (1). On le rencontre chez les Diptères (*Drosophile*) (2) et chez les Mammifères (l'Homme a pour formule chromosomique respectivement dans le sexe mâle et dans le sexe femelle :  $46 a + XY$  et  $46 a + XX$ ).

La condition exactement inverse, c'est-à-dire dans laquelle le sexe mâle est homogamétique, tandis que le sexe femelle est digamétique, est réalisée

(1) L'existence d'un couple hétéromorphe de chromosomes permet de décider, à la méiose, s'il intervient une pré-ou une post-réduction, suivant que la disjonction de ce couple est constatée à la première ou à la deuxième division de maturation (cf. p. 322).

(2) Le type XY se rencontre effectivement chez le *Drosophila melanogaster* (voir fig. 175), mais, dans cet exemple classique, le chromosome Y est plus grand que le chromosome X contrairement au cas général. C'est là une exception assez rare. En outre ce chromosome Y possède une activité génétique particulière (cf. p. 403).



chez les Lépidoptères, les Oiseaux et chez certains Poissons. C'est le type *Abraxas*, du nom d'un Papillon particulièrement étudié.

Chez la plupart des Métazoaires à sexes séparés, le mécanisme chromosomique lié à la détermination du sexe s'explique ainsi par la présence d'une paire de chromosomes hétéromorphes (XY) (ou à la limite XO), combinant son action avec une paire de chromosomes homomorphes (XX). Cependant, dans un ensemble important d'Animaux, les phénomènes sont moins simples en ce sens que le mécanisme sexuel englobe dans son action, non plus une seule paire, mais un nombre plus élevé et parfois variable de chromosomes : il existe alors des chromosomes sexuels multiples, comportant plus d'un X ou plus d'un Y. Par exemple, parmi les Insectes, chez les Mantes, on connaît le type  $X_1X_2Y$  et chez un Papillon, le *Phragmatobia fuliginosa*, le type  $X Y_1Y_2$  peut être représenté.

Le type  $X_1X_2$ , qui se rattache au mode XO est très fréquent d'autre part et il paraît être caractéristique d'un groupe entier, celui des Arachnides. Le sexe hétérogamétique (ici le ♂) possède une paire  $X_1X_2$  s'opposant à deux paires  $X_1X_1$  et  $X_2X_2$  dans l'autre sexe. Les chromosomes sexuels X et Y, peuvent être enfin, dans certains cas, représentés par plus de deux exemplaires que l'on numérote  $X_1X_2X_3...X_n$  ou encore  $Y_1 Y_2 Y_3...Y_n$ . D'une manière générale les chromosomes sexuels multiples se rencontrent dans le groupe des Nématodes, chez les Arachnides et chez certains Insectes.

Les chromosomes sexuels multiples, dans le cas le plus simple de deux X ou de deux Y, semblent à première vue pouvoir dériver d'une simple cassure de l'X ou de l'Y. En réalité les faits sont très probablement moins simples, car nous savons aujourd'hui qu'un fragment chromosomique, s'il est dépourvu de centromère, n'est pas viable. Il faut donc supposer le plus souvent que les chromosomes sexuels multiples résultent de fusion, à la suite de translocations, avec des autosomes. De toutes façons l'interprétation de ces chromosomes et de leur évolution demeure un problème cytologique des plus délicats (voir à ce sujet WHITE, 1940). Nous verrons d'ailleurs plus loin que les autosomes, ainsi qu'on est convenu de les appeler, ne sont pas eux-mêmes sans influence sur le sexe et sur ses manifestations. Il ne peut donc pas y avoir une démarcation absolument tranchée entre les chromosomes sexuels et les autres chromosomes du stock.

## II. — LES CHROMOSOMES SEXUELS CHEZ LES VÉGÉTAUX

### a) Bryophytes et Cryptogames.

Chez les Végétaux les caractères des chromosomes sexuels sont moins apparents en général, et c'est seulement en 1917 qu'ALLEN en découvrit le premier exemple dans une petite Hépatique le *Sphærocarpus Donnellii*. Le



genre *Sphaerocarpus* renferme un petit nombre d'espèces, très proches les unes des autres, qui sont toutes hétérothalliques avec un dimorphisme sexuel accusé. Les chromosomes sexuels constituent une paire XY très inégale qui est associée dans les cellules du sporophyte à sept paires d'autosomes (fig. 176); la formule chromosomique du sporophyte peut donc s'écrire  $2n = 16$ , ou, d'une manière plus explicite,  $14a + XY$  ( $a$  désignant un auto-

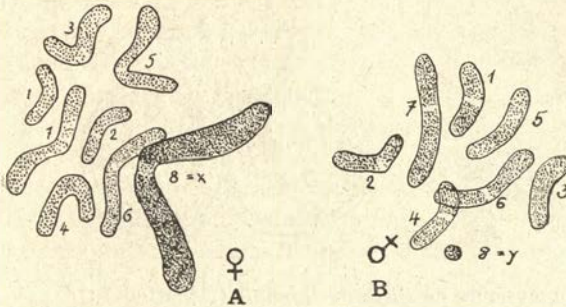


FIG. 176. — Plaques métaphasiques dans les gamétophytes mâles (à droite) et femelles (à gauche) de *Sphaerocarpus Donnellii*. Les chromosomes sont numérotés de 1 à 8 et leur région d'insertion se distingue par sa teinte plus claire. Remarquer la grande différence de taille entre les chromosomes sexuels  $x$  et  $y$ ;  $\times 6.100$  (D'après LORBEER, 1930).

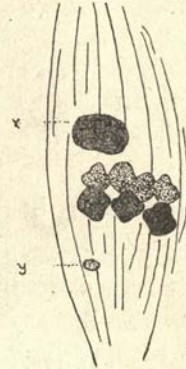


FIG. 177. — *Sphaerocarpus terrestris*; métaphase de la division hétérotypique; on y voit 7 autosomes et une paire d'hétérochromosomes  $x y$  largement disjointe (conjugaison à distance).  $\times 3.450$  (D'après LORBEER).

some). La réduction chromatique produit des spores de deux sortes, sensiblement en nombre égal, les unes de formule  $7 + X$ , les autres de formule  $7 + Y$ . En raison de cette constitution, une moitié des spores se développe en gamétophytes femelles renfermant l'hétérochromosome de grande taille  $X$ , l'autre moitié se développe en gamétophytes mâles avec l'hétérochromosome très réduit  $Y$  (fig. 177). On savait déjà, par les recherches anciennes de DOUIN (1909) et de STRASBURGER (1909), que le sexe du *Sphaerocarpus terrestris* était déterminé de très bonne heure, dès la spore, et qu'une tétrade était formée, pour moitié, de spores se développant en individus mâles et de spores se développant en individus femelles. La découverte de chromosomes sexuels est venue rendre compte, ou tout au moins donner, semble-t-il, une représentation matérielle du mécanisme responsable de cette ségrégation du sexe dans la cellule-mère des spores. La détermination du sexe apparaît ici sous son aspect purement génotypique et elle se montre liée à la disjonction de facteurs renfermés dans des chromosomes particuliers.

Un mécanisme semblable de la ségrégation des sexes dû à la présence d'hétérochromosomes a été démontré chez une vingtaine d'espèces d'Hépa-



tiques dioïques (fig. 178) et chez diverses espèces de Mousses à sexes séparés (1). Cependant ce mécanisme n'est peut-être pas général, car l'existence de chromosomes distincts par leur morphologie n'a pas été reconnue chez toutes les Bryophytes dioïques. Alors que chez la Mousse dioïque, *Pogonatum inflexum*, les chromosomes sexuels constituent une paire XY qui rap-

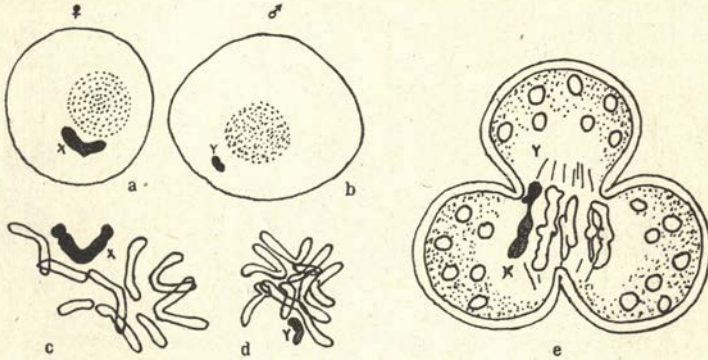


FIG. 178. — Les chromosomes de *Riccardia pinguis* (Hépatique) : *a, b*, dans le noyau au repos montrant seulement les chromosomes sexuels *x* et *y* ; *c, d*, plaques équatoriales correspondantes  $\times 2.400$  ; *e*, méiose dans une cellule-mère de spores montrant le couple *x y* sous forme d'un bivalent hétéromorphe ;  $\times 1.800$  (D'après TATUNO, 1936).

pellent, par leur différence de taille accentuée, ceux des *Sphærocarpus*, les hétérochromosomes de l'Hépatique *Pellia Neesiana* sont déjà moins différenciés et ce n'est pas sans difficulté que, dans le gamétophyte mâle, le chromosome Y peut être distingué parmi les autosomes (fig. 179).

Il est vraisemblable néanmoins, par analogie, que même dans le cas où

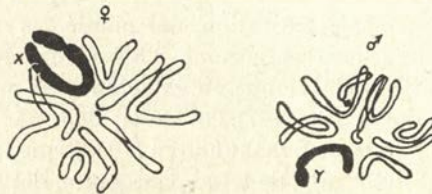


FIG. 179. — Plaques équatoriales des thalles mâles et femelles de *Pellia Neesiana* montrant les chromosomes sexuels (en noir) et les autosomes (D'après TATUNO, 1936).

des hétérochromosomes ne sont pas discernables, la détermination du sexe peut être essentiellement de même nature et qu'elle suit la réduction chro-

(1) Le type XY peut être remplacé par un type  $Xn + Y$ , comme chez certains *Frullania* qui ont pour formule chromosomique, dans le sporophyte :  $14 + X_1 + X_2 + Y$  et dans les gamétophytes :  $7 + X_1 + X_2$ , du côté ♀ et  $7 + Y$ , du côté ♂. D'autres espèces de *Frullania* dioïques, par contre, ont absolument la même constitution chromosomique dans la plante ♂ et dans la plante ♀ (TATUNO, 1937).



matique comme une conséquence de la disjonction réalisée dans les divisions de maturation. On sait, en effet, pour un très grand nombre d'Hépatiques et de Mousses dioïques, que la germination d'une spore isolée produit toujours un gamétophyte d'un sexe déterminé, sans que celui-ci puisse être modifié en principe par les conditions extérieures.

L'influence des hétérochromosomes sur le sexe se trouve encore bien mise en valeur par les caractères des gamétophytes diploïdes obtenus par bouturage du sporophyte dans les expériences des MARCHAL chez les Mousses dioïques, comme *Bryum caespiticium*, *B. argenteum* et *Mnium hornum*. Les plantes feuillées obtenues ont le caractère de *diplontes* et elles sont toujours monoïques, comme on pouvait le prévoir théoriquement, puisqu'elles renferment à la fois les chromosomes X et Y ; leurs organes sexuels cependant sont rarement fonctionnels.

Une autre méthode pour provoquer la polyploïdie chez les Mousses est celle qu'a employée WETTSTEIN et qui présente certains avantages dans cette étude des relations entre les chromosomes et le sexe. Ce savant a pris pour point de départ, dans l'obtention de gamétophytes diploïdes, non plus le sporophyte, mais une cellule à  $2n$  chromosomes obtenue en inhibant, au moyen d'un anesthésique, la division cellulaire sur un protonéma haploïde. Dans ces conditions il a pu faire développer un diplonte uniquement mâle, à partir d'un protonéma mâle, et réciproquement un diplonte femelle aux dépens d'un protonéma femelle. Il a été possible ultérieurement d'obtenir la fécondation d'un gamétophyte diploïde femelle par un gamétophyte mâle haploïde normal, ce qui a permis d'obtenir un sporophyte, puis un gamétophyte triploïde. Ce dernier renfermait deux génomes ♀ pour un génome ♂ et il était bisexué avec prédominance femelle.

Les Hépatiques se prêtent moins bien que les Mousses à des expériences de ce genre ; cependant ALLEN (1934) a pu observer, chez le *Sphaerocarpus Donnellii*, des gamétophytes diploïdes, d'origines diverses, dont la plupart furent obtenus par la germination de spores anormales associées par deux (*dyades*), au lieu de l'être par quatre, comme lorsque la méiose suit son cours habituel. Parmi les gamétophytes diploïdes, les uns, qui renferment  $2X$  chromosomes, sont femelles, les autres, qui possèdent  $2Y$ , sont mâles ; enfin ceux qui renferment le couple XY sont des intersexués comme le montre la présence, à côté d'archégonies bien conformées, d'organes intermédiaires entre les archégonies et les anthéridies ; cependant ces diplontes du type XY sont femelles en apparence, comme aussi fonctionnellement, ce qui peut être attribué à la prédominance du caractère femelle en relation avec la plus grande taille du chromosome X. E. KNAPP (1936) a signalé également l'obtention, chez les *Sphaerocarpus*, de gamétophytes diploïdes ayant la constitution  $(14 + 2X)$  ou  $(14 + 2Y)$ . Ces gamétophytes anormaux peuvent apparaître spontanément dans les cultures de cette Hépatique.

La polyploïdie peut dériver sans doute de méioses anormales dans le cas des spores groupées par deux (*dyades*), ou plus rarement dans le cas des *triades* ou des *monades*, qui s'observent occasionnellement en place des tétrades habituelles. ALLEN avait attribué ces anomalies à quelque facteur



génétique, car elles sont relativement fréquentes dans certaines lignées de *Sph. Donnellii* (fig. 180). KNAPP a montré qu'elles pouvaient être provoquées par l'action des rayons X. BURGEFF (1937), chez les *Marchantia*, a pu obtenir des formes polyploïdes par régénération à partir des pédicelles de sporogones, par conséquent au moyen de la méthode utilisée par les MARCHAL chez les Mousses. Ces formes ne se montrent pas stables, et elles ont tendance à revenir au nombre normal diploïde.

Nous avons accordé la première place, dans ces problèmes du sexe chez

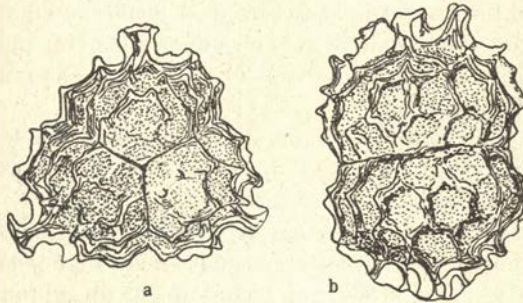


FIG. 180. — Une tétrade de spores et une dyade produites sur un même sporophyte de *Spheroocarpus Donnellii* ;  $\times 265$  (D'après ALLEN, 1935).

les Végétaux, aux Bryophytes, car ils sont très favorables à ces études et ils ont l'avantage de fournir des résultats particulièrement probants et relativement simples. Il n'en est pas de même, en général, chez les Algues et chez les Champignons ; bien que la détermination du sexe y soit fréquemment d'ordre génotypique, il n'existe, dans ces groupes, que de très rares exemples connus jusqu'ici de chromosomes sexuels différenciés cytologiquement. Encore les quelques cas signalés sont-ils un peu douteux. Chez les Algues, B. SCHUSSNIG (1939) a montré l'existence d'hétérochromosomes pour deux espèces de *Cladophora*. Le sporophyte y aurait la constitution  $2a + X + Y$ , tandis que les gamétophytes auraient pour formule chromosomique, respectivement  $a + X$  et  $a + Y$  (1). Chez les Champignons, dans le genre *Pezize*, des auteurs japonais ont signalé également l'existence d'hétérochromosomes. En dehors de ces exemples isolés il n'apparaît pas que la différenciation des sexes chez les Cryptogames cellulaires soit liée à un caractère chromosomique reconnaissable ; mais il faut tenir compte, dans l'appréciation de ce résultat, de la difficulté des recherches cytologiques dans ce groupe de Végétaux et aussi de l'état peu avancé des recherches dans cette direction.

La détermination du sexe chez les Algues et chez les Champignons offre, malgré cela, des exemples très typiques d'une relation directe avec un mécanisme chromosomique. Les recherches de HARTMANN et de SCHREIBER chez les Volvocales, celles de MOEWUS sur les *Chlamydomonas*, celles de MAINX sur les *Edogonium*, montrent que le sexe est déterminé, chez ces Algues,

(1) Ici, *a* représente évidemment l'ensemble des autosomes.



dès la germination de l'œuf effectuée avec réduction chromatique. La détermination du sexe y est, comme l'on dit, *haplogénotypique*. Le plus souvent c'est la production, en même nombre, des individus haploïdes mâles et femelles qui permet de conclure, chez les Algues, à un mécanisme génétique fonctionnant à la méiose, comme dans l'exemple des *Gonium*, des *Chlamydomonas*, des *Edogonium*, des *Enteromorpha*, des *Laminaria*, des *Dictyota*, etc. Le déterminisme du sexe, chez les *Chlamydomonas*, a ceci de particulier que les facteurs responsables, ou réalisateurs F et M, ne sont pas des allèles et qu'ils siègent probablement sur le même chromosome. Ce fait a été observé aussi chez des Champignons (MOEWUS, 1943).

Les Champignons Ascomycètes, tel le genre *Neurospora*, ont fourni des résultats très intéressants concernant les facteurs de sexualité et leur disjonction à la méiose : en effet, grâce à la disposition des ascospores en une série linéaire dans l'asque, il a été possible de savoir si tel ou tel facteur était disjoint à la première ou à la deuxième division de maturation (M<sup>lle</sup> WILCOX, 1928). Chaque spore haploïde peut être isolée, puis élevée en culture pure, de façon à obtenir un thalle dont le sexe est recherché par confrontation avec un thalle différent. L'étude génétique, chez ces haplontes, est facilitée, puisqu'on évite l'inconvénient apporté par les faits de dominance et de récessivité dans les formes diploïdes. D'après les données de la génétique LINDEGREEN (1936) suppose que le *Neurospora crassa* posséderait des chromosomes sexuels hétéromorphes et que cette condition pourrait se rencontrer chez de nombreux Ascomycètes hétérothalliques. Grâce à l'étude des « crossing-over », une carte du chromosome sexuel de *N. crassa* a pu être établie, avec l'emplacement supposé de certains gènes.

Dans les Basidiomycètes, la différenciation du sexe est compliquée par l'existence d'un type de sexualité, non seulement bipolaire, mais parfois quadripolaire. Dans ce dernier cas (*quadrisexualité*) la détermination du sexe met en jeu, non plus une seule paire, mais deux paires de facteurs (allèles) portés par les chromosomes sexuels.

Chez les Ptéridophytes, la question du sexe se trouve liée au cycle évolutif comme chez les Bryophytes et c'est dans une phase particulière du développement (haplophase) représentée par le gamétophyte que se montre la sexualité. Or, le plus souvent, chez les Fougères, les gamétophytes ou prothalles sont bisexués, et c'est la condition connue sous le nom d'*homothallicisme*. Il n'y a donc pas à proprement parler de ségrégation des sexes. Chez les *Equisetum*, il est vrai, les prothalles, bien qu'étant issus de spores en apparence semblables, sont en général dioïques. Cependant la séparation des sexes, dans ce groupe, ne paraît pas obéir à des règles fixes : un prothalle d'abord mâle peut ultérieurement développer des archégones et les prothalles uniquement mâles sont prépondérants dans les conditions de nutrition défectueuses ou insuffisantes (1).

(1) Ce fait explique la plus grande fréquence des prothalles mâles constatée dans les cultures au laboratoire. Cette question du déterminisme du sexe dans les gamétophytes d'*Equisetum* mériterait d'être reprise, car les données présentes sont assez contradictoires. JOYET-LAVERGNE (1931) a cru pouvoir distinguer, chez divers *Equisetum*, les spores à différenciation mâle des spores à différenciation femelle, par les caractères



## b) Phanérogames.

## 1. — LES CONDITIONS DE LA SEXUALITÉ CHEZ LES PLANTES SUPÉRIEURES

La condition rencontrée chez les Phanérogames, en ce qui concerne le sexe et sa répartition, est très diverse. La grande majorité des plantes à fleurs porte des organes sexuels de deux sortes sur le même pied, soit dans des fleurs distinctes (diclinie), soit dans des fleurs semblables (monoclinie). Les premières sont dites monoïques, les deuxièmes hermaphrodites (ou *synoïques*). Chez ces plantes, évidemment, la différenciation sexuelle ne se manifeste qu'au moment de l'élaboration des organes sexuels, de sorte qu'elle apparaît purement phénotypique. Cependant, d'après les recherches de PASTRANA (1932) sur les *Begonia schmidtiana*, la production de fleurs mâles pourrait être due à la perte d'un chromosome par certaines lignées cellulaires.

Lorsque les sexes sont portés par des individus différents (plantes dioïques), les sporophytes se trouvent sexuellement différenciés, ce qui s'exprime par le terme d'*hétérophytisme*. Les gamétophytes, très réduits vis-à-vis de la prépondérance des sporophytes, sont toujours, quant à eux, sexuellement distincts, de sorte que les Phanérogames dioïques sont à la fois hétérophytiques et hétérothalliques.

La dioécie est plus ou moins marquée chez les Plantes à fleurs où cette condition est réalisée : il n'est pas rare en effet, chez certaines d'entre elles, d'observer dans un sexe des rudiments de l'autre. Ces états « subdioïques » sont parfois assimilés à des phénomènes d'« intersexualité » comme on en connaît chez la mouche Drosophile ou chez un Papillon, le *Lymantria dispar*, mais il est douteux que cette comparaison soit valable. La subdioécité apparaît plutôt comme un rappel de la condition fondamentale bisexuée de la généralité des Plantes à fleurs. Les sexes sont donc en général moins rigoureusement distincts chez les Phanérogames que chez les Animaux ou même que chez les Cryptogames.

La séparation la mieux marquée des sexes s'observe chez une Cucurbitacée de nos haies, la Bryone dioïque, et chez les *Melandrium album* et *rubrum* qui représentent le *Lychnis dioica* de Linné. Chez cette dernière plante, cependant, un *Ustilago* peut provoquer l'apparition d'étamines sur une plante femelle (MAGNIN, 1888 ; GIARD, 1898). Chez d'autres plantes, dont la sexualité s'échelonne entre la dioécité et la subdioécité, on peut rencontrer occasionnellement des fleurs bisexuées parmi les unisexuées, ou encore la présence côte à côte de fleurs des deux sexes (Houblon, Chanvre, Mercuriale, etc.).

Dans l'ensemble, le sexe se montre d'une stabilité incontestable chez les de leur coloration vitale, mais les faits signalés ne sont pas très démonstratifs et ils n'ont pas été retrouvés. Personnellement nous n'avons pas pu les vérifier.



Plantes du type dioïque et l'influence des facteurs externes paraît bien souvent sans influence pour le modifier. Rien ne le montre mieux que les expériences dans lesquelles on a greffé les deux sexes l'un sur l'autre, sans parvenir à modifier leur sexualité respective (voir à ce sujet les expériences récentes de KUHN, en 1941, sur la greffe des sexes dans la Mercuriale annuelle). La longue histoire des rapports du sexe avec l'« environnement » et des études qui s'y rapportent, depuis les travaux classiques de MOLLIARD (1898), est résumée par LOEWING (1938). Ces travaux montrent l'influence incontestable, et souvent très marquée, des facteurs du milieu sur le sexe chez des plantes comme le Houblon, le Chanvre, la Mercuriale. Ils ne permettent pas de conclure, cependant, que cette action du milieu est la seule à intervenir, ni même qu'elle ait un rôle prépondérant dans la différenciation du sexe.

Comme exemple de stabilité du sexe on cite souvent l'*Elodea canadensis* qui se propage, depuis 1842, à partir d'exemplaires femelles introduits en Europe et dont le sexe est resté inaltéré. Le Peuplier d'Italie est multiplié partout par voie végétative, sous la forme mâle seulement et sans qu'il y ait eu changement de sexe. Les faits, signalés parfois, d'une mutation du sexe ou d'un mélange des sexes chez diverses plantes dioïques ne sont pas à interpréter comme des transformations d'un sexe dans un autre, mais comme une preuve de la bipotentialité foncière de chaque sporophyte. On a l'impression que l'un des sexes est à l'état latent et que sa manifestation est empêchée, avec plus ou moins d'efficacité, suivant les cas et les circonstances.

Cette constance du caractère de sexualité chez beaucoup de Phanérogames dioïques, et même chez des subdioïques, a conduit à supposer qu'il s'agissait d'un caractère d'ordre génétique s'établissant dès la fécondation. Par diverses considérations STRASBURGER et CORRENS ont été amenés à penser que la plante mâle produisait deux sortes de grains de pollen, les uns à potentialité mâle, les autres à potentialité femelle et cela dans une proportion de 50 p. 100 pour chaque catégorie. La production de l'un ou de l'autre sexe aurait résulté de la réunion des gamètes mâles de l'une ou de l'autre sorte avec les oosphères de l'autre sexe supposées semblables entre elles. Ce mécanisme pouvait rendre compte, par ailleurs, de l'égalité numérique des sexes qui est souvent de règle.

L'existence de deux sortes de spores et de deux sortes de gamètes dans le sexe mâle, dans une proportion de moitié, fait songer évidemment à une ségrégation de facteurs dans les cellules-mères des spores ou des gamètes suivant le schéma mendélien. Aussi STRASBURGER (1910) n'avait pas manqué de rechercher, dans diverses plantes dioïques (Chanvre, *Melandrium*, Bryone dioïque, Mercuriale), s'il existait une différence de constitution chromosomique entre les deux sexes; mais il n'obtint que des résultats négatifs. La découverte lui échappa et c'est bien plus tard que l'hypothèse s'est trouvée confirmée par l'observation, chez diverses Phanérogames dioïques, de chromosomes sexuels (1).

(1) Les expériences de CORRENS sur les croisements entre *Bryonia dioica* (dioïque) et *B. alba* (bisexuée) avaient montré nettement l'hétérogamétie de la plante ♂ s'opposant à l'homogamétie de la plante ♀. Plus récemment des expériences d'autofécondation



## 2. — LES HÉTÉROCHROMOSOMES.

Le premier exemple connu de chromosomes liés au sexe chez les Angiospermes est celui des *Elodea gigantea* et *canadensis* (SANTOS, 1921-1924). Il s'agit du type XY analogue à celui que nous avons déjà rencontré chez les Hépatiques. La plante mâle possède 24 paires de chromosomes, dont une paire inégale XY ; à la méiose, dans les cellules mères des microspores, la

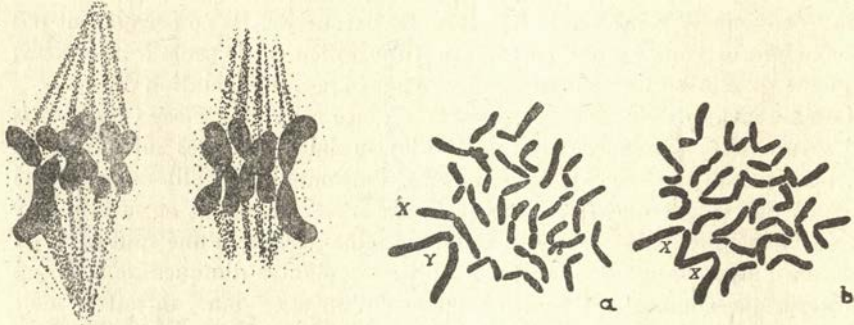


FIG. 181. — Chromosomes sexuels de *Melandrium album* à la métaphase : à droite, plaques équatoriales de la plante mâle (a) et de la plante femelle (b). (D'après CORRENS et WESTERGAARD).

disjonction amène la formation de grains de pollen ayant soit la formule  $23 + X$ , soit la formule  $23 + Y$ . La plante femelle possède au contraire 24 paires de chromosomes dont une paire XX ; elle est donc homozygote pour le caractère du sexe et ne produit, par conséquent, qu'une seule sorte d'oosphères. La production des plantes femelles de constitution  $46 + 2X$  résulte donc de la rencontre des gamètes mâles  $23 + X$  avec les gamètes femelles de même formule ; les rencontres  $23 + X$ ,  $23 + Y$  donneront des plantes mâles de constitution  $46 + XY$ . La détermination du sexe peut être qualifiée de *diplogénotypique*.

Le même type d'hétérochromosomes se rencontre également dans les *Melandrium* (*Lychnis dioica*) (fig. 181), dans le Houblon, le Chanvre, le Mûrier, les Saules, etc. (1) (Bibliographie dans l'ouvrage de CORRENS, 1928).

entreprises par KUHN (1939) chez des plantes subdioïques (*Thalictrum*, *Mercuriale* annuelle) ont confirmé l'hypothèse de CORRENS d'après laquelle les plantes subdioïques présenteraient, dans le déterminisme du sexe, le même mécanisme que les dioïques : les plantes mâles sont hétérogamétiques, avec la constitution  $\alpha\gamma$ , tandis que les plantes femelles renferment uniquement des cellules du type  $\gamma\gamma$ . L'étude de la fécondation dans ces plantes apporte donc une preuve nouvelle à la théorie génétique de la différenciation sexuelle. D'ailleurs des chromosomes sexuels ont parfois été observés chez des plantes subdioïques.

(1) Chez le *Melandrium rubrum*, d'après LÖWE (1940), le chromosome Y, présent dans la plante ♂ et non dans la plante ♀, serait le plus gros des deux hétérochromosomes. Nous aurions donc ici un type XY avec prédominance de l'Y ( $Y > X$ ), contrairement au cas habituel. Le genre *Melandrium* se comporterait à ce point de vue comme la *Drosophila melanogaster*. WESTERGAARD (1940) indique, de son côté, que dans le croisement entre plantes tétraploïdes de *Melandrium*, les rejets mâles ont presque tous un gros chromosome accompagné de trois petits : or la combinaison XYYY ne peut pas exister et il doit s'agir en conséquence de plantes à formule XXXY, d'où la même con-



Certaines plantes dioïques possèdent enfin un type d'hétérochromosomes plus complexe dans lequel le chromosome Y, au lieu d'être simple, se compose de deux fragments ( $Y_1$  et  $Y_2$ ) : dans ces conditions le bivalent hétérogène XY est remplacé par un trivalent  $XY_1Y_2$  (*Rumex acetosa* et *acetosella*, *Humulus japonicus*). La disjonction, au lieu de se produire entre les chromosomes sexuels X et Y, se produit entre le chromosome X et les deux fragments  $Y_1$  et  $Y_2$ . Exceptionnellement, la disjonction peut se faire entre l'un des petits chromosomes et un groupe constitué par un grand et un petit chromosomes associés. La constitution des hétérochromosomes du type *Rumex acetosa* semble résulter de fragmentations ou de translocations ; le sexe mâle possède un triple groupe chromosomique et la sexualité se complique d'hétéropléidie. Il peut arriver encore une autre complication : chez deux espèces de Houblon, *Humulus japonicus* et *H. lupulus*, les différences chromosomiques en rapport avec le sexe, au lieu d'être limitées à une seule paire de chromosomes, s'étendent occasionnellement à une autre paire dans l'un des sexes, tandis que l'autre a toujours des paires semblables. Cette disposition dérive sans doute d'un interchangement entre un chromosome sexuel et un autosome, car, dans ces plantes, on peut observer à la méiose des chaînes de 4 ou de 5 chromosomes unis bout à bout, qui rappellent les figures de caténation des hybrides d'interchangement.

Nous avons vu que, chez certains Insectes, le chromosome Y pouvait faire défaut (c'est le type XO, ou type *Protenor*) ; or ce mode paraît très rare chez les Végétaux où il ne serait représenté que chez une Monocotylédone, le *Dioscorea sinuata* (MEURMAN, 1925). Enfin, dans la très grande majorité des Végétaux dioïques pourvus d'hétérochromosomes, c'est le sexe mâle qui est digamétique et le seul cas bien connu d'une hétérogamétie femelle est celui de *Fragaria elatior* qui appartient au type XY (CORRENS, 1926 ; KIHARA, 1929). L'œuf est donc déterminé, chez cette plante, dès avant la fécondation, soit dans le sens mâle, soit dans le sens femelle. Au contraire, lorsque le sexe mâle est digamétique, la détermination est une conséquence de l'acte fécondateur.

L'existence d'hétérochromosomes, ou d'une particularité chromosomique apparente en relation avec le sexe, n'est d'ailleurs nullement générale chez les Plantes à fleurs dioïques. Miss LINDSAY dans une revue de la question en 1930, signalait que sur 66 espèces d'Angiospermes dioïques étudiées cytologiquement, 43 seulement étaient pourvues d'hétérochromosomes. Parmi les Phanérogames dioïques chez lesquelles il n'a pas été constaté de paire inégale de chromosomes, citons *Bryonia dioica*, *Clematis virginiana*, *Smilax herbacea*, *Carica Papaya*, *Spinacia oleracea*. Il est permis cependant de supposer, par analogie, qu'une paire chromosomique, chez ces Plantes, est tout de même en rapport avec la détermination du sexe. En l'absence de caractères morphologiques, certains chromosomes, que l'on suppose être sexuels, peuvent être d'ailleurs distingués par des particularités physiolo-

clusion sur la taille plus élevée du chromosome Y. On revient ainsi à l'opinion première de Miss BLACKBURN (1924) que le chromosome Y est le plus grand de la paire hétéromorphe (WARMKE et BLAKESLEE, 1939) chez le *Melandrium*.



giques comme un certain retard à la disjonction, ou bien les propriétés hétéropycnotiques dans le noyau quiescent. L'absence de chromosomes sexuels différenciés, chez certains Végétaux à sexes séparés, n'est donc nullement une preuve que le déterminisme du sexe est indépendant de tout facteur mendélien se disjoignant dans les cellules sexuelles. A vrai dire, il y a plutôt lieu de s'étonner que la différenciation sexuelle s'accompagne aussi souvent d'un caractère visiblement inscrit dans la formule chromosomique (1).

## I. — CARACTÈRES CYTOLOGIQUES DES CHROMOSOMES SEXUELS

### a) L'hétéropycnose et le comportement à la méiose.

L'un des caractères cytologiques remarquables des chromosomes sexuels, c'est d'être en général reconnaissables dans l'intervalle entre deux divi-

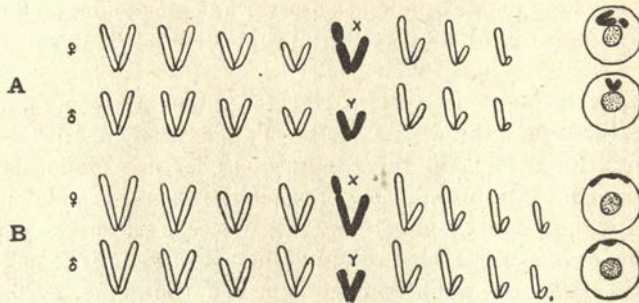


FIG. 182. — Schémas des stocks chromosomiques dans la plante mâle et dans la plante femelle, chez deux Hépatiques, avec l'indication de l'hétéropycnose des chromosomes sexuels (en noir) ; à droite les noyaux au repos correspondants : A, *Pallavicinia longispina* ; B, *Calobryum rotundifolium* (D'après TATUNO, 1933).

sions ; ils demeurent en effet assez souvent chromatiques pendant ce stade, contrairement aux autres chromosomes (*hétéropycnose*) (fig. 182). Ce fait a

(1) A ce propos, la signification même des hétérochromosomes en rapport avec le sexe a pu être mise en doute, ou, tout au moins, réduite à n'être qu'une conséquence d'origine secondaire. A l'appui de cette opinion on peut citer que certaines plantes hermaphrodites possèdent des chromosomes hétéromorphes, tandis que, par contre, il existe des plantes dioïques qui en sont dépourvues. Divers auteurs ont signalé l'existence d'individus hermaphrodites de *Lychnis dioica* : ce seraient, d'après BELAR (1925), des plantes mâles modifiées car elles possèdent la paire chromosomique hétéromorphe des plantes staminées normales. Dans certains cas et si l'on en croit divers savants, il y aurait une simple corrélation entre la présence d'hétérochromosomes et la dualité sexuelle et cette corrélation se serait établie secondairement (ARARATJAN, 1939) ; elle n'aurait donc pas l'influence qu'on lui attribue généralement. Dans certaines plantes comme le Chanvre, où les conditions de milieu semblent particulièrement efficaces pour modifier l'expression du sexe, on sait que des auteurs, comme SCHAFFNER, vont jusqu'à nier toute corrélation entre les hétérochromosomes et la sexualité. JENSEN (1939) qui, à plusieurs reprises, a mis en doute le caractère déterminant des hétérochromosomes, pense que les chromosomes, dits sexuels, sont une conséquence de la disparité sexuelle et non sa cause : ce sont pour lui plutôt des chromosomes liés au sexe (*sex-linked chromosomes*).



tout d'abord été reconnu chez l'Hémiptère *Pyrrhocoris*, puis chez d'autres Insectes. Chez les Animaux, ce caractère ne semble pas se manifester avant le moment des divisions germinales, mais chez les Végétaux, c'est un fait dont la manifestation semble plus générale et qui peut accompagner les divisions ordinaires somatiques. Il a été particulièrement mis en évidence chez les Hépatiques dans les travaux de HEITZ (1928-1932). L'intérêt de cette propriété d'hétéropycnose, c'est qu'elle permet sans doute de mettre en évidence des chromosomes sexuels, là où autrement et par les seuls caractères morphologiques ils ne seraient pas reconnaissables. En admettant cette corrélation, un savant japonais, TATUNO (1936), affirme que chez les Jungermanniales anakrogynes, tous les chromosomes hétéropycnotiques sont, sans exception, des chromosomes sexuels (fig. 182); mais la réciproque n'est pas vraie et l'opinion de HEITZ ne trouve pas une application générale : les exemples sont nombreux, en effet, dans lesquels des chromosomes sexuels ne se distinguent pas des autosomes par leur condensation différentielle ou leur hétérochromasie ; enfin les autosomes eux-mêmes, comme nous l'avons déjà signalé plus haut (p. 204) sont parfois partiellement hétéropycnotiques (1).

L'hétéropycnose, comme nous avons déjà eu l'occasion de l'indiquer, est généralement tenue pour le signe d'une certaine pauvreté en gènes : les chromosomes sexuels (du moins ceux d'entre eux qui sont entièrement hétéropycnotiques) devraient donc renfermer très peu de gènes. Il semble que, là encore, on se soit un peu trop pressé de conclure ; il est vrai que l'hétéropycnose est associée à une certaine « inertie » génétique dans l'exemple de la *Drosophile* et de certains chromosomes du Maïs (chromosomes du type B), mais il serait imprudent de vouloir généraliser comme le montrent les recherches récentes de LORBEER (1941) basées sur le *Sphærocarpus Donnellii* : chez cette Hépatique en effet, les chromosomes sexuels X et Y sont totalement hétérochromatiques par contraste avec les autosomes euchromatiques ; or l'existence de nombreuses mutations dans lesquelles sont impliqués les chromosomes sexuels semble montrer que l'hétérochromatine n'est pas pauvre en gènes ; d'autre part, malgré la différence considérable de taille entre les chromosomes X et Y, ceux-ci renfermeraient le même nombre de gènes (2).

La signification de l'hétéropycnose est donc loin d'être élucidée. Cette propriété caractérise bien certains chromosomes, ou certains segments chromosomiques, mais d'une manière assez variable suivant le cycle de la mitose ou de la méiose, ou même suivant les tissus ou les organes. C'est pourquoi des auteurs comme TINNEY (1936), étudiant les *Sphærocarpus*, voient une relation entre cette propriété et certaines activités physiologiques de la cellule : ce qui semble le prouver c'est que les cellules adultes, largement vacuolisées,

(1) On peut en effet considérer comme à peu près synonymes les termes d'hétéropycnose et d'hétérochromasie, car ces expressions désignent un seul et même phénomène; mais l'hétérochromasie est un terme plus général qui correspond à l'extension d'une notion jusque-là limitée aux seuls chromosomes sexuels.

(2) D'après un travail récent de MATHER (1944) l'hétérochromatine ne serait pas génétiquement inerte, mais elle posséderait des propriétés « polygéniques » : ainsi le chromosome Y de *Drosophila melanogaster* se montre à la fois hétérochromatique et hautement polygénique. Les mâles qui n'en ont pas sont viables, mais stériles.



ne possèdent dans leurs noyaux aucune trace d'hétéropycnose, tandis que, dans les petites cellules méristématiques, l'un des bras du chromosome X demeure chromatique dans le noyau au repos et que l'ensemble du chromosome X se montre hétéropycnotique au cours de la prophase. Ces manifestations chromatiques ne font donc que traduire probablement un état particulier du support ou du squelette chromosomique. Suivant la terminologie

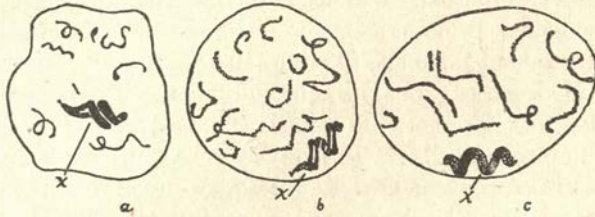


FIG. 183. — Prophases des mitoses spermatogoniales chez certains Orthoptères montrant que le chromosome sexuel se distingue des autosomes par une spire plus épaisse (hétéropycnose positive) ; a, b, *Platyceles* ; c, *Metrioptera* (D'après WHITE, 1940).

de DARLINGTON, les segments de chromosomes hétéropycnotiques seraient des « segments différentiels » caractérisés, suivant les circonstances, par une surproduction ou au contraire par une sous-production des acides nucléiques par rapport aux segments normaux. WHITE (1940), parle d'hétéropycnose positive ou négative pour des cas semblables (fig. 183).

Nous concluons, au sujet de cette propriété des chromosomes sexuels,

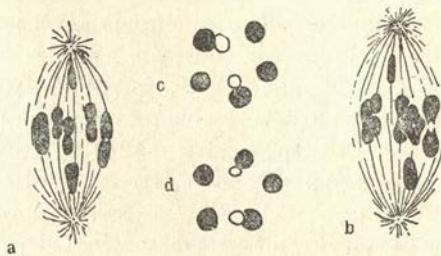


FIG. 184. — Premières cinèses réductionnelles chez le mâle d'un Névroptère (*Chrysopa formosa*) : a et b, métaphases vues de profil ; c et d vues polaires ; il y a 10 autosomes et un couple xy ;  $\times 2.250$  (D'après NAVILLE et de BEAUMONT, 1936).

qu'elle est encore très énigmatique et qu'il faut attendre de plus amples informations sur la constitution intime des chromosomes pour en apprécier la valeur.

Les chromosomes sexuels possèdent encore, fréquemment, un comportement particulier à la méiose qui permettrait de les reconnaître même s'ils ne différaient pas des autosomes par la taille ou la coloration. Il s'agit, le plus souvent, d'une avance dans leur ascension polaire anaphasique à la première cinèse de maturation (fig. 184), parfois encore d'un retard par rap-



port au mouvement anaphasique des autosomes. Les chromosomes sexuels, au lieu d'être appariés à la métaphase, se montrent largement séparés à ce stade de la première mitose réductionnelle (fig. 184) : c'est ce que LORBEER (1934), qui a observé ce phénomène chez les *Sphaerocarpus*, appelle la « conjugaison à distance » et il en résulte inévitablement une « préréduction » des chromosomes X et Y. Le même fait s'observe, d'après NAVILLE et DE BEAUMONT (1936), très régulièrement chez les Névroptères (fig. 184). Dans le type XO, il y a généralement division du chromosome sexuel impair à la pre-

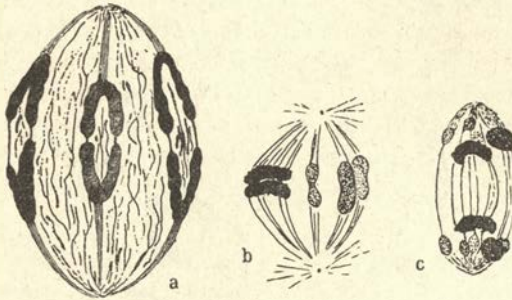


FIG. 185. — Anaphases dans les divisions spermatocytiques. *a*, *Amphiuma* ; *b, c*, *Protenor* : le chromosome sexuel impair, qui subit une division équationnelle, est figuré en noir et les fibrilles fusoriales s'attachent sur toute sa surface (D'après SCHRADER, (1934-35).

mière mitose réductrice (division équationnelle) (fig. 185), puis le chromosome X passe ensuite en entier dans l'une des spermatides au cours de la deuxième division : ainsi une moitié des gamètes seulement renferme ce chromosome univalent ; l'autre moitié en est dépourvue.

#### b) Les relations avec les nucléoles.

Un autre caractère cytologique des chromosomes sexuels, qui présente une certaine généralité, consiste dans leurs relations avec les nucléoles (R. R. GATES, 1939). En effet, aussi bien chez les Insectes que chez les Bryophytes, les chromosomes sexuels prennent part à la formation des nucléoles. Chez la *Drosophile*, comme l'ont montré particulièrement KAUFMANN (1934-37) et E. HEITZ (1933), les chromosomes X et Y sont en général des chromosomes nucléolaires, le premier présentant une constriction et le second un satellite. Chez le *Sphaerocarpus Donnellii*, il existe dans les cellules de la plante ♀, comme l'a montré LORBEER (1934), un grand chromosome X, ayant une constriction secondaire et qui est attaché au nucléole. Dans les cellules de la plante ♂ il existe, par contre, un très petit chromosome Y, dont le volume n'est environ que le soixantième de celui du chromosome X et un autosome à satellite. Les chromosomes X et Y des *Marchantia* sont reconnaissables à leur attache sur le nucléole des noyaux. Chez le *Sphaerocarpus*



*cristatus*, ALLEN (1936) a montré que le corps hétéropycnotique attaché sur le nucléole représente une partie du chromosome X. Des faits du même ordre ont été obtenus chez d'autres Hépatiques et chez des Mousses par divers savants japonais (TATUNO, 1933-1936 ; SHIMOTOMAI et KOYAMA, 1932) (fig. 186).

Quelle peut être la signification de ces rapports entre chromosomes sexuels et nucléoles ? Il est difficile de le dire et le rôle des nucléoles est lui-même trop peu connu pour qu'il soit possible de risquer une hypothèse en l'occur-

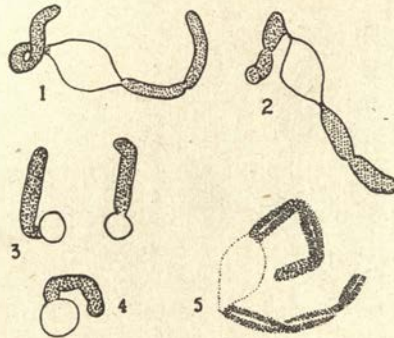


FIG. 186. — Relations des chromosomes sexuels avec les nucléoles à la prophase chez le *Pallavicinia Lyelli* (Hépatique) (D'après WOLCOTT, 1939).

rence. Les chromosomes sexuels ont certainement d'autres fonctions que celles en rapport avec le sexe : l'une de ces fonctions, de caractère physiologique, serait d'élaborer ou de condenser la substance nucléolaire et, à d'autres périodes, de condenser la chromatine thymonucléique (hétéropycnose). L'évolution qui a conduit à la différenciation d'une paire hétéromorphe de chromosome semble parfois assez récente ; d'autre part, toutes les transitions existant entre le type XY, à dimorphisme peu marqué, et le type XO, dans lequel le chromosome Y fait défaut, il semble plausible que ce dernier mode ait pu dériver du premier et qu'il soit facile d'imaginer un chromosome Y, minuscule, finissant par disparaître totalement au terme de l'évolution. En fait, l'inverse a pu également se produire amenant la formation d'un mécanisme XY aux dépens d'un mode XO (MC CLUNG, 1917). La présence dans l'un des sexes d'un couple chromosomique dimorphe peut s'expliquer par des fragmentations ou des translocations comme celles qui s'observent dans nombre d'hybrides. Ces accidents auraient affecté plus spécialement les chromosomes nucléolaires.

Il serait naturellement téméraire de prétendre qu'une simple translocation, ou même la perte d'un chromosome particulier, aient pu suffire pour établir la différenciation sexuelle d'organismes antérieurement hermaphrodites. On peut remarquer, toutefois, que certains mécanismes actuels parlent en faveur de telles hypothèses. Ainsi il a été possible, chez une plante monoïque comme le Maïs, d'obtenir des races dioïques (EMERSON, 1932 ; JONES, 1934), en utilisant certains mutants et en les combinant entre eux.



## IV. — LA GÉNÉTIQUE DU SEXE

(Changements de sexe, polyploïdie, rôle des chromosomes sexuels).

Nous avons admis, dans les lignes précédentes, que la détermination du sexe était due à la présence de chromosomes particuliers, les chromosomes sexuels, sans nous poser la question de savoir si la disparité des formules chromosomiques, dans les sexes, était réellement la cause de la sexualité, ou si elle n'en était que la conséquence. De nombreux faits montrent en réalité, que la constitution chromosomienne ne saurait expliquer toutes les manifestations du sexe. Il importe de distinguer, dans le sexe, ce qui tient à la constitution génétique et ce qui en est indépendant, mais nous voulons nous limiter ici à la traduction cytologique des données de la différenciation sexuelle.

## a) Les théories.

Si l'on adopte la théorie de CORRENS (1928-34) de la détermination du sexe, il est nécessaire d'admettre que les chromosomes sexuels X et Y, dans le cas de l'Hépatique *Sphaerocarpus*, sont le siège de particules hypothétiques dont la présence conditionne le sexe : le nom de *réalisateurs* a été donné à ces facteurs (désignés par la lettre  $\alpha$  dans le sexe ♂ et par la lettre  $\gamma$  dans le sexe ♀). Les réalisateurs, dans cette théorie, ne représentent que l'un des facteurs en jeu dans la différenciation sexuelle, les autres conditions dépendant des autosomes. CORRENS désigne le complexe autosomique, impliqué dans ce mécanisme, par les lettres (A G Z) dans lequel A représente le facteur en jeu dans la production des anthéridies, G, celui qui conditionne la production des archégonies, tandis que Z est un facteur de temps en rapport avec l'apparition des organes sexuels.

Les formules de CORRENS, appliquées aux Bryophytes, peuvent s'exprimer de la façon suivante :

$$\begin{array}{l} \text{sexe } \sigma : A G Z \quad + \alpha \\ \quad \quad \quad (\text{autosomes}) \quad (\text{réalisateur porté par un chromosome sexuel}). \\ \text{sexe } \varphi : A G Z \quad + \gamma \\ \quad \quad \quad (\text{autosomes}) \quad (\text{réalisateur porté par un chromosome sexuel}). \end{array}$$

Le facteur  $\gamma$  qui s'oppose à l'apparition des anthéridies est le réalisateur ♀, tandis que le facteur  $\alpha$  s'opposant à la production des archégonies est le réalisateur ♂.

D'après la théorie de GOLDSCHMIDT, adoptée par la plupart des zoologistes, les facteurs en jeu dans la détermination du sexe ne sont pas des allèles, qualitativement différents, mais quantitativement : représentés dans



les formules par les lettres F et *f*, ils correspondent, dans l'exemple de la *Drosophile*, à des « tendances » féminisantes plus ou moins fortes portées par les chromosomes sexuels et qui s'opposent à la tendance générale masculinisante des autosomes. Chez une Bryophyte les formules de GOLDSCHMIDT peuvent également s'appliquer d'après le schéma suivant :

$$\begin{array}{l} \text{Sexe } \text{♀} : \text{M} \quad + \quad \text{F} \quad \text{avec } F > M \\ \quad \quad \quad (\text{autosomes}) \quad (\text{chromosome sexuel}) \\ \text{sexe } \text{♂} : \text{M} \quad + \quad f \quad \text{avec } M > f \\ \quad \quad \quad (\text{autosomes}) \quad (\text{chromosome sexuel}) \end{array}$$

Dans les formules adoptées par CORRENS pour les Hépatiques dioïques, chaque sexe possédant le complexe (AGZ) renferme aussi bien des facteurs pour la production des anthéridies que pour la production des archégones : chaque sexe est, en fait, à double potentialité (la fréquence de l'intersexualité chez les Plantes Supérieures dioïques avait déjà, depuis longtemps, fait supposer cette bipotentialité), mais la présence de certains facteurs génétiques (réalisateurs) ne permet qu'à l'une de ces possibilités de se manifester. Remarquons d'ailleurs que les formules de GOLDSCHMIDT rendent compte également des mêmes propriétés.

#### b) Les changements de sexe.

Récemment plusieurs auteurs ont cherché à vérifier la théorie de CORRENS et ils se sont efforcés de localiser les facteurs du sexe sur les chromosomes. Les réalisateurs de CORRENS peuvent en effet sans doute être assimilés à des gènes, au moins en première approximation. On a donc cherché à modifier le sexe, en agissant sur les chromosomes sexuels, par exemple au moyen de l'irradiation par rayons X (LORBEER, 1938 ; KNAPP et HOFFMAN, 1939). Effectivement des changements de sexe ont été obtenus chez les *Sphaerocarpus* à la suite de l'irradiation, soit des spores, soit du tissu sporogène : la constatation d'un changement de sexe se faisant, d'une manière un peu indirecte, par la numération des gamétophytes de différents sexes issus des spores irradiées, chez lesquels la proportion entre les individus mâles et femelles, normalement de 50 p. 100, se trouve altérée. Cependant l'interprétation cytologique des résultats obtenus s'avère assez délicate : d'après KNAPP et HOFFMAN, la production de gamétophytes mâles aux dépens des femelles serait due à la perte d'un fragment défini du chromosome X ; les plantes mâles obtenues dans ces conditions sont stériles, mais la présence d'un chromosome Y suffit à les rendre fertiles. D'après LORBEER, les plantes femelles se transformeraient en mâles par suite du changement d'un réalisateur ♀ en un réalisateur ♂ ; pour lui, toute perte d'une partie du chromosome X serait fatale au gamétophyte et il interprète les expériences de KNAPP en supposant que, dans les plantes observées par ce dernier et soi-disant privées d'un fragment du chromosome X, celui-ci serait, en réalité, venu se souder à un autosome, ce qui assurerait la viabilité.



Dans ce débat, HEITZ (1942) est intervenu tout dernièrement en montrant que le « raccourcissement » observé par KNAPP sur le chromosome X pourrait être dû à une translocation et non à une délétion (perte d'un fragment) : en effet on s'aperçoit que la longueur totale du chromosome ainsi modifié est restée inchangée et que seul l'un des bras de ce chromosome se montre diminué. Il semble que, chez les Hépatiques étudiées, la perte d'un fragment chromosomique ait des conséquences létales. Il faut souligner enfin que ces expériences sur le changement de sexe doivent être évidemment distinguées de celles dans lesquelles le changement est obtenu en soumettant un gamétophyte adulte et déjà sexué à l'action des rayons X, comme dans certaines expériences de LORBEER (1936) sur le *Sph. Donnellii*. On constate alors que sur des plantes ♀, ainsi irradiées, des organes ♂ se sont développés. La production d'antheridies, chez des plantes génétiquement ♀, prouve sans doute l'existence, dans le sexe ♀, des tendances des deux sexes.

Les chromosomes sexuels agissent donc un peu à la manière d'un crible ; ils assurent, dans une large mesure, l'égalité numérique des sexes là où elle existe ; mais le sexe dépend aussi pour sa réalisation des chromosomes associés (autosomes) et même sans doute de facteurs transportés par le cytoplasme. Les travaux de BRIDGES (1922) sur l'intersexualité chez *Drosophila melanogaster* ont bien mis en évidence que le sexe dépendait du rapport entre les autosomes et les chromosomes sexuels (X) et que le chromosome Y ne jouait aucun rôle dans ce sens. Par conséquent il faut bien admettre que les autosomes transportent, au même titre que les allosomes, des facteurs agissant sur le sexe. Chez les Végétaux, les *Rumex*, étudiés par les savants japonais (ONO, YAMAMOTO) paraissent se comporter comme la Drosophile : ainsi chez le *R. acetosa*, en dehors des plantes qui possèdent le nombre chromosomique normal :  $12a + X + 2 Y$  (♂) et  $12a + 2 X$  (♀), on rencontre des formes ayant des nombres chromosomiques variés et parmi elles s'observent des intersexués à côté des dioïques normaux. Or le sexe est déterminé par le rapport existant, dans la formule chromosomique, entre les chromosomes X et les autosomes ; quant aux chromosomes Y ils ne jouent aucun rôle, semble-t-il, dans ce mécanisme. La plus forte proportion des X entraîne la production du sexe ♀, comme le montrent les exemples suivants :

- avec  $2n = 16$ , la formule  $12a + X + 2 Y_1 + Y_2$  entraîne le sexe ♂
- avec  $2n = 17$ , la formule  $12a + 2 X + Y_1 + 2 Y_2$  entraîne le sexe ♀
- avec  $2n = 21$ , la formule  $18a + 2 X + Y$  et avec  $2n = 22$ , la formule  $18a + 2 X + 2 Y$  correspondent à des intersexués triploïdes.

On voit que l'exemple des *Rumex* est favorable à l'idée d'une inertie génique du chromosome Y ; par contre les gènes différentiateurs du sexe se trouveraient localisés, en partie dans les autosomes (effet masculinisant), en partie dans les chromosomes X (effet féminisant).

### c) Sexe et polyplôïdie.

La facilité avec laquelle on sait aujourd'hui provoquer la polyplôïdie devait permettre une analyse plus détaillée de la génétique du sexe chez les



Plantes Supérieures, en provoquant à volonté des anomalies du nombre des chromosomes et en étudiant leur retentissement sur la sexualité. Alors que chez les *Rumex* ces irrégularités étaient sporadiques et accidentelles, il a été possible de les provoquer expérimentalement chez le *Melandrium album* (WARMKE et BLAKESLEE, 1940 ; WARMKE, 1946 ; WESTERGAARD, 1940 ; RIZET, 1945) et chez une Amarantacée dioïque, l'*Acnida tamariscina* (MURRAY, 1940). Il y a là un ordre de recherches comparables à celles que nous avons citées précédemment à propos des Hépatiques et des Mus-



FIG. 187. — Disjonction à la métaphase méiotique des chromosomes sexuels X et Y de *Melandrium album* : 1, chez une plante diploïde normale ; 2, 3, 4, chez une plante tétraploïde ; dans ce dernier cas il peut y avoir des couples XX et YY distincts (fig. 2), où le couple YY n'est pas reconnaissable), ou des tétravalents XXYY en U (fig. 4), ou en chaîne (fig. 3) (D'après RIZET, 1945).

cinées. Or le doublement du nombre des chromosomes, par exemple chez le *M. album*, amène la formation de plantes mâles et femelles tétraploïdes (1) dont les formules chromosomiques peuvent s'écrire :

$$4a + XXYY \text{ pour les individus } \sigma$$

et

$$4a + XXXX \text{ pour les individus } \varphi$$

Or, chez les plantes mâles tétraploïdes, les gamètes peuvent être de diverses sortes suivant que l'appariement ou syndèse se réalisera entre chromosomes X et Y, ou entre chromosomes X ou Y respectivement. En fait,

(1) On voit que la tétraploïdie, chez le *M. album*, ne provoque pas de modification du sexe, ce qui est compréhensible et semble naturel. Cependant on sait qu'un résultat différent a été signalé par HAGERUP (1927), dans le genre *Empetrum*, chez lequel une espèce tétraploïde, occupant les régions les plus froides de l'hémisphère nord, est bisexuée (*E. hermaphroditum*), tandis que l'espèce diploïde circumpolaire (*E. nigrum*) est dioïque. Les données de HAGERUP paraissent invraisemblables à divers auteurs (KUNN, 1942 ; HEITZ, 1942).



c'est le premier mode qui est le plus fréquent (1), et l'on constate qu'il se forme une grande majorité de gamètes renfermant la couple XY (86,25 à 90 % des cas) et très peu, par contre, de gamètes du type XX ou YY. Il y a donc, dans la descendance des tétraploïdes, surtout des plantes de formule  $4a + XXXY$  (puisqu'elles résultent de la fécondation d'oosphères  $2a + XX$  par des grains de pollen du type  $2a + XY$ ). Or les plantes  $4a + XXXY$  sont du sexe mâle, ce qui est inattendu étant donné l'excès des chromosomes X dans leur formule et elles ne se distinguent pas extérieurement des plantes mâles normales  $4A + XXYY$ . Leurs gamètes sont du type XX et XY en égale proportion, d'où rétablissement de l'égalité numérique des sexes, lorsque ces gamètes féconderont les ovules des tétraploïdes (2). D'autres combinaisons peuvent être encore réalisées, comme celles qui amènent la production de triploïdes  $3a + XXY$  qui sont purement mâles, ou de tétrasomiques  $4a + XXXXY$  qui sont hermaphrodites.

Comment peut-on interpréter ces résultats sur la détermination du sexe chez les polyploïdes de *Melandrium* ? *A priori* ils semblent éloigner nettement le type *Melandrium* du type *Drosophile* et *Rumex*. D'après certains auteurs comme WARMKE et BLAKESLEE, (1939) et KUHN (1942), il faudrait en conclure que le chromosome Y possède une très forte influence masculinisante capable de contrebalancer l'effet des chromosomes X en surnombre ; les autosomes ne joueraient aucun rôle. D'après KNAPP (1943), cependant, le cas des *Melandrium* ne prouverait nullement que la détermination du sexe ne dépend pas du rapport  $X : a$ , ni que le chromosome Y possède ici une influence déterminante sur le sexe ; il suffirait d'admettre que, chez le *Lychnis dioica*, la variation du rapport  $X : a$  comporterait, pour une certaine valeur, un brusque revirement, au lieu de s'accomplir avec des changements progressifs et gradués comme chez la *Drosophile*. Quant à l'action du chromosome Y, elle ne pourrait vraiment être prouvée que par des cas d'aneuploïdie entraînant l'absence de ce chromosome. Des expériences nouvelles permettront sans doute de répondre à ces diverses questions (3).

Chez l'*Acnida tamariscina*, Amarantacée dioïque, dont les chromosomes sexuels ne sont pas différenciés et ne sont pas reconnaissables cytologiquement, MURRAY (1940) a fait des expériences analogues à celles de CORRENS sur

(1) D'après G. RIZET (1945) il se produit une majorité de couples XX et YY (249 cas sur 437) ; dans les autres cas il se forme des tétravalents (par soudure des Y) et la disjonction ne conduit qu'à un très petit nombre de gamètes XX et YY. Au total il y a une forte majorité de gamètes XY (ou plus précisément de grains de pollen) à la suite de la disjonction des couples le plus fréquemment représentés (fig. 187).

(2) Il se produira en effet un nombre égal de plantes femelles tétraploïdes de constitution  $4a + XXXX$  et de plantes mâles  $4a + XXXY$ . Ainsi, comme le font remarquer WARMKE et BLAKESLEE (1939) le doublement du nombre des chromosomes peut être un facteur d'évolution contrairement à ce que pensaient MÜLLER (1925) et DOBZHANSKY (1937).

(3) Quand on dit que le chromosome Y est sans action sur la détermination du sexe (comme dans la *Drosophile* ou dans les *Rumex*) il ne s'agit pas de nier toute influence de ce chromosome sur le sexe : c'est ainsi que chez les *Drosophila melanogaster* mâles, le chromosome Y renferme un facteur de fertilité qui conditionne la motilité des spermatozoïdes. Il existerait de même, d'après LOEBBER, dans le chromosome Y du *Sphaerocarpus Donnellii*, un gène dont dépendrait la motilité des anthérozoïdes ; par conséquent la production de gamètes mâles fonctionnels serait conditionnée par le chromosome Y.



la Bryone dioïque, c'est-à-dire qu'il a croisé cette plante avec une autre espèce bisexuée ; il a reconnu ainsi l'hétérogamétie du sexe mâle chez l'*A. tamariscina*. MURRAY a étudié également l'effet de la condition polyploïde sur le sexe : comme chez les *Melandrium* il se produit un excès de plantes mâles dans la descendance des tétraploïdes, ce qui est dû sans doute aux mêmes causes.

Les études sur la sexualité chez les polyploïdes et les hétéroploïdes sont donc susceptibles de nous renseigner sur les gènes responsables de la différenciation sexuelle et sur leur localisation dans des chromosomes déterminés. Ces études sont en pleine évolution et nous ne pouvons pas encore préjuger si leurs résultats trouveront une meilleure interprétation suivant les formules de CORRENS des réalisateurs, ou suivant celles de GOLDSCHMIDT qui mettent en jeu des facteurs quantitatifs du sexe. Il existe à coup sûr une détermination génotypique du sexe, mais les gènes impliqués dans la réalisation du sexe sont sans doute nombreux, et leurs interactions multiples ; dans le cas où l'influence des gènes antagonistes s'équilibre, les conditions de milieu reprennent toute leur valeur en dirigeant le développement et leur effet semble prépondérant : la détermination du sexe semble purement phénotypique. En réalité tout individu reçoit par hérédité une certaine constitution qui tantôt lui impose un sexe déterminé avec une certaine rigueur et tantôt le laisse dans l'indécision et soumis dans une large mesure aux influences physiologiques.

## BIBLIOGRAPHIE

- ALLEN, C. E. — A chromosome difference correlated with sex differences in *Sphaerocarpus*. Science, N. S., 1917, **46**, 466-467.  
 — The basis of sex inheritance in *Sphaerocarpus*. Proc. Amer. Phil. Soc., 1919, **58**, 289-316.  
 — Sex inheritance and sex-determination. Amer. Natur., 1932, **66**, 97-107.  
 — The occurrence of polyploidy in *Sphaerocarpus*. Amer. Journ. Bot., 1935, **22**, 664-680.  
 — The genetics of Bryophytes. The Bot. Rev., 1935, **1**, 269.  
 — The genotypic basis of sex-expression in Angiosperms. Bot. Rev., 1940, **6**, 227-300.  
 — The genetics of Bryophytes. II. Bot. Rev., 1945, **11**, 260.  
 ARARATJAN, A. G. — Heterochromosome in the wild spinach. C. R. (Doklady) Ac. Sc. U. R. S. S., 1939, **24**, 56-57.  
 BLACKBURN, K. B. — Sex chromosomes in plants. Nature, 1923, **112**, 687-688.  
 BRESSMAN, E. N. — Inheritance of sex in certain seed plants. Amer. Journ. Bot., 1934, **21**, 32.  
 BRIDGES, C. B. — The origin of variations in sexual and sex-limited characters. Amer. Natur., 1922, **56**, 51.  
 BURGEFF, H. — Ueber Polyploidie bei *Marchantia*. Zeitsch. f. ind. Abst. U. Vererb. Lehre, 1937, **73**, 394-403.  
 CAULLERY, M. — Organisme et sexualité. Doin, Paris, 1942.  
 CHODAT, F. — Problèmes du déterminisme phénotypique du sexe chez les Végétaux. Act. Soc. Helv. Sc. Nat., 1942, 182-183.



- CHODAT, F. et R. de SIEBENTHAL. — La sexualité relative des *Chlamydomonas*. Bull. Soc. Bot. Genève, 1941, **33**.
- COLEMAN, L. C. — Chromosome structure in the *Acrididae* with special reference to the X chromosome. Genetics, 1943, **28**, 2-8.
- CORRENS, C. — Bestimmung, Vererbung und Verteilung des Geschlechtes bei den höheren Pflanzen. Berlin, 1928.
- DARLINGTON, C. D. — The genetical and mechanical properties of the sex chromosomes. V. *Cimex* and the Heteroptera. J. Genet. 1940, **39**, 101-137.
- DOUIN, C. — Nouvelles observations sur *Sphaerocarpus*. Rev. Bryol., 1909, **36**, 37-41.
- EMERSON, R. A. — The present status of maize genetics. Proc. sixth int. Congr. Genetics, 1932, **1**, 141-152.
- GATES, F. R. — Nucleoli, satellites and sex chromosomes. Nature, 1939, **144**, 794.
- GEITLER, L. — Das Heterochromatin der Geschlechtschromosomen bei Heteropteren. *Chromosoma*, Berlin, 1939, **1**, 197-229.
- GIARD, A. — Sur la castration parasitaire du *Lychnis dioica* par l'*Ustilago antherarum*. Comptes rendus, Ac Sc., Paris, 1888, **107**, 757.
- GOLDSCHMIDT, R. — A *Lymantria*-like case of inter-sexuality in plants and its meaning for the theory of sex-determination in plants. Journ. of Gen., 1938, **36**, 531-535.
- GUYÉNOT. — La détermination du sexe et l'hérédité. Hermann, Paris, 1935.  
— L'hérédité, 3<sup>e</sup> éd., Doin, éd. Paris, 1942.
- HAGA, T. — Sex and chromosomes in *Spinacia oleracea* L. Jap. J. Genet., 1935, **10**, 218-222.
- HAGERUP, O. — *Empetrum hermaphroditum* a new tetraploid bisexual species. Dansk. bot. Ark. 1927, **5**, 1-17.
- HARTMANN, M. — Verteilung, Bestimmung und Vererbung des Geschlechtes bei den Protisten, Berlin, 1929.
- HEITZ, E. — Das heterochromatin der Moose. Jahrb. f. wiss. Bot., 1928, **69**, 762-818.  
— Der bilateralen Bau der geschlechtschromosomen und autosomen bei *Pellia Fabbreniana*, *P. epiphylla* und einigen anderen Jungermanniaceen. *Planta*, 1928, **5**, 725-768.  
— Geschlechtschromosomen bei einem Laubmoose. Ber. d. d. bot. Gesell., 1932, **4**.  
— Ueber mutative Intersexualität und Geschlechts umwandlung bei den Lebermoosen *Pellia Neesiana* und *Sphaerocarpus Donnellii*. Naturwiss., 1942, **30**, 751.
- HENKING, H. — Ueber Spermatogenese und deren Beziehung zur Entwicklung bei *Pyrrocoris apterus* L. Zeitsch. f. wiss. Zool., 1891, **5**, 51.
- IKENO, S. — Zur Kenntnis des Erbverhaltens einer gynodiözischen Pflanze, *Petasites japonicus* Miq. *Cytologia*, Fujii Jub., 1937, 888-896.
- JACHIMSKY, H. — Beitrag zur Kenntnis von geschlechtschromosomen und heterochromatin bei Moosen. Jahrb. wiss. Bot., 1935, **81**, 203-238.
- JENSEN, H. W. — Meiosis in *Rumex*. I. Polyploidy and the origin of new species. *Cytologia*, 1936, **7**, 1-22.  
— Meiosis in *Rumex*. II. The origin and behaviour of the so called sex-chromosomes in *Rumex*. *Cytologia*, 1936, **7**, 23-34.  
— On the origin of sex chromosomes in higher plants. La Cellule, 1939, **48**, 49-59.



- JONES, D. F. — Unisexual Maize plants and their bearing on sex differentiation. *Genetics*, 1934, **19**, 552.
- Sex intergrades in dioecious Maize. *Amer. Journ. Bot.*, 1939, **26**, 412.
- JOYET-LAVERGNE, P. H. — La physico-chimie de la sexualité, 1931.
- KIHARA, H. et YAMAMOTO, Y. — Karyomorphologische untersuchungen an *Rumex acetosa* L. und *Rumex montana* Desf. *Cytologia*, 1931, **3**, 84-118.
- KNAPP, E. — Heteroploidie bei *Sphaerocarpus*. *Ber. d. d. bot. Gesell.*, 1936, **54**, 346.
- Bemerkungen zur Geschlechtsbestimmungsfragen. *Flora*, N. F., 1943, **37**, 139-151.
- KNAPP, E. et HOFFMANN, J. — Geschlechts umwandlung bei *Sphaerocarpus* durch verlust eines Stückes des X-chromosoms. *Chromosoma*, 1939, **1**, 130-146.
- KOLLER, P. C. — The genetical and mechanical proprieties of the sex chromosomes. *Proc. Roy. Soc. Edinburgh*, 1941, **61** B.
- KUHN E. — Selbstbestäubungen subdiöcischer Blütenpflanzen, ein neuer Beweis für die genetische Theorie der Geschlechtsbestimmung. *Planta*, 1939, **30**, 457-470.
- Untersuchungen zur Frage einer hormonalen oder zellulären Geschlechtsdifferenzierung bei Blütenpflanzen. *Planta*, 1941, **32**, 286-342.
- Polyploidie un geschlechtsbestimmung bei zweihäusigen Blütenpflanzen. *Naturwiss.*, 1942, **30**, 189-198.
- LILIENFELD, F. A. — Karyologische und genetische Studien an *Fragaria*. III. *Mém. Coll. Agric. Kyoto Imp. Univ.*, 1936, **34**, 58.
- LINDEGREEN, C. C. — A six point Map of the sex-chromosome of *Neurospora crassa*. *Journ. of Genetics*, 1936, **32**, 243.
- The structure of the sex-chromosomes of *Neurospora crassa*. *Journ. of Hered.*, 1936, **27**, 251-259.
- Non random crossing-over in *Neurospora*. *Journ. of Hered.*, 1937, **28**, 105-114.
- LINDSAY, R. H. — The chromosomes of some dioecious Angiosperms. *Amer. Journ. Bot.*, 1930, **17**, 152-175.
- LÖHWING, W. F. — Physiological aspects of sex in Angiosperms. *The Bot. Rev.*, 1938, **4**, 581-625.
- LORBEER, G. — Geschlechtsunterschiede im Chromosomen-satz und in der zell-grösse bei *Sphaerocarpus Donnellii* Aust. *Zeitschr. f. Bot.*, 1930, **23**, 932.
- Die Zytologie der Lebermoose. *Jahrb. wiss. Bot.*, 1934, **80**, 565-818.
- Die umwandlung eines haploiden, genotypisch weiblichen gametophyten von *Sphaerocarpus Donnellii* in einen männlichen mit hilfe von Röntgenstrahlen. *Planta*, 1936, **25**, 70-83.
- Ueber das Vorkommen von 3<sub>c</sub> verschiedenen Geschlechtsrealisatoren bei den Lebermosen. *Planta*, 1938, **27**, 708-717.
- Struktur und inhalt der Geschlechtschromosomen. *Ber. d. d. bot. Gesell.*, 1941, **59**, 369-418.
- LÖWE, A. — Cyto-genetic studies in *Rumex*. *Bot. Notiser*, 1940, 157-169.
- Cytogenetic studies on *Rumex subgenus Acetosella*. *Hereditas*, 1943, **30**, 1-136.
- LÖWE, D. — Some studies on sex-determination an Pflanzen von *Melandrium rubrum*. *Svensk. bot. Tidsk.*, 1940, **34**, 234-247.
- Intersexuality in *Melandrium rubrum* probably caused by a translocation between the sex chromosomes. *Hereditas*, 1942, **28**, 497-498.



- LÖWE, A. et LÖWE D. — Experimental-sex reversal in plants. *Svensk. Bot. Tidskr.*, 1940, **34**, 248-251.
- MC CLUNG, C. E. — A peculiar nuclear element in male reproductive cells of Insects. *Zool. Bull.*, 1899, **2**, 187-197.
- MACKAY, E. L. — Sex chromosomes of *Cannabis sativa*. *Amer. J. Bot.*, 1939, **26**, 707-709.
- MARESQUELLE, H. J. — Problèmes du déterminisme génétique du sexe chez les Plantes. *Act. sc. et ind.*, n° 297, Paris, 1935.  
— La signification générale de la différence sexuelle. *Act. sc. et ind.*, n° 469, 1937.
- MATSUURA, H. et GONDO, A. — A Karyological study of *Peziza subumbrina* Boud. with special reference to a heteromorphic pair of chromosomes. *Journ. Fac. Sc., Hokk. Imp. Univ.*, ser. V, 1935, **3**, 205-217.
- MEURMAN, O. — The chromosome behaviour of some dioecious plants. *Soc. Sc. Fenn. Comment. Biol.*, 1925, **2**, 1-104.
- MÆWUS, F. — Faktorenaustausch, insbesondere der realisatoren bei *Chlamydomonas* Kreuzungen. *Ber. d. d. bot. Gesell.*, 1936, **54**, 45-56.  
— Zur sexualität der niederen organismen. *Ergebn. d. Biol.*, 1941, **80**, 287.  
— Statistische auswertung einiger physiologischer und genetischer versuche an *Protosiphon* und *Chlamydomonas*. *Biol. Zentralbl.*, 1943, **63**, 169.
- MOLLIARD, M. — De l'hermaphroditisme chez la Mercuriale et le Chanvré. *Rev. gén. Bot.*, 1898, **10**, 324.
- MONTGOMERY, T. H. — The heterotypical maturation mitosis in Amphibia, etc. *Biol. Bull.*, 1904, **4**, 259-269.
- MURRAY, M. J. — The genetics of sex determination in the family *Amaranthaceæ*. *Genetics*, 1940, **25**, 409-431.
- NAVILLE, A. et J. de BEAUMONT. — Recherches sur les chromosomes des Névrotères. *Arch. d'Anat. microsc.*, 1936, **32**, 271.
- OEHLKERS, F. — Bastardierungs versuche in der Gattung *Streptocarpus* Lindl., I, III, IV. *Zeitsh. f. Bot.*, 1938-1941, **32-37**.
- ONO, T. — Chromosomen und sexualität von *Rumex Acetosa*. *Sc. Rep. Tohoku Imp. Univ.*, 1935, IV, **10**, 41-210.  
— On sex-chromosomes in wild hops (*H. lupulus*). *Bot. Mag. Tokyo*, 1937, **51**, 110-115.  
— Polyploidy and sex determination in *Melandrium*. II The effect of polyploidy upon sex in *M. album*. *Bot. Mag. Tokyo*, 1940, **54**, 225-230.
- PASTRANA, M. D. — Sporogenesis and sex determination in *Begonia schmidiana*. *Amer. Jour. Bot.*, 1932, **19**, 365-384.
- RIZET, G. — Sur le comportement des hétérochromosomes à la méiose chez les mâles tétraploïdes de *Melandrium album*. *C. R. Ac. Sc.*, 1945, **220**, 222.
- SANTOS, J. K. — Différenciation among chromosomes in *Elodea*. *Bot. Gaz.*, 1923, **75**, 42-59.
- SCHAFFNER, J. H. — Observations and experiments on sex in plants. *Bull. Torrey Bot. Club*, 1935, **62**, 387-402.
- SCHOPFER, W. H. — Recherches sur l'hérédité de l'hermaphroditisme mâle chez le *Melandrium*. *Ann. Soc. Helv. Sc. Nat.*, 1940, 156-160.
- SCHUSSNIG, Br. — Zur heterochromosomen-frage bei der gattung *Cladophora*. *Österr. bot. Zeit.*, 1939, **88**, 210-217.



- SHIMOTOMAI, N. et KIMURA, K. — Geschlechtschromosomen bei zwei Laubmoosen. Bot. Magaz., 1934, **68**, 629-634.
- SHIMOTOMAI, N. et KOYAMA, Y. — Geschlechtschromosomen bei *Pogonatum inflexum* Lindb. Journ. of Sc. Hiroshima Univ., 1932, sér. B, divis., 2, Bd 1,
- SINÉTY, R. de. — Recherches sur la Biologie et l'Anatomie des Phasmes. La Cellule, 1901, **19**, 119-278.
- SINOTÔ, Y. — Chromosome studies in some dioecious plants, with special reference to the allosomes. *Cytologia*, 1929, **1**, 109-191.
- STANFIELD, J. F. — Certain physico-chemical aspects of sexual differentiation in *Lychnis dioica*. Am. J. Bot., 1937, **24**, 710.
- STRASBURGER, E. — Ueber geschlechtsbestimmende Ursachen. Jahrb. f. wiss. Bot., 1910, **48**, 427-520.
- TAKENAKA, Y. — On the special autosomes with special reference to the sex determination of *Rumex acetosa*. L. *Cytologia*, Fuj. jub. vol., 1937, 995-1002.
- TATUNO, S. — Geschlechtschromosomen bei einigen Lebermoosen I-III. Journ. of Sc. of the Hiroshima Univ. 1933-1936. I. 165-182, II, 1-9, III.
- Geschlechtschromosomen bei einigen Lebermoosen VI-VII. Botan. Mag., 1937, **51**, 812-819, 860-866.
- Heterochromosomen bei Lebermoosen. III. Heterochromosomen bei gattung *Frullania*. Botan. Mag. 1937, **51**.
- TINNEY, F. W. — Chromosome structure and behavior in *Sphaerocarpos*. Am. Journ. Bot., 1935, **22**, 543-558.
- VANDEL, A. — Chromosome number, polyploidy, and sex in the animal Kingdom. Proc. Zool. Soc. London, sér. A, 1937, **107**, 519-542.
- WARMKE, H. E. — Sex determination and sex balance in *Melandrium*. Amer. Journ. of Bot., 1946, **33**, 648.
- WARMKE, H. E. et BLAKESLEE, A. F. — Sex mechanism in polyploids of *Melandrium*. Science, 1939, **89**, 391-392.
- The establishment of a 4n dioecious race in *Melandrium*. Amer. Journ. of Bot., 1940, **27**, 751-762.
- WESTERGAARD, M. — Studies on cytology and sex determination in polyploid forms of *Melandrium album*. Dansk. Bot. Ark., 1940, **10**, 1-143.
- Structural changes of the  $\nu$ -chromosome in the offspring of polyploid *Melandrium*. *Hereditas*, 1946, **32**, 60-64.
- WETTSTEIN, V. von. — Gesichertes und problematisches zur Geschlechtsbestimmung. Ber. d. d. bot. Gesell., 1936, **54** (23).
- Ueber einige Beobachtungen und experimentelle Befunde bei Laubmoosen. Ibid., 1942, **60**, 394.
- WHITE, M. J. D. — The heteropycnosis of sex chromosomes and its interpretation in terms of spiral structure. Journ. of Genetics, 1940, **40**, 67-82.
- The origin and evolution of multiple sex-chromosome mechanisms. Ibid., 303-336.
- WINGE, O. — Chromosome behaviour in male and female individuals of *Vallisneria spiralis* and *Naias marina*. Journ. of Genetics, 1927, **18**, 99-107.
- On the nature of sex chromosomes in *Humulus*. *Hereditas*, 1931, **12**, 53-63.
- X-and Y-linked inheritance in *Melandrium*. *Hereditas*, 1931, **15**, 127-165.
- The nature of sex chromosomes. Proc. Sixth. Int. Cong. Genet., 1932, **1**, 343-355.



- YAMAMOTO, Y. — Karyogenetische untersuchungen bei der gattung *Rumex* L. Hetero-urd euploidie bei *Rumex acetosa*. *Cytologia*, 1934, 5, 317-336.
- Beitrag zum intersexualitäts problem bei *Aucuba japonica* Thunb. *Cytologia*, Fuj. jub. Bd., 1937, 181-187.
- YAMPOLSKY, C. — Sex and chromosomes in plants. Bull. Torrey Bot. Club., 1933, 60, 639.



## CHAPITRE XII

# Le Vacuome ou appareil vacuolaire.

---

### Introduction.

Le protoplasme renfermant très généralement, comme nous le savons une forte proportion d'eau, il n'y aurait pas lieu de s'étonner qu'une partie de cette eau, lorsqu'elle vient à être en excès, puisse se séparer sous forme de gouttelettes liquides et constituer ainsi des vacuoles aqueuses. Aussi, d'après nombre d'auteurs, c'est en faisant appel à un schéma de cette sorte qu'il faudrait interpréter la naissance des vacuoles dans la cellule d'une manière générale : les vacuoles, dans cette manière de voir, représenteraient la phase liquide se séparant au sein d'un complexe colloïdal constitué par le protoplasme imbibé d'eau ; l'apparition des vacuoles pourrait être ainsi rapportée à un simple phénomène de « séparation de phases » ou d' « entmischung ».

Pourtant, si l'on réfléchit à ce que représente le protoplasme, on ne manquera pas d'être mis en défiance et de supposer qu'un tel mécanisme puisse être en réalité beaucoup trop simpliste. En outre, si l'eau devait se séparer du protoplasme par le procédé envisagé, il semble que les vacuoles, ainsi créées, devraient apparaître en des points multiples et sous forme, à l'origine, de très minuscules gouttelettes destinées à grossir et à fusionner entre elles ; elles devraient, d'autre part, être formées par de l'eau ou par un liquide très aqueux et cela dès leur apparition ; or, précisément, comme nous le verrons, les « vacuoles jeunes » sont au contraire constituées très souvent par des éléments de consistance épaisse et demi-fluide et l'hydratation ultérieure ne fait que provoquer le gonflement et la dilution de ces *primordia* en les transformant en véritables vacuoles liquides ; les vacuoles jeunes, loin d'être une phase aqueuse et particulièrement fluide, sont donc au contraire très souvent condensées, et d'une densité supérieure à celle des autres éléments cytoplasmiques : elles ont donc plutôt le caractère de coacervats que celui de bulles liquides. Enfin, dans tous les cas où la cellule absorbe de l'eau on n'y voit pas se créer de toutes pièces des vacuoles liquides, sauf dans des cas pathologiques ; mais ce sont des particules préexistantes dans le cytoplasme et avides d'eau qui s'imbibent, se gonflent et deviennent alors des enclaves liquides par dilution. Ces quelques données qui seront développées



et commentées dans ce chapitre, montrent mieux qu'un long raisonnement, la difficulté d'expliquer d'une manière générale les vacuoles végétales et leur naissance par un simple changement d'état colloïdal survenant au sein du cytoplasme.

## I. — L'ÉVOLUTION VACUOLAIRE

On sait que la plupart des cellules végétales, adultes ou différenciées, sont caractérisées par la présence de grandes vacuoles liquides : il s'agit de cavités importantes paraissant creusées dans le cytoplasme et remplies d'un liquide

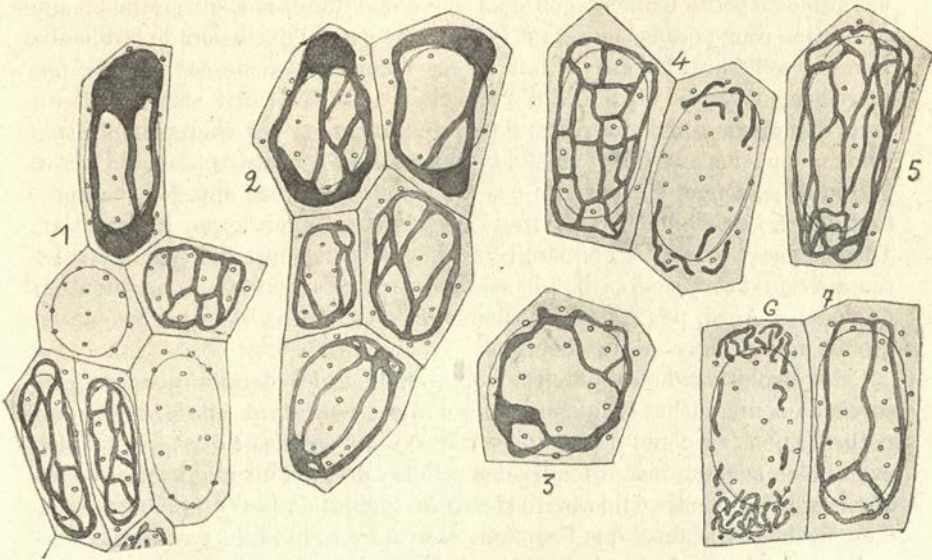


FIG. 188. — Evolution du vacuome dans le méristème basal de la feuille de *Taxus baccata* montrant les formes diverses de l'appareil vacuolaire réticulé ou filamenteux (color. vit.).

riche en eau, tenant en dissolution des corps variés ; ce liquide est généralement appelé *le suc cellulaire*, expression qu'il est préférable de remplacer par le terme plus correct et plus précis de *suc vacuolaire*.

Pendant longtemps on a cru que les cellules jeunes, telles que celles des méristèmes, étaient dépourvues de vacuoles, lesquelles se montraient au cours de la différenciation des tissus par suite d'un dépôt de gouttelettes liquides dans le cytoplasme ; ces gouttelettes grossissent ensuite puis fusionnent entre elles dans les cellules âgées. C'est seulement depuis l'emploi généralisé des colorants vitaux pour l'étude des vacuoles que l'existence d'un système vacuolaire dans les méristèmes comme dans les tissus âgés a été reconnue ; mais les vacuoles, dans les cellules jeunes, sont moins apparentes en général que plus tard, par suite, soit de leur taille réduite, soit de leur



état condensé qui peut les faire confondre avec d'autres inclusions cellulaires : c'est donc par leur évolution durant la différenciation des tissus que l'on peut s'assurer de la continuité existant entre les *primordia* des vacuoles et le système vacuolaire adulte. Nous étudierons donc l'évolution des vacuoles dans la différenciation des tissus.

Un exemple favorable nous est fourni par l'évolution de l'épiderme des feuilles de diverses Conifères (P. DANGEARD 1923). Dans les feuilles très jeunes de *Taxus baccata* (fig. 188), les cellules épidermiques sont incolores et leur protoplasme, très dense, paraît dépourvu de toute espèce de vacuoles : seules quelques granulations brillantes (microsomes) s'observent facilement. Or, si l'on fait agir sur ces feuilles vivantes une solution faible de rouge neutre, on constate bientôt la présence dans le cytoplasme d'un ensemble de petits filaments, ou plus souvent d'un réseau, qui prennent une coloration rouge orangé en fixant le rouge neutre à l'exclusion de tout autre élément cellulaire. La disposition de ces filaments, ou de ces réseaux, est extrêmement variée et diffère d'une cellule à l'autre ; elle varie d'ailleurs dans une même cellule au cours de l'observation, et ces changements sont évidemment dus aux mouvements cytoplasmiques. D'autre part, si l'observation se prolonge, on ne tarde pas à constater que cet appareil, composé tout d'abord de filaments d'une minceur extrême, se gonfle par hydratation. Tout se passe comme si l'appareil vacuolaire était constitué par une substance avide d'eau, susceptible de se diluer progressivement en augmentant de volume. Ainsi, peu à peu, les filaments et les grains se transforment en grosses masses aux contours arrondis.

Cette évolution de l'appareil vacuolaire, dont les débuts peuvent être suivis dans une même cellule au cours d'une observation vitale, se produit naturellement au cours de la différenciation des cellules : c'est ainsi qu'en examinant, sur une même feuille, des cellules de plus en plus âgées, ou en observant des cellules épidermiques sur des feuilles de plus en plus grandes, il est facile de constater que l'appareil vacuolaire se modifie par étapes successives et à la suite sans doute d'une hydratation, pour donner les grandes vacuoles caractéristiques des cellules adultes (fig. 188). Les figures suffisent pour montrer comment se fait cette transformation. D'ailleurs, dans le cas envisagé de cet épiderme des feuilles de *Taxus*, l'évolution morphologique s'accompagne d'une évolution chimique ; notamment l'épiderme devient tannifère et, comme les tannins sont contenus dans l'appareil vacuolaire, celui-ci peut être mis en évidence par la réduction de l'acide osmique à son niveau ou par la coloration brune que lui confère une solution de bichromate de potassium.

L'évolution des vacuoles peut encore être suivie dans les méristèmes radiculaires et les cellules de la racine d'Orge ou de Blé fournissent des exemples classiques de ces transformations qui aboutissent aux vacuoles adultes (fig. 189). Il ne faudrait pas croire cependant que toutes les cellules de méristèmes sont caractérisées par des vacuoles filamenteuses ou réticulées. Très souvent il s'agit, dans ce cas, de minuscules vacuoles sphériques à contenu condensé et, parfois aussi les vacuoles dans les cellules méristématiques ont



l'apparence de vésicules plus ou moins grosses et remplies d'un liquide clair très aqueux (bourgeon d'*Elodea*). Les cellules initiales elles-mêmes peuvent être pourvues de vacuoles relativement très développées, comme on le voit dans les cellules apicales de la tige des Prêles ou de diverses Muscinées.

La méthode des colorations vitales est le procédé de choix pour l'étude des vacuoles de la cellule, car les

méthodes de fixation, presque exclusivement employées autrefois, ne permettent pas en général de suivre les différents stades de l'évolution vacuolaire. Cependant, sur des préparations fixées, les vacuoles apparaissent comme des espaces clairs et, si le cytoplasme est bien conservé, la morphologie vacuolaire peut être appréciée par la disposition de ces espaces qui peuvent affecter l'apparence de canalicules ou d'un réseau lacuneux (fig. 190).

En étudiant des préparations fixées et colorées de racines d'*Allium Cepa*, BENSLEY avait même noté, dès 1910, que l'appareil vacuolaire pouvait se présenter, dans les méristèmes, sous forme d'un réseau de canalicules évoluant ensuite en grandes vacuoles. Cependant, c'est l'emploi des colorations vitales par P. A. DANGEARD (1916-1920) qui lui permit de découvrir

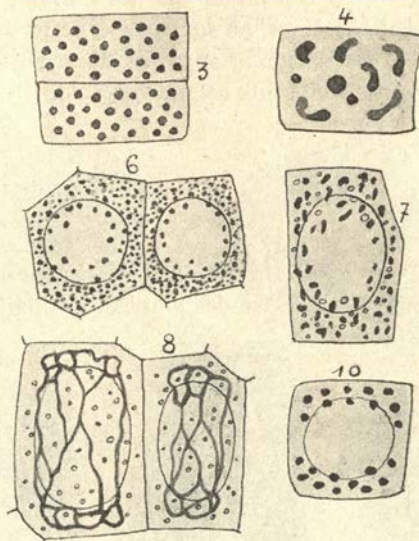


FIG. 189. — Le vacuome dans les cellules de méristème de la racine d'Orge (color. vit.).

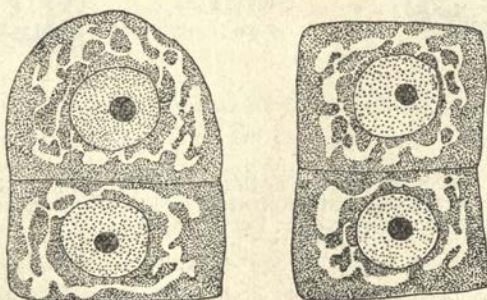


FIG. 190. — Cellules du méristème de la racine de Haricot après fixation Helly et coloration : le vacuome réticulé et non coloré se détache en clair (les détails du cytoplasme n'ont pas été figurés).

l'existence générale dans les cellules, même jeunes, d'un appareil vacuolaire qu'il nomma le *vacuome* de la cellule.

Peu après et presque simultanément, P. DANGEARD (1920-1923) et.



GUILLIERMOND (1920-1922) donnaient de nombreux exemples de l'évolution vacuolaire dans les méristèmes et la notion s'établissait que toutes les cellules végétales renferment des vacuoles. Plus récemment, BAILEY (1930) et ZIRKLE (1933) ont publié de nouvelles recherches sur les vacuoles dans le cambium ou dans les méristèmes et ils sont arrivés à la même conclusion. Ils notent cependant que les initiales du cambium, contrairement à celles des méristèmes, ne sont pas dépourvues de vacuoles relativement développées. Le vacuome apparaît donc aujourd'hui comme un des constituants essentiels de toute cellule végétale.

### a) Les grains d'aleurone.

Pour fonder la notion d'un vacuome présent dans les cellules à tous les moments de la vie des plantes, il fallait encore examiner ce que deviennent

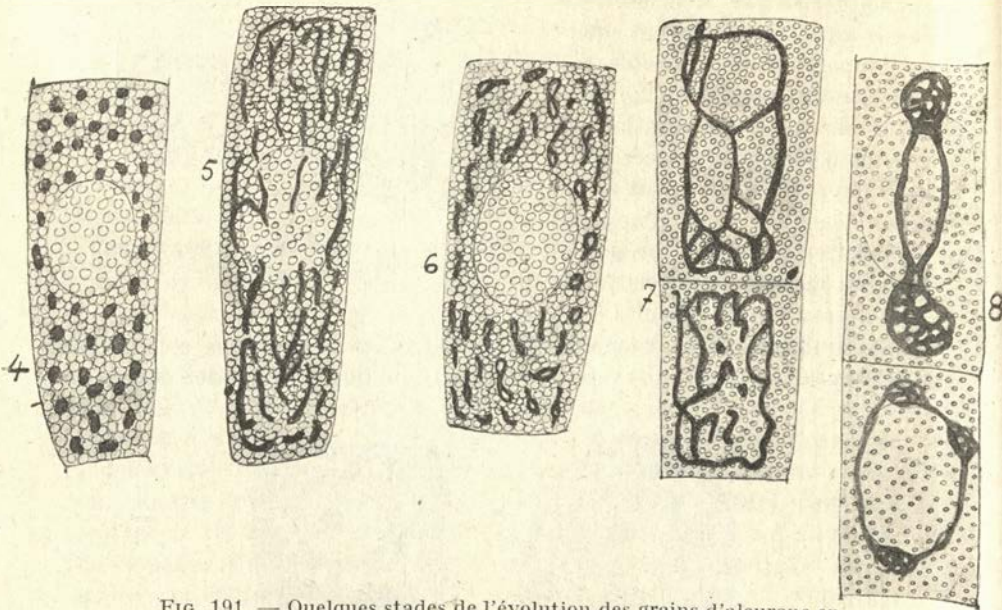


FIG. 191. — Quelques stades de l'évolution des grains d'aleurone en vacuoles ordinaires dans la plantule de *Pin maritime* au cours de la germination (color. vit. au Rouge neutre).

les vacuoles dans les organes qui se dessèchent comme les graines et les spores. Dès 1920, nous montrions dans l'albumen des graines, chez les Conifères, puis chez le Ricin (fig. 191 et 192), que les *grains d'aleurone*, n'étaient rien d'autre que l'état du vacuome de ces tissus privés d'eau. Lorsque la graine mûrit, les vacuoles des cellules de l'embryon ou de l'albumen se déshydratent et subissent ensuite un morcellement qui les transforme en vacuoles indépendantes à contenu concrété et solidifié, c'est-à-dire en grains d'aleu-



rone (fig. 192). Une évolution en sens inverse se produit à la germination et, sous l'influence de l'hydratation, l'aleurone de la graine donne naissance à des vacuoles qui fusionnent ensuite les unes avec les autres. Cette évolution des vacuoles en grains d'aleurone et *vice-versa* a été suivie au moyen de colorations vitales : cette méthode était seule capable en effet d'établir d'une façon incontestable que les grains d'aleurone étaient des vacuoles à contenu condensé. Nos résultats confirmaient ainsi les anciens travaux de WAKKER (1888) et de WERMINSKI (1888) qui étaient arrivés à la même opinion par la

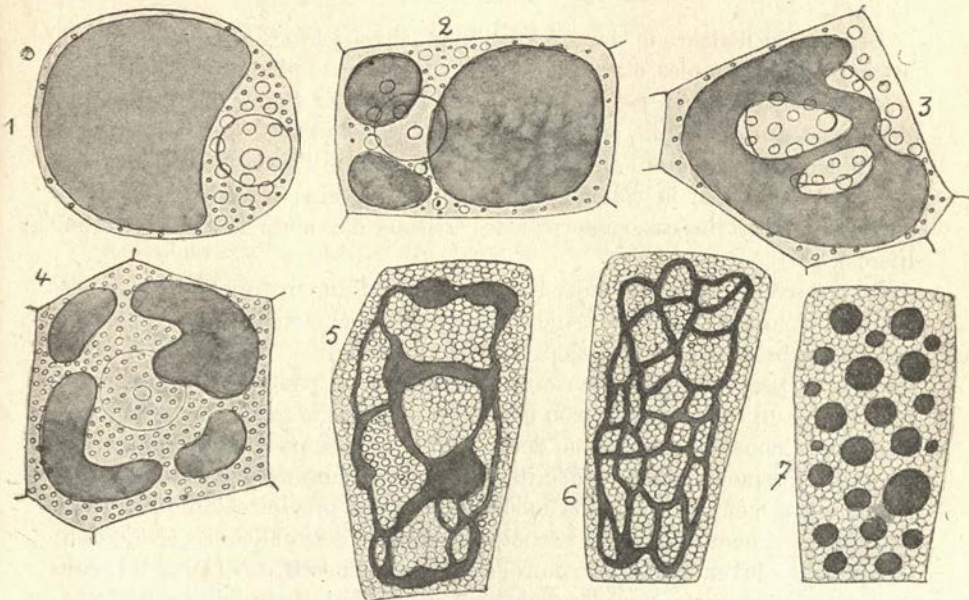


FIG. 192. — Stades successifs de la formation des grains d'aleurone à partir de grandes vacuoles dans les cellules superficielles de l'albumen du Ricin (les cellules accumulent d'autre part de nombreuses gouttelettes d'huile) ; (color. vit.).

seule observation vitale. Ils s'opposaient au contraire à l'idée d'une filiation quelconque entre les plastes et les grains d'aleurone soutenue à tort par MOTTIER (1921) et plus récemment par VOUK (1925) et par ARNOLD (1927). Une dernière opinion enfin, celle de PFEFFER (1872), de RENDLE (1888), de LÜDTKE (1890), d'après laquelle les grains d'aleurone naîtraient directement dans le protoplasme, comme des inclusions spéciales, semble avoir perdu toute vraisemblance à la suite de nos recherches et de celles de GUILLERMOND (1922-24).

L'aleurone, réserve albuminoïde des graines, se présente, comme l'on sait, sous la forme de grains plus ou moins gros, de forme régulière, ovales ou arrondis, dispersés au sein du cytoplasme dans l'albumen ou dans les tissus des embryons. Découverts par HARTIG (1856), étudiés entre autres par PFEFFER (1872), WAKKER (1888), RENDLE (1888), P. DANGEARD (1923),



les grains d'aleurone se présentent, dans leur état le plus complexe, comme dans les cellules profondes de l'albumen de Ricin, sous forme de corps ovoïdes limités par un contour net et constitués par une substance fondamentale protéidique dans laquelle sont logés deux sortes d'inclusions : un cristalloïde protéique et un ou plusieurs éléments globuleux réfringents, les globoïdes. D'après PFEFFER, les globoïdes seraient formés par une combinaison organique d'un phosphate double de calcium et de magnésium (il s'agit d'un ester phosphorique de l'inositol, désigné sous le nom de *phytine*). Les protéïdes de la substance fondamentale sont des prolamines et des globulines.

Les grains d'aleurone dans les cellules périphériques de l'albumen du Ricin sont plus simples, étant réduits à la substance fondamentale et dépourvus d'inclusions ; il en est de même pour les grains d'aleurone des graines de Légumineuses (Lupin, Haricot, etc.) et de quelques Graminées. Chez les Graminées, on sait que l'aleurone est localisé dans l'assise extérieure spéciale de l'albumen, la couche protéique. Les grains d'aleurone peuvent encore, dans certains cas, renfermer des cristaux d'oxalate de chaux (Ombellifères).

On a souvent discuté au sujet de la présence d'une membrane autour des grains d'aleurone et aussi au sujet d'une prétendue structure que présenterait leur substance fondamentale. La pellicule, très fine, qui semble entourer les plus grosses vésicules aleuriques à maturité ne peut être qu'une paroi vacuolaire, un tonoplaste, et son existence présente le même degré d'incertitude que nous accordons à ce dernier (voir à ce sujet p. 454); quant à la structure finement ponctuée, décrite par certains auteurs dans la substance fondamentale, elle est due, sans aucun doute, à une précipitation du contenu normalement homogène de la vacuole aleurique; l'action des fixateurs, dont l'emploi est souvent nécessaire dans l'étude de l'aleurone, détermine très souvent ce résultat, surtout sur les grains qui ont subi un léger début d'hydratation et le fin précipité produit donne l'impression d'une structure finement ponctuée.

Dernièrement, WIELER (1943) a essayé de donner une certaine importance à cette « structure » en même temps qu'il a remis en question l'origine vacuolaire de l'aleurone. Malheureusement ni l'argumentation de cet auteur, ni ses descriptions, ne semblent de nature à nous convaincre : la « structure » des grains d'aleurone n'est aucunement comparable, comme nous venons de le voir, à celle d'un grain d'amidon, ni même à celle d'un sphérocrystal. Sans doute, il n'est pas exclu que le contenu protéidique d'une vacuole puisse se concréter sous une forme de structure définie; mais, dans les grains d'aleurone qui sont dépourvus de cristalloïdes, il n'y a rien dans la substance fondamentale qui rappelle une structure orientée, et encore moins l'organisation d'un grain d'amidon. Quant à l'origine de l'aleurone, il est nécessaire pour l'établir de suivre de près l'évolution du vacuome, soit au moyen de colorations vitales, soit autrement : on s'aperçoit alors que les grains d'aleurone prennent bien naissance en relation avec les vacuoles par précipitation à leur intérieur (P. DANGEARD, 1944) ou par transformation directe.



### b) La réversibilité dans l'évolution vacuolaire et l'aggrégation.

Les transformations en sens inverse du vacuome pendant la maturation et pendant la germination de la graine mettent en évidence la possibilité pour ce système de subir une évolution réversible. En règle générale les tissus différenciés ne sont pas en mesure de retourner à l'état embryonnaire; cependant certains phénomènes observés dans les végétaux montrent que cette possibilité existe dans divers cas: c'est ainsi que certains faits de bouturage d'organes à tissus différenciés ne peuvent pas s'expliquer autrement que par le retour des cellules adultes à l'état méristématique (cf. pp. 19 et 20); cette différenciation doit s'accompagner d'une évolution en sens inverse de l'appareil vacuolaire.

Un cas particulier de réversibilité au cours de l'évolution vacuolaire a été décrit sous le nom d'*aggrégation* dans les cellules des tentacules de *Drosera* au cours de la digestion. Ce phénomène, observé pour la première fois par CH. DARWIN, puis par F. DARWIN (1876) et DE VRIES (1886), a été interprété exactement par GARDINER (1885) comme correspondant à la fragmentation des grandes vacuoles à anthocyane que l'on trouve dans les cellules épidermiques du pédicelle des tentacules dans ces plantes carnivores (1). La transformation de ces grandes vacuoles colorées en éléments de petite taille, globuleux ou filamenteux, entraînés ou modifiés incessamment sous l'influence des mouvements cytoplasmiques, a frappé les observateurs qui ont voulu voir une relation de cause à effet entre ces phénomènes et ceux de la digestion dont les tentacules sont le siège. En fait, le morcellement des vacuoles dans les cellules épidermiques des tentacules semble bien en rapport avec l'activité sécrétoire et digestive de ces poils particuliers, mais on ne sait pas au juste quelle est la nature de cette relation. Il est probable que la mise en train de la sécrétion diastasique, comme la digestion et l'absorption qui s'ensuivent, ont pour effet de réveiller l'activité des cellules tentaculaires dont le cytoplasme, mis en mouvement plus rapide, détermine le débitage des grandes vacuoles primi-

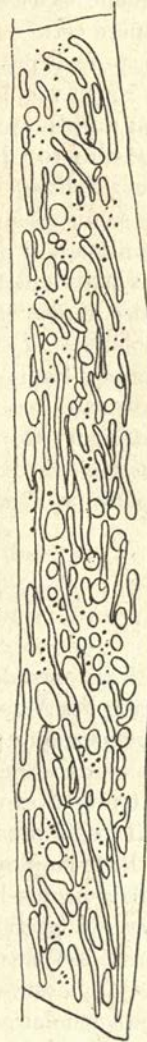


FIG. 193. — Cellule épidermique d'un tentacule foliaire de *Drosera rotundifolia* pendant la phase de sécrétion montrant l'état fragmenté du vacuome.

(1) Une liste très complète de la bibliographie des plantes carnivores, principalement au point de vue cytologique, a été donnée par M. HOMÈS (1929).



tives en éléments plus petits ; très probablement, en outre, il se produit simultanément une augmentation de la masse cytoplasmique et une diminution corrélative de la masse vacuolaire dont le suc devient sans doute plus concentré. Les vacuoles passant d'un état riche en eau à un état demi-fluide et plus ou moins visqueux, on s'explique alors que la cyclose du cytoplasme les étire en longs filaments ou les pulvérise, suivant le cas, en petites sphérules vacuolaires (fig. 193). En même temps que s'opère cette évolution temporaire du vacuome vers l'état dissocié, à partir du stade de grande vacuole, le contenu vacuolaire accuse un virage de teinte du rouge vers le violet, correspondant probablement à une légère modification du pH vacuolaire dans le sens de l'alcalinité.

MANGENOT (1929), dans divers travaux sur les Droséracées (*Drosera*, *Drosophyllum*), souligne le fait de l'orientation des vacuoles filamenteuses qui se disposent plus ou moins parallèlement au grand axe des cellules épidermiques. Il note également que les petites vacuoles rondes s'accumulent plus particulièrement à l'un des pôles de ces cellules (pôle proximal, c'est-à-dire le plus éloigné du plateau des tentacules). D'après lui, cette sorte de « polarisation » de l'appareil vacuolaire, cette répartition dissymétrique des vacuoles fragmentées ne peut que traduire l'existence d'un courant liquide traversant les cellules ainsi transformées et se dirigeant de l'extérieur vers l'intérieur. Ce courant aurait pour effet d'orienter les vacuoles filamenteuses et de déterminer une accumulation des vacuoles globuleuses contre la paroi proximale des cellules (1).

### c) Le vacuome dans les spores et dans les zoospores.

L'existence de vacuoles dans les spores (microspores, organes de conservation des Algues et des Champignons, zoospores) avait déjà été soupçonnée anciennement par divers auteurs. C'est ainsi que le savant hollandais WENT, dans une série de recherches (1888), avait démontré que les vacuoles sont présentes dans les cellules des Organismes les plus divers, même lorsqu'il s'agit des corps reproducteurs, comme les zoospores des Algues. La méthode employée par WENT n'était pas cependant susceptible d'entraîner l'adhésion des botanistes et des biologistes et ces recherches furent critiquées en particulier par PFEFFER (1888-1890) qui affirmait alors, contrairement à WENT, la néoformation des vacuoles en des points quelconques du cytoplasme et l'absence, par conséquent, de toute individualité du système vacuolaire dans la cellule végétale. L'un des arguments employés par PFEFFER paraît pourtant bien, aujourd'hui, dénué de valeur. C'est ainsi que le savant allemand opposait aux conceptions de WENT l'expérience qui con-

(1) Cependant, *a priori*, on ne voit pas très bien pourquoi les cellules épidermiques des tentacules seraient traversées par un courant liquide ayant la direction indiquée. S'il s'agit d'un courant correspondant au transport des substances alimentaires provenant de la digestion, celles-ci devraient suivre, semble-t-il, une autre voie. L'hypothèse de MANGENOT nous paraît donc reposer sur une base très fragile.



siste à faire absorber par un Myxomycète (*Chondrioderma*) des cristaux d'asparagine : les cristaux, en se dissolvant, déterminent dans le protoplasme des vacuoles ainsi créées artificiellement. Cependant on peut objecter aujourd'hui à cette expérience que s'appliquant à un Myxomycète, organisme très spécial, le résultat n'en saurait être transposé directement à une cellule végétale typique ; en outre les vacuoles, dites alimentaires, des Protistes ne sont, comme on le sait aujourd'hui, nullement assimilables au système vacuolaire de la cellule végétale.

D'après MANGENOT (1935), les vacuoles digestives des Myxomycètes ne présenteraient pas de différences essentielles avec les vacuoles des végétaux proprement dits et par conséquent, d'après lui, l'exemple des Myxomycètes apporterait la preuve que le vacuome végétal peut prendre naissance *de novo*. On peut faire remarquer, à ce sujet, qu'il existe une différence notable entre des vacuoles alimentaires d'un type exogène et les vacuoles végétales qui, elles, sont endogènes (à supposer qu'on admette leur néoformation laquelle est loin d'être prouvée) ; l'assimilation de ces vacuoles entre elles ne paraît donc pas s'imposer. Les Myxomycètes, d'autre part, ne sont peut-être pas des Végétaux. Les observations que nous avons pu faire, au moyen des colorations vitales par le rouge neutre chez le *Didymium nigripes*, nous ont conduit d'ailleurs à des résultats assez différents de ceux de MANGENOT, car nous avons pu colorer vitalement, dans ce Myxomycète, non seulement les vacuoles à inclusions (vacuoles sans doute alimentaires), mais encore de très nombreuses petites vacuoles sphériques et homogènes (*a priori* sans relation avec des *ingesta*) : elles seules, d'après nous, correspondraient au vacuome (Voir aussi, à ce sujet, le travail de M<sup>lle</sup> DALLEUX, 1940, élève de MANGENOT).

Chez les Animaux, la notion d'un vacuome ne semble pas applicable facilement et DUBOSCQ (1933), comme beaucoup de zoologistes, n'accepte pas le vacuome comme élément constant dans la cellule animale ; mais, après tout, il n'y aurait rien d'étonnant à ce que l'appareil vacuolaire des êtres se nourrissant par diffusion diffère de celui des Organismes à nutrition animale. En tous cas, confondre indistinctement toutes les vacuoles entre elles et rejeter la notion de vacuome en Botanique ne peut être considéré comme un progrès. Nous donnerons un aperçu du système vacuolaire de la cellule animale dans le chapitre consacré à l'appareil de Golgi (cf. p. 464).

La méthode des colorations vitales était seule capable de fournir une solution définitive aux problèmes posés à la suite des travaux de WENT. En 1923 nous démontrions ainsi la présence d'un vacuome typique dans les grains de pollen des Gymnospermes : dans la plupart des cas il s'agit d'innombrables petites vacuoles à contenu condensé (*Taxus baccata*, *Cephalotaxus Fortunei*, *Ginkgo biloba*) ; parfois encore le vacuome affecte la forme d'un réseau formé de filaments anastomosés (cellules reproductrices de *Cephalotaxus*, *Biota*) (fig. 194). En 1934 cette étude a été reprise par nous sur les grains de pollen des Angiospermes. Les colorants vitaux comme le rouge neutre ou le bleu de crésyl y mettent en évidence, le plus souvent, un vacuome très dispersé et représenté par des centaines de minuscules granulations. A l'état hydraté la spore mûre ne renferme donc pas habituellement des vacuoles véritables au sens littéral, mais seulement d'innombrables grains vacuo-



lares (fig. 195) lesquels, par suite de l'hydratation accompagnant la coloration vitale, se gonflent aussitôt peu à peu et deviennent ainsi très apparents, en même temps qu'ils se colorent. Lorsqu'une cellule générative est différenciée dans le grain de pollen, il est possible de reconnaître, dans son cytoplasme, la présence de petites vacuoles, qui diffèrent souvent, d'une manière

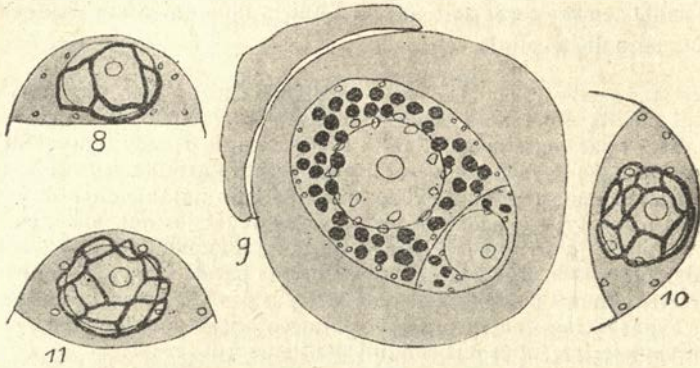


FIG. 194. — Le vacuome des grains de pollen de Gymnospermes (*Cephalotaxus*). On remarque la présence de fins réseaux vacuolaires dans les cellules génératives.

sensible, de celles qu'on observe dans les grandes cellules végétatives (*Allium*, etc.). Ces faits ont été vérifiés par M<sup>me</sup> HUREL-PY (1942) dans le pollen de *Narcissus Tazetta*.

Les vacuoles concrétées des grains de pollen des Phanérogames sont évi-

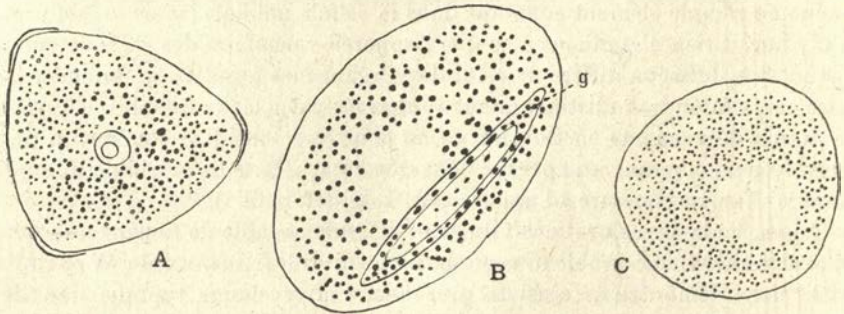


FIG. 195. — Le vacuome dans les grains de pollen : A, *Lobelia Dortmanna* ; B, *Amaryllis lutea* ; C, *Aconitum Napellus*. En B et C, l'emplacement du noyau est réservé en clair ; g, cellule génératrice.

demment comparables aux grains d'aleurone des tissus de graines ; cependant il ne semble pas qu'elles soient des lieux d'accumulation pour les protéines comme le sont les inclusions aleuriques ; d'ailleurs leur très petite taille leur donne un caractère spécial, bien que leur grand nombre puisse leur faire jouer un rôle de réserve à ne pas négliger. Dans certains grains de pollen colorés (*Papaver*, *Clerodendron*) nous avons montré que le pigment pouvait être supporté par les éléments du vacuome. Tous les grains de pollen cepen-



dant n'ont pas la constitution précédente, car il n'est pas très rare d'observer de grandes vacuoles chez certains d'entre eux à l'état de maturité. Ces grains de pollen fortement hydratés pourraient avoir une longévité moindre que les autres, car ils sont exposés à perdre rapidement leur turgescence et il ne serait pas impossible qu'un dessèchement accentué ne les prive de leur capacité fonctionnelle; mais, jusqu'ici, aucune preuve ne peut être fournie à l'appui de cette hypothèse.

La germination des grains de pollen s'accompagne, comme on pouvait le

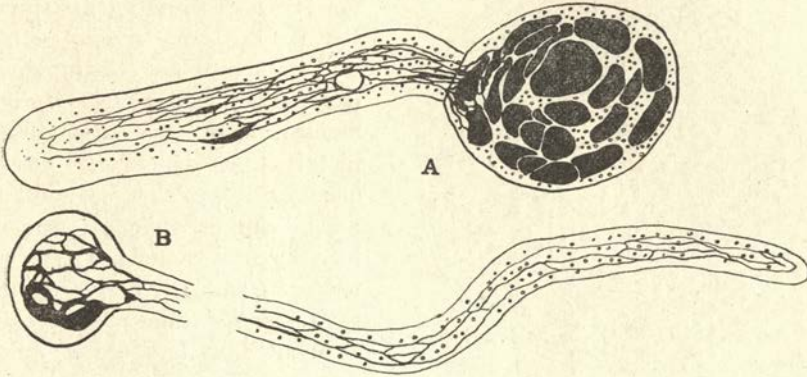


FIG. 196. — Le vacuome coloré vitalement par le rouge neutre dans les tubes polliniques : A, *Lobelia Dortmanna* ; B, *Gillenia trifoliata*.

prévoir, d'une hydratation des vacuoles, lesquelles repassent par une série d'états très comparables à ceux qui ont été observés dans l'évolution de l'aleurone des graines. La coloration vitale par du rouge neutre ne nuit pas à la vitalité des grains de pollen dont on peut obtenir la germination dans une solution sucrée additionnée du colorant vital (P. DANGEARD, (1933-34). Il est possible de s'assurer ainsi de la continuité existant entre le vacuome de la microspore mûre et les vacuoles largement dilatées du tube pollinique (fig. 196). Nous verrons l'importance théorique de ce fait, certains auteurs ayant cru assister, pendant cette période, à une néoformation des vacuoles dans le tube pollinique. Par suite de l'intensité des courants cytoplasmiques bien connus dans les tubes polliniques, le vacuome s'y présente très souvent à l'état de filaments longuement étirés et anastomosés en un réseau, parfois d'une minceur extrême et en voie d'incessantes modifications (fig. 196).

On connaît très peu, jusqu'à présent, l'état du vacuome dans les spores de Cryptogames vasculaires. Dans les spores d'*Equisetum*, que nous avons étudiées récemment, l'appareil vacuolaire se compose de très petites et très nombreuses granulations vacuolaires disposées en une couche dense sous la membrane des spores dans le cytoplasme périphérique et aussi dans la profondeur, particulièrement autour du noyau central (fig. 197). Ces petites vacuoles, à contenu dense, sont très visibles grâce à leur réfringence accusée



et d'autre part elles se colorent en rose, en augmentant de volume et en modifiant leur forme, dans une solution de rouge neutre. L'acide osmique les colore en noir foncé et le bichromate de K les brunit ; elles renferment donc, suivant toute probabilité, des composés tanniques. En suivant la germination des spores dans une solution de rouge neutre, on s'assure que les granulations tannifères s'hydratent peu à peu, se transforment en filaments simples ou ramifiés, puis évoluent finalement en vacuoles dans les cellules

prothalliennes. C'est un nouvel exemple de continuité du vacuome dans la germination des spores.

En 1927 nous avons montré que les spores des Champignons (*Penicillium*, *Aspergillus*, *Mucor*), malgré leur état déshydraté, n'étaient pas dépourvues de vacuome : lorsqu'elles se gonflent dans l'eau et qu'elles germent, leur appareil vacuolaire n'est pas néoformé, mais il dérive de très petites granulations présentes dès le début dans la spore et qu'on peut mettre en évidence au moyen d'une coloration vitale au rouge neutre. Nous avons pu également (1932), au moyen de colorants vitaux, établir dans un grand nombre

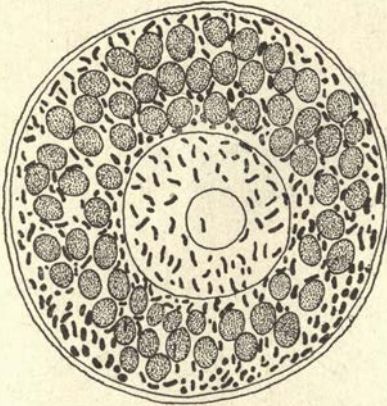


FIG. 197. — Le vacuome dans une spore d'*Equisetum*. Les plastes sont en gris, les éléments du vacuome en noir.

de Algues l'existence d'un vacuome dans les zoospores. Il est facile de s'assurer, dans divers exemples (*Ulothrix*, *Cladophora*, *Ulva*, *Enteromorpha*), qu'il y a continuité entre le vacuome des cellules-mères des sporanges ou des gamétanges et celui des zoospores ou des gamètes, et les plantules ont des cellules dont les vacuoles dérivent directement de celles des zoospores. Il y a bien continuité, mais, d'autre part, le vacuome des zoospores passe momentanément par un état morcelé ou réticulé, très différent de l'état habituel du système vacuolaire.

## II. — LES PRODUITS RENFERMÉS DANS LE VACUOME. LEUR ANALYSE

Les vacuoles représentent, dans la cellule, un lieu d'accumulation pour de nombreuses substances qui s'y trouvent soit à l'état de solution vraie dans le suc vacuolaire (cristalloïdes), soit à l'état de solution colloïdale, soit même parfois sous forme de précipités ou de dépôts insolubles (oxalate de Ca).

Les principales substances renfermées dans les vacuoles sont les sels miné-



raux et les acides organiques, les sucres (glucides) et les glucosides, des tannins, des pigments, des alcaloïdes, des protéines et des diastases. La localisation de nombreux produits peut être reconnue par des méthodes d'analyse qualitative ou par des tests microchimiques ; on peut encore, s'il s'agit de cellules à très grandes vacuoles (*Nitella*, *Valonia*), extraire le suc vacuolaire par une ponction et le soumettre à une analyse quantitative. Des expériences de cette nature ont surtout été poursuivies sur les Algues Siphonées tropicales du genre *Valonia*.

Un des exemples les plus intéressants d'analyse indirecte est celui concernant les iodures qu'on a pu localiser dans les vacuoles cellulaires de certaines Algues comme les Laminaires, où ils sont abondants, au moyen de colorations vitales au bleu de crésyl (MANGENOT, 1928, P. DANGEARD, 1929). Lorsqu'on effectue une coloration vitale d'un tissu de *Laminaria flexicaulis* au moyen d'une solution de bleu de crésyl, on remarque, dans certaines cellules, la formation de précipités particuliers en forme d'aiguilles rouges groupées en bouquet. Or la production de ces formations cristallines, rouges ou violacées, semble bien due à la présence d'iodures alcalins dans les vacuoles, étant donné qu'il est possible de les obtenir, *in vitro*, en faisant réagir l'une sur l'autre une solution concentrée d'iodure de K et une solution de bleu de crésyl. En mettant à profit cette particularité il semble donc possible d'utiliser le bleu de crésyl comme réactif microchimique des iodures. Il sera nécessaire, toutefois, de n'utiliser cette méthode qu'avec discernement et de tenir compte, en particulier, du fait que le bleu de crésyl, en solution étendue, ne réagit sur les iodures *in vitro* que dans le cas où ces derniers sont relativement concentrés (solution de 0,5 à 1 %) (P. DANGEARD, 1929) ; on s'explique ainsi l'absence d'une formation de cristaux rouges dans certains tissus des *Laminaria* qui ne sont pourtant pas dépourvus d'iodures ; la formation de cristaux rouges est au contraire particulièrement nette dans les cellules périphériques des stipes de *Laminaria flexicaulis*, dont les vacuoles, de ce fait, semblent devoir renfermer une solution de IK de l'ordre de 1 p. 100 (1).

#### a) Les tannins et les pigments vacuolaires.

Les tannins sont parmi les produits les plus fréquents à l'intérieur des vacuoles cellulaires où ils forment une solution colloïdale. Bien qu'ils imprègnent le plus souvent le vacuome tout entier, il n'est pas rare non plus de les rencontrer à l'intérieur de vacuoles spéciales indépendantes comme les anciens auteurs l'avaient déjà noté autrefois (KLERCKER, 1888). La présence des tannins donne aux vacuoles une réfringence fortement accusée et

(1) Il est bon de tenir compte enfin, dans l'emploi du bleu de crésyl comme réactif des iodures du fait suivant : il s'agit de la formation fréquente, avec ce colorant, de cristaux rouges impossibles à distinguer des précédents et dont l'origine est pourtant, suivant toute probabilité, différente. On a observé jusqu'ici de tels cristaux rouges chez les Diatomées, chez des Floridées non iodifères (*Polysiphonia*), dans les siphons des *Bryopsis*, dans les cellules des *Enteromorpha*.



comme les tannins apparaissent souvent de bonne heure dans les méristèmes, alors que les vacuoles se trouvent encore à l'état de filaments ou de réseaux, ceux-ci sont rendus très apparents ; leur caractère réducteur les rend aptes à être colorés par les méthodes osmiques, ce qui a pu parfois les faire assimiler aux éléments de Golgi.

A l'époque où les mitochondries faisaient l'objet de nombreuses recherches et où leur rôle élaborateur semblait très général et s'appliquait à des substances variées, les tannins ont été considérés à leur tour comme des produits « fabriqués » par le chondriome (GUILLIERMOND, 1914). Certains aspects de vacuoles filamenteuses « mitochondriformes » ont pu être décrits à cette époque comme des chondriocentes en voie d'élaborer des composés phénoliques. On sait maintenant qu'il n'existe aucune relation entre les mitochondries et les tannins et GUILLIERMOND a lui-même insisté sur les caractères différentiels qui séparent le vacuome du chondriome, de sorte que le mérite de cette distinction lui est aujourd'hui attribué, assez curieusement, par les auteurs d'articles de revues les plus récents (ZIRKLE, 1937).

Les pigments renfermés dans les vacuoles appartiennent au groupe des pigments flavoniques et anthocyaniques. Les premiers, encore appelés *flavonols*, sont des pigments de couleur jaune qui se rencontrent dans beaucoup de fleurs ; leur molécule contient le groupement flavone qui est la  $\beta$  phénylbenzo  $\gamma$  pyrone ; en outre ils possèdent une ou plusieurs fonctions phénols. Des flavones dérivent les pigments rouges, violets ou bleus, connus sous le nom de *pigments anthocyaniques* ou *anthocyanols* : ce sont des pigments existant à l'état de solution dans les vacuoles et c'est à eux qu'est due la coloration de beaucoup de fleurs, de fruits, de feuilles. On leur reconnaît des propriétés d'indicateurs et la faculté de virer sous l'influence des acides et des bases.

Les pigments anthocyaniques colorant les vacuoles en bleu, rouge ou violet les rendent très visibles dans la cellule et comme ils apparaissent souvent de bonne heure dans les méristèmes, les *primordia* du vacuome peuvent se trouver naturellement colorés et rendus très apparents. A une époque où l'on croyait beaucoup au rôle élaborateur du chondriome, GUILLIERMOND (1913) avait pu affirmer que l'anthocyane se formait au sein des mitochondries ; trompé par la ressemblance des jeunes éléments vacuolaires avec les mitochondries, il annonça que l'anthocyane, comme les composés phénoliques était due à l'activité de chondriocentes élaborateurs : le pigment, après sa formation, se déversait ultérieurement dans les vacuoles voisines. Peu après, PENSA (1917), décrivit lui aussi des états variés de filaments et de réseaux qui accompagnent la naissance de l'anthocyane dans les tissus jeunes ; mais il ne fut pas en mesure, à cette époque, de rattacher ce phénomène à l'évolution du système vacuolaire.

Nous montrerons, dans un exemple classique, les dents des jeunes folioles de Rosier, comment se présente l'évolution vacuolaire accompagnant la formation de l'anthocyane dans certains méristèmes. Les cellules des très jeunes mamelons foliaires sont encore complètement incolores et leur vacuome totalement dépourvu de pigment et de composés phénoliques ;



plus tard ces vacuoles deviennent réfringentes et finalement elles se colorent en rouge tout en affectant la forme de longs filaments, onduleux, enchevêtrés et groupés autour du noyau ; souvent aussi ces filaments s'anastomosent entre eux et ils évoluent en grandes vacuoles colorées dans les cellules des dents les plus âgées. L'évolution vacuolaire, que nous connaissons déjà, est rendue ici très évidente par l'anthocyane qui imprègne les jeunes stades vacuolaires.

Nous avons trouvé, dans les petites glandes colorées en violet sur les

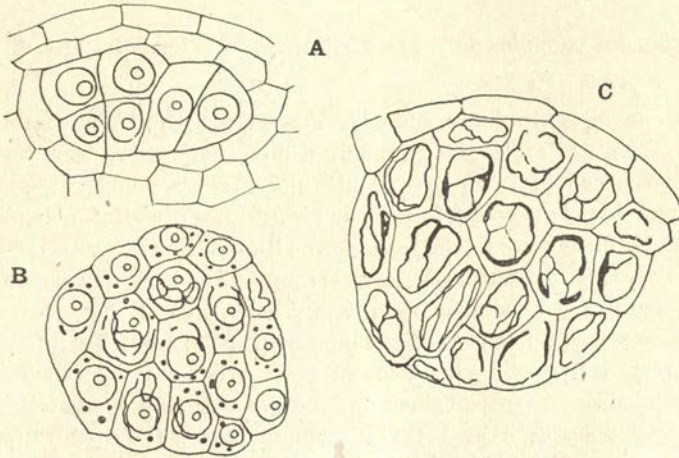


FIG. 198. — Glande à anthocyane des pétales de l'*Hypericum perforatum* : A, état très jeune avec vacuome indistinct ; B, C, états plus âgés montrant le vacuome sous forme de grains, de filaments ou de réseaux colorés par l'anthocyane ; dans la figure C les noyaux n'ont pas été représentés.  $\times 1.200$ .

pièces florales des Millepertuis, un exemple également très favorable pour l'étude de la formation cytologique de l'anthocyane (1935). Le vacuome coloré, sous forme de filaments ou de réseau, se détache admirablement et l'on peut suivre facilement son évolution en grandes vacuoles à suc violacé concentré (fig. 198).

Les éléments demi-fluides du vacuome contenant de l'anthocyane dans les cellules des poils et des folioles, chez le Rosier, sont plus lourds que les autres éléments cellulaires : en effet, sous l'influence de la centrifugation, ils s'accumulent dans la direction centrifuge (MILOVIDOV, 1930) ; il en est de même, d'ailleurs, pour les petites vacuoles du méristème dans la racine d'Orge ; les vacuoles ordinaires à suc cellulaire liquide se déplacent au contraire en sens inverse.

Il ne faudrait pas tirer des faits précédents la conclusion que l'anthocyane prend toujours naissance, chez les cellules jeunes, dans les premiers stades de l'évolution vacuolaire, à l'intérieur d'éléments filamenteux ou réticulés du vacuome. Souvent en effet, même dans l'exemple du Rosier, le pigment anthocyanique fait son apparition, non dans les *primordia* des vacuoles,



mais dans les vacuoles déjà grandes, par suite d'une transformation des produits oxyflavoniques dissous dans le suc cellulaire. Parfois aussi le pigment imprègne fortement des éléments sphériques, logés dans la vacuole, laquelle, par contre, apparaît peu colorée ou même tout à fait incolore : il s'agit là de formations auxquelles on a donné le nom de *cyanoplastes* (POLITIS) ou d'*anthocyanophores* (LIPPMAN, 1926 ; WEBER, 1934-36) et qu'on rencontre dans les cellules épidermiques des fleurs d'*Iris germanica* et d'*Iris pallida*, dans les fleurs d'*Erythraea* et aussi dans les Borraginacées (*Pulmonaria*).

#### b) Le rôle des vacuoles dans la nutrition et dans les échanges de matière.

Le vacuome est toujours, chez les Végétaux, le lieu d'accumulation des glucides à petites molécules et même il peut renfermer, dans certains cas, une solution colloïdale de ces glucides polymérisés, lévogyres, que sont les *lévulosanes* dont le type est formé par les *inulines* (précipitables par l'alcool fort, à partir du suc vacuolaire, sous forme de sphéro-cristaux). Les vacuoles, sont donc très souvent utilisées, dans le métabolisme cellulaire, comme réservoirs de substances solubles momentanément ou plus ou moins durablement accumulées ; il en est ainsi, non seulement pour les glucides, mais encore pour les protéines solubles et nous avons vu précisément que les grains d'aleurone représentaient des réserves azotées condensées à l'intérieur de vacuoles déshydratées. Le vacuome, par ses transformations chimiques, est donc lié à des phénomènes d'une très grande importance dans la nutrition cellulaire et dans la nutrition générale. On a tenté de retrouver un rôle analogue dans la cellule animale où PARAT et ses collaborateurs (1929) ont attribué la genèse du vitellus au vacuome, mais ce rôle a été contesté par divers auteurs (SINGH, B. M. et BOYLE, W, 1940) (cf. p. 495).

Le vacuome ne renferme pas enfin seulement des produits solubles, ou à l'état de dissolution : il peut normalement contenir des substances peu solubles, déposées sous forme de cristaux (oxalate de chaux, sulfate de chaux, etc.), ou sous un état amorphe (inclusions du latex qui est une sorte de suc vacuolaire très développé). Chez certaines espèces de *Vaucheria*, chez les *Bryopsis* également, le canal vacuolaire central de ces Siphonées contient des inclusions amorphes, parfois ramifiées en arbuscule. MANGENOT (1934) a étudié ces formations chez les Vauchéries. Dans l'épiderme des écailles bulbaires du Lis blanc, MIRANDE (1923) a signalé l'existence de masses concrétionnées dont il faisait des « stérinoplastes ». REILHES (1936) a fait une étude détaillée de ces corps et montré qu'il s'agit de concrétions intravacuolaires présentant les caractères des phospholipides ; elles résultent de la précipitation d'une solution colloïdale de ces corps à l'intérieur du vacuome. Les cellules des feuilles et des pièces florales de différents Iris peuvent également renfermer des globules lipidiques intravacuolaires. Les lipoides (stérides et phospholipides) joueraient, d'après l'auteur, « le rôle principal dans l'absorption des substances dissoutes et notamment des colorants vitaux ».



### III. — SPÉCIALISATION A L'INTÉRIEUR DU VACUOME : VACUOLES SPÉCIALISÉES

La notion de vacuome ne donne lieu généralement à aucune difficulté chez les Plantes Supérieures, car il est impossible de confondre une autre formation cellulaire de ces Plantes avec le système vacuolaire. Cependant l'unité de cet appareil peut se trouver altérée, dans certains cas, lorsqu'une partie du vacuome se différencie, soit au point de vue de sa constitution

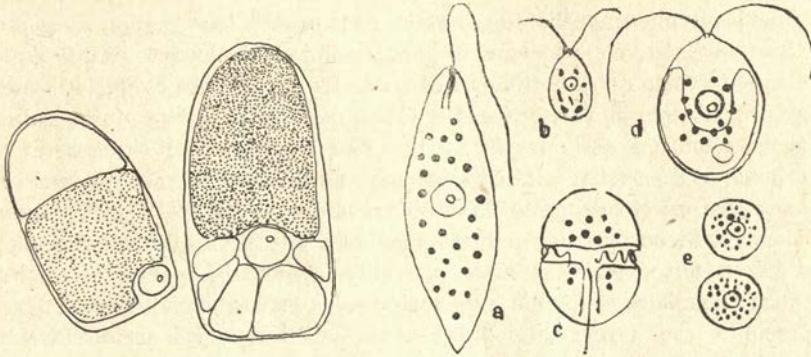


FIG. 199. — Vacuoles de deux sortes dans les papilles stigmatiques de *Erodium cicutarium* : en ponctué, les vacuoles à anthocyane ; les autres vacuoles, en clair, ont un suc incolore.

FIG. 199 bis. — Le vacuome dans les zoospores et dans les algues inférieures (Euglène, Péridinien, *Chlamydomonas*, *Chlorella*, zoospore).

chimique, soit au point de vue de sa forme. Déjà nombre d'anciens observateurs avaient noté que les tannins pouvaient être enfermés dans des vacuoles spéciales coexistant à l'intérieur de la cellule avec des vacuoles dépourvues de tannins (KLERCKER, 1888). Plus récemment MANGENOT (1927) et surtout GUILLIERMOND (1934) ont attiré l'attention sur ces vacuoles spécialisées en rapport, soit avec la production de composés phénoliques, soit avec la production de pigments anthocyaniques : dans beaucoup de fleurs et de fruits des vacuoles colorées par l'anthocyane s'observent côte à côte avec des vacuoles incolores, ou bien ce sont des vacuoles colorées différemment, les unes en violet, les autres en bleu (fig. 199). Il y aurait lieu de rechercher l'origine de cette différenciation du vacuome ; on peut remarquer d'ailleurs que l'existence, dans une même cellule, de plusieurs catégories de vacuoles n'est pas plus surprenante que la présence côte à côte, dans un même cytoplasme, de catégories de plastes différents, tels que des amyloplastés ou des leucoplastés : cela ne saurait pas sérieusement entamer la notion de vacuome.

Par contre l'existence de plusieurs sortes de vacuoles, qui est très fréquente chez les Organismes inférieurs, pose des problèmes plus embarrassants, parce qu'il n'est pas toujours possible de définir si les vacuoles que l'on observe



doivent être rangées dans le vacuome ou constituer des inclusions plus banales. C'est pourquoi nous consacrerons un paragraphe spécial à l'étude du vacuome des Protistes et des Algues.

#### IV. — LE VACUOME CHEZ LES THALLOPHYTES

##### a) Les Champignons.

Bien que les vacuoles de suc cellulaire aient été décrites de bonne heure dans les hyphes mycéliennes, où elles sont parfois très visibles sans précautions spéciales, c'est seulement par l'emploi des colorants vitaux que ces éléments ont pu être nettement caractérisés et que leur évolution a pu être suivie. L'appareil vacuolaire des Champignons et les produits qu'il renferme n'ont pas toujours été, à l'origine, nettement distingués du chondriome, et il en est résulté certaines erreurs et certains retards dans la connaissance exacte de cette formation cellulaire. En 1912, GUILLIERMOND décrivait les corpuscules métachromatiques des Champignons comme étant d'origine mitochondriale; mais, en réalité, la métachromatine est une substance vacuolaire colloïdale en solution dans le suc vacuolaire où elle peut précipiter sous forme de globules de tailles diverses, les corpuscules métachromatiques. Ceux-ci peuvent même ensuite émigrer dans le cytoplasme en traversant la paroi vacuolaire et leur présence à cet endroit explique les erreurs auxquelles leur formation a donné lieu. P. A. DANGEARD, en 1916, mit bien en évidence cette propriété des solutions colloïdales de métachromatine et il rattacha leur genèse au vacuome d'une manière indiscutable. Une certaine incertitude continua cependant à régner pendant quelques années au sujet du vacuome des Champignons, car P. A. DANGEARD avait, dans ses premières recherches, assimilé le vacuome des *Saprolegnia* et des autres Mycètes au « chondriome des auteurs », position assurément discutable, mais qui s'expliquait par la confusion entretenue à cette époque entre les mitochondries et les stades jeunes des vacuoles (1).

Les *Saprolegnia*, Champignons aquatiques, montrent dans leurs filaments une évolution vacuolaire très comparable à celle déjà décrite chez les Plantes Supérieures : c'est-à-dire que l'extrémité des filaments jeunes, en voie de croissance, y renferme des filaments mitochondrifformes, qui s'unissent un peu plus bas en un réseau, lequel se transforme, finalement, en un canal vacuolaire occupant la partie centrale des régions âgées du mycélium. Cette évolution, mise en évidence pour la première fois par P. A. DANGEARD (1916),

(1) On a peine à s'imaginer aujourd'hui que de pareilles discussions aient pu avoir lieu au sujet du vacuome et du chondriome; mais il faut se rappeler qu'à cette époque (1916) la notion de chondriome n'était pas encore bien dégagée et que plusieurs auteurs avaient fondé des espoirs vraiment excessifs sur cette formation nouvelle, lui attribuant prématurément et sans contrôle suffisant les fonctions d'élaboration les plus variées. Une réaction était nécessaire et elle n'a pu avoir lieu évidemment sans provoquer momentanément une situation assez confuse, comme celle qui accompagne généralement les controverses scientifiques.



a été particulièrement décrite et figurée par GUILLIERMOND qui s'est attaché à séparer cette formation du véritable chondriome. Les *Saprolegnia* fixent particulièrement bien les colorants vitaux qui imprègnent leur vacuome et ne gênent en rien leur croissance, de sorte que, dans une solution de rouge neutre assez diluée (1 p. 100.000), le Champignon se développe parfaitement tout en ayant constamment son vacuome coloré (GUILLIERMOND, 1930).

La plupart des Champignons se comportent différemment : les Levures, les *Endomyces*, l'*Oidium lactis*, les *Penicillium*, fixent bien les colorants vitaux sur leur vacuome dans une préparation entre lame et lamelle ; mais la croissance s'arrête et elle ne reprend qu'après l'excrétion du colorant et la décoloration complète.

L'action des colorants vitaux sur les vacuoles des Champignons a été décrite, dès 1916, par P. A. DANGEARD avec beaucoup de précision chez les Levures puis chez les Mucorinées. D'après lui, c'est la solution colloïdale de métachromatine contenue dans les vacuoles qui jouit de propriétés électives très marquées vis-à-vis des substances colorantes telles que le bleu de méthylène ou le bleu de crésyl. Cette solution peut se colorer en totalité, ou bien le colorant vital détermine la formation de corpuscules précipités : ce dernier cas est le plus fréquent chez les Champignons, surtout si l'on utilise des solutions assez concentrées de colorant vital. En remplaçant le colorant par de l'eau, on assiste à la disparition progressive des corpuscules et le liquide de la vacuole redevient homogène.

Le caractère d'instabilité des solutions colloïdales vacuolaires, chez les Champignons, est une cause de difficulté dans l'étude du vacuome ; en effet si la précipitation se produit à l'intérieur de canalicules vacuolaires très fins, ceux-ci se décolorent complètement et leurs contours peuvent devenir tout à fait indistincts ; il en résultera que les corpuscules métachromatiques auront l'apparence d'avoir été formés à l'intérieur du cytoplasme, d'autre part toute étude précise sur la morphologie vacuolaire se trouve empêchée.

## b) Le vacuome chez les Algues.

Les Algues, autant que l'on sache et malgré leur diversité, sont toujours formées de cellules pourvues d'un vacuome caractérisé. Les Algues unicellulaires ne diffèrent pas des autres à ce point de vue, bien que leur vacuome soit le plus souvent formé de vacuoles très petites ou de grains vacuolaires très denses, comme l'ont signalé P. A. et P. DANGEARD (1924) chez *Chlamydomonas*, *Eudorina*, *Gonium*. Les Euglènes possèdent également un vacuome représenté par un très grand nombre de petites vacuoles rondes, colorables par le rouge neutre (P. DANGEARD, 1924, 1928 ; P. P. GRASSÉ, 1925 ; HALL, 1929-31). D'autre part, chez plusieurs Algues terrestres ou aériennes, le vacuome est réduit à des granulations vacuolaires petites et nombreuses à pouvoir osmotique élevé (DE PUYMALY, 1924). On peut retrouver cet état dispersé du vacuome chez les Algues d'organisation élevée, dans certaines



cellules ; c'est ainsi que nous avons montré (1930) la disposition très particulière du vacuome dans les cellules superficielles du thalle chez les Fucoïdées comme *Pelvetia canaliculata*, *Ascophyllum nodosum*, *Fucus* : il s'agit de nombreuses et minuscules granulations colorables vitalement.

L'état habituel du vacuome, dans les cellules des Algues, est cependant celui de grandes vacuoles remplissant une grande partie de la cavité cellulaire, comme on l'observe chez beaucoup de Conjuguées (*Spirogyra*) de Diatomées, d'Ulothricacées, d'Edogoniacées. Les vacuoles occupent fréquemment les deux pôles opposés de la cellule chez plusieurs Ulothricacées des genres *Ulothrix*, *Hormidium*, *Stichococcus*.

Comme chez les Végétaux Supérieurs le vacuome, au lieu d'être formé de vacuoles toutes semblables, peut se différencier en vacuoles différant les unes des autres par leur situation, leur forme ou leur composition chimique. C'est ainsi que nous avons observé, chez certains *Edogonium*, au voisinage du noyau cellulaire, des vacuoles plus petites que les autres et se colorant par le rouge neutre en prenant une teinte différente des autres vacuoles plus grandes. Un phénomène analogue est fréquent chez les Diatomées où des vacuoles plus petites, sphériques, ou parfois filamenteuses, se rencontrent dans la région périnucléaire, tandis que de grandes vacuoles occupent les autres régions de la cellule. CHADEFAUD (1930) a signalé l'existence, très remarquable, d'une spécialisation vacuolaire marquée dans une grande Algue brune le *Desmarestia Dudresnayi* ; dans les cellules des poils marginaux coexistent côte à côte de larges espaces vacuolaires ne fixant pas les colorants vitaux et des vacuoles normales qui accumulent au contraire ces mêmes colorants, par exemple le bleu de crétyl, en prenant une teinte très foncée. Les cellules d'une autre Algue brune vivant en profondeur, le *Sporochnus pedunculatus* se signalent également par l'hétérogénéité de leur vacuome. Dans les poils unisériés de cette Phéophycée on trouve de grandes vacuoles qui se colorent vitalement en violacé par le bleu de crétyl et des vacuoles beaucoup plus petites, rondes ou filamenteuses, appliquées à la surface du noyau et qui prennent une teinte violet foncé. On trouve aussi, dans ces cellules, 5 à 8 vacuoles particulières renfermant des inclusions et qui ressemblent beaucoup aux « ioduques » des Algues rouges (P. DANGEARD, inéd.).

Chez les Cladophoracées et sans doute chez d'autres Algues dont les articles sont occupés par une grande vacuole centrale, il est possible de mettre en évidence, au moyen de colorants vitaux, un système de vacuoles pariétales dessinant parfois une sorte de réseau dans le protoplasme externe. L'existence de ces vacuoles périphériques permet d'expliquer la transmission des éléments du vacuome aux zoospores lorsque celles-ci se forment, dans un zoosporange, aux dépens du protoplasme externe sans la participation de la grande vacuole centrale. L'exemple des *Cladophora* ne s'oppose donc pas, comme le croyait OLTMANN (1921), à une continuité de l'appareil vacuolaire et à sa permanence d'une génération à l'autre (P. DANGEARD, 1931). L'étude des vacuoles pariétales des *Cladophora* a été reprise récemment par LANZ (1943) au moyen de colorations vitales au bleu de méthyl-



lène qui lui ont permis de distinguer deux sortes de vacuoles différant par leur forme et par leur contenu.

## V. — L'ORIGINE DES VACUOLES

Les anciens histologistes n'accordaient pas beaucoup d'attention à ce problème de l'origine des vacuoles. La plupart en effet admettaient que les vacuoles, réserves liquides de la cellule, se formaient sans intervention spéciale d'un élément préexistant ; un simple dépôt de gouttelettes liquides à l'intérieur du protoplasme suffisait à expliquer leur origine et les cellules « jeunes » des méristèmes étaient décrites comme dépourvues de toute vacuole et même de tout élément précurseur des vacuoles : elles avaient donc un cytoplasme dense et plein. Cependant divers auteurs, comme DE VRIES (1885) et comme WENT (1886), s'élevèrent contre cette notion et s'efforcèrent de démontrer la présence de vacuoles dans toute cellule végétale ; mais les méthodes employées ne pouvaient emporter l'adhésion des botanistes, car elles avaient précisément pour effet, tout en dilatant les vacuoles préexistantes, de créer des vacuoles nouvelles là où il n'en existait pas auparavant. DE VRIES (1885), à la suite de ses recherches sur les propriétés osmotiques des vacuoles, admit que celles-ci sont entourées par une paroi propre, appelée par lui *tonoplaste*, et que tout tonoplaste dérive d'un tonoplaste préexistant. De même VAN TIEGHEM (1888) considérait les vacuoles comme des leucites particuliers, les leucites aquifères ou *hydroleucites*, qui dérivait les uns des autres par division. Ces conceptions ayant un caractère plus théorique que réellement basé sur l'observation furent combattues et leur succès fut restreint (cependant la notion de tonoplaste a conservé ses partisans et nous en reparlerons plus loin, p. 454).

Les travaux d'une période relativement récente que nous avons déjà analysés et sur lesquels nous ne reviendrons pas, ont prouvé que toute cellule végétale est pourvue d'un système vacuolaire. Nous avons d'autre part soutenu en 1923, en conclusion de notre travail sur les vacuoles, que celles-ci ne se forment jamais *de novo*, mais dérivent toujours les unes des autres par division. Nous pouvions nous appuyer alors sur nos études des méristèmes, de l'aleurone des graines et de quelques microspores.

Nos idées ont reçu, par la suite, une série de confirmations de l'étude que nous avons faite (P. DANGEARD, 1927-34) des spores de Champignons, des zoospores des Algues et des microspores des Phanérogames Angiospermes. GUILLIERMOND et M<sup>lle</sup> CASSAIGNE ont constaté la présence d'un vacuome à tous les états de la vie des Champignons et ils ont décrit sa transmission par les spores et dans le bourgeonnement des Levures. Sans doute est-il difficile d'affirmer que des vacuoles ne peuvent pas se former *de novo* dans le cytoplasme à certaines phases de la vie des Champignons ou des Végétaux chlorophylliens. Effectivement, GUILLIERMOND (1930) a fourni des arguments et des faits plus ou moins probants en faveur d'une néoform-



mation de vacuoles chez divers Champignons. Etudiant des filaments de *Penicillium glaucum* et d'*Oidium lactis*, il a décrit, dans certaines branches du mycélium, de petites vacuoles rondes à contenu condensé, très différentes des grandes vacuoles qui occupent à ce moment le filament principal : la présence de ces petites vacuoles, d'après lui, ne pourrait s'expliquer que par une néoformation. Cependant nous avons objecté à cette manière de voir qu'il n'est pas rare d'observer, dans la partie principale du mycélium, de grandes vacuoles accompagnées de petites vacuoles périphériques à contenu

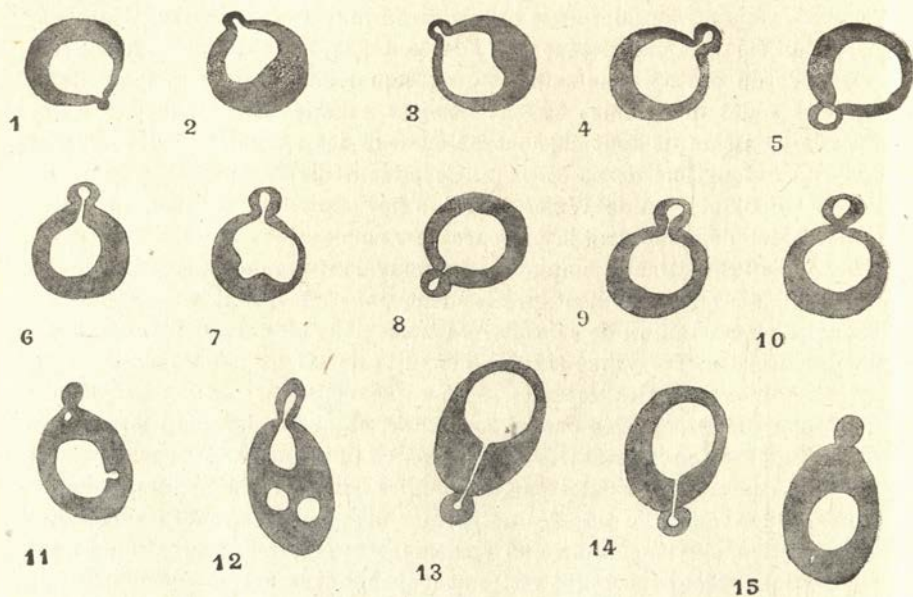


Fig. 200. — Transmission du vacuome de la cellule-mère à la cellule-fille au cours du bourgeonnement chez une Levure : (1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10), stades successifs observés sur une même cellule de *Saccharomyces cerevisiae* ; (11, 12, 13, 14, 15), états divers du vacuome au cours du bourgeonnement chez *S. ellipsoideus*.

condensé ; lorsque le filament principal donne naissance à un rameau, ces petites vacuoles pénètrent les premières dans le rameau par suite de leur transport plus facile par les courants cytoplasmiques. De la sorte s'explique l'apparence qui a pu faire croire à une néoformation.

Chez les Levures, pendant le bourgeonnement, GUILLIERMOND estimait invraisemblable que les petites vacuoles observées dans le bourgeon puissent dériver des grandes vacuoles situées au pôle distal de la cellule-mère. Cependant nous avons montré qu'il en était bien ainsi et que des vacuoles très éloignées pouvaient être reliées ensemble par de fins filaments (fig. 200). Le fait a pu être vérifié d'ailleurs par M<sup>lle</sup> CASSAIGNE, élève de GUILLIERMOND (1931). Celle-ci est d'avis, toutefois, que dans le bourgeonnement des Levures, si les vacuoles du bourgeon proviennent le plus souvent de la fragmentation d'une ou plusieurs vacuoles de la cellule-mère, elles peuvent aussi se former *de novo*



à l'intérieur même du bourgeon. Cette observation, très délicate, n'a jamais été vérifiée et elle peut légitimement être considérée comme douteuse.

Les recherches sur le mode de naissance des vacuoles chez les Champignons ont été souvent poursuivies au moyen de colorations vitales au rouge neutre ; or cette méthode n'offre pas toute garantie comme nous l'avons montré, parce que la coloration vitale modifie certaines propriétés des vacuoles, en particulier leur faculté de bourgeonner et de se diviser ; il n'est pas rare ainsi de constater, à la suite d'une coloration vitale, la rupture des

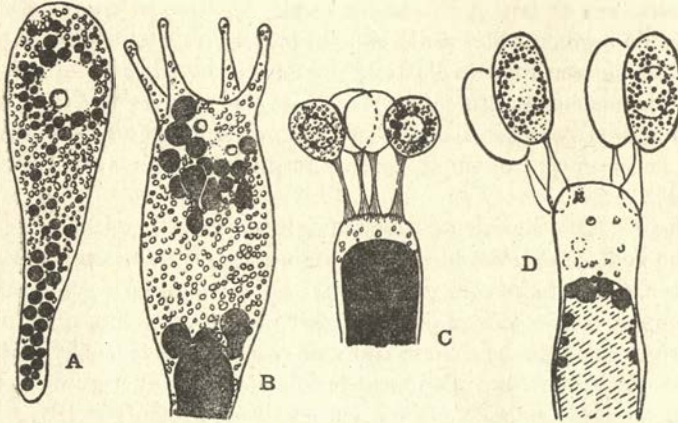


FIG. 201. — Le vacuome dans les basides et dans les basidiospores (en noir) : a, b, c, *Amanita citrina*, états successifs des basides ; d, *Coprinus comatus* (D'après CHADEFAUD, 1937).

ponts de communication souvent très étroits qui unissent à un moment donné deux vacuoles en voie de séparation ; par suite de ce phénomène les rapports de filiation entre deux vacuoles voisines peuvent être supprimés à la suite d'une coloration vitale et passer inaperçus. GUILLIERMOND, reconnaissant la valeur de cette objection, a tourné la difficulté en cultivant des spores de *Saprolegnia* sur un milieu additionné de rouge neutre et en les observant en cellules de VAN TIEGHEM et LE MONNIER. D'après lui, les vacuoles qui dans les zoospores ont l'aspect de petits grains, fusionnent entre elles à la germination pour donner une seule grosse vacuole, tandis que, dans le tube germinatif, apparaissent de petites vacuoles globuleuses que GUILLIERMOND suppose être néoformées (1).

Dans une étude récente sur les grains de pollen des Rosacées et leur germination en présence de rouge neutre, PLANTEFOL (1933) a cru remarquer la néoformation de vacuoles dans le boyau pollinique. Cette question cependant a été reprise par nous (1933-1934) en faisant germer des grains de pollen dans une solution sucrée additionnée de rouge neutre ; dans aucun cas il

(1) Chez les Basidiomycètes (Coprins), CHADEFAUD (1937) a montré que ce sont les vacuoles présentes dans les basides qui émigrent dans les basidiospores : celles-ci ne possèdent donc pas un vacuome néoformé. On peut faire des constatations du même ordre, chez les Ascomycètes, pour le vacuome des ascospores (fig. 201).



n'a été possible de constater l'apparition de vacuoles néoformées dans les tubes polliniques.

Chez les Algues, la présence constante de petites vacuoles dans les zoospores, leur utilisation pendant la germination pour l'édification du système vacuolaire des cellules adultes, semblent bien être en faveur d'une transmission régulière du vacuome de cellule à cellule comme seul mode de naissance des vacuoles nouvelles. On avait pu penser également, autrefois, que la formation des zoospores dans un sporange se faisait sans la participation de l'appareil vacuolaire de la cellule-mère; c'est ainsi qu'OLTMANN (1921) avait insisté sur ce fait que, dans les *Cladophora*, les zoospores étaient produites par la segmentation de la couche pariétale du cytoplasme et que la grande vacuole centrale de l'article demeurait inutilisée. On sait aujourd'hui que la couche pariétale du cytoplasme des cellules de *Cladophora* renferme de petites vacuoles filamenteuses ou granuleuses qui sont distribuées dans les zoospores au moment de leur formation (P. DANGEARD, 1932 et cf., p. 438).

Chez les Plantes Supérieures les travaux de BAILEY (1930), de ZIRKLE (1932), ne sont pas en faveur d'une origine *de novo* des vacuoles dans les méristèmes. Ces auteurs sont d'avis, qu'il n'y a aucune preuve formelle que le développement de vacuoles puisse avoir lieu autrement qu'à partir de vacuoles préexistantes. La formation de vacuoles artificiellement provoquées dans le cytoplasme n'apporte, selon eux, aucun argument pour ou contre ce mode de naissance dans les conditions naturelles. Si beaucoup d'auteurs admettent encore aujourd'hui la possibilité de la néoformation des vacuoles végétales, il faut convenir que c'est sans aucune preuve véritable (1).

## VI. — LES PROPRIÉTÉS DES VACUOLES

L'accumulation élective de certains colorants basiques à l'intérieur des vacuoles de suc cellulaire, la grande attraction manifestée par le vacuome vis-à-vis de solutions même très diluées, enfin le pouvoir de concentrer ces colorants à l'état dissous dans le suc vacuolaire jusqu'à en provoquer la précipitation, ont frappé tous les observateurs depuis les travaux inauguraux de PFEFFER sur les cellules végétales (1888). Ce sont ces propriétés du va-

(1) Il est un peu en dehors de notre compétence de parler de l'origine des vacuoles dans la cellule animale. Cependant nous voyons que les travaux de V. MÖLLENDORF (1935), par exemple, ont montré la possibilité de faire naître des vacuoles dans certaines cellules (fibrocytes cultivés *in vitro*) au moyen d'un traitement par des solutions hypotoniques ou isotoniques de certains sels (KCl, KBr, etc.); or il est symptomatique que les vacuoles, dans ce cas, prennent naissance en étroit rapport avec des grains préexistants et colorables par le rouge neutre. Par contre KEDROWSKY (1935) a soutenu que, dans les érythrocytes de la grenouille, les *granula* colorables par le rouge neutre, aussi bien que les vacuoles formées expérimentalement, sont des néoformations. Tel est aussi l'avis de DUSTIN (1944). Cependant on doit admettre que la substance colloïdale basophile, susceptible de réagir avec les colorants vitaux basiques, préexiste dans le cytoplasme.



cuome vis-à-vis des colorations vitales que nous étudierons, puis dont nous rechercherons la signification et le mécanisme.

### a) La coloration vitale du vacuome.

Parmi les caractères de la coloration vitale du vacuome on doit noter tout d'abord l'*électivité*, c'est-à-dire la propriété de retenir le colorant à l'exclusion de toute autre formation présente dans la cellule. L'*électivité* qui est un trait frappant de la coloration vitale des vacuoles cesse avec la mort du protoplasme et dès cet instant, en général, le colorant abandonne le vacuome pour diffuser dans le reste de la cellule où le noyau se colore fortement. L'*électivité* s'accompagne d'un pouvoir d'accumulation souvent très marqué vis-à-vis du colorant vital, de telle sorte que les vacuoles prennent une teinte de plus en plus foncée. Au cours de cette pénétration du colorant la vacuole peut se colorer dans toute son étendue d'une manière homogène, mais souvent aussi le colorant, à peine arrivé dans la vacuole, y précipite sous des formes variées de grains, de globules ou parfois de cristaux. Il semble que dans certaines vacuoles le contenu colloïdal soit très instable et que l'entrée du colorant suffise à provoquer immédiatement une floculation de ce contenu, sans compter que le colorant doit agir souvent en se combinant chimiquement avec certaines substances vacuolaires.

La précipitation à l'intérieur du vacuome sous l'effet de certains réactifs et plus spécialement à la suite des colorations vitales a été particulièrement étudiée par P. A. DANGEARD (1932) dans des cellules très variées et dans les Diatomées où il existe une substance protéique particulière, la *métachromatine*, qui se trouve normalement en solution colloïdale dans le suc vacuolaire. A la suite de l'introduction d'un colorant vital, la *métachromatine* donne naissance, par précipitation, à des globules de tailles variées, les *corpuscules métachromatiques*.

GUILLIERMOND a décrit également, particulièrement dans les Levures, la formation de précipités vacuolaires dans les vacuoles ; cette précipitation affecte la forme de globules colorés, ou bien encore d'un dépôt en forme de croissant appliqué contre la paroi vacuolaire. Nous avons, antérieurement (1921-23), décrit des phénomènes tout à fait comparables dans les vacuoles nées de l'hydratation des grains d'aleurone, pendant la germination, dans l'albumen du Ricin. Nous avons attiré l'attention sur la forme de ce dépôt vacuolaire qui peut avoir lieu d'une manière uniforme contre la paroi, ou bien être polarisé, ce qui produit des apparences de croissants. P. A. DANGEARD a nommé, d'une manière générale, *métachromes*, ou bien encore *endochromidies*, les précipités vacuolaires qui sont provoqués par la floculation du contenu colloïdal des vacuoles (procédé d'*entmischung* des auteurs de langue allemande, que l'on peut traduire en français par *démixtion*).

Les précipités vacuolaires colorés, obtenus à la suite de colorations vitales par le bleu de crésyl ou le rouge neutre, entraînent une décoloration plus ou moins complète du reste de la vacuole ; mais, comme l'ont noté différents



auteurs, ils peuvent ensuite se redissoudre et la vacuole, dans ce cas, reprend son caractère uniformément coloré. D'après GICKLHORN (1929) la plasmolyse pourrait causer cette redissolution des précipités vacuolaires et la déplasmolyse les ferait réapparaître.

La précipitation du contenu vacuolaire sous forme de granulations diverses, de gouttelettes ou d'aggrégats parfois cristallins, a souvent été attribuée à des substances particulières présentes en solution colloïdale dans le liquide vacuolaire, en particulier aux tannins. Il paraît certain que les vacuoles acides renfermant des tannoïdes, précipitent plus facilement leur contenu à la suite d'une coloration vitale. Ces phénomènes de rupture d'un équilibre colloïdal à la suite de la pénétration d'un colorant sont encore trop complexes bien souvent pour avoir reçu une explication dans tous les cas (1).

Il en est de même pour la production de cristaux du colorant vital à l'intérieur du vacuome, comme il a été décrit maintes fois. Tous ceux qui ont pratiqué la méthode des colorations vitales, soit avec le rouge neutre, soit avec le bleu de crésyl, ont eu l'occasion d'observer de ces formations. Chez les Algues riches en iodures la production de cristaux rouges avec le bleu de crésyl semble due à une réaction particulière qui peut être obtenue *in vitro* (MANGENOT, 1928, P. DANGEARD, 1929). Comme nous l'avons déjà noté (voir p. 431), le procédé peut servir à déterminer d'une manière approximative la teneur en iodures des vacuoles cellulaires des Algues marines. Cependant, chez diverses Algues qui ne renferment aucune quantité appréciable d'iodures, il peut se faire également une précipitation du bleu de crésyl en aiguilles rouges à l'intérieur des vacuoles (*Polysiphonia*, Diatomées). Le phénomène est donc loin d'être simple. Le bleu de crésyl peut donner lieu aussi à la formation d'aiguilles bleues, par exemple dans les siphons de *Bryopsis* (P. DANGEARD, 1933), et le rouge neutre précipite en faisceaux d'aiguilles rouges dans les mêmes conditions.

Chez les Phanérogames, la précipitation du bleu de crésyl sous forme d'aiguilles cristallines, violacées ou rouges, a été signalée par PLANTEFOL dans les grains de pollen des *Prunus* (1933). Cette formation d'aiguilles, comme nous l'avons montré, n'a pas lieu dans le protoplasme lui-même, comme le croyait PLANTEFOL, mais dans les vacuoles du pollen. Cependant, comme ces vacuoles sont petites, à l'origine, les aiguilles cristallines qui se forment à leur intérieur dépassent, en s'accroissant, les limites vacuolaires et elles semblent ensuite nées dans le cytoplasme d'une manière indépendante. Il en est peut-être de même pour les cristaux en aiguilles ou en fuseaux dont GICKLHORN (1929) a décrit la formation directement dans le protoplasme à la suite d'une coloration vitale au rouge neutre.

(1) La précipitation des inclusions ou des vacuoles à contenu électro-négatif sous l'influence d'un colorant vital basique (donc électropositif) s'explique facilement dans la théorie de VON MÖLLENDORF : les charges des micelles colloïdales se trouvent en effet neutralisées. Cependant la coloration vitale peut se réaliser sans qu'il se produise à aucun moment de précipitation, même dans le cas de vacuoles à contenu acide. Peut-être s'agit-il alors de vacuoles à contenu colloïdal particulièrement épais ; dans une vacuole tannifère, par exemple, la précipitation pourrait être empêchée par une association entre les tannins et des mucilages.



La formation de précipités cristallins avec le bleu de crésyl s'observe dans divers pollens de Rosacées et de Renonculacées. Elle est due évidemment à une accumulation du colorant qui a tendance à se concentrer de plus en plus à l'intérieur du vacuome jusqu'à ce que, finalement, il se dépose sous forme de cristaux, mais il faut invoquer aussi probablement, comme l'avait noté PLANTEFOL, quelque combinaison entre le colorant et un produit cellulaire.

1.— L'ÉLECTIVITÉ VIS-A-VIS DES COLORANTS  
ET LE POUVOIR D'ACCUMULATION.

Bien que PFEFFER ait montré, depuis longtemps, que les vacuoles végétales pouvaient accumuler des colorants comme le bleu de méthylène à partir de solutions extrêmement diluées, nous sommes encore assez mal renseignés sur cet aspect intéressant des propriétés du vacuome (1). PFEFFER utilisait, pour montrer ce pouvoir d'accumulation, des racines de plantes aquatiques (*Lemna*, *Trianea*, *Elodea*, *Azolla*), ou certaines Algues (*Spirogyra*, *Zygnema*) qu'il immergeait dans des solutions très diluées (jusqu'au cent-millionième) de bleu de méthylène. Il obtenait, avec certaines racines, une coloration perceptible, au bout d'un séjour assez prolongé (24 ou 48 h.) dans des solutions au dix-millionième et seulement une faible coloration, avec le *Trianea bogotensis*, dans une solution au cent-millionième. On peut se demander cependant si, pour ces faibles colorations obtenues dans les solutions très diluées, le bleu de méthylène avait été fixé par les vacuoles endocellulaires ou bien s'il avait été seulement retenu par les membranes extérieures. Cette question peut se poser d'autant plus que, dans des essais récents, nous n'avons pas en général pu observer de colorations vitales du vacuome dans les poils radicaux des Plantes Supérieures, avec des solutions de colorants au dessous du millionième.

Nous avons vu que la coloration vitale par le bleu de crésyl du vacuome dans les grains de pollen peut amener le colorant à précipiter sous forme d'aiguilles d'aspect cristallin (PLANTEFOL, 1933). Or cette production d'aiguilles rouges avec le bleu de crésyl, à l'intérieur des grains de pollen, s'obtient, comme nous l'avons observé récemment, même si ces derniers ont été placés au contact de solutions au millionième et même au dix-millionième (diverses Renonculacées). Les aiguilles rouges obtenues sont groupées en faisceaux et souvent accompagnées de petites vacuoles rondes fortement colorées. A l'origine, les cristaux rouges sont contenus dans des vacuoles ; mais ensuite ils peuvent, en augmentant de taille, dépasser largement les limites de la vacuole et se développer dans le cytoplasme (fig. 202).

Les Algues marines permettent d'atteindre des résultats qui dépassent de beaucoup les précédents (P. DANGEARD, 1941) ; en effet divers *Ectocarpus* se colorent vitalement, d'une manière appréciable, dans des solutions de

(1) D'après MÖLLENDORF (1917) le sulfate de bleu de Nil au 1/300.000 produit déjà une forte coloration de *granula* chez de jeunes larves au bout de 1/2 h. à 2 h. Pour le rouge neutre ce savant employait le plus souvent des solutions au 1/50.000.



rouge neutre au milliardième : ce sont les corps phénoliques désignés sous le nom de grains de fucosane qui fixent le colorant et prennent encore une teinte rose assez accentuée dans des solutions aussi diluées ; on note que la coloration est assez lente à se manifester (24 h. environ sont nécessaires) et qu'elle a lieu surtout dans les poils allongés qui terminent les filaments. Nous avons même obtenu, dans quelques expériences, une coloration indiscutable des grains de fucosane dans une solution au dix milliardième. Ces faits mettent en évidence l'extraordinaire pouvoir de certaines inclusions.

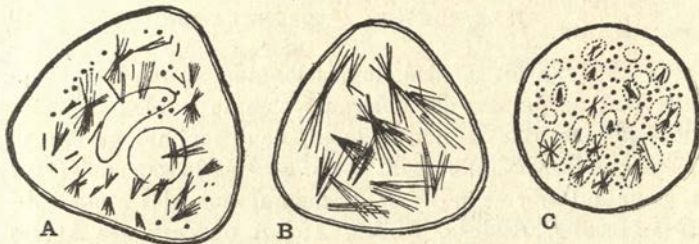


FIG. 202. — Cristaux colorés développés dans le vacuome à l'intérieur des grains de pollen à la suite d'une coloration vitale au rouge neutre : A, B, pollen de *Caltha palustris* ; C, pollen d'*Eryobothria japonica*.

de fixer les colorants vitaux. Ce pouvoir, cependant, paraît très inégalement réparti, car les Champignons (Levûres) ne se colorent pas, en général, ou très faiblement, lorsque la solution de rouge neutre atteint ou dépasse la dilution du cent-millième. Ce pouvoir dépend sans doute à la fois de la perméabilité des membranes et de la présence de certaines substances à l'intérieur du protoplasme.

La propriété de certaines Algues de fixer avidement les colorants vitaux a été notée par P. A. DANGEARD (1916), d'une façon différente, en observant la rapidité avec laquelle certains éléments cellulaires se colorent dans une solution moyennement concentrée. Dans ces conditions la fixation du colorant est presque instantanée avec des filaments de *Conferva bombycina*. Voici comment s'exprime ce savant à ce sujet : « Pour établir la rapidité de pénétration du colorant dans la cellule, il suffit de plonger pendant deux secondes au plus quelques filaments de ces Algues dans la solution colorante : on lave immédiatement dans l'eau pour débarrasser les filaments de toute trace du colorant et on porte sous le microscope. Avec un peu d'habitude, cette série d'opérations n'exige pas plus de trente secondes. Bien que l'Algue n'ait séjourné dans le colorant que deux secondes, on constate que, dans le *Conferva bombycina*, l'amas de granules central est déjà nettement coloré. Il en est de même des corpuscules tannifères des *Spirogyra* et des *Mesocarpus*. »

Les colorations du vacuome obtenues avec différents colorants tels que le rouge neutre et le bleu de crésyl ont un caractère essentiellement vital, comme l'ont montré tous les auteurs ayant employé cette méthode. La cyclose est conservée, la plasmolyse reste possible, le cytoplasme et le noyau



ne manifestent aucune coloration et leur structure n'est pas modifiée. Une preuve supplémentaire de la vitalité conservée dans ces conditions est encore fournie par la motilité, toujours active, des zoospores d'Algues, ou encore des Flagellés dont le vacuome est coloré par le rouge neutre ou le bleu de crésyl (Euglènes, *Chlamydomonas*, etc.).

Les divers colorants vitaux pouvant se fixer sur les vacuoles sont plus ou moins toxiques, à la longue, ou bien lorsqu'on les emploie en solutions trop concentrées; mais, à ce sujet, il y a de grandes différences suivant les objets et aussi suivant les colorants. Le rouge neutre, d'une manière générale, apparaît comme le moins toxique des colorants vitaux. D'après GUILLIERMOND (1934), des Champignons comme les *Saprolegnia* peuvent croître et effectuer leur développement complet dans un milieu nutritif additionné de 1 à 2 mgr. % de rouge neutre. Le Champignon se développe aussi bien que dans les cultures-témoins, tout en présentant une superbe coloration de ses vacuoles. Par contre, avec les Levures, comme nous l'avons remarqué autrefois, au cours de nos recherches sur les colorations vitales, les cellules bourgeonnant activement sur milieu nutritif ne se colorent plus vitalement (1). En dehors du groupe des Champignons, la coloration vitale n'est aucunement incompatible avec la croissance, comme dans l'exemple des tubes polliniques germant en présence de rouge neutre (P. DANGEARD, 1934).

La coloration vitale des vacuoles dépend de nombreux facteurs, parmi lesquels celui qui joue le rôle le plus important paraît être l'acidité ionique du milieu extérieur (représenté par la solution du colorant) et celle du milieu intérieur représenté par le suc vacuolaire. Comme l'ont montré différents auteurs (BAILEY et ZIRKLE, 1931; GUILLIERMOND, 1934, etc.), le rouge neutre et le bleu de crésyl ne pénètrent pas dans les cellules vivantes à partir de solutions trop acides (au-dessous d'une limite allant de pH 5,5 à 6,5). La pénétration est la plus rapide aux dépens d'une solution légèrement alcaline ou au voisinage de la neutralité. Il faut d'ailleurs distinguer le fait pour le colorant de traverser la membrane protoplasmique et le fait de l'accumulation et de la concentration dans le liquide vacuolaire. Cependant tout colorant susceptible de pénétrer dans la cellule vivante semble devoir finalement être retenu par les vacuoles, surtout si celles-ci ont un contenu acide formé par des tannins en solution colloïdale.

GUILLIERMOND et GAUTHERET (1940) ont étudié récemment l'action du pH sur la coloration vitale des Levures: ils ont trouvé que pour le bleu de crésyl la fixation du colorant n'a pas lieu au-dessous de pH: 5,4 et que c'est seulement au-dessus de pH: 6,8 que les cellules montrent une coloration bleue de leurs vacuoles; avec le rouge neutre, la coloration vitale ne devient appréciable qu'à partir de pH: 6,0. Si l'on prolonge les essais du côté de l'alcalinité, on voit que, avec le bleu de crésyl, la fixation du colorant va en augmentant jusqu'à des pH alcalins élevés tels que 8,6 ou 9.

(1) GUILLIERMOND et GAUTHERET (1940) expliquent la décoloration des Levures et des Champignons (autres que les *Saprolegnia*) pendant leur phase de croissance active, par un rejet du colorant qui serait excrété à l'extérieur. La coloration vitale de ces Champignons ne serait donc pas possible au cours de leur développement.



Beaucoup de colorants vitaux, en pénétrant dans la cellule, peuvent être réduits par le protoplasme et transformés en *leuco-dérivés*. C'est ainsi que s'expliqueraient, d'après PARAT (1928), beaucoup d'échecs dans la coloration vitale du chondriome par le vert Janus. Cette coloration doit être pratiquée dans des conditions permettant l'arrivée facile de l'oxygène libre. Dans un milieu confiné, comme par exemple entre lame et lamelle, la coloration peut être empêchée de se produire. Le vert Janus peut encore se trouver réduit en son dérivé rose (diéthylsaffranine) et, dans ce cas, il se fixe non plus sur les chondriosomes, mais sur les vacuoles. D'après GUILLIERMOND (1939), les chondriosomes n'auraient pas un pouvoir réducteur propre supérieur à celui du reste du cytoplasme et ils seraient incapables de réduire le vert Janus en son dérivé incolore. La décoloration brusque des chondriosomes colorés par le vert Janus que l'on observe parfois sur des *Saprolegnia*, serait due à ce que le colorant, réduit en son dérivé rose, abandonnerait le chondriome pour se fixer sur les vacuoles, pour lesquelles il aurait une affinité supérieure.

## 2. — SIGNIFICATION DES COLORATIONS VITALES ET THÉORIES EXPLICATIVES.

La coloration vitale du vacuome est un phénomène complexe qui dépend sans doute, pour une large part, des substances contenues à l'intérieur des vacuoles. Aussi a-t-on souvent cherché à expliquer les propriétés vacuolaires par la présence de produits spéciaux capables d'attirer les colorants ou d'entrer en combinaison avec eux. Déjà PFEFFER (1888) avait attribué aux tannins, contenus dans beaucoup de vacuoles végétales, la cause de l'accumulation des couleurs d'aniline dans les cellules vivantes. Cette explication convient en effet assez bien à l'action de certains colorants employés de préférence par PFEFFER, comme le bleu de méthylène, car ces colorants ont une affinité marquée pour les vacuoles à tannins. Il n'en est pas tout à fait de même pour d'autres colorants vacuolaires comme le rouge neutre ou le bleu de crésyl qui se fixent très bien sur des vacuoles non tannifères, comme nous l'avons montré autrefois (P. DANGEARD, 1923) et comme l'ont vérifié de nombreux auteurs (SCARTH, 1926 ; GUILLIERMOND). Il est donc nécessaire de chercher une autre explication (1).

A la suite des travaux de P. A. DANGEARD, la coloration vitale généralisée du vacuome a été recherchée dans l'existence, à l'intérieur de ce système, d'une substance albuminoïde en solution colloïdale. Le terme de *métachro-*

(1) Le bleu de méthylène n'est pas le seul colorant vital qui présente une affinité spéciale pour les composés phénoliques. Le bleu de crésyl et le rouge neutre lui-même colorent plus rapidement et plus intensément les vacuoles à tannins. D'autre part, ces colorants, bien qu'ils soient fixés dans la très grande majorité des cas par le vacuome, peuvent aussi colorer vitalement des corpuscules indépendants comme les grains de fucosane des Phéophycées. Il n'est donc pas exact de les considérer, ainsi que le voudraient GUILLIERMOND et GAUTHERET (1940), comme des colorants vitaux exclusivement vacuolaires et même, si l'on voulait maintenir ce point de vue en rangeant les grains de fucosane dans les formations vacuolaires, il n'en resterait pas moins que le rouge neutre, par exemple, peut colorer parfois vitalement le noyau qui n'est certainement pas une vacuole.



*matine* a été adopté par ce savant pour désigner la substance protéidique responsable de la coloration vitale des vacuoles. Malheureusement la métachromatine avait déjà le sens particulier, et plus ou moins précis, d'un produit localisé dans certains Organismes inférieurs et capable de précipiter sous forme de *corpuscules métachromatiques* (*volutine* de A. MAYER). C'est en particulier parce que P. A. DANGEARD et GUILLIERMOND n'ont pas donné le même sens au terme de métachromatine que cette notion a pu être la source de discussions.

GUILLIERMOND (1930) adopte d'ailleurs, lui aussi, l'idée d'une substance albuminoïde présente en solution colloïdale à l'intérieur des vacuoles et responsable de la coloration manifestée avec le rouge neutre. Seulement, d'après GUILLIERMOND, cette substance varierait d'une cellule à l'autre et ne correspondrait pas à un produit déterminé. Ce dernier point, il faut bien le dire, n'est aucunement certain et rien n'empêche, à l'heure actuelle, de supposer à l'intérieur du vacuome l'existence d'une substance ou d'un groupe de substances albuminoïdes caractéristiques.

D'autres auteurs ont attribué à des substances lipoiïdales l'accumulation élective des colorants vitaux et V. MÖLLENDORFF a bien montré que la coloration vitale diffuse du cytoplasme, par certains colorants, était en étroite relation avec la solubilité de ceux-ci dans les lipoiïdes, qu'il s'agisse de colorants basiques ou de colorants acides. La colorabilité spéciale de la membrane vacuolaire, ou *tonoplaste*, observée dans certaines conditions serait due à sa teneur en lipoiïde. ZIRKLE (1937) va même jusqu'à penser que la « métachromatine » elle-même pourrait être constituée par des particules finement colloïdales de quelque substance lipoiïdique. Cette constitution expliquerait, d'après lui, l'effet de virage déterminé sur les colorants vitaux (métachromasie).

Les opinions très diverses exprimées au sujet des substances vacuolaires spécifiques montrent combien il est insuffisant de vouloir expliquer par une simple combinaison chimique l'action des colorants vitaux. Il faut évidemment faire entrer en ligne de compte l'état physico-chimique des substances vacuolaires et en particulier la nature colloïdale de certaines d'entre elles, de telle sorte que la coloration vitale peut être envisagée comme un phénomène d'adsorption; mais cela même est insuffisant, car il ne faut pas oublier que le phénomène dont on recherche le mécanisme est vital, c'est-à-dire qu'il dépend de l'organisation cellulaire et des propriétés très complexes du cytoplasme. Rien d'étonnant par suite que le mécanisme des colorations vitales ne soit pas encore parfaitement connu (1).

Une théorie des colorations vitales qui a bénéficié d'une grande faveur et qui rend compte d'ailleurs parfaitement d'un certain nombre de particularités du phénomène est celle de V. MÖLLENDORFF. D'après ce savant, seuls les colorants basiques se fixeraient sur des éléments préexistants à l'inté-

(1) GUILLIERMOND et GAUTHERET (1940) ont cherché à vérifier si la coloration vitale des Levures suivait les lois de l'adsorption. Ils concluent de leurs recherches à ce sujet que la coloration vitale ne peut pas être envisagée comme un simple phénomène d'adsorption.



rieur des cellules. Les colorants acides, au contraire, lorsqu'ils seraient introduits dans le protoplasme, détermineraient des *granula* de néoformation (1). Le comportement de ces deux sortes de colorants serait donc fondamentalement différent.

La coloration vitale au moyen de colorants basiques, la fixation de ces colorants sur des *granula* préformés seraient dues, d'après MÖLLENDORF, aux propriétés chimiques ou physico-chimique de ces *granula*, en particulier à leur état colloïdal et elle correspondrait à une réaction électrochimique entre ces colorants et le contenu acide de ces particules ou inclusions cellulaires ; de la même manière un colorant basique peut agir sur un colorant acide pour le précipiter. Il ne faudrait pas voir, dans ce phénomène, l'indice d'une propriété vitale particulière de ces éléments, comme certains l'ont pensé à tort. Sans doute cette manière de voir ne peut pas soulever d'objection de principe, mais, jusqu'à présent, nous ne savons pas pourquoi ces propriétés chimiques et physiques particulières sont presque toujours localisées chez les Végétaux dans les vacuoles du vacuome, surtout avec le rouge neutre. Enfin les conclusions de MÖLLENDORF au sujet des colorants acides et basiques sont trop absolues, car, chez les Végétaux tout au moins, certains colorants acides, comme l'érythrosine et l'éosine, déterminent des colorations vitales diffuses du cytoplasme et du noyau et n'entraînent pas la production de *granula* néoformés. D'après KÜSTER (1926) et STRUGGER (1931), l'aurantia et le rouge de méthyle, colorants acides, peuvent également pénétrer dans les cellules vivantes. KÜSTER (1940) signale encore la coloration vitale des vacuoles, dans le sporangiophore des Mucorinées, par la fuschine acide.

Une théorie due à PARAT est basée sur la propriété des colorants vitaux de donner des produits incolores par réduction (leuco-dérivés). Dans une coloration vitale des vacuoles, l'absence de coloration du cytoplasme s'expliquerait par son pouvoir réducteur, tandis que le colorant après avoir traversé le cytoplasme à l'état de leuco-dérivé, serait réoxydé au niveau de l'appareil vacuolaire qu'il colorerait. Cette explication, comme on l'a fait remarquer, n'est pas valable pour le rouge neutre dont le rH est trop bas pour que ce colorant soit réduit au niveau du cytoplasme. Il est donc probable que l'absence de coloration du cytoplasme n'est qu'une apparence due à ce que le colorant traverse seulement cette couche vivante sans s'y accumuler et par conséquent sans déterminer de coloration appréciable. Cette opinion se trouve confirmée dans un travail récent de STRUGGER (1940) ; étudiant, au moyen du microscope à fluorescence, des cellules colorées vitalement par le rouge neutre, cet auteur a montré que le cytoplasme retenait

(1) D'après CHLOPIN (1925) cependant, le rouge neutre, bien que colorant basique, ferait apparaître, dans la cellule animale, lorsqu'il serait en excès, des vacuoles artificielles néoformées (*crinome*). Ce phénomène n'a pas été observé, semble-t-il, dans la cellule végétale. D'ailleurs les observations de CHLOPIN ont été refaites de divers côtés et leur interprétation primitive semble devoir être amendée (voir en particulier, à ce sujet, le travail de V. MÖLLENDORF en 1935). Le soi-disant crinome ne semble correspondre, en fin de compte, qu'à une transformation chimique de *granula* préformés, ou à une simple floculation au sein de vacuoles préexistantes : on ne l'observe, en effet, qu'après une coloration vitale prolongée.



bien le colorant, mais que cette coloration passait inaperçue dans les conditions d'observation microscopique ordinaire. D'après lui, le rouge neutre serait accumulé à l'état de base dans les lipoides neutres du cytoplasme.

Il n'est pas sans intérêt enfin, à côté de l'opinion de V. MÖLLENDORF sur le mécanisme des colorations vitales, de citer la théorie « fermentaire » de KEDROVSKY (1931-35), lequel attribue la fixation du rouge neutre à la production, au niveau des vacuoles, par le cytoplasme, de ferments du type des trypsines et des pepsines avec lesquels le colorant réagit.

Dans une coloration vitale du vacuome le phénomène essentiel n'est pas l'absence de coloration apparente du protoplasme, mais bien l'accumulation et la concentration du colorant dans les vacuoles. Tout se passe comme si le cytoplasme déversait activement le rouge neutre ou le bleu de crésyl dans le vacuome. On peut donc admettre que les colorants vitaux sont des substances à pénétration rapide, malgré leurs grosses molécules, sans doute par suite de leur caractère légèrement liposoluble qui leur permet de franchir facilement la membrane plasmique. Le cytoplasme, cependant, se débarrasse de l'excès du colorant, comme il le ferait pour une substance toxique, en l'excrétant à l'intérieur du vacuome. Comme le colorant pénètre constamment, l'accumulation dans le vacuome peut devenir énorme. Cette conception fait appel à l'hypothèse des propriétés excrétrices du cytoplasme, lesquelles résultent évidemment de sa constitution, de telle sorte qu'une substance étrangère introduite dans certaines proportions se trouve éliminée.

#### b) Propriétés osmotiques.

En dehors de leur rôle de réservoir pour diverses substances, les vacuoles végétales tiennent une place importante dans la physiologie cellulaire grâce aux propriétés osmotiques de leur suc. Ces propriétés osmotiques sont particulièrement mises en évidence par le phénomène de la turgescence des cellules vivantes et des tissus et par la plasmolyse déterminée en milieu hypertonique. On sait comment le phénomène de plasmolyse a été utilisé par DE VRIES pour mesurer la pression osmotique du suc vacuolaire. On obtient ainsi des valeurs très variables suivant qu'on s'adresse à des plantes aquatiques d'eau douce, à pression osmotique faible (de l'ordre de 5 atm.), ou à des plantes de climat sec, ou encore à des halophytes, dont la tension osmotique peut atteindre une valeur considérable (plus de 150 atm.). Les cellules ont la propriété, d'ailleurs, de faire varier la pression osmotique de leurs vacuoles suivant les conditions du milieu extérieur : d'une manière générale, s'il s'agit de plantes aquatiques ou d'Algues, les cellules tendent à maintenir un certain équilibre avec le milieu où elles vivent et de telle manière que leur pression osmotique soit toujours un peu supérieure à celle du milieu. Ce mécanisme, par lequel la cellule tend à élever son pouvoir osmotique au dessus de celui du milieu qui l'entoure, a été appelé *épicèse* par LAPICQUE. Il est un des traits qui appartient à la cellule vivante et permettent de fournir un critérium de sa vitalité.



L'épictèse a tout d'abord été décrite par LAPICQUE sur des filaments d'*Ectocarpus*, Algue brune à filaments ramifiés et monosiphonés qu'il observait en premier lieu dans son milieu naturel, en l'espèce l'eau de la Méditerranée, dont le  $\Delta$  est 2° 15. Or, si on coupe un filament de cette Algue à travers une cellule, on voit que la cloison transversale, mise en contact avec l'eau de mer, présente un bombement indiquant un excès de pression. En ajoutant à l'eau de mer du saccharose au taux de 3/5 de molécule par litre on observe que le bombement des cellules d'*Ectocarpus* disparaît entièrement au bout de quelques minutes, ce qui indique que l'eau de mer ainsi modifiée est à peu près isotonique par rapport au suc vacuolaire. Si l'on prolonge l'expérience, on constate, au bout de 24 heures, que les cloisons voisines des extrémités coupées ont repris la même forme convexe que dans l'eau de mer pure : les cellules ont donc rétabli leur turgescence. La cellule s'est par conséquent adapté à un nouveau milieu plus concentré que son milieu habituel, de façon à maintenir un excès de pression déterminé sur le milieu extérieur. LAPICQUE attribue ce résultat à un pompage actif, par l'Algue, des sels du milieu extérieur. Dans d'autres exemples, les cellules peuvent maintenir la pression osmotique de leur suc vacuolaire, ou l'augmenter, sans faire appel au milieu extérieur : il suffit pour cela qu'elles hydrolysent par exemple leur amidon et que les sucres solubles, ainsi produits, viennent s'accumuler dans la vacuole en augmentant sa concentration. Ce phénomène par lequel une cellule obtient l'élévation de la pression osmotique de son suc cellulaire a été décrit par ERRERA sous le nom d'*anatonose*. Il peut expliquer, dans certains cas du moins, la *déplasmolyse* qu'on observe dans les cellules venant d'être plasmolysées et qui consiste dans une reprise de la turgescence normale.

La plasmolyse peut nous renseigner non seulement sur les propriétés du suc vacuolaire, mais encore sur l'état physique du cytoplasme : il existe en effet plusieurs types de plasmolyse comme la *plasmolyse convexe*, dans laquelle le protoplaste s'étant libéré de ses attaches avec la membrane présente des contours arrondis et la plasmolyse, dite *concave*, dans laquelle le sac protoplasmique demeure retenu en certains points des parois entre lesquels il offre une série de rentrants, ce qui lui donne une bordure festonnée. D'après KÜSTER, SEIFRIZ, STRUGGER, ces deux aspects correspondraient à des états de viscosité différents du cytoplasme, la plasmolyse convexe étant l'indice d'une viscosité supérieure. La plasmolyse peut donc constituer un réactif d'une certaine sensibilité capable de nous renseigner au sujet de l'état physique du cytoplasme cellulaire.

La plasmolyse donne lieu habituellement à une condensation du sac protoplasmique et de sa vacuole centrale dont les dimensions se sont réduites plus ou moins à la suite d'un départ de liquide. Si les vacuoles étaient colorées naturellement avant la plasmolyse, l'effet de cette dernière amène un renforcement de la coloration des vacuoles dont le suc est devenu plus concentré.

On sait le parti qu'on a tiré parfois de la plasmolyse pour savoir si une cellule était vraiment vivante et la possibilité pour une cellule d'être plasmolysée a été invoquée comme un caractère permettant de différencier une cellule vivante d'une cellule morte ; mais il y a là un critérium insuffisant ou, tout au moins, difficile à utiliser, car on a observé des exemples trompeurs de *concentration vacuolaire* ou *fausse plasmolyse* qui peuvent en imposer pour



une plasmolyse véritable et qui ne sont pas des phénomènes strictement-vitaux (1).

L'attention semble avoir été attirée pour la première fois sur l'existence des fausses plasmolyèses dans les travaux d'OSTERHOUT en 1908 et en 1913. Depuis, de nombreux exemples de ce phénomène ont été signalés et nous citerons les cas de *synérèse*, décrits par KÜSTER à diverses reprises, et aussi les exemples de *contraction vacuolaire* observés par FITTING (1920) dans les cellules épidermiques colorées de *Rhæo discolor* traitées par une solution faiblement hypotonique de glycérine. Ce phénomène peut encore être observé dans l'épiderme d'*Allium Cepa* à la suite d'un léger traumatisme (KÜSTER, 1926, 1929). WEBER (1930) a provoqué une contraction vacuolaire au moyen d'une coloration vitale au rouge neutre. Le même auteur a montré (1934), dans les cellules des fleurs de diverses Borraginacées, que le suc vacuolaire de ces cellules peut se contracter spontanément, en dehors de toute plasmolyse, et l'auteur considère ce phénomène comme une *synérèse*, c'est-à-dire comme la contraction d'un gel colloïdal avec expulsion de liquide. Dans cette action il se produit une séparation, dans le contenu vacuolaire, entre une partie centrale comparable à une gelée ou à un coagulum et une partie extérieure plus fluide. Il y aurait donc, dans ce phénomène, si notre interprétation est correcte, une sorte de changement de l'état colloïdal, comparable à une précipitation, avec cette différence qu'au lieu d'observer de nombreux corpuscules précipités, on trouverait une seule masse condensée à l'intérieur de la vacuole. Dans le cas où la vacuole est colorée naturellement par l'anthocyane, ou bien encore par le rouge neutre, le suc vacuolaire se sépare en une masse colorée à l'état de gel et en un sol incolore périphérique.

D'autres exemples de contraction vacuolaire ne sont accompagnés d'aucun changement manifeste du contenu des vacuoles, mais, par contre, on observe que le protoplasme augmente de volume et se gonfle par imbibition aux dépens du liquide expulsé par l'appareil vacuolaire. La cause de ce phénomène paraît assez obscure. Il se présente comme une réponse des cellules à des excitations diverses, telles que des traumatismes, ou des actions chimiques. D'après KÜSTER (1939) les masses colorées, ou *anthocyanophores*, que l'on trouve dans les cellules des *Pulmonaria* résulteraient d'une contraction vacuolaire de ce type et non d'une séparation du suc vacuolaire en un sol et en un gel comme dans le cas de *synérèse*.

La plasmolyse, en déterminant une rétraction du corps protoplasmique cellulaire, amène une rupture de contact entre la couche limitante cytoplasmique et la membrane pecto-cellulosique. Cette séparation peut être complète, ou bien donner lieu à des filaments très fins qui continuent à réunir le protoplasme et certains points de la membrane rigide (filaments de HECHT). CHODAT a particulièrement décrit de tels filaments dans les figures qu'il a

(1) Des cellules mourantes, dont le cytoplasme et le noyau sont désorganisés d'une manière irréversible, demeurent encore turgescentes et la paroi vacuolaire peut se maintenir dans son intégrité pendant un certain temps (tonoplaste) ; de telles cellules peuvent encore être plasmolysées. La paroi vacuolaire peut donc garder son caractère d'hémiperméabilité, alors que le protoplasme est mort (voir à ce sujet, HÖFLER, 1932, EICHBERGER, 1934 et aussi p. 455).



données des cellules plasmolysées de *Symphoricarpos racemosa*. Ces filaments semblent exister, au moins au début, dans la plupart des cas de plasmolyse suffisamment lente, mais ils ne tardent pas à se rompre. Ces filaments, pour beaucoup d'auteurs, auraient la même nature que la couche extérieure

limite du protoplasme (*plasmalemma*) (1). Ils ne sont pas en relation avec des plasmodesmes, ni avec des pores de la membrane, comme on l'a dit parfois, car ils s'observent dans des cellules isolées, des poils, des siphons de *Vaucheria* (CHODAT et BOUBIER, 1898). Ils apportent la preuve de la nature visqueuse du cytoplasme et de son adhérence étroite à la paroi cellulosique (fig. 203).

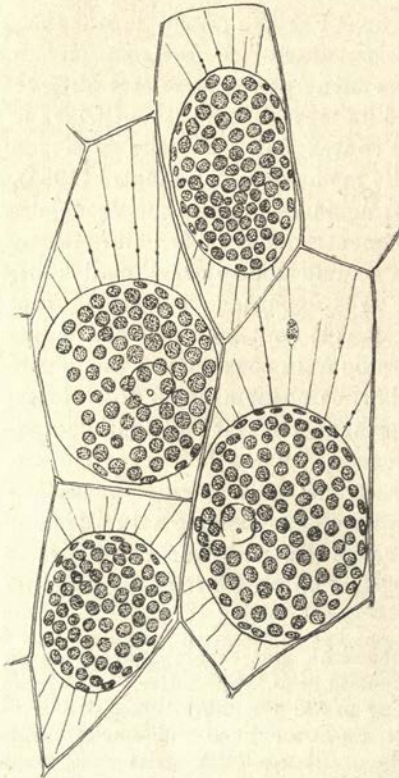


FIG. 203. — Cellules du prothalle d'*Asplenium Adiantum nigrum* plasmolysées dans une solution de NO<sub>3</sub>K à 10 p. 100; on note la présence des filaments de Hecht; × 600.

### c) La paroi vacuolaire ou tonoplaste.

A propos de la plasmolyse et des propriétés osmotiques se pose le problème de la paroi des vacuoles, de son existence propre et de sa nature, de son intervention dans les phénomènes physiologiques. On sait que DE VRIES avait considéré cette paroi, ou tonoplaste, comme une véritable membrane hémiperméable douée de pérennité et dont la fonction aurait été de sécréter le suc vacuolaire. Cette paroi propre des vacuoles peut être démontrée dans certains cas : il est possible d'obtenir, par différents moyens, en particulier

par une plasmolyse prolongée, dans des cellules dont le cytoplasme est désorganisé, des vacuoles toujours turgescentes et à contour net, limitées par une paroi dont les propriétés sont conservées ; si ces vacuoles renferment un suc naturellement coloré, celui-ci ne diffuse pas au dehors, attestant l'existence d'une membrane hémiperméable. On a désigné le phénomène en question, observé tout d'abord par DE VRIES (1885) et depuis par beau-

(1) Certains auteurs comme STRUGGER (1940), ont réussi à colorer vitalement la couche limitante du cytoplasme, par exemple au moyen d'acridin-orange, dans les cellules d'*Allium*. Ils en concluent que le plasmalemma serait une membrane vraiment distincte, ce qui paraît au moins douteux.



coup d'auteurs, sous le nom d'*isolement de la vacuole*. Sa réalité est hors de doute et les propriétés physiques de la paroi vacuolaire, ainsi manifestée, ont pu être étudiées au moyen de la micirurgie (CHAMBERS et HÖFLER, 1931, chez l'*Allium Cepa*) : il s'agit d'une très mince membrane, fluide, bien différente dans ses propriétés mécaniques du reste du cytoplasme et probablement de nature lipoïdique. CHAMBERS et HÖFLER lui attribuent une épaisseur inappréciable et cependant une grande cohésion et une grande extensibilité.

Dans ces conditions il semble difficile d'admettre, avec DE VRIES, que le

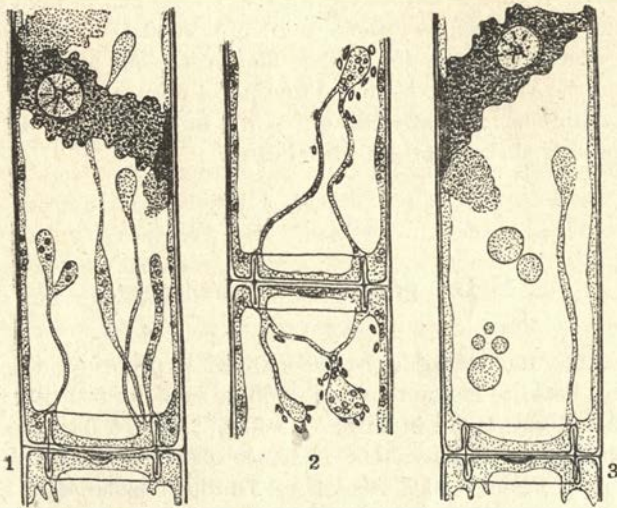


FIG. 204. — Extrémités cellulaires chez le *Spirogyra tenuissima* Kützting montrant l'existence de sortes de pseudopodes envoyés par le cytoplasme à l'intérieur de la grande vacuole centrale (D'après CHADEFAUD, 1931).

tonoplaste puisse constituer une membrane « vivante » qui « survit » à la mort du protoplasme ; il est beaucoup plus probable, comme l'admettent WEBER (1931), HÖFLER (1932), LEPESCHKIN (1937), que le tonoplaste résulte d'une concentration des matériaux lipidiques au contact de la vacuole et que le mince film, ainsi formé, doit ses propriétés d'hémiperméabilité à sa richesse en lipides. On s'est naturellement posé la question de savoir si le tonoplaste existait déjà dans la cellule vivante, où si sa production était liée à un état pathologique de la cellule. DE VRIES admettait, bien entendu, la première opinion et d'après Miss PLOWE (1931) également les tonoplastes seraient, non des productions artificielles, mais des formations existant déjà dans la cellule vivante. Cependant il semble qu'on doive admettre la possibilité de changements dans la paroi vacuolaire ; au cours de la plasmolyse, ou des expériences qui amènent la mort du cytoplasme avec conservation de la paroi vacuolaire, celle-ci doit être, à tout le moins, renforcée et elle gagne en épaisseur en même temps que sa tension augmente.



On comprendrait d'ailleurs difficilement qu'il puisse exister normalement une véritable membrane autour des vacuoles, car la façon dont les vacuoles sont divisées et morcelées par le cytoplasme et ses travées, pendant la cyclose, exclut l'existence d'une telle paroi. De même, les déformations incessantes des vacuoles jeunes, dans la cellule vivante, la production de pseudopodes longs et minces à l'intérieur des vacuoles de certaines Algues (*Callithamnion*, PHILLIPS, 1925 ; P. DANGEARD, 1932) (*Spirogyra*, CHADEFAUD, 1931) (fig. 204) et beaucoup d'autres faits sont incompatibles avec la présence d'une membrane propre vacuolaire. D'ailleurs les cytophysiologistes semblent d'accord, aujourd'hui, pour reconnaître le caractère pathologique des tonoplastes et de leur formation ; il n'est donc pas prouvé qu'il existe normalement, dans la cellule intacte, une paroi vacuolaire distincte et il ne peut s'agir, semble-t-il, que d'un mince film protecteur au contact du cytoplasme et du suc vacuolaire et non d'une paroi propre. Ce film protecteur serait comparable au *plasmalemma* qui borne le cytoplasme du côté extérieur et l'empêche de se mélanger avec l'eau.

#### d) Les propriétés chromotropes.

Les colorants vitaux vacuolaires ont souvent la propriété de changer de teinte suivant l'acidité ionique du milieu où ils sont dissous ; ils peuvent se comporter alors comme des indicateurs colorés ; aussi a-t-on fréquemment cherché à utiliser les changements de teinte observés en coloration vitale pour apprécier la valeur du pH vacuolaire. Le rouge neutre dont les changements de teinte se produisent au voisinage de la neutralité paraît particulièrement approprié à ce but (P. DANGEARD, 1923). Une teinte rouge orangée du rouge neutre, en solution dans le liquide vacuolaire, paraît indiquer une vacuole neutre ou faiblement alcaline, tandis que les vacuoles acides, renfermant par exemple des tannins, se colorent en rose vif tirant sur le violet. A ces teintes du rouge neutre correspondent la coloration violacée (métachromatique) du bleu de crésyl en milieu alcalin et bleu pur en milieu acide. LISON (1935) a montré, cependant, que le phénomène du changement de teinte en coloration vitale était en réalité complexe : dans la métachromasie l'acidité ionique n'est pas seule en cause, mais aussi la nature des substances renfermées dans la vacuole et leur concentration. Les mucilages comptent parmi les substances particulièrement métachromatiques ou *chromotropes* ; or on les trouve fréquemment à l'intérieur des vacuoles. La métachromasie paraît causée par une structure chimique définie et LISON (1935) a montré le rôle, à ce point de vue, des esters sulfuriques de substances à poids moléculaires élevés (esters sulfuriques de l'amidon, de la cellulose, de la gomme arabique).



## e) L'athrocytose et le pouvoir d'accumulation des cellules.

Aux colorations vitales par les colorants acides se rattache le phénomène décrit en histophysiologie animale sous le nom d'*athrocytose* (GÉRARD et CORDIER, LISON). On désigne ainsi le fait de l'accumulation, par les cellules et de la rétention, sous forme granulaire, de certains corps introduits dans l'organisme et plus particulièrement des colorants acides : les cellules qui manifestent cette propriété d'accumulation, surtout vis-à-vis de certains colorants à propriétés électronégatives, reçoivent le nom d'*athrocytes*. L'athrocytose sous forme granulaire des colorants acides a été observée de très bonne heure (sous les noms de « *speicherung* » de « *storage* », de *chromo-* et de *colloïdopexie*) dans les cellules du segment à brosse des tubes urinaires après injection parentale de ces colorants. L'athrocytose est encore une propriété des cellules appartenant à un vaste système, distribué dans tout l'organisme d'une manière diffuse, le *système réticulo-endothélial* : les cellules de ce système, ou *histiocytes*, sont capables d'absorber, de concentrer et de retenir, sous forme granulaire, certains colorants acides introduits dans l'organisme. L'athrocytose peut se présenter comme une réaction de défense des cellules contre les particules étrangères venant à leur contact (micelles colloïdales, ou granules des suspensions). A ce titre, elle se relie à la phagocytose en constituant l'*ultraphagocytose*.

On a attribué pendant longtemps ce pouvoir d'accumulation possédé par certaines cellules à leur activité sécrétrice et le procédé des injections physiologiques de matières colorantes a été souvent utilisé pour la détermination du rôle sécréteur ou excréteur de certains éléments histologiques. Or il semble plus probable, aujourd'hui, que l'athrocytose est une coloration vitale spécialisée qui ne permet aucune conclusion au sujet du rôle *transitaire* ou *émonctoire* des cellules qui la manifestent.

## BIBLIOGRAPHIE

- ARNOLD, Z. — Entwicklung und aufgabe des aleurons bei einigen Getreidearten. Acta Botan. Inst. Bot. Univ. Zaghr., 1927, **2**, 57-77.
- BAILEY, I. W. — The cambium and its derivative tissues. V. A reconnaissance of the vacuome in living cells. Zeits. Zellf. u. Mikr. Anat., 1930, **10**, 651-682.
- BAILEY, I. W. et ZIRKLE, C. — The cambium and its derivative tissues. VI. The effects of hydrogen ion concentration in vital staining. Journ. Gen. Physiol., 1931, **14**, 363-384.
- BANK, O. — Zur tonoplasten Frage. *Protoplasma*, 1935, **23**, 239.
- BECKER, W. A. — Vitale cytoplasma und Kernfärbungen. *Protoplasma*, 1936, **26**, 439.
- BECKEROWA, Z. — Ueber Zellsaft und Tonoplasten von Bryopsis. *Protoplasma*, 1935, **23**, 284.



- BECKER, W. A. et SIEMASZKO, F. X. — Ueber das Verhalten der Cytoplasmäeinschlüsse der *Equisetum* sporen während der Zellteilung. *La Cellule*, 1936-1937, **45**, 27.
- BENSLEY, R. R. — On the nature of the canalicular apparatus of animals cells. *Biol. Bull.*, 1910, **19**, 179-194.
- BROOKS, M. M. — The pH and the rH of the sap of *Valonia* and the rH of its protoplasma. *Protoplasma*, 1930, **10**, 505.
- BUCHY, A. — Recherches quantitatives sur la coloration vitale des cellules de levure. *Rev. de cytol. et de cytophys.*, 1941, **5**, 265-299.
- BUVAT, R. — Lipides intravacuolaires dans les méristèmes de certaines racines. *Rev. cytol. et de cytophys. végét.*, 1937, **2**, 299.
- CASSAIGNE, Y. — Origine et évolution du vacuome chez quelques Champignons. *Rev. gén. de Bot.*, 1931, **43**, 140.
- CHADEFAUD, M. — Observations cytologiques sur les Confervacées. *Bull. Soc. Bot., Fr.*, 1930, **77**, 358.
- Le cytoplasme des algues vertes et des algues brunes, ses éléments figurés et ses inclusions. Thèse, Paris, 1935.
  - Le cytoplasme et le vacuome des basides. *Rev. de Mycol.*, 1937, **11**, 97.
- CHAMBERS et HÖFLER, K. — Micrurgical studies on the tonoplast of *Allium Cepa*. *Protoplasma*, 1931, **12**, 338.
- CHLOPIN, N. G. — Studien über gewebeskulturen im artfremden Blutplasma. *Arch. exp. Zellforsch.*, 1925, **1**, 193-250.
- CHODAT, R. — Sur la plasmolyse et la membrane plasmique. *Journ. de Bot.*, 1898, **12**, 118.
- COLLANDER, R. — Der Zellsaft der Characeen. *Protoplasma*, 1936, **25**, 201-210.
- CORDIER, R., GÉRARD, P. et LISON, L. — Commentaires sur le phénomène athrocytaire : l'athrocytose discriminante. *Arch. de Biol.*, 1939, **50**, 561.
- CROZIER, W. J. — Intracellular acidity in *Valonia*. *Journ. Gen. Physiol.*, 1918, **1**, 581.
- DALLEUX, M<sup>lle</sup> G. — Recherches sur les plasmodes de deux Myxomycètes. *Rev. de Cyt. et de Cytoph. vég.*, 1939, **4**, 124-182.
- DANGEARD, P. — Sur l'évolution du système vacuolaire chez les Gymnospermes. *C. R. Ac. Sc.*, 1920, **170**, 474.
- L'évolution des grains d'aleurone en vacuoles ordinaires et la formation des tannins. *Ibid.*, 1921, **172**, 995.
  - Sur la formation des grains d'aleurone dans l'albumen du Ricin. *Ibid.*, 1921, **173**, 857.
  - Sur l'évolution des grains d'aleurone du Ricin pendant la germination. *Ibid.*, 1921, **173**, 1401.
  - Sur l'origine des vacuoles et de l'anthocyane dans les feuilles du Rosier. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 1922, **69**, 112.
  - Le vacuome dans les grains de pollen des Gymnospermes. *C. R. Ac. Sc.*, 1923, **176**, 915.
  - Recherches de biologie cellulaire (Evolution du système vacuolaire chez les Végétaux). Thèse, Paris, et *Le Botaniste*, 1923, **15**.
  - Le vacuome chez les Eugléniens. *Bull. Soc. Bot. de Fr.*, 1924, **71**, 297-298.
  - Coloration vitale de l'appareil vacuolaire chez les Péridiniens marins. *C. R. Ac. Sc.*, 1923, **177**.
  - Sur l'origine des vacuoles. *Le Botaniste*, 1927, **18**, 63-76.



- L'appareil mucifère et le vacuome chez les Eugléniens. Ann. de Protist., 1928, **1**, 69-74.
  - L'iodovolatilisation chez les Algues marines et les problèmes de l'iode. Le Botaniste, 1929, **21**, 129-266.
  - A propos de quelques travaux récents sur les grains de fucosane des Phéophycées. Bull. Soc. Bot. Fr., 1930, **77**, 369-375.
  - Le vacuome des Algues et sa transmission par les zoospores. C. R. Ac. Sc., 1932, **194**, 2319, Paris.
  - Traité d'Algologie, P. Lechevalier, éd., Paris, 1933.
  - Sur le vacuome des grains de pollen et des tubes polliniques. C. R. Ac. Sc., 1933, **197**, 858.
  - Les caractères du vacuome dans les grains de pollen et dans les tubes polliniques. Le Botaniste, 1934, **26**, 235-240.
  - Sur la présence de glandes à anthocyane chez les *Hypericum*. Proc. verb. de la Soc. linn. de Bordeaux, 1935.
  - Sur le pouvoir d'accumulation des colorants vitaux par les cellules vivantes. C. R. Soc. Biol., 1941, **135**, 575.
  - L'origine des grains d'aleurone chez quelques Légumineuses. C. R. Ac. Sc. Paris, 1944, **219**, 492-494.
- DANGEARD, P. A. — Note sur les corpuscules métachromatiques des Levures. Bull. Soc. Mycol. Fr., 1916, **32**, 27-32.
- La métachromatine chez les Mucorinées. Ibid., 42-48.
  - Observations sur le chondriome des *Saprolegnia*, sa nature, son origine et ses propriétés. Ibid., 87-96.
  - Nouvelles recherches sur le système vacuolaire. Bull. Soc. Bot. Fr., 1916, **73**.
  - Note sur la formation de granules chromatiques dans le cytoplasme de quelques algues sous l'influence des colorants vitaux. Le Botaniste, 1932, **24**, 157.
  - Note sur les principaux constituants de la cellule. Proc. VI, Int. Bot. Cong. Amsterdam, 1935, **2**, 33.
- DANGEARD, P. A. et P. — Recherches sur le vacuome des Algues inférieures. C. R. Ac. Sc., 1924, **179**, 1038.
- DARWIN, F. — The process of aggregation in the tentacles of *D. rotundifolia*. Quart. J. Microsc. Sc., 1876, **16**, 309.
- DUBOSQ, O. et GRASSÉ, P. P. — L'appareil parabasal des Flagellés. Arch. Zool. exp. et gén., 1933, **73**, 381.
- DUFRENOY, J. — Modifications cytologiques dans les poils de *Drosera rotundifolia*. Rev. gén. de Bot., 1929, **41**, 273.
- DUGHI, R. — Sur le vacuome de l'élément fongique des Phycolichens. Bull. Soc. Bot. Fr., 1944, **91**, 53.
- DUNIHUE, F. W. — The vacuum and the neutral-red reaction in *Paramecium bursaria*. Arch. f. Protist. K. 1931, **75**, 476-497.
- DUSTIN, P. Jr. — Contribution à l'étude histophysiologique et histochimique des globules rouges des Vertébrés. Arch. de Biol., 1944, **55**, 285.
- EICHBERGER, R. — Ueber die « Lebensdauer » isolierter tonoplasten. *Protoplasma*, 1934, **22**, 606-632.
- FAUTREZ, J. — Contribution à l'étude de l'athrocytose. Arch. de Biol., 1939, **50**, 369.



- FINLEY, H. E. — On the vacuum in three species of *Vorticella*. Trans. Amer. Micr. Soc., 1934, **53**, 57-65.
- FREY, A. — Etudes sur les vacuoles à cristaux des Clostéries. Rev. génér. de Bot., 1926, **38**, 273.
- GARDINER, W. — On the phenomena accompanying stimulation of the gland cells in the tentacles of *Drosera dichotoma*. Proc. Roy. Soc. London, 1885, **39**, 229-234.
- GAUTHERET, R. — Sur la présence de lipides dans les vacuoles des plantules d'Orge. C. R. Soc. Biol., 1934, **116**, 809.
- GAVAUDAN, P. — Sur l'identité du vacuome métachromatique et de la leucosine des Monadinées et des Chrysomonadinées. C. R. Ac. Sc., 1932, **194**, 2075.
- GICKLHORN, J. — Beobachtungen über die vitale Farbstoffspeicherung. Kolloidchem. Beih., 1929, **28**, 367.
- Kristalline Farbstoffspeicherung im protoplasma. *Protoplasma*, 1929, **7**, 341.
- GRASSÉ, P. P. — Vacuome et appareil de Golgi des Eugléniens. C. R. Ac. Sc., 1925, **181**, 482.
- GUILLIERMOND, A. — Sur la formation de l'anthocyane au sein des mitochondries. C. R. Ac. Sc., 1913, **156**.
- Recherches cytologiques sur la formation des pigments anthocyaniques. Rev. génér. de Bot., 1914, **25**, 295-337.
- Sur la métachromatine et les composés phénoliques de la cellule végétale. C. R. Ac. Sc., 1918, **166**, 958.
- Nouvelles recherches sur l'appareil vacuolaire chez les Végétaux. C. R. Ac. Sc., 1920, **171**, 1071.
- Culture d'un *Saprolegnia* en milieux additionnés de colorants vitaux. Bull. Hist. appl., 1930, **7**, 99.
- Le vacuome des cellules végétales. *Protoplasma*, 1930, **9**, 133.
- Recherches sur les caractères microchimiques et le mode de formation des pigments anthocyaniques. Rev. génér. Bot., 1933, **45**, 188.
- Le système vacuolaire ou vacuome. Act. sc. et ind., Paris, 1934, n° **171**, 107.
- Introduction à l'étude de la cytologie. Act. Sc. et ind., Paris, 1938, nos **741**, **742**, **743**.
- GUILLIERMOND, A. et GAUTHERET, R. — Sur les conditions dans lesquelles se produit la coloration vitale des vacuoles par le rouge neutre. C. R. Ac. Sc., Paris, 1937, **204**, 1377.
- Sur la fixation par les cellules végétales vivantes des leucobases de certains colorants vitaux. C. R. Ac. Sc., 1938, **207**, 417.
- Culture de végétaux en milieux additionnés de colorants. Degré de toxicité des colorants. C. R. Ac. Sc., 1938, **206**, 1601.
- Observations sur l'action de divers colorants sur les cellules végétales vivantes. C. R. Ac. Sc., 1938, **206**, 1517.
- Recherches sur la coloration vitale des cellules végétales. Librairie générale de l'enseignement. Paris, 1940.
- HALL, R. — Cytoplasmic inclusions of *Phytomastigoda*. The Bot. Rev., 1936, **2**, 85-94.
- HENNER, J. — Untersuchungen über Spontankontraktion der Vakuolen. *Protoplasma*, 1934, **21**, 81.



- HOAGLAND, D. R. and DAVIS, A. R. — The composition of cell sap in relation to the absorption of ions. *Journ. Gen. Physiol.*, 1923, **5**, 629-646.
- Suggestions concerning the absorption of ions by plants. *New. Phytol.*, 1925, **24**, 99-111.
- The intake and accumulation of electrolytes by plant cells. *Protoplasma*, 1929, **6**, 610-626.
- HÖFLER, K. — Zur Tonoplastenfrage. *Protoplasma*, 1932, **15**, 462.
- HOMÈS, M. — Modifications cytologiques au cours du fonctionnement des organes sécréteurs chez *Drosera*. I. *Bull. Acad. Roy. Belg. Cl. Sci.*, 1928, **5**, **14**, 281-282.
- Evolution du vacuome au cours de la différenciation des tissus chez *Drosera intermedia*. *Bull. Ac. Roy. Belg., Cl. Sc.*, 1928, **10**, 5-54 ; **13**, 331-346.
- La question des plantes carnivores, principalement au point de vue cytologique. *Bull. Soc. Roy. de Belg.*, 1929, **61**, 147-159.
- HOUASSE, R. — Quelques données nouvelles sur *Eudorina illinoisensis* Kofoid. Contribution à l'étude des Volvocales. *Bull. Biol. de la Fr. et de la Belg.*, 1937, **71**, 220.
- Nouvelles recherches sur les constituants cytologiques des Volvocales : les Chlamydomonadinées. *Bull. Soc. Zool. France*, 1939, **63**, 357.
- HUREL-PY, M<sup>me</sup>. — Recherches sur les conditions du pH nécessaires pour obtenir la germination des grains de pollen et la coloration vitale de leurs vacuoles. *C. R. Ac. Sc.*, 1934, **198**, 195.
- Etude de la germination des grains de pollen de *Narcissus Tazetta*. *C. R. Soc. Biol.*, 1942, **136**, 199.
- Sur les vacuoles des cellules à raphides. *C. R. Ac. Sc.*, 1942, **215**, 31.
- KLEBS, G. — Einige Bemerkungen über die Arbeit von Went « Entstehung der Vacuolen usw. » *Bot. Zeit.*, 1890, **48**, 550.
- KLERCKER, J. A. — Ueber Gerbstoff-vakuolen. *Bihangtill. K. Svenska. Vet., Akad. Handl.*, 1888, Bd. **13** (III), n° 8, 63 p.
- KÜSTER, E. — Ueber Zellsaft, Protoplasma und membran von *Bryopsis*. *Ber. d. d. bot. Gesell.*, 1934, **51**, 526.
- Die Pflanzenzelle. G. Fischer, Iena, 1935.
- Vital-Staining of Plant Cells. *The Bot. Rev.*, 1939, vol. **5**, n° 6, 351.
- Ueber vakuolen kontraktion und anthocyanophoren bei *Pulmonaria*. *Cytologia*, 1939, **10**, 44-50.
- Neue Objekte für die Untersuchung der Vakuolenkontraktion. *Ber. d. d. bot. Gesell.*, 1940, **58**, 113.
- Ueber vitalaufnahme saurer Farbstoffe in Pflanzenzellen. *Zeitsch. wiss. Mikr.*, 1940, **57**, 153.
- LAPICQUE, L. — Les échanges de liquides, 3<sup>e</sup> p.. Les échanges cellulaires. Paris, 1926.
- LEDERER, B. — Färbungs, Fixierungs, und mikroskopische Studien an Spirogyra-tonoplasten. *Protoplasma*, 1934, **22**, 405.
- LISON, L. — Sur la détermination du pH intracellulaire par les colorants vitaux indicateurs. L'erreur métachromatique. *Protoplasma*, 1935, **24**, 453-465.
- pH et rH intracellulaires. *Tabulae biol.*, 1941, **19**, 1.
- LISON, L. et FAUTREZ, J. — L'étude physico-chimique des colorants dans ses applications biologiques. Etude critique. *Protoplasma*, 1939, **33**, 1à6.



- LOTHRING, H. — Beiträge zur Biologie der Plasmolyse. *Planta*, 1941, **32**, 600.
- LÖWSCHIN. — Zur Frage über die Bildung der Anthocyan in Blättern der *Rosa*. Ber. d. d. bot. Gesell., 1914, **32**, 266-270.
- MANGENOT, G. — Sur la présence de vacuoles spécialisées dans les cellules de certains végétaux. C. R. Soc. Biol., Paris, 1927, **97**, 342-345.
- Sur la signification des cristaux rouges apparaissant sous l'influence du bleu de crésyl dans les cellules de certaines algues. C. R. Ac. Sc., Paris, 1928, **186**, 93.
- Sur la localisation des iodures dans les cellules des algues. Bull. Soc. Bot. Fr., 1928, **75**, 519.
- Sur les phénomènes dits d'aggrégation et la disposition des vacuoles dans les cellules conductrices. C. R. Ac. Sc., Paris, 1929, **188**, 1431-1434.
- Sur les phénomènes de fragmentation vacuolaire dits d'aggrégation. Arch. Anat. Micr., 1929, **25**, 507-518.
- Recherches cytologiques sur les plasmodes de quelques Myxomycètes. Rev. de cytol. et de cytophys., 1935, **1**, 19-67.
- Recherches cytologiques sur quelques Vauchéries. Rev. de cytol. et de cytophys., 1935, **1**, 93-130.
- MILOVIDOV, P. E. — Einfluss der Zentrifugierung auf das Vakuoms. *Protoplasma*, 1930, **10**, 452-470.
- MÖLLENDORF, von. — Zur morphologie der vitalen Granulafärbung. Arch. f. mikr. Anat., 1918, **91**.
- Experimentelle vakuolenbildung in fibrozyten' der [gewebekultur und deren färbung durch neutralrot. Zeitschr. f. Zellf. u. mikr. Anat., 1935, **23**, 746.
- MOTHES, K. — Der tonoplast von *Sphaeroplea*. Zeits. wiss. Bot. *Planta*, 1933, **21**, 486.
- MOTTIER, D. M. — On certain plastids, with special reference to the protein bodies of *Zea*, *Ricinus*, and *Conopholis*. Ann. of Bot., 1921, **35**, 349-364.
- OLTMANN. — Morphologie und Biologie der Algen, 1921.
- OSTERHOUT, W. J. V. — The absorption of electrolytes in large plant cells. The Bot. Rev., 1936, **2**, 283-315.
- PARAT, M. — Contribution à l'étude morphologique et physiologique du cytoplasme. Arch. Anat. micr., 1928, **24**, 74.
- PENSA, A. — Fatti e considerazioni a proposito di alcune formazioni endocellulari dei vegetali. Mem. d. R. Inst. Lomb., d. Sc. e. Let., 1917.
- PFEFFER, W. — Untersuchungen über Proteinkörner. Jahrb. f. wiss. Bot. 1872, **8**, 429.
- Ueber Aufnahme von Anilinfarben in lebende Zellen. Unters. Bot. Univ. Tübingen, 1886, **2**, 179.
- Zur Kenntniss der Plasmahaut und der Vakuolen. Abh. Königl. Sächs. Ges. Wiss., 1890, **16**.
- PHILLIPS, R. V. — On vacuolar pseudopodia in a species of *Callithamnion*. Rev. Algol., 1925, **2**, 14.
- PLANTEFOL, L. — Sur une activité physiologique de quelques pollens. Cristaux de rouge neutre et vacuome du grain de pollen. Ann. Sc. Nat. Bot., 1933, **10**, 15, 261.
- PLOWE, J. Q. — Membranes in the plant cell. I, II. *Protoplasma*, 1931, **12**, 196-220 et 221-240.



- PUYMALY, A. de. — Recherches sur les algues vertes aériennes. Thèse, Paris, 1925.
- REILHES, R. — Stérides et phospho-lipides dans le système vacuolaire de la cellule végétale. Rev. de cyt. et de cytophys. végét., 1936, **2**, 98-210.
- RENDELE, A. B. — On the development of aleurone-grains in the Lupin. Ann. of Bot. 1888, **2**, 161.
- SALAZAR, A. L. — Vacuome et Tannin-fer. Anat. Anz. 1942, **93**, 115-124.
- SCARTH, G. W. — The mechanism of accumulation of dyes by living cells. Plant physiol., 1926, **1**, 215.
- STEWART, F. C. and MARTIN, J. C. — The physiology of *Valonia*. Carnegie Inst. Year Book. 1934, **33**, 262.
- STRUGGER, S. — Zur analyse der Vitalfärbung pflanzlicher Zellen mit Erythrosin. Ber. d. d. bot. Gesell., 1931, **49**, 453.
- Fluoreszenzmikroskopische Untersuchungen über die Aufnahme und Speicherung des Acridinorange durch lebende und tote Pflanzenzellen. Ien. Zeitschr. f. Naturwiss., 1940, **75**, 97-134.
- VAN TIEGHEM, Ph. — Hydroleucites et grains d'aleurone. Journ. de Bot., 1888, **2**, 153.
- VOLKONSKI, M. — Digestion intracellulaire et accumulation des colorants acides. Bull. Biol. Fr. et Belg., 1933, **67**, 136.
- VOUK, V. — Ueber den plastidogenen Ursprung der Aleuronkörner. Acta Bot. Inst. Bot. R. Univ. Zagreb, 1925, **1**, 37-43.
- VRIES, Hugo de. — Plasmolytische Studien über die Wand der Vakuolen. Jahrb. wiss. Bot., 1885, **16**, 465.
- Ueber die aggregation im Protoplasma von *Drosera rotundifolia*. Bot-Zeit., 1886, **44**, 1.
- WAKKER, J. H. — Studien über die inhäntskörper der pflanzenzellen. Jahrb. f. wiss. Bot., 1888, **19**, 423-496.
- WEBER, Fr. — Vakuolen-Kontraktion vital gefärbter Elodea-Zellen. *Protoplasma*, 1930, **9**, 106.
- Vakuolenkontraktion der Borraginaceen Blütenzellen als Synärese. Ibid., 1934, **22**, 106.
- WEIER, T. ELLIOTT. — A critique of the vacuome hypothesis. *Protoplasma*, 1933, **19**, 589-601.
- WENT, F. A. F. C. — Die Vermehrung der normalen Vakuolen durch teilung. Jahrb. f. wiss. Bot., 1888, **19**, 295-356.
- Die Vakuolen in den Fortpflanzungszellen der Algen. Bot. Zeit., 1889, **47**, 196.
- WERMINSKI, F. — Ueber die natur der aleuronkörner. Ber. d. d. bot. Gesell., 1888, **6**, 199.
- WIELER, A. — Der feinere Bau der aleuron Körner und ihre Entstehung. *Protoplasma*, 1943, **38**, 21-63.
- ZECHMEISTER, L. — Carotinoide, 1934, 388 p.
- ZIRKLE, Conway. — Vacuoles in primary meristems. Zeit. Zellf. u Mikr. Anat., 1933, **16**, 26-47.
- The plant vacuole. The Bot. Review, 1937, vol. **3**, n° 1, 30.



## CHAPITRE XIII

# L'appareil de Golgi

---

Parmi les diverses formations cellulaires l'appareil de Golgi occupe une place particulière en raison de ses caractères qui ne permettent pas de le comparer avec certitude, soit aux constituants cytoplasmiques, soit au vacuome, soit encore aux produits du métabolisme. D'autre part l'appareil de Golgi semble propre à la cellule animale et les tentatives pour retrouver cet appareil dans la cellule végétale, sauf chez certaines Algues, n'ont pas été jusqu'ici concluantes. Or il serait *a priori* assez surprenant qu'un appareil dont l'existence générale et l'importance seraient démontrées pour la cellule animale manquât complètement à la cellule végétale ; aussi certains auteurs ont-ils assimilé l'appareil de Golgi à une formation connue de la cellule végétale, comme par exemple le vacuome. Ceci nous amène à dire un mot du vacuome de la cellule animale.

### I. — LA QUESTION DU VACUOME DANS LA CELLULE ANIMALE

Dans la cellule animale l'appareil vacuolaire attire beaucoup moins l'attention que dans la cellule végétale ; cependant il existe également et il ne saurait être entièrement méconnu, car il peut être observé dans la cellule vivante sous forme de vésicules claires, ou bien grâce à sa propriété de se colorer vitalement par le rouge neutre comme le vacuome végétal. Le vacuome de la cellule animale, sauf exceptions, ne se compose pas de très grandes vacuoles liquides, mais de petites vacuoles rondes et souvent peu nombreuses ayant parfois une position définie dans la cellule ; l'existence de réseaux vacuolaires est également exceptionnelle. C'est surtout dans les cellules glandulaires, type cellulaire fort répandu chez les Animaux, que le vacuome a été étudié, car il se montre sous un aspect très intéressant, en relation avec les grains de sécrétion.

Dans les cellules glandulaires le produit de sécrétion se présente d'ordinaire sous la forme de très nombreuses vacuoles sphériques, d'abord de très petite taille, qui grossissent ensuite et s'accumulent à l'un des pôles de la cellule : or ces petites vacuoles globuleuses, alors qu'elles viennent de se former et qu'elles sont encore minuscules, se colorent vitalement par le



rouge neutre ; elles représentent donc le vacuome (PARAT). Au moyen d'une coloration vitale au rouge neutre, il est possible de constater que les petites vacuoles initiales se transforment en de grosses gouttelettes de sécrétion. A l'intérieur de chaque vacuole peut apparaître une inclusion arrondie, appelée *granule de ségrégation* (RENAUT), qui ne fixe pas le rouge neutre, mais que l'on peut colorer, après fixation, au moyen de fuchsine acide. Tous ces caractères s'accordent avec ceux du vacuome végétal, avec cette différence cependant que dans la cellule animale, l'évolution des vacuoles serait limitée à la phase élaboratrice d'une cellule glandulaire : des vacuoles naîtraient (*de novo* ?) et disparaîtraient en se transformant en globules de sécrétion. Il est bon de faire remarquer toutefois que l'origine des petites vacuoles initiales dans une cellule glandulaire n'est pas encore parfaitement établie.

On a d'autre part décrit, sous le nom de *crinome* (CHLOPIN), dans la cellule animale, un ensemble de petites vacuoles présumées artificielles, ou encore de granulations basophiles, qui se créent dans le cytoplasme au cours d'une coloration vitale prolongée par le rouge neutre. Les colorations vitales dans la cellule animale ont donc des caractères un peu particuliers, car jamais dans la cellule végétale on n'obtient, par coloration vitale au rouge neutre, la création de vacuoles artificielles dans le cytoplasme (1). Cependant les travaux de NAGEL (1929) ont montré que le rouge neutre, dans les cellules vivantes en culture, se fixait sur des corpuscules préformés et dans une étude sur les fibrocytes du lapin cultivés *in vitro*, V. MÖLLENDORF (1935) a pu établir que les granulations du crinome, observées sur des préparations fixées et colorées, correspondaient topographiquement à de petites vacuole ou à des grains minuscules fixant le rouge neutre dans la cellule vivante et qui préexistent à tout traitement. On ne saurait donc faire du crinome le type d'une structure entièrement artificielle. En particulier les observations de V. MÖLLENDORF sur les fibrocytes, semblent établir une correspondance parfaite avec ce que nous savons des colorations vitales dans les cellules végétales à vacuome dispersé. Sans doute ce savant critique la notion de vacuome et il fait remarquer que les granulations colorables vitalement ne sont pas, à l'origine et dans la cellule intacte, des vésicules, mais des grains plus pauvres en eau que le reste du cytoplasme. Cette circonstance n'est pas pour nous surprendre, car nous savons qu'elle peut aussi se rencontrer dans la cellule végétale. Il est possible également que dans la cellule animale, la transformation en vacuole marque le début d'une altération cellulaire. Le crinome, finalement, nous paraît être un terme à rejeter complètement, car il correspond seulement à des granulations basophiles précipitées et agglomérées dans des vacuoles colorées vitalement au rouge neutre : il n'a donc aucunement le caractère d'une formation cellulaire indépendante.

(1) Cependant P. A. DANGEARD (1932) a signalé que les colorants vitaux, en particulier le rouge neutre, étaient susceptibles de provoquer, dans certains cas, l'apparition de corpuscules qui n'existaient pas auparavant dans le cytoplasme sous une forme définie ; il entend par là d'ailleurs, sans doute, la formation de précipités et non la création de vacuoles artificielles.



Quoi qu'il en soit, nous ne saurions évidemment négliger le fait que, à tort ou à raison, la plupart des zoologistes n'admettent pas le vacuome au rang d'appareil constant de la cellule animale. Cela tient à ce qu'il existe dans la cellule animale un grand nombre d'éléments, apparemment très divers et pouvant correspondre à la définition de vacuoles ; la coloration par le rouge neutre n'étant pas spécifique, il n'y a, d'autre part, aucune raison de classer dans une même formation tout élément cellulaire qui a la propriété de fixer ce colorant. On voit donc que pour caractériser un vacuome dans la cellule animale, il faudrait surtout s'inquiéter de l'origine et de l'évolution des éléments vacuolaires et suivre leur destinée dans les différents types de tissus.

Si la cellule animale apparaît comme beaucoup moins vacuolisée que la cellule végétale, en revanche elle contient des appareils qui lui semblent particuliers ; ils rappellent cependant à certains égards le vacuome végétal (polymorphisme, séparation en plusieurs phases, rapport avec les sécrétions). Ils sont connus sous les noms d'*appareil réticulaire interne*, de *canalicules de Holmgren*, et d'*appareil de Golgi*. Dans le cas de l'appareil de Golgi il s'agit de formations qui affectent non seulement la forme d'un réseau, mais encore celle d'éléments séparés, les *dictyosomes*, ou *corps de Golgi*.

## II. — L'APPAREIL DE GOLGI ET LES DICTYOSOMES DANS LA CELLULE ANIMALE

L'appareil qui porte son nom a été mis en évidence pour la première fois par GOLGI (1899) dans les cellules de Purkinje du cervelet de l'Effraie : il s'agit d'un élégant réseau endocellulaire composé de filaments variqueux, anastomosés, entourant le noyau et donnant quelques branches courtes se terminant librement dans le cytoplasme (1). CAJAL (1915), qui l'a étudié ensuite, le retrouve dans des cellules animales très diverses.

Le cytologiste de Madrid n'hésite pas à conclure de ses recherches que l'appareil réticulaire de Golgi est un appareil constant de toutes les cellules vivantes, se différenciant des autres formations cellulaires et en particulier du chondriome par ses caractères. D'après CAJAL il s'agit d'un système de canaux creusés dans le cytoplasme et contenant une substance lipo-protéidique spécifique, laquelle occupe plus ou moins le système des canalicules, ce qui entraîne la variété des apparences. Cet appareil se modifie beaucoup suivant l'état fonctionnel des cellules. D'autre part un système de canaux creusés dans le cytoplasme, mis en évidence dans certaines cellules et décrit par HOLMGREN sous le nom de *trophosponge* (fig. 205) a été assimilé par ce dernier à l'appareil de Golgi, ce contre quoi GOLGI a protesté ; mais, de la controverse entre GOLGI et HOLMGREN il semble bien résulter qu'une partie

(1) La technique initiale de Golgi pour mettre en évidence cet appareil consistait dans un traitement du tissu nerveux par un mélange osmio-bichromique, puis en un passage dans une solution d'acétate de cuivre.



au moins des canalicules, dits de Holmgren, ne représente pas autre chose que le réseau de Golgi vidé de son contenu et apparaissant sous forme d'un système de canaux : en somme les canalicules de Holmgren, pour une part, ne seraient que l'image négative de l'appareil de Golgi (1). Aussi a-t-on employé parfois l'expression d'appareil de Golgi-Holmgren pour cette formation, mais à tort. On dit encore fréquemment l'appareil de Golgi-Cajal

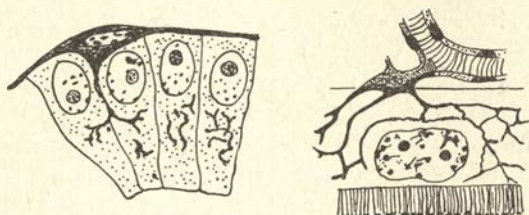


FIG. 205. — Trophosponges d'après HOLMGREN : à gauche cellule du pancréas de Salamandre; à droite, terminaison des trachées dans une cellule glandulaire de chenille.

pour montrer la part qui revient au cytologiste espagnol dans la démonstration d'une formation cellulaire nouvelle.

La technique primitive de Golgi, pour mettre en évidence son appareil, n'est plus employée depuis longtemps et d'autres méthodes plus sûres lui ont été substituées, comme par exemple les méthodes d'imprégnation par les sels d'argent ou par l'acide osmique (méthodes de Cajal, de Da Fano, de Kolatchev). Or, par ces procédés, on a réussi à colorer à l'intérieur des cellules et suivant les cas, non seulement des formations réticulées, mais encore des éléments séparés indépendants : ceux-ci ont été nommés *dictyosomes* par PERRONCITO (1909-1911), élève de GOLGI, qui les décrit pour la première fois dans les cellules sexuelles d'un Gastéropode Prosobranch, la Paludine, sous forme d'éléments arqués groupés en une zone juxta-nucléaire. Ces dictyosomes, encore appelés *corps de Golgi*, sont des « éléments libres, ovales, aplatis, constitués par une partie lipoidique périphérique, incomplète et une partie centrale, de composition différente » (VOÏNOV, 1926) (fig. 206 et 207).

Cette double nature des corps de Golgi est, pour beaucoup d'auteurs, caractéristique. Dès 1918 elle avait été signalée par HIRSCHLER qui distinguait dans ces éléments une sorte d'écorce, en forme de lamelle, de vésicule ou de calotte et une partie interne de nature différente : ces deux constituants sont désignés aujourd'hui sous les noms de *substance chromophile* et de *substance chromophobe*. La connaissance des dictyosomes doit beaucoup

(1) Le vrai trophosponge de Holmgren correspond à des prolongements de certaines cellules accolées aux éléments nerveux, glandulaires, épithéliaux ou musculaires et qui les pénètrent par leurs prolongements (fig. 205). Ce réseau a donc une origine exogène. Ces canaux de Holmgren ne sauraient donc être confondus, ni avec un vacuome, ni avec le réseau de Golgi. Cependant HOLMGREN contribua à créer une certaine confusion ; on admet en effet qu'il a décrit : 1° le vrai trophosponge (exogène) ; 2° des structures artificielles ; 3° des filaments et des canalicules connus aujourd'hui comme appareil de Golgi. Voir à ce sujet DUBOSCQ et GRASSÉ (1933) qui ont parfaitement tiré au clair cette question.



aux travaux de HIRSCHLER et de GATENBY : on leur reconnaît la propriété de se multiplier par division (HIRSCHLER, GATENBY, BOWEN, VOINOV). Plus

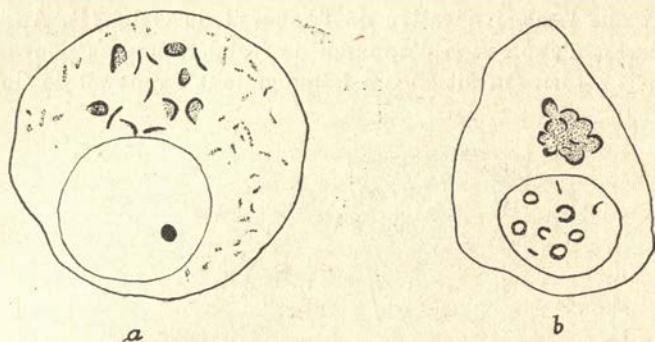


FIG. 206. — Spermatozoïtes de 1<sup>er</sup> ordre des Pulmonés montrant un amas de dictyosomes : a, *Helix pomatia*; b, *Arion* (D'après MURRAY).

récemment, POLLISTER (1939) a insisté sur le caractère lamellaire des formations golgiennes qui se présentent comme des anneaux, des colliers, des

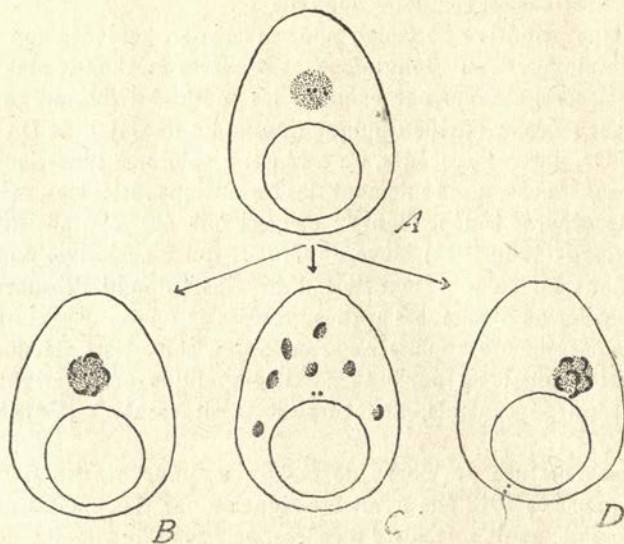


FIG. 207. — Schéma illustrant les relations qui existent, dans les cellules germinales mâles, entre l'appareil de Golgi, l'idiosome et les centres (la substance idiosomique est figurée en pointillé) ; A, idiosome des spermatozoïtes d'après la méthode au carmin-acétique ; B, appareil de Golgi et complexe idiosomique, après fixation osmique (Pulmonés et beaucoup de Vertébrés) ; C, type dispersé du complexe golgien (spermatozoïtes d'Insectes) ; D, spermatozoïde montrant l'absence de toute relation entre l'appareil de Golgi et les centres (D'après BOWEN, 1926).

plaquettes droites ou à parois contournées, des réseaux constitués par des bandelettes plissées et gaufrées ; il existe tous les termes de passage entre



des corps de Golgi séparés et des réseaux, par exemple chez les Amphibiens. L'épaisseur des lamelles entrant dans la constitution de l'appareil de Golgi serait très faible (0,2 microns) et leurs propriétés seraient plutôt d'être solides et élastiques que fluides ; elles pourraient n'offrir aucune trace de substance chromophile annexée.

On a discuté au sujet de la véritable nature des dictyosomes et surtout au sujet de leurs rapports réels avec l'appareil réticulaire primitif de Golgi. Pour certains auteurs l'appareil de Golgi-Cajal (réseau endo-cellulaire) et les dictyosomes représentent deux constituants cellulaires différents (VOÏNOV, 1928), le premier demeurant inerte pendant le fonctionnement cellulaire, tandis que les dictyosomes se montrent très actifs dans un rôle élaborateur ; aussi cet auteur a-t-il proposé de substituer au terme de dictyosome celui d'*ergastoblaste*. Quelques années plus tard, cependant, le même savant arrive à une interprétation assez différente (1934) : les dictyosomes (ergastoblastes) sont pour lui les éléments golgiens fondamentaux, tandis que la structure désignée comme appareil réticulaire interne n'est autre qu'un complexe dictyosomique : elle représenterait le terme de l'évolution de ces éléments.

Le cytologiste américain BOWEN (1926-1928) est l'auteur de nombreux travaux et d'une étude d'ensemble des formations de Golgi dans la cellule animale. Ces recherches ayant rencontré, en général, la faveur des histologistes, nous devons examiner les principales conclusions auxquelles est arrivé ce savant. D'après lui, ce qui serait important ce serait la substance golgienne et non les différents aspects morphologiques que pourrait revêtir cette substance ; d'autre part, il n'existerait pas de colorations spécifiques pour ces formations et il ne serait pas possible de les définir rigoureusement par leur comportement vis-à-vis d'une technique spéciale ; la nature chimique de l'appareil de Golgi est d'ailleurs très voisine de celle des mitochondries et, comme elle, de nature lipoidale : ainsi peut être expliquée la communauté d'action de certaines techniques et que, par exemple, l'appareil de Golgi ait été coloré vitalement maintes fois dans le tissu germinal mâle des Gastéropodes Pulmonés, soit par le violet Dahlia, soit par le vert Janus (FAURÉ-FRÉMIET, AVEL, GATENBY, KARPOVA, etc.). Les corps de Golgi des cellules sexuelles, chez ces Gastéropodes, sont d'ailleurs particuliers, car, contrairement à la règle générale, ils sont bien visibles *in vivo*. Quoiqu'il en soit, le chondriome et l'appareil de Golgi sont distincts et, à ce sujet, la plupart des cytologistes s'accordent. Cette distinction est à la fois morphologique, topographique et physiologique (1).

Au sujet du rôle de l'appareil de Golgi, BOWEN conclut, en se basant sur ses propres travaux et sur ceux de nombreux auteurs, en particulier de NASSONOV (1923), et de JACOBS (1927), qu'il représente dans la cellule une

(1) Plusieurs auteurs comme O. TUZET (1930), GATENBY (1931), WILSON (1931) ont montré l'indépendance des mitochondries et des dictyosomes pendant la spermatogénèse : les mitochondries se groupent en un amas qui constitue le *nebenkern* des spermatoocytes, tandis que les dictyosomes s'accumulent autour des centres en donnant lieu à la figure connue sous le nom d'*idiotzome* (MEVES) (fig. 207). Ces deux formations sont donc nettement distinctes bien qu'elles aient prêté autrefois à certaines confusions : Cf. chap. III, p. 119.



région où les grains de sécrétion font toujours leur première apparition, tandis que les mitochondries n'ont aucune part directe à ce phénomène. Il est établi, par l'examen de nombreux types de cellules glandulaires, qu'il



FIG. 208. — Cellules de revêtement de la muqueuse gastrique d'Axolotl à différents états A, B, C de l'élaboration : G, district polaire, ou zone de Golgi, dans laquelle se trouvent des vacuoles (réservées en clair) ; V, le vacuome (D'après l'école de PARAT).

existe un rapport topographique étroit entre la « substance golgienne » et les produits de sécrétion (fig. 208). Dans les glandes des Vertébrés, en particulier, les gouttelettes de sécrétion se montrent en contact intime avec les mailles d'un réseau de Golgi, dans une région de la cellule qui reçoit le nom de « Golgi area » ou d'aire de Golgi. L'appareil de Golgi possède encore un comportement bien défini au cours de la spermatogénèse : en effet l'acrosome de l'anthérozoïde tire son origine du complexe de Golgi de la spermatide (BOWEN, 1922) (1).

PARAT et ses collaborateurs ont cherché à montrer que l'appareil de Golgi était une modification soit du vacuome, soit du chondriome, soit des deux à la fois. D'après PARAT il existe dans la cellule animale une zone de Golgi (fig. 209) où interviennent en collaboration, le vacuome, des lipoides diffus et des chondri-

somes actifs spéciaux, les *lépidosomes*. Le réseau de Golgi serait une structure artificielle due à la coalescence de vacuoles et des *lépidosomes*. La figure 209 schématise les deux interprétations, de BOWEN et de PARAT pour les cellules glandulaires. Cependant la conception de PARAT a été vivement combattue par les zoologistes et principalement par AVEL, VOÏNOV, HIRSCHLER, GATENBY, GRASSÉ, DUBOSQ et O. TUZET, HOVASSE. Pour tous ces auteurs l'appareil de Golgi représente bien un constituant cellulaire, indépendant à la fois du vacuome et du chondriome. Il diffère du vacuome par sa non-colorabilité habituelle par le rouge neutre ; du chondriome, par sa situation différente dans la cellule et par l'absence, sauf cas exceptionnel, de coloration *in vivo* par le vert Janus (2).

(1) Des travaux plus récents dus à GATENBY (1931), VOÏNOV (1925), R. POISSON (1935) ont montré que la dérivation de l'acrosome aux dépens du complexe de Golgi était en réalité indirecte. Dans les cellules sexuelles, l'appareil de Golgi est représenté par une formation particulière, l'*idiazome* (*nebenkern* de Plattner, *acroblaste*), qui résulte de la concrescence des dictyosomes autour des centrioles. Dans l'*idiazome* on trouve des *grains proacrosomiques* sécrétés par les dictyosomes et qui, au cours de l'évolution de l'*idiazome*, se réunissent pour former l'acrosome. Ce corps, en définitive, résulte donc des sécrétions dictyosomiques (fig. 210).

(2) Nous avons cité plus haut un cas où cette coloration est facile à obtenir (p. 469). D'autre part, la coloration des *lépidosomes* peut avoir lieu dans certains cas par le vert



AVEL (1925) a montré que la partie osmiophile de l'appareil de Golgi, dans les cellules génitales des Pulmonés, était accompagnée par des grains vacuolaires, colorables par le rouge neutre, et dont l'autonomie n'était nullement prouvée. Allant plus loin CHLOPIN a soutenu qu'une grande partie du vacuome de PARAT et PAINLEVÉ correspondait à des vacuoles non préexistantes dont le rouge neutre détermine la formation (*crinome*) (1). HIRSCHLER

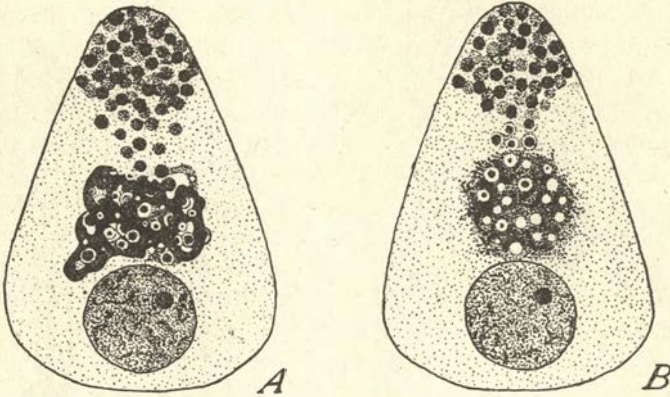


FIG. 209. — Deux interprétations possibles de la structure d'une cellule glandulaire : (A), suivant BOWEN ; (B), suivant PARAT. Dans le premier cas les gouttelettes de sécrétion se forment en relation avec un réseau de Golgi. Dans le deuxième, les gouttelettes de sécrétion, d'abord sous forme de vésicules claires (vacuome) sont en relation avec une zone de lipoides diffus et de chondriosomes actifs.

1933), d'autre part, a critiqué la conception de la zone de Golgi formulée par PARAT ; cette zone de Golgi manque en effet dans beaucoup d'exemples (spermatocytes des Insectes et des Myriapodes), puisque, dans ces cellules, l'appareil de Golgi se compose d'éléments plus ou moins dispersés dans le cytoplasme (dictyosomes) et non groupés dans une région déterminée. D'autre part il semble bien que les éléments décrits par PARAT sous le nom de lépidosomes ne sont rien d'autre que des dictyosomes et qu'ils ne dérivent pas du chondriome : on devrait donc logiquement ne plus employer le terme de lépidosome devenu superflu, mais ce serait mal connaître les conditions dans lesquelles évoluent les termes scientifiques. FILHOL (1938), élève de PARAT, rattache encore les lépidosomes au chondriome, et il les définit comme des chondriosomes modifiés, en rapport avec l'activité sécrétoire ; il affirme nettement que ces lépidosomes (ou corps en écaille) sont en réalité assimilables aux dictyosomes de beaucoup d'auteurs. DEHORNE (1939), admet également une relation directe entre le chondriome et les corps de

Janus (FILHOL, 1938). Or les lépidosomes ne sont pas autre chose semble-t-il que des dictyosomes. D'autre part, M<sup>lle</sup> O. TUZET (1929) a montré, au cours de la spermio-génèse de la Tubulaire, que le vert Janus teignait, outre les mitochondries, la substance chromophile des dictyosomes et la portion du *perforatorium* qui est issue du dictyosome.

(1) L'existence d'un crinome au sens de CHLOPIN a été critiquée récemment par von MÖLLENDORF (voir à ce sujet p. 465). Pour cette question voir aussi DUSTIN, P. J<sup>r</sup> (Arch. de Biol., 1944).



Golgi (dictyosomes). Cet auteur aurait observé en effet que des chondriocotes, dans les cellules glandulaires à mucus, peuvent subir une « pachygnèse », c'est-à-dire s'épaissir et finalement acquérir la double structure des corps de Golgi : une partie plus osmiophile se colorant vivement et une partie chromophobe demeurant peu colorable ; en un mot ils évolueraient jusqu'à devenir des dictyosomes typiques. Ces corps de Golgi entrent ensuite dans une phase élaboratrice typique et peuvent être qualifiés d'ergasto-

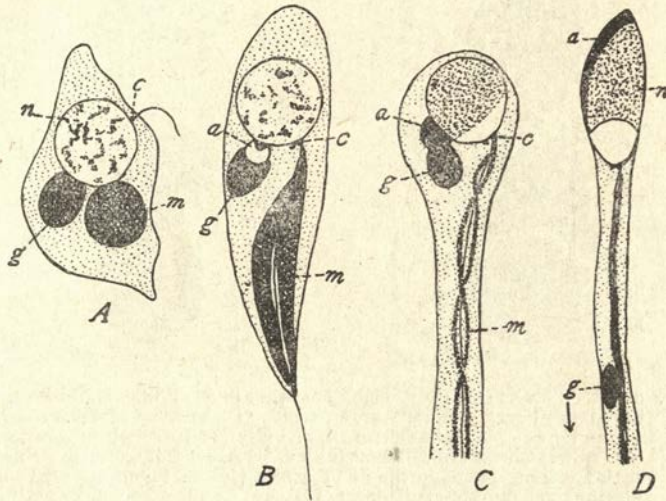


FIG. 210. — Diagramme montrant les relations entre l'appareil de Golgi et la formation de l'acrosome dans la spermatogénèse animale suivant le type des Hémiptères : A, spermatide jeune avant l'apparition de la structure acrosomique ; B, formation de l'acrosome ; C, séparation de l'appareil de Golgi et de l'acrosome ; D, l'acrosome s'applique contre la tête du spermatozoïde, tandis que l'appareil de Golgi émigre vers la queue du spermatozoïde ; a, acrosome ; c, centriole et le filament axial qui s'y rapporte ; g, appareil de Golgi ; m, corps chondriosomal ou nebenkern ; n, noyau (D'après BOWEN, 1929).

blastés ; enfin les chondriocotes initiaux peuvent se reconstituer après que le dictyosome ou ergastoblaste a dégénéré.

Il ressort, comme l'on voit, de l'exposé précédent, que la notion d'appareil de Golgi a fortement évolué depuis sa découverte dans la cellule animale. Actuellement encore la question est toujours en voie de transformation et il est toujours difficile de se faire une opinion sur la nature et le rôle des formations golgiennes, surtout pour un botaniste. Il est certain toutefois qu'une conception dynamique de l'appareil de Golgi tend aujourd'hui à l'emporter sur les anciennes représentations statiques. L'appareil de Golgi ne serait donc ni un réseau, ni un ensemble d'éléments séparés, les dictyosomes ; il serait, suivant l'état des cellules, l'un ou l'autre. Constitué assez souvent par des lamelles d'une grande minceur, il agirait plutôt par un effet de surface que par sa masse (rôle catalytique).



On ne peut donc guère définir cet appareil par sa morphologie qui est essentiellement variable ; on ne peut pas le définir non plus par sa constitution chimique, car, suivant les circonstances, celle-ci varie et il n'existe aucune réaction histochimique spécifique permettant de reconnaître à coup sûr les corps de Golgi à tous les stades de leur évolution.

L'appareil de Golgi ne serait même pas, pour certains auteurs, un appareil constant de la cellule, mais il naîtrait, évoluerait et finalement disparaîtrait après avoir le plus souvent participé d'une manière active à l'élaboration de produits sécrétés (HIRSCH, 1939). Il débiterait sous forme d'éléments homogènes, globuleux ou irréguliers (*présubstance*), puis se transformerait en des corps de Golgi proprement dits (dictyosomes) ayant une double nature (Golgi-*externum* et Golgi-*internum* = substance chromophile et substance chromophobe). Enfin, dans une dernière phase, ou phase d'élaboration, il donnerait naissance à des produits de sécrétion, les *granula*, élaborés aux dépens de la substance chromophobe (1).

Au cours de ce cycle de transformation (cycle de Golgi) pourraient se succéder de la sorte des éléments très divers tels que vacuoles colorables vitalemment, réseaux imprégnables par l'osmium ou l'argent, vésicules et anneaux, corps en écailles. Parfois même, d'après HIRSCH, le chondriome serait à l'origine des corps de Golgi, soit par transformation directe, soit en élaborant des granules ou la présubstance elle-même (2). Ces idées sur l'appareil de Golgi et sur ses rapports, soit avec des vacuoles colorables par le rouge neutre, soit avec le chondriome, sont de nature à dérouter le cytologiste habitué à la cellule végétale. Ce dernier en effet ne constate aucun lien génétique entre le chondriome, le vacuome et le plastidome. Il demeure prudent, car il sait que c'est en voulant transposer certaines conceptions de la cellule animale à la cellule végétale qu'on a abouti à des erreurs manifestes. Il croit volontiers que les systèmes présents dans la cellule sont physiologiquement reliés les uns aux autres, mais il admet difficilement qu'un plaste se transforme en une vacuole et réciproquement. Il y a encore beaucoup à faire pour rapprocher les points de vue de ces différents cytologistes : ceci nous apparaîtra encore mieux par l'exposé des recherches qui ont été poursuivies en vue de déceler un appareil de Golgi dans la cellule végétale.

(1) Ce schéma de l'évolution de l'appareil de Golgi est loin d'être admis généralement ; pour beaucoup de cytologistes il s'agit d'un appareil permanent de la cellule et se formant uniquement par division d'éléments préexistants ; l'origine aux dépens d'une présubstance et la notion de présubstance elle-même sont douteuses ; enfin les idées varient au sujet de la participation directe ou indirecte à la sécrétion.

(2) En 1931, HIRSCH a soutenu que les granules de zymogène dans les cellules des *acini* du pancréas ne tiraient pas leur origine de l'appareil de Golgi au voisinage duquel on les rencontre, mais qu'elles émigraient dans cette situation, en partant de la base de la cellule, où elles se forment au contact des mitochondries. DUTHIE (1933), au laboratoire de GATENBY, a vérifié ce fait, cependant que SUBRAMANIAM (1938) a critiqué cette manière de voir. Il nous semble que l'apparition de granules au contact des chondriocentes ne prouve pas absolument le rôle élaborateur de ces derniers. Il faut toujours être très prudent, en Cytologie, pour interpréter les rapports topographiques entre deux formations.



### III. — LE PROBLÈME DE L'APPAREIL DE GOLGI DANS LA CELLULE VÉGÉTALE

A une époque où les caractères du vacuome de la cellule végétale dans les méristèmes n'étaient pas connus, le savant américain BENSLEY (1912) avait observé sur des coupes, dans les extrémités radiculaires de diverses plantes, un réseau endocellulaire se détachant en clair sur le fond cytoplasmique coloré et il avait assimilé ce réseau aux canalicules de Holmgren de la cellule animale. En réalité le réseau observé par BENSLEY n'était que l'image du vacuome réticulé, telle qu'elle se présente dans beaucoup de préparations fixées et colorées (fig. 190, p. 421) lorsque la substance vacuolaire est entièrement soluble, non colorable et qu'elle laisse sur son emplacement un ensemble de lacunes anastomosées (*lacunome* de CORTI) : c'est ce que les recherches sur le vacuome n'ont pas eu de peine à démontrer quelques années après. Mais le rapprochement, établi à son insu par BENSLEY, devait être repris plus tard par les botanistes.

Depuis la découverte du vacuome de nombreux auteurs ont cherché à retrouver dans la cellule végétale une formation correspondant à l'appareil de Golgi de la cellule animale. Dans cette intention, ils ont appliqué à la cellule végétale les méthodes de coloration par l'imprégnation argentique ou osmique. Ils ont obtenu ainsi des résultats assez variés ; mais le plus souvent l'emploi des méthodes golgiennes leur a permis de colorer, non des formations nouvelles, mais un appareil bien connu déjà, comme le vacuome, lequel a souvent la propriété, comme nous l'avons vu, de réduire l'acide osmique. Dans le cas où le vacuome se présente sous forme d'un réseau, comme dans beaucoup de méristèmes, il n'y a donc pas lieu de s'étonner qu'on puisse obtenir, par les méthodes osmiques, la coloration d'un appareil réticulé rappelant beaucoup le réseau endocellulaire de Golgi. D'autre part le dépôt d'osmium réduit ou d'argent métallique sur les parois d'une vacuole sphérique peut produire des apparences de vésicules ou de croissants ressemblant beaucoup aux corps de Golgi ou dictyosomes. Les travaux de SANCHEZ y SANCHEZ (1923-23), de DREW (1920), LUELMO (1923), DA CUNHA (1932), ont donc tout simplement eu ce résultat de retrouver, au moyen des méthodes golgiennes, soit le vacuome, soit parfois le chondriome ou le plastidome. Le fait en lui-même est assez significatif, car il montre que les méthodes golgiennes n'ont rien de spécifique. Il attire l'attention également sur une certaine similitude d'aspect entre divers stades du vacuome et les corps de Golgi. Le vacuome, c'est certain, après fixation et coloration, peut se présenter sous la forme de vésicules à paroi chromophile, de coupes ou de corps en croissant ; mais ces dispositions sont dues, pour le vacuome, à une précipitation du contenu colloïdal contre la paroi vacuolaire, tandis que, dans le cas des dictyosomes, ces caractères morphologiques correspondent, d'après les auteurs, à la présence d'une substance périphérique de



nature lipôidique. La différence, si elle est bien exacte, paraît donc importante et elle n'autorise pas, semble-t-il, l'assimilation entre le vacuome et l'appareil de Golgi malgré certaines ressemblances morphologiques. Nous allons voir cependant que certains savants ont tenté le rapprochement en essayant de ramener les formations de Golgi de la cellule animale à un simple vacuome.

### a) Hypothèse de Guilliermond.

Partant des faits précédents, GUILLIERMOND, en effet, considère que la cellule végétale renferme seulement deux constituants indépendants, le chondriome et le vacuome et qu'il n'existe aucune autre formation dans le cytoplasme pouvant être assimilée à l'appareil de Golgi de la cellule animale : la cellule végétale serait donc dépourvue d'appareil de Golgi. Cependant GUILLIERMOND va plus loin lorsqu'il discute l'existence de cet appareil en tant que formation autonome dans la cellule animale. Pour lui, les cytologistes auraient décrit dans la cellule animale, sous le nom d'appareil de Golgi, soit le vacuome, soit encore le chondriome ; il convient cependant, dans ses dernières publications, que la question est très complexe, car il existe dans la cellule animale des formations spéciales en rapport avec la spermatogénèse, et qui n'ont pas leur équivalent dans la cellule végétale.

La conception de GUILLIERMOND a été très critiquée et elle est actuellement considérée comme inadmissible par la majorité des zoologistes, comme l'a été celle de PARAT qui peut d'ailleurs être tenue comme inspirée directement par les idées et les travaux de GUILLIERMOND (1). Il semble bien que GUILLIERMOND soit dans l'erreur lorsqu'il écrit : « on a nettement l'impression que ce que les cytologistes s'imaginent avoir découvert par les méthodes osmiques comme une nouvelle formation de la cellule n'est, en réalité, que l'image déformée du chondriome » (1935, p. 78). Il apparaît que les travaux de BOWEN ou d'HIRSCHLER, sur la cellule animale, ne justifient aucunement cette manière de voir, car ces auteurs ont insisté sur les caractères différentiels du chondriome et de l'appareil de Golgi. Par contre nous admettrions volontiers que les cytologistes aient pu confondre, dans certains cas, les formations golgiennes avec de simples stades de l'évolution du vacuome, car l'analogie est vraiment très frappante entre le système golgien de certaines cellules animales et certains vacuomes (fig. 211).

La thèse de GUILLIERMOND, que nous venons de résumer, ayant été rejetée dans son ensemble par les zoologistes, les cytologistes, particulièrement

(1) La notion d'un chondriome actif (formé par les lépidosomes) que nous trouvons dans les travaux de PARAT semble bien empruntée à la cytologie végétale et plus spécialement à l'école de GUILLIERMOND. Cependant c'est à tort que certains auteurs, comme KÜSTER (1935), s'inspirant probablement de nos travaux sur le vacuome, nous rangent parmi ceux qui admettent l'identité vacuome-appareil de Golgi : jamais nous n'avons exprimé cette opinion. Nous reconnaissons volontiers cependant que nous avons été longtemps favorable, dans notre for intérieur, à une assimilation entre formations golgiennes et vacuome et, dans notre thèse sur l'appareil vacuolaire, nous avons songé à réserver un chapitre pour développer ce point de vue. Ce chapitre n'a jamais vu le jour et nous ne pouvons pas le regretter aujourd'hui.



ceux qui ont l'expérience de la cellule animale, n'ont pas renoncé à découvrir, dans la cellule végétale, un appareil assimilable ou homologable à l'appareil de Golgi et cela se conçoit très bien. Dans ses premiers travaux BOWEN (1924) avait suggéré que le plastidome des Végétaux, autrement dit l'ensemble des plastes (chondriome actif de GUILLIERMOND), pourrait représenter cet appareil. Quelques années plus tard, cependant, le même auteur décrivait, dans divers tissus végétaux, un ensemble d'éléments qualifiés de *plaquettes osmiophiles*, indépendants à la fois du chondriome (qu'il désigne

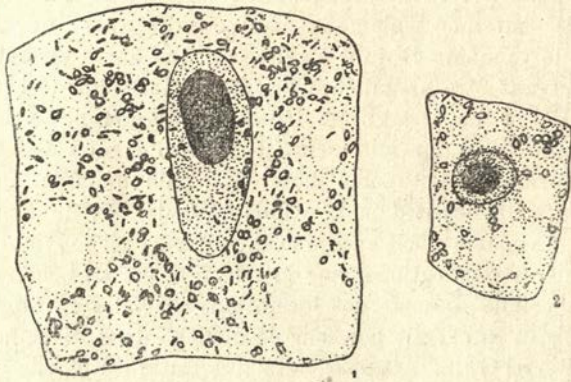


FIG. 211. — Cellules méristématiques dans les racines montrant les plaquettes osmiophiles suivant l'interprétation de BOWEN (méth. de Kolatchev) : 1, racine d'Orge ; 2, haricot.

par le terme de *pseudochondriome*), du plastidome et du vacuome (fig. 211). Ces plaquettes osmiophiles, mises en évidence par imprégnation osmique, représenteraient pour BOWEN (1927-28) ce que sont les dictyosomes dans la cellule animale, c'est-à-dire des corps de Golgi. Les plaquettes osmiophiles de BOWEN ont été retrouvées par un petit nombre d'auteurs comme PATTEN, SCOTT et GATENBY (1928) ; JONES (1938), BEAMS et KING (1935) admettent également l'existence de ces éléments dans la racine de *Phaseolus*. Cependant l'hypothèse de BOWEN a été fortement critiquée par GUILLIERMOND (1929) qui voit dans les plaquettes osmiophiles le résultat de la modification d'éléments cytoplasmiques déjà connus et bien décrits dans les cellules végétales, notamment les plastes et les mitochondries. Plusieurs auteurs ont souscrit aux vues de GUILLIERMOND et ils pensent que les plaquettes osmiophiles de BOWEN correspondent, en général, à des plastes modifiés (PY, 1932, KIYOHARA, 1930). GUILLIERMOND, quelques années plus tard, est revenu sur cette question en montrant que les chondriosomes peuvent subir, par suite de fixations défectueuses, des transformations en vésicules ; dans ces conditions les chondriosomes peuvent ressembler à des dictyosomes et les plaquettes osmiophiles de BOWEN ne seraient ainsi, la plupart du temps, que des chondriosomes altérés. En général cette opinion de GUILL-



GUILLIERMOND semble s'être imposée et les plaquettes osmiophiles ne rencontrent pas beaucoup de défenseurs aujourd'hui (1).

### b) Hypothèse de E. Weier et conclusions.

Plus récemment, E. WEIER (1931-1932) a émis l'hypothèse que les plastes végétaux pourraient représenter l'appareil de Golgi de la cellule végétale. Dans les Mousses, principalement, les plastes possèdent une structure qui

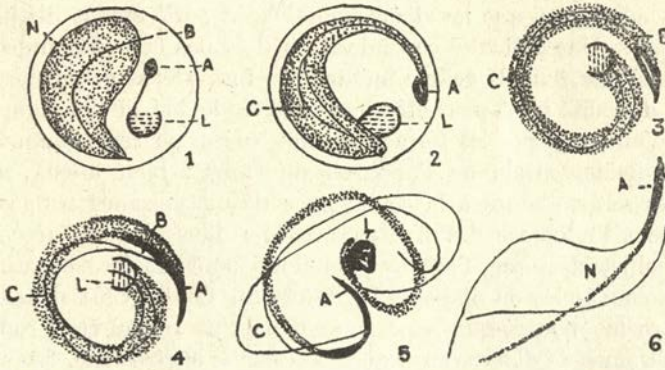


FIG. 212. — Schéma de la spermatogénèse chez un *Polytrichum* (Mousse) montrant en 1 le corps apical (A) en train de se séparer de la limosphère (L) : B, blépharoplaste ; C, cils ; N, noyau (D'après E. WEIER).

les fait ressembler à des corps de Golgi. On peut distinguer dans un plaste une partie chromophile et une partie chromophile exactement comme pour un dictyosome. Dans la spermatogénèse des *Polytrichum* le plastidome donne naissance à un corps spécial, la *limosphère* (fig. 212), qui pourrait être homologue de l'acrosome des spermatozoïdes animaux. L'hypothèse de WEIER, cependant, a été combattue par GUILLIERMOND qui lui oppose l'argument suivant : les plastes ne peuvent pas représenter l'appareil de Golgi de la cellule végétale, étant donné qu'ils sont spéciaux aux Végétaux verts. Cette raison, pensons-nous, n'est pas décisive, et même elle n'est pas très convaincante, car les cellules animales sont justement dépourvues de plastes comparables à ceux de la cellule végétale et, dans ces conditions, il serait assez séduisant de considérer les dictyosomes, ou corps de Golgi, comme des sortes de plastes. En dehors des caractères morphologiques qui s'accordent assez bien, les dictyosomes et les plastes végétaux ont en commun la propriété élaboratrice. Beaucoup de cytologistes admettent en effet, pour les

(1) D'après les figures données par BOWEN, c'est plutôt à des plastes altérés ou à des microsomes qu'il faudrait comparer les plaquettes osmiophiles. Nous ne pensons pas qu'il puisse s'agir de chondriosomes modifiés. La question des plaquettes osmiophiles ne paraît d'ailleurs pas entièrement tirée au clair.



dictyosomes, un rôle actif dans la sécrétion et ils leur ont donné le nom d'*ergastoblastes* pour souligner cette fonction. On peut rappeler également que dans les travaux de PARAT, les dictyosomes, sous le nom de lépidosomes, sont envisagés comme étant des chondriosomes transformés, devenus « actifs », donc devenus en somme des sortes de plastes. La même idée se retrouve dans les travaux de DEHORNE où nous voyons des chondriocentes ayant subi la « pachygénèse » se transformer en ergastoblastes.

Dans l'état actuel de nos connaissances les plastes végétaux et certains dictyosomes animaux apparaissent donc comme des formations voisines et dont la comparaison s'impose. De même que beaucoup de botanistes pensent que le plastidome est indépendant du chondriome, de même la plupart des zoologistes admettent que les dictyosomes sont entièrement distincts des chondriosomes. Une difficulté cependant ne doit pas être dissimulée et elle tient à l'existence, dans la cellule animale, de formations golgiennes réticulées. Cette difficulté n'est peut-être pas insurmontable si l'on admet, avec beaucoup d'auteurs, que les formations réticulées ne représentent pas la disposition fondamentale de l'appareil de Golgi ; bien mieux, certaines d'entre elles seraient dues à la coalescence de dictyosomes rapprochés et déformés sous l'influence des fixateurs. Même dans le tissu nerveux des Vertébrés, objet classique, l'appareil de Golgi pourrait être constitué par des dictyosomes isolés ou disposés bout à bout. Les travaux d'ALEXENKO (1930) ont même montré que le point de départ du réseau était représenté par un petit amas de dictyosomes polarisés par le centrosome. Les réseaux pourraient être des artefacts dus à la contraction sous l'influence du fixateur, si l'on en croit DORNESCO (1938). Sans doute le réseau élégant, délié, décrit primitivement par GOLGI, paraît difficilement réductible à un amas de dictyosomes, mais on doit observer que la véritable nature et l'origine de ce réseau endocellulaire, dit de Golgi-Cajal, ne sont pas encore parfaitement élucidées. Lorsque, au contraire, le réseau golgien se présente avec évidence comme le produit d'une déformation, d'une évolution ou d'une coalescence des dictyosomes, les aspects obtenus ne sont pas tellement différents de ceux qu'on observe sur certains plastes végétaux. L'aptitude des plastes à une variation morphologique considérable est d'ailleurs bien connue chez les Algues, où les chromatophores peuvent affecter la forme de réseaux compliqués (*Cladophora*, *Rhizoclonium*, *Urospora*, etc) qui ne sont pas, après fixation, sans rappeler les structures golgiennes (1).

Jusqu'ici nous avons envisagé l'appareil de Golgi uniquement chez les Organismes supérieurs. Or il est manifestement insuffisant de s'en tenir là, si l'on veut prendre une vue d'ensemble de cet appareil. Précisément, dans ces dernières années, nous avons acquis des notions d'un haut intérêt sur l'appareil de Golgi des Organismes inférieurs ; il semble même que certains

(1) Ce paragraphe a été rédigé il y a quelques années déjà et l'opinion exprimée d'une similitude ; entre les formations golgiennes et le plastidome nous paraît moins défendable aujourd'hui ; en effet les travaux récents font plutôt penser que l'appareil de Golgi est une sorte de coacervat sans forme bien définie dans la cellule vivante ; il pourrait être ainsi comparé à un vacuome, mais à un vacuome à contenu lipodique.



résultats obtenus ont une portée générale concernant la signification de cet appareil chez les Métazoaires.

#### IV. — L'APPAREIL DE GOLGI CHEZ LES PROTISTES

Il est donc nécessaire maintenant, avant de conclure au sujet de ces formations golgiennes, de dire quelques mots de cet appareil chez les Protistes et particulièrement chez les Flagellés. Il s'en faut évidemment de beaucoup

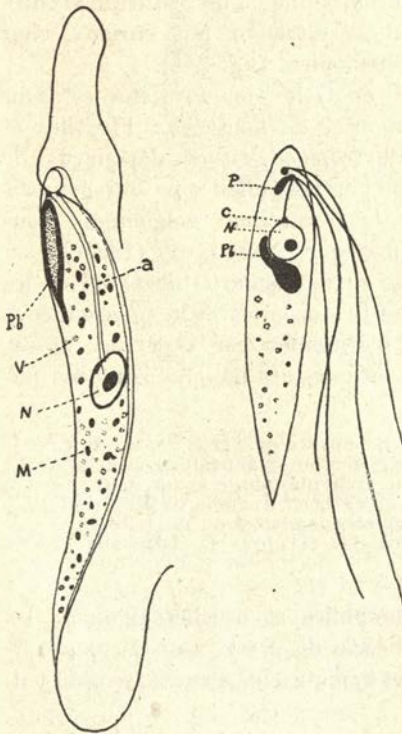


FIG. 213. — Diagrammes, à gauche, de *Cryptobia helicis*; à droite de *Tetramastix bufonis* montrant particulièrement l'appareil parabasal : a, axostyle ; c, centrosome ; m, mitochondries ; n, noyau ; Pb, parabasal ; v, vacuoles. ■

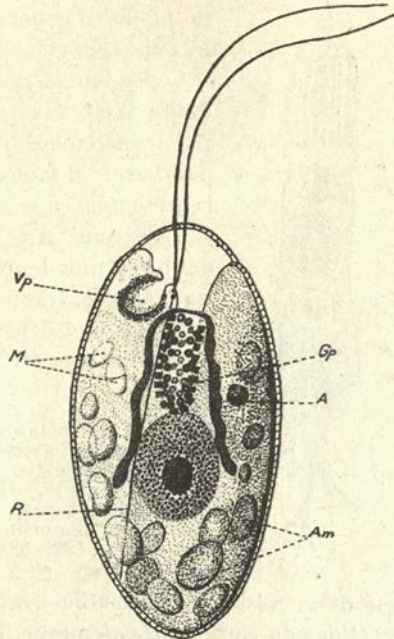
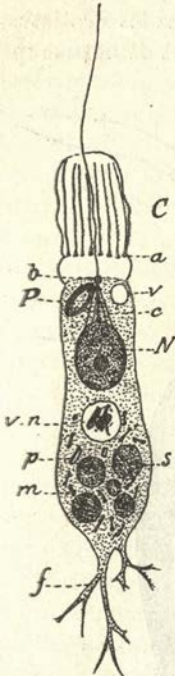


FIG. 214. — Un Flagellé pourvu d'un parabasal en fer à cheval, le *Chilomonas paramaecium* : A, amphosome ; Am, grains d'amidon ; Gp, grains péripharyngiens (trichocystes) ; M, corps biréfringents de Maupas ; R, rhizostyle ; Vp, vacuole pulsatile avec son plasma cortical (Flemm. hémat. ferr.),  $\times 4.000$  (D'après GRASSÉ et A. HOLLANDE, 1942).

que l'appareil de Golgi puisse être reconnu avec certitude chez les Protistes en général et tour à tour les éléments les plus divers de ces Organismes ont pu être assimilés au système golgien. Cependant d'importants progrès ont été réalisés récemment. Chez les Flagellés, tout d'abord, DUBOSCQ et GRASSÉ (1933) ont considéré comme de nature golgienne un appareil annexé aux organes locomoteurs, le parabasal (fig. 213). Il s'agit d'un organite qui a la



structure et les réactions lipoprotéidiques des dictyosomes et qui, d'autre part, est généralement uni aux blépharoplastes ou aux centrioles. Les réactions du parabasal concordent avec celles des dictyosomes. On connaît l'existence d'un parabasal chez de nombreux Zooflagellés (Protomonadines, Polymastigines), et, parmi les Phytoflagellés, chez les Cryptomonadines (*Chilomonas*, *Cryptomonas*) (fig. 214) comme l'ont montré récemment les recherches de HOLLANDE (1938) et de GRASSÉ et HOLLANDE (1941) et chez les Chlamydomonadinées (*Carteria*), où il vient d'être signalé par HOVASSE (1943); comme pour un dictyosome, il est possible de distinguer dans le parabasal une substance chromophile et une substance chromophobe. Le parabasal se retrouve, fait curieux, chez les choanocytes des Spongiaires (fig. 215).



Cependant l'appareil de Golgi des Protistes est sans doute assez divers : en effet de nombreux Flagellés et particulièrement des Phytoflagellés sont dépourvus de parabasal : il faut donc chercher ailleurs ce qui pourrait représenter chez eux les formations golgiennes. Nous rappellerons, à ce propos, que NASSONOV (1924-25) a envisagé une homologie entre l'appareil de Golgi et les vacuoles contractiles des Protozoaires et la même idée a été reprise et défendue récemment par GATENBY et ses collaborateurs (1939) : on constate en effet que les pa-

FIG. 215. — Schéma d'un choanocyte de *Sycon raphanus*. C, collerette; P, parabasal; N, noyau; a, anneau de Minchin; b, blépharoplaste; c, cône archoplasmique ayant pour axe le rhizostyle; v, vacuole apicale; vn, vacuole de nutrition; s, sphérule basale; p, pigment mélanique; m, mitochondries; f, filament radiculaire (D'après O. DUBOSQ et O. TUZET, 1938-39).

rois de la vésicule contractile sont osmiophiles et qu'elles donnent les réactions du cortex dictyosomique. La théorie de NASSONOV est peu vraisemblable et la découverte de dictyosomes typiques lui a porté, semble-t-il, le coup de grâce.

Chez les Euglènes, le stigma ou point oculiforme, a été considéré pendant quelque temps comme de nature golgienne (P. GRASSÉ, 1925); mais cette opinion ne peut plus être soutenue aujourd'hui, étant donné qu'un appareil de Golgi typique, sous forme de dictyosomes indiscutables, a été découvert par HOLLANDE (1938), puis figuré avec une grande netteté par P. GRASSÉ et A. HOLLANDE. Dans l'ouvrage récent de A. HOLLANDE (1942) l'appareil de Golgi est décrit, dans plus de vingt espèces d'Eugléniens, aussi bien chez les formes colorées que chez les saprophytiques ou les holozoïques. Les dictyosomes des Eugléniens montrent, avec une grande netteté, la distinction typique entre substance chromophile et chromophobe; ils ne sont pas visibles sur le vivant et ne se colorent pas vitalement par le rouge neutre, le bleu de crésyl ou le vert Janus; ils ont un aspect double



tout à fait caractéristique (ressemblance avec des roues jumelées), ce qui tient sans doute à un état de prédivision permanent. Les dictyosomes sont répartis dans le corps des Eugléniens d'une façon quelconque et ils se montrent sans relation avec les blépharoplastes ; ils ne sont pas non plus groupés autour des noyaux comme cela se voit chez les Volvocales. Leur multiplication a lieu par division (dictyocinèse) (1).

L'appareil de Golgi des Péridiniens est peu connu ; cependant, chez le *Polykrikos*, CHATTON et GRASSÉ (1929) ont décrit, au voisinage de l'inser-

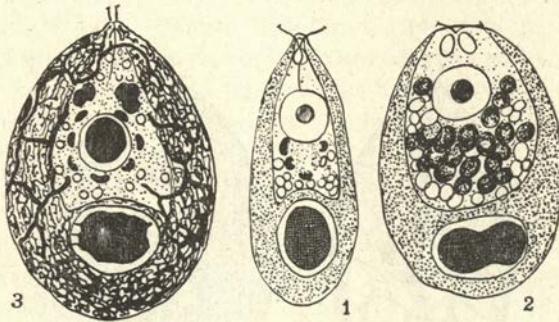


FIG. 216. — Les constituants cellulaires des *Chlamydomonas* (Volvocale) montrant les dictyosomes ou corps de Golgi, périnucléaires ou juxta-nucléaires (en 1 et en 3, ce sont des corps en écuelle, tandis qu'en 2 ce sont d'assez grosses vésicules à parois épaisses) ; les vacuoles du vacuome sont en clair ; le chondriome en réseau et le chloroplaste schématisé se voient dans la figure 3 ; 1, 2, *Chlamydomonas pulchra* ; 3, *Chl. Debarjana* Gorosch. ;  $\times 2.000$  (D'après HOVASSE, 1937 et 1938).

tion des flagelles, des sortes de plaquettes osmiophiles ayant la structure de dictyosomes. Ces Flagellés seraient, par contre, dépourvus de parabasal. On sait, d'autre part, qu'un appareil de Golgi constitué par des dictyosomes groupés autour du noyau a été décrit par HOVASSE (1937) chez différents genres des Volvocales. Ces dictyosomes ont leur substance chromophile tournée vers l'intérieur de la cellule (fig. 216). Chez les Infusoires ciliés, d'après GRASSÉ et HOLLANDE, l'appareil de Golgi ne serait pas connu avec certitude. Cependant, tout récemment, M<sup>me</sup> VILLENEUVE-BRACHON (1940) a décrit, chez un Cilié, des corps en anneaux ou en demi-anneaux qu'elle considère comme des dictyosomes.

La présence d'un appareil de Golgi ne semble pas constante chez les divers Flagellés. Chez les Volvocales, HOVASSE pense même qu'il faudrait distinguer deux séries de ces Flagellés suivant la présence ou l'absence de dictyo-

(1) Nous ne comprenons pas dans ce paragraphe les Algues proprement dites, filamenteuses par exemple ; or chez les *Microspora* et chez les *Edogonium*, M. CHADEFAUD (1943) pense qu'il pourrait exister des corps de Golgi. Le fait, s'il était démontré, serait important, mais il est prématuré de se prononcer au sujet de la nature exacte des formations décrites. Chez les Conjuguées nous avons souvent observé des corpuscules (qui sont probablement les *caryoïdes* décrits autrefois par PALLA) et qu'on pourrait rapprocher également des dictyosomes. Des études plus complètes seraient nécessaires. Il ne faudrait pas céder à la tentation de décrire comme des dictyosomes toutes les formations énigmatiques (il y en a encore) rencontrées dans les cellules.



somes (fig. 217). Des recherches ultérieures seraient nécessaires avant de conclure à l'absence formelle du « Golgi » chez divers Phytoflagellés (1).

Le rôle physiologique de l'appareil de Golgi des Protistes, qu'il s'agisse du parabasal ou de dictyosomes, serait un rôle sécrétoire : c'est du moins l'opinion soutenue par GRASSÉ (1925), DUBOSCQ et GRASSÉ (1933), A. HOLLANDE (1942). Ces auteurs ont vu se produire des gouttelettes de substance chromophile à la surface du parabasal et ces gouttelettes « s'écouler lentement et tomber dans le cytoplasme ». L'activité sécrétoire du parabasal

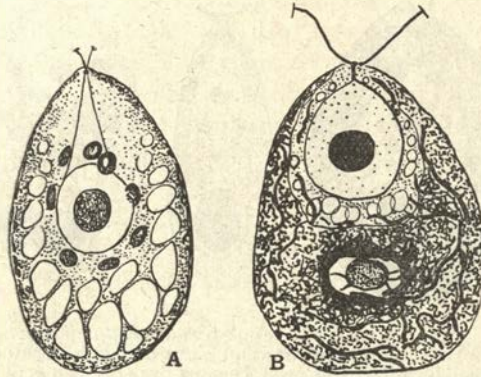


FIG. 217. — Les constituants cellulaires des Volvocales : A, *Polytoma uvella* avec dictyosomes périnucléaires ; B, *Dunaliella salina*, dépourvu de dictyosomes, mais avec chondriome réticulé ;  $\times 2.000$  (D'après HOVASSE, 1937).

serait particulièrement active au début de la division. Chez le *Cryptomonas ovata*, d'après A. HOLLANDE (1942), « la substance chromophile subit une hypertrophie intense, elle s'émiette en sphérules qui fondent dans le cytoplasme tandis que la substance chromophile elle-même se désagrège en partie ». Il se produit ainsi une dissolution totale de l'appareil avant la mitose. ALEXEIEFF (1916), puis A. HOLLANDE (1942) ont montré que le parabasal des *Bodo* (*kinetonucleus*) sécrète du glycogène. En raison de ces faits il semble bien qu'on puisse attribuer à l'appareil de Golgi chez les Protistes un double rôle (A. HOLLANDE, 1942) : 1° un rôle en rapport avec le déclenchement des phénomènes mitotiques ; 2° un rôle dans l'élaboration de substances énergétiques, en particulier de glucides complexes.

L'appareil de Golgi des Protistes apparaît donc, à la lueur des recherches les plus récentes, soit sous la forme d'incontestables et typiques dictyosomes, soit sous un état particulier celui de parabasal ; sous cette dernière forme le Golgi présente des relations avec la cinétide, mais dans l'un et l'autre cas le rôle sécrétoire est manifeste. Un fait de grande portée est sans

(1) Il n'est guère possible actuellement d'apprécier la portée du fait signalé récemment par HOVASSE (1943) de la coexistence, chez un même Phytoflagellé, le *Carteria cordiformis* (Carter) Dill, d'un appareil parabasal multiple rappelant celui de certains Poly- et Hypermastigines et de dictyosomes indépendants.



doute la mise en évidence de dictyosomes chez les Volvocales et chez les Englènes où ils coexistent avec un plastidome chlorophyllien. Ce fait semble aller directement à l'encontre, évidemment, de l'opinion de WEIER, discutée précédemment, et qui voit dans les formations golgiennes les homologues des plastes Végétaux. Cependant ce que nous avons dit au sujet des analogies entre plastidome et Golgi subsiste. La meilleure preuve d'ailleurs qu'une comparaison s'impose toujours entre les deux formations, c'est qu'un protistologue comme A. HOLLANDE en souligne les points de contact et affirme que « la physiologie du parabasal est comparable à celle du plastidome de certains Phytoflagellés ». Il suffirait d'admettre qu'une même cellule peut renfermer plusieurs sortes de plastes, ce qui *a priori*, n'a rien d'improbable, pour que la difficulté signalée plus haut soit aplanie (1).

Le point de vue morphologique ne s'oppose donc pas à un rapprochement, ni même à l'établissement d'une homologie, entre le plastidome et l'appareil golgien et nous pouvons conclure, finalement, au moins à titre provisoire, que les dictyosomes (éléments fondamentaux de l'appareil de Golgi des cellules animales) sont très voisins et sont peut-être assimilables aux plastes végétaux dont les rapprochent leur double constitution et leur nature lipoprotéidique, leur multiplication par division, leur activité dans l'élaboration de certaines substances (2). Comme le plastidome, l'appareil de Golgi est assez polymorphe. Le métabolisme très différent des cellules animales et des cellules végétales pourrait expliquer d'ailleurs, dans une certaine mesure, l'absence de rapports très stricts entre les deux formations. Il reste enfin la possibilité incontestable que certains systèmes golgiens des cellules animales puissent représenter un vacuome.

## V. — VUE D'ENSEMBLE ET COMPARAISON ENTRE LES CELLULES ANIMALES ET VÉGÉTALES

Nous voudrions, en terminant, signaler l'intérêt de cet appareil de Golgi dans une comparaison à établir entre la cellule animale et la cellule végétale. Bien que bâties sur le même plan ces deux types de cellules n'ont en commun que les grands traits de l'organisation et elles diffèrent précisément par les appareils liés le plus directement au métabolisme : appareil de Golgi, plastidome, vacuome. Le plastidome de la cellule végétale est engagé dans la photosynthèse, caractéristique des Végétaux verts, et dans l'élaboration des produits de cette photosynthèse (amidon). Vis-à-vis de cet appareil, dans la série animale, nous trouvons l'appareil de Golgi, lui aussi impliqué dans

(1) On doit signaler, par exemple, que CZURDA (1928) a montré l'existence de deux sortes de plastes chez les Caulerpes.

(2) On doit noter comme un caractère différentiel, dont la valeur est difficile à apprécier, que les plastes végétaux se voient facilement sur le vivant, tandis que les dictyosomes ne sont généralement pas visibles. Cependant il faut souligner que les plastes non élaborateurs (leucoplastes) sont souvent très peu apparents dans la cellule végétale.



certaines synthèses et doué d'un pouvoir élaborateur : chez certains Protistes il peut être représenté par le parabasal, forme primitive, qui fait figure d'une sorte de plaste ; chez d'autres il peut coexister, sous l'état de dictyosomes, avec de véritables plastes chlorophylliens et cette dualité nous paraît en harmonie avec la double nature végétale et animale de ces Protistes (Eugléniens, certaines Volvocales). Tenant compte que ces deux appareils sont déjà distincts chez des Etres inférieurs, faut-il conclure à une origine indépendante de ces deux formations, ou bien devons-nous leur attribuer une origine commune ? ce sont là des problèmes peut-être insolubles. Que dirons-nous également des Champignons qui sont dépourvus à la fois de plastidome et d'appareil de Golgi, ce qui leur donne une position singulière parmi les Organismes ? Leur origine aux dépens des Protistes pose sans conteste, un problème bien intéressant (1).

L'étude enfin de l'appareil de Golgi a permis de séparer nettement ce système du vacuome ; si des confusions ont pu en effet se produire, dans certains travaux, entre vacuome et système golgien, il n'est pas douteux qu'il faut écarter l'idée radicale, suivant PARAT, d'une assimilation entre les deux formations. Il ne s'ensuit nullement d'ailleurs, selon nous, que le vacuome puisse faire défaut à la cellule animale : bien au contraire l'emploi du rouge neutre et des colorations vitales ont montré partout, chez les Protistes, des vacuoles ou des grains vacuolaires (*neutral red granules* des auteurs) ; dans les cellules animales les plus diverses, les auteurs ont montré de même des grains colorables vitalement et qu'on doit incontestablement rattacher au vacuome. Il ne s'agit pas là, semble-t-il le plus souvent, de vacuoles artificielles, comme on l'a cru longtemps et V. MÖLLENDORF (1935) a montré l'importance des grains et des vacuoles préformées pour expliquer l'origine et la formation des granulations du crinome. Ce soi-disant appareil semble donc aujourd'hui ne représenter qu'un des aspects multiformes du vacuome et le résultat de certaines transformations chimiques survenues en son sein à la suite d'une coloration vitale. Nous sommes donc probablement en droit de considérer que la cellule animale renferme, comme certaines cellules végétales, des granulations colorables par le rouge neutre et qui ont la propriété caractéristique de se gonfler par l'eau et de se liquéfier dans certaines conditions pour donner des vacuoles. Cependant, dans la cellule animale, ces granulations se transforment rarement en vésicules aqueuses, et leurs propriétés d'imbibition ne se manifestent le plus souvent que dans des circonstances pathologiques. Les données acquises aujourd'hui sont-elles cependant suffisantes pour dire que la cellule animale possède, elle aussi, un vacuome ? Nous ne saurions l'affirmer ; néanmoins nous ne voyons que des avantages à introduire le terme de vacuome en cytologie animale.

Nous croyons finalement qu'il n'est pas vain comme l'ont fait DUBOSCO et les Protistologues, de rechercher, dans l'évolution des constituants cellulaires, des jalons de nature à nous guider dans l'étude de la filiation des Etres.

(1) Signalons que, d'après une note toute récente de M<sup>me</sup> R. HEIM (1946), le chondriome des Champignons pourrait avoir un rôle élaborateur dans certains cas.



## BIBLIOGRAPHIE

- ALEXEIEFF, R. — Mitochondries et appareil de Golgi chez les Protistes. Arch. f. Protistenk., 1928, **60**, 268.
- ALEXENKO, B. — Nervenzellen der Rückenmarkganglien des Hühnchens. Zeitschr. f. Zellf. u. mikr. Anat., 1930, **11**, 658.
- AVEL, M. — Appareil de Golgi et vacuome. Bull. Hist. appl., 1925, **2**, 262.  
 — Vacuome et appareil de Golgi chez les Vertébrés. C. R. Ac. Sc., 1925, **180**, 959.  
 — Quelques méthodes d'imprégnation osmique de l'appareil de Golgi. C. R. Soc. Biol., 1925, **92**, 1500.
- BAKER, J. R. — The structure and chemical composition of the Golgi element. Quart. J. Microsc. Sc., 1944, **85**, 1-71.
- BEAMS, H. W. et KING, R. L. — The effect of ultracentrifuging on the cells of the root tip of the bean. Proc. Roy. Soc. B., 1935, **118**, 264.
- BOWEN, R. H. — On the idiosome, Golgi apparatus and acrosome. Anat. Rec., 1922, **24**, 159 et 1924, **28** 1.  
 — Chondriosomes and Golgi apparatus in plant cells. Science, 1926.  
 — The golgi apparatus its structure and functional significance. Anat. Rec., 1926, **32**, 151.  
 — Golgi apparatus and vacuome. Anat. Rec., 1928, **35**, 309.  
 — The cytology of glandular secretion. The Quart. Rev. of Biol., 1929, **4**, 484-519.
- BROWNE, K. M. R. — The Golgi apparatus and other cytoplasmic bodies in *Spirostomum ambiguum*. Journ. Roy. Micr. Soc., 1938, **58**, 188.
- CAJAL, S. R. — Algunas variaciones fisiologicas y patologicas del aparato reticular de Golgi. Trab. del lab. de invest. Biol. de la Univ. de Madrid., 1915, **12**, 127.
- CHADEFAUD, M. — L'appareil de Golgi des Végétaux. Rev. Scientif., 1940, p. 178.  
 — Les dictyosomes des *Microsporae* et des *Ædogonium*. Bull. Soc. Bot. Fr., 1943, **90**, 72.
- CHATTON, E. et GRASSÉ, P. P. — Le chondriome, le vacuome, les vésicules osmiophiles, le parabasal, les trichocystes, et les cnidocystes du Dinoflagellé, *Polykrikos Schwartzi* Bütschli. C. R. Soc. Biol., 1929, **100**, 281.
- CUNHA, G. da. — Observations cytologiques sur la germination des graines ; vacuome et appareil de Golgi. C. R. Soc. Biol., 1928, **98**, 1594-1596.  
 — La méthode des imprégnations argentiques dans l'étude des graines pendant la germination. C. R. Soc. Biol., 1928, **98**, 1017-1019.  
 — L'évolution du vacuome pendant le développement et la maturation de la graine de blé, d'après l'étude de préparation de l'imprégnation argentique. C. R. Soc. Biol., 1932, **109**, 509.
- DANGEARD, P. — Recherches de biologie cellulaire. Le Botaniste, 1923, **15**.
- DANGEARD, P. A. — Note sur la formation de granules chromatiques dans le cytoplasme de quelques algues sous l'influence des colorants vitaux. Le Botaniste, 1932, **24**, 157.



- DEHORNE, A. — Chondriocotes et dictyosomes dans une catégorie de cellules à mucus. C. R. Soc. Biol., 1937, **125**, 595.
- Formes sécrétantes du chondriome modifié. C. R. Soc. Biol., 1938, **128**, 964.
- DORNESCO, G. Th. et BUSNITZA, Th. — Sur la nature de l'appareil de Golgi des cellules nerveuses des ganglions spinaux de la Grenouille. Arch. d'Anat. microsc., 1935, **31**, 417.
- DREW, A. H. — Preliminary test on the Holmgren and the Golgi apparatus in Plants. Journ. of the Roy. micr. Soc., 1920, **1**, 295-297.
- DUBOSCO, O. et GRASSÉ, P. — L'appareil parabaasal des Flagellés avec remarques sur les trophosponges, l'appareil de Golgi et le vacuome. Arch. Zool. expér. et génér., 1933, **73**, 381.
- FAURÉ-FRÉMIET, E. — Sur la valeur des indications microchimiques fournies par quelques colorants vitaux. Anat. Anz., 1910, **40** 378.
- FILHOL, J. — Recherches sur la nature des lépidosomes et les phénomènes cytologiques de la sécrétion chez les Gastéropodes pulmonés. Arch. d'Anat. microsc., 1938, **34**, 155.
- GATENBY, J. B. — The cytoplasmic inclusions of germ cells. I. *Lepidoptera*. Quart. J. Micr. Sc., 1917, **62**, 407-463.
- Golgi bodies in plant cells. Nature, 1928.
- Postnuclear acrosome-seat granules and, « vacuome » in *Desmognathus fusca* spermatogenesis. Journ. Morph. a. Physiol., 1931, **51**, 597.
- GATENBY, J. B., SINGH, B. N. et BROWNE, K. M. R. — Further note on the association between Golgi apparatus material and the vacuole system in *Euglena* and *Copromonas*. La Cellule, 1938, **47**, 227-237.
- GATENBY, J. B. et SINGH, B. N. — The Golgi apparatus of *Copromonas subtilis* and *Euglena*. The Quart. Journ. of micr. Sc., 1939, **80** 567.
- GOLGI, C. — Sur la structure des cellules nerveuses. Arch. ital. de Biol., 1899, **30**, 60.
- GRASSÉ, P. P. — Vacuome et appareil de Golgi des Euglènes. C. R. Ac. Sc., 1925, **181**, 482.
- GRASSÉ, P. P. et HOLLANDE, A. — Vacuoles pulsatiles et appareil de Golgi dans l'évolution de la cellule. Arch. Zool. exp. et gén., 1941, **82**, 301.
- GUILLIERMOND, A. — Recherches sur l'appareil de Golgi et ses relations avec le vacuome. Arch. Anat. micr., 1928, **23**, 1.
- Quelques remarques sur l'appareil de Golgi. Arch. Anat. microsc., 1929, **25**, 493.
- Nouvelles recherches sur la nature et la signification des formations dites de Golgi. Rev. Cyt. et de Cytoph. Végét., 1935, **1**, 197.
- GUILLIERMOND, A. et MANGENOT, G. — Sur la signification de l'appareil de Golgi. C. R. Ac. Sc., 1922, **174**, 692.
- Sur la signification des canalicules de Holmgren. C. R. Ac. Sc., 1922, **174**, 485.
- HALL, R. P. — Vacuome and Golgi apparatus in the Ciliate *Stylonichia*. Zeitschr. f. Zellforsch. u. mikr. Anat., 1931, **13**, 770.
- Cytoplasmic inclusions of *Menoidium* and *Euglena* with special reference to the vacuome and Golgi apparatus of Euglenoid flagellates. Ann. Protist., 1931, **3**, 57.
- HIBBARD, H. — Current status of our Knowledge of the Golgi apparatus in the animal cell. Quart. Rev. Biol., 1945, **20**, 1-19.



- HIRSCH, G. C. — Form und Stoffwechsel der Golgikörper. Protopl. Monogr., Berlin, 1939, 394 p.
- Der formwechsel der Golgi-Körper. *Protoplasma*, 1941, **35**, 274.
- HIRSCHLER, J. — Ueber die Plasmakomponenten der weiblichen Geschlechtszellen. Arch. f. mikr. Anat., 1916, **89**, 1-58.
- Ueber den Golgischen Apparat embryonaler Zellen. Arch. f. mikr. Anat., 1918, **91**, 140.
- HIRSCHLER, J. et MONNÉ, L. — Les granules colorables sur le vivant dans les cellules sexuelles mâles. C. R. Soc. Biol., 1933, **112**, 1154.
- HOLLANDE, A. — Les dictyosomes des Eugléniens. C. R. Soc. Biol., 1938, **127**, 517.
- L'appareil parabasal des Cryptomonadines. C. R. Ac. Sc., 1938, **206**, 370.
- HOLMGREN, E. — Ueber die « Saftkanälchen » der Leberzellen und der Epithelzellen der Nebenniere. Anat. Anz., 1903, **22**, 9-14.
- HOVASSE, M. — Constituants cytoplasmiques et en particulier appareil de Golgi chez quelques Volvocinées. C. R. Soc. Biol., 1936, **123**, 253.
- Quelques données cytologiques nouvelles sur *Eudorina illinoisensis*. Bull. Sc. Fr. et Belg., 1937, **71**, 220.
- Une Chlamydomonadinée possédant un appareil parabasal multiple. Bull. Soc. Zool. de Fr., 1943, **68**, 70-74.
- Ito, T. — Ueber den Golgi-apparat und die mitochondrien der spermatogonien sowie spermatocyten des Menschen. *Cytologia*, 1941, **11**, 436-451.
- JACOBS, W. — Der golgische Binnenapparat. Ergebnisse und Probleme. Ergebn. d. Biol., 1927, **2**, 357.
- JACQUIERT, C. — Recherches sur l'oogénèse des araignées et les corps vitellins de Balbiani. Thèse, Paris, 1936, 1-157.
- JARVI, O. — Ueber die Restitution des Sekretstoffes in der grossen Unterzungendrüse der Katze — Zeitschr. f. Zellf. u. mikr. Anat., 1939-1940, **30**, 98.
- Ueber die sogenannten « lipochondrien » von Ries in der Pankreaszelle und ihre Beziehung zu den pigmenter. Ibid., 1940-1941, **31**, 1-42.
- JONES, R. — Ultracentrifuged cells of *Elodea* and *Triticum*. La Cellule, 1938, **47**, 61.
- KEDROWSKI, B. — Ueber die natur des Vakuoms. Zeitschr. f. Zellf. u. mikr. Anat., 1932, **15**, 731.
- Ueber die Eigentümlichkeiten im Kolloiden Bau der Embryonalzellen. Ibid., 1940-1941, **31**, 435.
- KIRKMAN, H. et SEVRINGHAUS, A. — A review of the Golgi apparatus. Anat. Rec., 1938, **70**, 413-431, 357-573 ; **71**, 79-103.
- KIYOHARA, K. — Ueber « osmiophile Plättchen » Bowens in pflanzlichen Zellen. *Cytologia*, 1930, **1**, 328-334.
- KÜSTER, E. — Die Pflanzenzelle, 1935.
- LUDFORD, R. J. — Behaviour of the Golgi bodies during cell-division. Quart. Journ. micr. S., 1922, **66**, 151
- LUELMO — Algunas observaciones sobre el aparato de Golgi en la plantula del Garbanzo. Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat., Madrid, 1923, **23**.
- MONNÉ, L. — Vitalfärbung des Golgi-apparates und der ergastoplasmatischen Strukturen in einigen Gastropodenzellen. *Protoplasma*, 1938, **30**, 460.



- NAHM, LAURA, J. — The problem of Golgi material in plant cells. *The Bot. Rev.*, 1940, **6**, n° 2, 49.
- NASSONOV, D. — Golgische Binnennetze und Sekretion in einigen Amphibien-drüsen. *Arch. mikr. Anat.*, 1923, **97**, 136.
- Das Golgische Binnennetz und seine Beziehungen zu der Sekretion. *Ibid.*, 1924, **100**, 433.
- NOUVEL, H. — Recherches sur la cytologie, la physiologie et la biologie des Dicyémides. Thèse, Paris, 1933.
- PARAT, M. — Contribution à l'étude morphologique et physiologique du cytoplasme. *Arch. Anat. microsc.*, 1928, **24**, 73.
- PARAT, M. et PAINLEVÉ, J. — Sur l'exacte concordance des caractères du vacuome et de l'appareil de Golgi. *C. R. Ac. Sc.*, 1925, **180**, 1134.
- Rôle du vacuome (appareil de Golgi) et du chondriome dans la formation des grains de sécrétion. *C. R. Soc. Biol.*, 1925, **92**, 65.
- PARAT, Marg. et M. — Essai d'analyse histochimique et morphologique de la zone de Golgi. *Arch. d'Anat. microsc.*, 1930, **26**, 447-472.
- PATTEN, R. M., SCOTT, R. et GATENBY, B. — The cytoplasmic inclusions of certain plant cells. *Quart. Journ. microsc. Sc.*, 1928, **72**, 387.
- PERRONCITO, A. — Mitochondri, cromidi e apparato reticolare interno nelle cellule spermatiche. *Atti d. Accad. d. Lincei S. V.*, 1910, **8**, 225.
- POISSON, R. — Spermatogénèse chez les Hémiptères aquatiques. *Arch. Zool. exp. et gén.*, 1935-1937, **78**, 133.
- POLLISTER, A. W. — The structure of the Golgi apparatus in the tissues of *Amphibia*. *The Quart. Journ. of mic. Sc.*, 1940, **81**, 235-273.
- RAM SARAN D. — The cytoplasmic inclusions in the oogenesis of *Rhipicephalus sanguineus* (Latreille). *Zeitschr. f. Zellf. u. mikr. Anat.*, 1939-1940, **30**, 36.
- RENAUT, J. — Les cellules connectives rhagiocrines. *Arch. Anat. microsc.*, 1907, **9**, 495.
- SANCHEZ Y SANCHEZ. — Contribucion al estudio del aparato reticular de Golgi de la celulas vegetales. *Bol. de R. Soc. Esp. d'Hist. Nat.*, Madrid, 1922, **22**.
- SCOTT, F. M. — The occurrence of the Golgi apparatus in the seedling of *Vicia Faba*. *Amer. Journ. of Bot.*, 1929, **16**, 598.
- SINGH, B. M. et BOYLE, W. — The vitellogenesis of *Gasterosteus aculeatus* investigated by the ultra-centrifuge. *The Quart. Journ. of mic. Sc.*, 1940, **81**, 81.
- SUBRAMANIAM, M. A. — Studies on the structure of the golgi-apparatus. IV. Endostyle of *Branchiostoma indicum*. *The Quart. Journ. of mic. Sc.*, 1940, **81**, 429.
- SUBRAMANIAM, M. K. et R. GOPALA AIYAR. — Mode of evolution of the network like Golgi-apparatus of vertebrate somatic cells from discrete Golgi bodies of intervertebrates. *La Cellule*, 1936, **45**, 61.
- TARAO, S. — Eine neue Methode zur Darstellung des Golgi Apparatus. *Jap. Journ. Med. Sc. Anat.*, 1940, **8**.
- TILL, N. — Die adsorption von Metallen an Golgi-Körper. *Protoplasma*, 1941, **35**, 274.
- TIRELLI, M. — Struttura dell'apparato di Golgi, suoi rapporti col lacunoma sua funzione. *Atti R. Accad. d'Ital., R. C. Cl. Sc. fis. mat. e nat.*, 1941, **21**, 658.



- TUZET, O. — Spermatogénèse des Prosobranches. Arch. de Zool. exp. et gén., 1930, **70**, 95.
- VILLENEUVE-BRACHON, M<sup>me</sup>. — Recherches sur les Ciliés hétérotriches. Arch. Zool. exp. et gén., 1940, **82**, 1-180.
- VOÏNOV, D. N. — Eléments sexuels de *Gryllotalpa*. Arch. Zool. Exp., 1925, **63**, 437.
- Deux constituants cellulaires : l'appareil de Golgi et les dictyosomes. C. R. Soc. Biol., 1928, **99**, 1353.
  - Structures ergastoblastiques. Dictyosomes (ergastoblastes), parasomes, corps vitellins de Balbiani, interprétation de l'appareil réticulaire interne de Golgi. Arch. de Zool. exp. et génér., 1934, **76**, 399-491.
- WEIER, T. E. — The structure of the Bryophyte plastid with reference to the Golgi zone. Amer. Journ. of Bot., 1932, **19**, 659.
- A comparison of the plastid with the Golgi zone. Bioł. Bull., 1932, **62**, 126-139.
  - A critique of the vacuome hypothesis. *Protoplasma*, 1933, **19**, 589.
- WILSON, E. B. — Distribution of spermforming material in Scorpions. Journ. Morph. a. Physiol., 1931, **52**, 429.
-



## CHAPITRE XIV

# Les produits du métabolisme et le paraplasme.

---

### Définitions. Généralités.

On range sous le nom de produits du métabolisme, ou de paraplasme, toutes sortes de matériaux, très divers au point de vue de la composition chimique, mais qui ont entre eux la propriété commune d'être déposés dans le cytoplasme au cours du fonctionnement cellulaire, soit momentanément, soit d'une façon plus ou moins durable : ce sont, au point de vue de leurs relations avec la vie cellulaire, soit des *substances de réserve*, déposées dans le cytoplasme pour une utilisation ultérieure, soit des *excreta*, dont la formation est liée aux phénomènes de désassimilation et qui peuvent être ensuite rejetés au dehors, soit des *grains de sécrétion* accumulés en vue d'un rôle physiologique, comme dans les tissus glandulaires. Beaucoup de ces produits, d'ailleurs, sont élaborés en relation directe avec des appareils cellulaires connus, tels le plastidome ou le vacuome (amidon, pigments, aleurone, etc.); mais nous les connaissons déjà, de telle sorte que, dans ce chapitre, nous pouvons nous limiter à l'étude des seules substances élaborées au sein même du cytoplasme et sans intermédiaires visibles.

Il n'existe pas toujours une limite nette, disons-le tout de suite, entre les produits du métabolisme ainsi compris et les appareils cellulaires tels que chondriome, vacuome, appareil de Golgi, etc. En particulier la notion de vacuome, si utile et si conforme aux faits, en cytologie végétale, ne paraît pas jusqu'ici s'imposer dans la cellule animale, de sorte qu'un zoologiste pourra être tenté de classer les diverses sortes de vacuoles parmi les produits du métabolisme. De même certains cytologistes ont pu considérer les mitochondries et les corps de Golgi comme de simples enclaves du cytoplasme de nature lipopotéidique et ils ont rangé ces formations, en conséquence, soit dans le paraplasme, soit dans le métaplasme.

Toute cellule, par cela même qu'elle vit, renferme des inclusions variées et chaque catégorie cellulaire se distingue, assez souvent, par la nature de ces inclusions (gouttelettes de corps gras, sphérules vitellines, cristalloïdes protéiques, pigments, corps fuchsinophiles, etc.). Si chaque type de cellule possède ainsi, fréquemment son caractère chimique particulier, celui-ci est encore mieux marqué lorsqu'on passe d'un Organisme à un autre ou d'une



division systématique à une autre. La manière dont les produits du métabolisme varient, dans des groupes assez voisins par ailleurs, met en évidence cette spécificité chimique dont il faut tenir le plus grand compte dans l'établissement d'une classification rationnelle.

Nous étudierons successivement les produits du métabolisme tout d'abord et plus spécialement dans la cellule des Métaphytes et des Métazoaires (microsomes, gouttelettes lipoidiques et lipidiques, cristalloïdes protéiques, etc.), puis dans celle des Organismes inférieurs (Algues, Champignons, Protistes), où nous trouverons des substances paraplasmiques souvent particulières.

## I. — LES MICROSOMES DE LA CELLULE VÉGÉTALE

Le cytoplasme, surtout chez les Plantes Supérieures, contient presque toujours des granules très petits qui, malgré leur taille minuscule sont cependant très visibles, grâce à leur forte réfringence qui les fait apparaître très distincts et brillants parmi les autres éléments cellulaires de grandeur comparable : ce sont les *microsomes*, suivant le terme usité par de nombreux cytologistes. Nous rencontrons cependant dans l'emploi de ce terme et aussi dans la définition des éléments granuleux réfringents, auxquels nous venons de faire allusion, certaines difficultés. Il est certain tout d'abord que le terme de *microsome*, créé par HANSTEIN en 1880, a servi à désigner pêle-mêle toutes sortes d'éléments très petits et granuleux du cytoplasme. Comme le fait remarquer WILSON (1928), qui a donné un excellent aperçu historique des microsomes, on a tout d'abord appliqué ce terme aux éléments constituant la partie granuleuse du cytoplasme, s'opposant à la partie hyaline de ce même cytoplasme (hyaloplasme). Plus tard les auteurs ont désigné par microsomes tous les éléments à la limite de la visibilité et qu'ils ne pouvaient pas rattacher à une formation connue (1). A la suite de la découverte des mitochondries et de leur caractérisation, le terme de microsomes, qui jusque-là avait eu un sens très large en même temps que très vague, a vu son emploi se réduire à la désignation de ces fines particules brillantes circulant activement dans la cellule vivante. Tel est du moins l'avis de nombreux cytologistes ; c'est pourquoi nous pensons qu'il est encore possible de conserver ce terme de microsomes, malgré son usage mal défini dans le passé, en le restreignant aujourd'hui à ces minuscules gouttelettes brillantes si actives dans la cyclose de la plupart des cellules végétales.

Les microsomes, ainsi entendus, ne sont pourtant pas des éléments dont l'ensemble puisse être comparé au chondriome ou au plastidome, et le terme de *sphérome*, employé par P. A. DANGEARD (1919) a l'inconvénient, selon nous, de suggérer un rapprochement avec des formations d'une nature, semble-t-il, bien différente. Peut-être, lorsque les microsomes seront mieux

(1) Pour l'emploi du mot *microsome*, voir encore p. 45.



connus, pourra-t-on les rapprocher des mitochondries, mais, pour l'instant, il semble encore prématuré de le faire.

En raison de leurs caractères histochimiques, les microsomes ont été assimilés à de simples gouttelettes d'huile par GUILLIERMOND (1921) qui les désigne sous le nom de *gouttelettes lipoidiques*. Les microsomes en effet ont toute l'apparence de pareilles gouttelettes : réfringence accusée, forme régulièrement sphérique et ils donnent également les réactions des corps gras (réduction de l'acide osmique, coloration par le rouge Soudan, le bleu d'indophénol, etc.), dissolution par les solvants des graisses. Il pourrait s'agir le plus souvent de graisses neutres et parfois d'essences. Leur signification, d'après GUILLIERMOND, serait assez diverse : tantôt il s'agirait de réserves lipidiques, tantôt, et plus souvent encore, il s'agirait d'éléments nés dans le cytoplasme par une sorte de démasquage (ou lipophanérose) d'un excès de lipoides normalement associés aux protéides dans la substance vivante.

La taille des microsomes varie suivant les types cellulaires : bien qu'en général minuscules, on en connaît dont les dimensions pourraient autoriser un rapprochement avec les *plaquettes osmiophiles* de BOWEN (voir p. 476).

Nous manquons en réalité encore de données pour apprécier le rôle et la véritable nature des microsomes. S'il s'agissait de simples gouttelettes de corps gras, on devrait assister à leur disparition dans une cellule en inanition, or il ne semble pas que ce soit le cas. D'autre part il n'est pas absolument prouvé que les microsomes soient à l'origine des globules d'huile ou de matière grasse qui s'accumulent dans les graines ou dans les tissus oléagineux. Bien que les microsomes soient assez souvent de tailles inégales, il n'est pas facile d'observer des termes de passage entre ces fines granulations cytoplasmiques et les globules gras des tissus de réserve.

La circulation souvent très active des microsomes le long des travées cytoplasmiques semble encore établir une différence entre ces éléments et des globules gras du type banal. La rapidité de circulation des microsomes, comparée à celle des autres inclusions cytoplasmiques, n'est pas due uniquement à leur petite taille, car les mitochondries granuleuses sont du même ordre de grandeur que les microsomes, et pourtant leurs déplacements sont plus lents. Il semble donc que les microsomes appartiennent, en réalité, à une couche cytoplasmique différente, plus fluide et plus mobile que le reste ; cependant cette manière de voir s'applique difficilement aux travées et aux fins filaments intravacuolaires dont l'épaisseur parfois est inférieure au diamètre des microsomes eux-mêmes. P. A. DANGEARD a signalé que, parfois, des microsomes pouvaient circuler en sens inverse sur les plus minces trabécules cytoplasmiques. Nous avons montré ailleurs comment se comportaient les microsomes dans des expériences sur l'arrêt de la cyclose réversible (voir p. 34).

Une certaine difficulté dans l'étude des microsomes provient de ce que, sans doute, il ne s'agit pas toujours d'éléments de même nature. La distinction avec les mitochondries est généralement facile dans la cellule vivante par suite de la faible réfringence et du peu de visibilité des chondriosomes



s'opposant à l'aspect brillant des microsomes. Cette distinction est non moins nette dans les observations sur fond noir dans lesquelles on reconnaît les microsomes à leur éclat et à leurs déplacements le long des travées invisibles du cytoplasma. Cependant nous citerons certaines cellules, comme celles des poils staminaux de *Tradescantia*, où les seuls éléments granuleux visibles *in vivo* dans le cytoplasme ont des caractères en quelque sorte intermédiaires entre ceux des microsomes et ceux des mitochondries. Enfin, comme nous l'avons vu précédemment (p. 45) à propos de la constitution du cytoplasme, il existe, dans certaines cellules, de très petites granulations différant à la fois des mitochondries et des microsomes. Le terme de *granula* leur a été appliqué. Ils sont particulièrement abondants et d'une observation relativement facile dans certains *Spirogyra* (P. DANGEARD, 1924) et aussi dans certaines Diatomées (P. DANGEARD, 1930). MANGENOT (1929), qui a bien vu ces éléments dans les *Spirogyra*, les a interprétés comme des mitochondries granuleuses, idée reprise récemment par CHADEFAUD (1945) ; cependant on peut remarquer qu'ils ne sont pas fixés ni colorés par les méthodes mitochondriales. Leur forme régulièrement sphérique semble due à leur taille minuscule qui les place à la limite de la visibilité microscopique ; or l'on sait que, pour une taille suffisamment petite, n'importe quel grain apparaîtra sous la forme sphérique.

## II. — LES ENCLAVES DE CORPS GRAS

Les corps gras, sous forme de gouttelettes d'huile, sont très abondants parfois dans les cellules animales (cellules adipeuses) et ils sont aussi assez fréquents dans la cellule végétale ; cependant leur abondance est très variable et c'est seulement dans les organes de réserve qu'ils s'accumulent en quantité notable dans les Végétaux Supérieurs. Au contraire certains Organismes inférieurs, Algues ou Champignons, se signalent par l'importance que jouent les lipides dans leur métabolisme. Il semble qu'il y ait un certain balancement entre les corps gras d'une part et l'amidon ou les glucides d'autre part, de sorte que l'abondance des uns semble exclure la présence des autres et inversement : ainsi les graines riches en huile, comme celles du Ricin, sont dépourvues d'amidon et les Algues qui produisent de l'huile dans leur cytoplasme, comme les *Vaucheria*, ne forment pas par contre d'amidon. On ne saurait d'ailleurs généraliser et il y a de nombreuses exceptions.

Au point de vue cytologique l'huile paraît presque toujours formée directement à l'intérieur du cytoplasme sous forme de gouttelettes qui grossissent peu à peu et finissent par s'accumuler en très grand nombre parfois dans les tissus de réserve. Les mitochondries et les plastes eux-mêmes, en général, ne prennent aucune part à cette élaboration. C'est bien à tort, semble-t-il, que dans les cellules animales la production des corps gras a pu, à un moment donné, être attribuée à l'activité des chondriosomes. Rien de



tel n'a été signalé dans la cellule végétale ; cependant il n'est pas rare d'observer des gouttelettes de lipides à la surface des plastes (*plastés oléifères*), ou bien encore les corps gras se montrent associés à des amas ayant une disposition particulière, désignés sous le nom d'*élaïoplastes* ou d'*oléocorps* (fig. 218). Ces formations, encore un peu énigmatiques, étudiées autrefois par PFEFFER (1874) chez les Hépatiques, par WAKKER (1888) chez diverses Phanérogames, en particulier dans les jeunes feuilles de *Vanilla planifolia*, ne sont pas de véritables plastes, d'après les auteurs qui les ont étudiés plus récem-

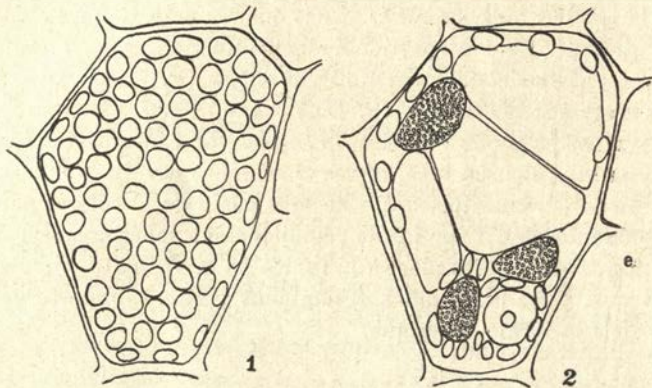


FIG. 218. — Les oléocorps (ergastome) dans les cellules d'une Hépatique, le *Chiloscyphus polyanthus* (D'après GAVAUDAN).

ment (GUILLIERMOND, GAVAUDAN, etc.). D'après GUILLIERMOND les élaïoplastes résulteraient de l'agglomération de petites gouttelettes d'huile qui s'amasseraient en fusionnant plus ou moins entre elles. DOMBRAY qui a fait une étude spéciale des corps oléiformes chez les Hépatiques ne leur attribue ni stroma protéique, ni membrane : ils seraient constitués par un mélange d'essences et de tannoïdes. C'est surtout dans les Monocotylédones que des élaïoplastes ont été décrits et en particulier dans les familles des Orchidacées, des Liliacées, des Amaryllidacées et des Iridacées, comme l'ont indiqué ZIMMERMANN (1893) et POLITIS (1914). Il semble d'ailleurs qu'il faille distinguer, dans les Monocotylédones, de véritables plastes oléifères comme ceux des Iris, étudiés récemment par FAULL (1935), et les élaïoplastes du type des cellules de Vanille, où ils coexistent avec des chloroplastes et où ils représentent des amas un peu particulier de gouttelettes lipidiques.

### III. — LES ENCLAVES PROTÉIDIQUES

Les produits du métabolisme formés directement dans le cytoplasme chez les Plantes Supérieures sont encore représentés, dans certains cas particuliers, par des gouttelettes d'essences ou d'huiles essentielles, destinées à être évacuées dans des canaux ou dans des espaces sécréteurs de la plante ; nous



mentionnerons également des matériaux protéïdiques, d'aspect cristallin, que l'on rencontre dans certaines cellules et que l'on désigne sous le nom de *cristalloïdes protéïques* : des inclusions de ce type ont été décrites chez diverses Monocotylédones, dans une Cactacée du genre *Epiphyllum* (MOLISCH, 1885, KÜSTER, 1934), où elles sont biréfringentes, et dans le genre *Drosera* où elles présentent la forme de fuseaux très allongés situés dans le cytoplasme des cellules épidermiques. Des cristalloïdes protéïques ont été observés également dans le cytoplasme des cellules animales (POISSON, 1933-39) ; leur origine pourrait être intranucléaire.

L'ergastoplasme, formé par une accumulation de substance basophiles, et qui s'observe surtout dans les cellules à métabolisme azoté actif (glandes, oocytes, etc.) semble constitué, d'après des recherches récentes, par des nucléoprotéïdes. L'abondance des acides ribonucléïques dans ces formations serait en relation avec la synthèse des protéïnes (J. BRACHET).

Dans les œufs de nombreux animaux les réserves protéïdiques, connues sous le nom de *vitellus*, ont une origine très controversée. Certains les ont rapportées au vacuome, d'autres à l'appareil de Golgi, d'autres encore les font dériver du chondriome. Beaucoup y voient même des *extrusions nucléolaires*.

Si la vitellogénèse dans les oocytes a été expliquée d'autant de manières opposées, c'est que sans doute les éléments vitellins sont eux-mêmes très divers et qu'il est très difficile de préciser l'origine de ces corps aux dépens des constituants cellulaires fondamentaux. Le véritable vitellus est de nature protéïque et il est caractérisé, en outre, par le caractère particulier que prennent au point de vue morphologique et physico-chimique ces substances protéïques : elles se présentent en effet, on le sait, sous la forme de sphérules, de tablettes, de plaquettes ou de disques ayant une apparence cristalloïde le plus souvent parfaitement nette, et aussi une réfringence spéciale. Ce vitellus, ainsi défini, peut à un moment donné de son évolution ne pas rester exclusivement protéïque et annexer à son substratum des substances grasses (PARAT, 1928 p. 285). Ce vitellus naît au sein des vacuoles, d'après PARAT, mais comme cet auteur assimile le vacuome aux dictyosomes de l'appareil de Golgi, on ne sera pas étonné que l'origine golgienne du vitellus ait de nombreux partisans. D'après GATENBY et son école il faudrait distinguer entre plusieurs sortes de vitellus : celui d'origine mitochondriale ou « M-Yolk », celui d'origine golgienne ou « G-Yolk » et celui d'origine nucléolaire ou « N-Yolk » ; enfin certains vitellus pourraient se former directement au sein du cytoplasme « C-Yolk ».

#### IV. — LES INCLUSIONS SPÉCIALES DU CYTOPLASME CHEZ LES THALLOPHYTES

Parmi les inclusions diverses du cytoplasme propres aux Organismes inférieurs nous citerons l'amidon spécial des Floridées, le *jucosane* des Algues



brunes, le glycogène des Champignons, des Cyanophycées et des Rhodophycées d'eau douce, la *leucosine* des Chrysophycées et des Hétérokontées, le paramylon des Eugléniens, la *cyanophycine* des Algues bleues. Chez beaucoup de Protistes, d'Algues ou de Champignons, il existe aussi des lipides sous forme de gouttelettes brillantes et parfois colorées par des pigments du type des *lipochromes*. Chez les *Vaucheria*, par exemple, où le métabolisme comporte une élaboration active de corps gras, ceux-ci s'accumulent en grande abondance dans les filaments qui se préparent à la reproduction ; puis, les gouttelettes ainsi formées s'emmagasinent dans les organes reproducteurs, principalement dans les oogones. Aucune relation ne semble exister le plus souvent entre cette production de corps gras et le plastidome ; cependant, chez certaines espèces, les globules d'huile peuvent régulièrement s'observer adhérents aux chloroplastes, ou même aux noyaux, de sorte que le rôle élaborateur des plastes ne doit peut-être pas être absolument exclu.

#### a) L'amidon des Floridées et le glycogène.

L'amidon floridéen est très répandu chez les Algues rouges où il remplace l'amidon ordinaire qui fait défaut dans ce groupe ; cette substance se présente à l'intérieur des cellules sous des aspects très variés de grains, de disques plus ou moins contournés, de plaquettes à bords repliés, de calottes (fig. 219). Ces éléments, très divers morphologiquement, donnent d'autre part des colorations très variées avec les solutions iodées : les colorations prises, généralement d'un brun plus ou moins foncé, s'échelonnent entre le bleu et le rouge acajou. L'amidon floridéen diffère encore de l'amidon ordinaire par sa situation dans la cellule qui est indépendante des plastes ; cependant quelques auteurs ont cru voir que les grains d'amidon de certaines espèces d'Algues rouges prenaient naissance aux dépens des rhodoplastes, puis tombaient dans le cytoplasme où ils achevaient leur croissance (HENCKEL, 1901, chez *Cystoclonium* ; KYLIN, 1913). La plupart des auteurs, cependant, n'ont observé aucune relation entre l'amidon floridéen et les rhodoplastes ; parmi les auteurs récents dont l'opinion concorde sur ce point nous citerons MANGENOT (1921-23) et M<sup>me</sup> FELDMANN-MAZOYER (1940).

La nature chimique de l'amidon floridéen n'est pas parfaitement établie. Certains auteurs l'ont rapproché de l'amidon ordinaire, d'autres y ont vu un corps très voisin du glycogène. Enfin, d'autres savants ont conclu de leurs études que l'amidon floridéen avait des propriétés intermédiaires entre l'amidon ordinaire et le glycogène (H. COLIN, chez le *Lithothamnion calcareum*, 1934). Il est certain d'ailleurs que cette réserve glucidique des Algues rouges n'a pas partout exactement la même nature chimique ou physique, comme le montrent d'ailleurs, *a priori*, les colorations diverses prises avec le réactif iodé et REILHES (1941), par exemple, a distingué récemment, en employant l'eau iodée, chez plusieurs espèces de Rhodophycées, à côté des grains de l'amidon « rouge » bien connu, dépourvu de biréfrin-



gence, un amidon « bleu » en grains généralement plus gros, plus solides et présentant une croix noire en lumière polarisée (1). Moins explicable sans doute est le fait suivant : chez certaines Floridées typiques, comme le *Rhodymenia palmata*, il arrive que l'analyse chimique ne révèle pas trace d'amidon, alors que les cellules de cette Algue peuvent renfermer des granulations qualifiées d'amidon par les cytologistes (COLIN et GUÉGEN 1930). Les Bangiacées, dont les cellules sont riches en inclusions colorables en brun par l'iode, ne contiendraient pas non plus d'amidon floridéen d'après AUGIER

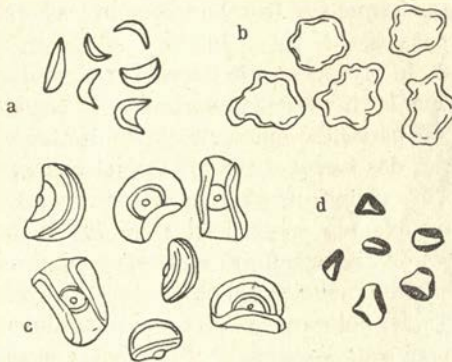


FIG. 219. — Les grains d'amidon chez les Céramiacées (Rhodophycées) : a et b, dans le *Bornetia secundiflora* ; c, dans une tétraspore mûre de *Crouaniopsis annulata* ; d, dans une cellule axiale de *Ceramium echinotum* (D'après M<sup>me</sup> G. FELDMANN-MAZoyer).

(1936). Les substances colorables par l'iode chez les *Bangia* se présentent d'ailleurs, le plus souvent, comme des inclusions ou des masses irrégulières vraisemblablement demi-fluides et leur situation rappelle celle du glycogène ; elles n'ont pas de caractères morphologiques bien précis, tandis que les grains de l'amidon floridéen véritable sont des corps à demi-solide et présentant, lorsqu'ils sont assez gros, le phénomène de la croix noire en lumière polarisée. Leur structure est donc en quelque sorte organisée sur le modèle des grains d'amidon proprement dits, c'est-à-dire qu'il s'agit vraisemblablement d'une constitution microcristalline.

L'évolution des grains d'amidon a été suivie récemment par M<sup>me</sup> FELDMANN-MAZoyer (1940) chez le *Crouaniopsis annulata* où ils sont particulièrement abondants ; leur diamètre peut atteindre 10  $\mu$ , ce qui permet d'étudier leur constitution complexe qui rappelle celle des grains d'amidon des Plantes Supérieures ; ils présentent parfois des zones concentriques et une partie centrale plus épaisse en forme de hile (fig. 219).

Le glycogène, ou « amidon animal », est fréquent dans les cellules de divers tissus chez les Vertébrés et les Invertébrés. Il est, comme l'on sait, particu-

(1) L'auteur emploie l'eau simplement iodée obtenue en faisant dissoudre de l'iode dans l'eau, en flacon bouché à l'émeri ; car, d'après lui, une solution iodo-iodurée faite à la manière ordinaire ne permet pas de déceler cet amidon « bleu », celui-ci se teignant en noir foncé.



lièrement abondant dans les cellules hépatiques, où il a été découvert par Claude BERNARD. L'existence du glycogène a été en outre démontrée dans l'ovaire, notamment dans les follicules de DE GRAAF, dans le testicule, notamment dans les cellules de SERTOLI, dans les glandes salivaires, dans les muscles et dans le placenta (HAVET, 1942).

Les travaux de NOEL pour la cellule hépatique des Mammifères (1923) ont montré qu'« il n'existe aucun rapport entre le chondriome et le glycogène intracellulaire ; celui-ci se présente dans la cellule à l'état diffus et il occupe de larges espaces clairs séparés les uns des autres par des trabécules cytoplasmiques dans lesquels se trouvent accumulés les chondriosomes et les produits élaborés par eux ».

Dans les Plantes, le glycogène est abondant chez divers Végétaux inférieurs : c'est ainsi que les hyphes de nombreux Champignons sont riches en glycogène et qu'il est particulièrement facile de mettre en évidence ce composé dans les cellules des Levures ; le glycogène forme, dans les cellules de la Levure de bière, des inclusions plus ou moins grosses qui pourraient être confondues dans un examen superficiel avec des vacuoles du vacuome ; cependant les plages de glycogène se montrent toujours indépendantes des vacuoles à suc cellulaire (vacuoles à métachromatine) et elles ne fixent pas, comme ces dernières, les colorants vitaux ; en outre la coloration brun-acaïjou qu'elles prennent sous l'action de l'eau iodée établit nettement leur nature. Le glycogène, dans les hyphes mycéliennes et dans les cellules de Levures, se trouve donc à l'état de solution colloïdale constituant des sortes de vacuoles semi-liquides. Il s'agit d'un produit de réserve dont l'abondance est variable suivant les conditions physiologiques. Chez les Ascomycètes le glycogène s'accumule dans les asques et dans les ascospores.

Le glycogène est très abondant dans le groupe des Champignons, mais il existe également chez certaines Algues, comme les Algues bleues et certaines Algues rouges (Rhodophycées d'eau douce). Chez les Sporozoaires (Coccidies, Grégaires) il est remplacé par le *paraglycogène*, substance voisine hydrocarbonée (JOYET-LAVERGNE).

#### b) Le paramylon des Eugléniens et la leucosine.

La substance connue sous le nom de *paramylon* est encore plus étroitement localisée que l'amidon floridéen, puisqu'on la trouve exclusivement dans le groupe des Eugléniens, dont elle constitue la substance de réserve caractéristique. Le paramylon se présente sous des formes très variées de grains réfringents, de bâtonnets, de disques, d'anneaux, de maillons de chaînes. La taille varie depuis de très petits grains dispersés dans le cytoplasme, jusqu'à des corpuscules relativement gros, pouvant dépasser la taille du noyau et possédant à l'intérieur de la cellule flagellée une position caractéristique. A ces gros grains de paramylon, qui occupent dans le corps cellulaire une situation bien déterminée, CHADEFAUD (1937) a donné le nom



de *paramylios* (fig. 220). Ces *paramylios* ont souvent une forme en anneaux, ou bien elles sont rectangulaires et creusées au centre. C'est surtout sur ces grains de paramylon volumineux qu'il est possible d'observer, non sans difficulté d'ailleurs, une structure concentrique formée de couches successives autour d'une partie centrale assimilable à une sorte de hile. Cette structure, qui rappelle celle des grains d'amidon ordinaires, peut être rendue plus distincte par un gonflement dans une solution de potasse à 6 % (KLEBS, 1883). La structure stratifiée paraît d'ailleurs générale et les plus petits grains la montrent également, mais avec le secours des réactifs.

Ce que l'on sait de la nature chimique du paramylon repose seulement sur certaines réactions microchimiques. Malgré l'analogie de formes avec l'amidon véritable, les grains de paramylon s'en distinguent nettement par l'absence de toute coloration par l'iode. Le paramylon ne se gonfle pas dans l'eau ni dans les solutions faibles de potasse, mais il se dissout très rapidement dans les solutions d'alcalis moyennement concentrées et dans l'acide sulfurique concentré; il n'est pas dissous dans la plupart des autres acides, même concentrés. D'après MOLISCH (1921), le paramylon serait un hydrate de carbone de formule  $(C_6H_{10}O_5)_n$ .

Le paramylon semble naître le plus souvent directement dans le cytoplasme et sans relation aucune avec l'appareil chlorophyllien; cependant les exemples ne manquent pas indiquant parfois une participation des chloroplastes à leur élaboration, surtout chez les Eugléniens qui possèdent des régions différenciées de leurs chromatophores sous forme de pyrénoides définis ou de centres particuliers d'activité (*paramylonherde*). Les pyrénoides proprement dits sont des régions protéiques spécialement colorables par les réactifs et qu'on trouve en certaines régions des chloroplastes rubanés: ils sont revêtus par des grains de paramylon en forme de calottes. Les *paramylonherde*, que l'on observe, entre autres chez l'*Euglena viridis*, ne sont pas de vrais pyrénoides; ils représentent une zone de cytoplasme différencié sans configuration nette et leur structure est assez mal définie pour avoir fait autrefois l'objet de discussions entre SCHMITZ et KLEBS; ils pourraient être appelés, d'après CHADEFAUD (1937), des « foyers de paramylogénèse »; situés au point d'où rayonnent les chloroplastes rubanés, ils sont le siège d'une abondante production de paramylon périphérique.

Le paramylon nous offre donc l'exemple intéressant d'un corps pouvant avoir une origine tantôt plastidaire et tantôt extra-plastidaire et cela n'est peut-être pas sans signification au sujet de l'importance que nous attribuons

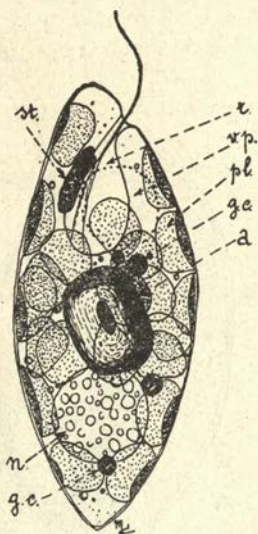


FIG. 220. — *Euglena* sp, voisine de *E. variabilis* Klebs montrant un gros corpuscule de paramylon, ou *paramylie* (a), au-dessus du noyau (n) : r, réservoir vestibulaire; vp, vésicule pulsatile; pl., plastid (D'après CHADEFAUD).



aux plastes dans la fonction élaboratrice : on voit que le cytoplasme peut produire directement en son sein des grains formés par couches successives comme le sont les grains amylicés d'origine plastidiale exclusive. La disposition du paramylon, lorsqu'il est en relation avec les pyrénoides et avec le plastidome, a conduit d'autre part CHADEFAUD (1937) à une intéressante classification des Eugléniens qu'il distingue, suivant les cas, en espèces *archéoplastidiées*, *mésoplastidiées* à « paramylonherde » ou à paramylios et espèces *métaplastidiées*.

Chez les Eugléniens incolores, Astasiacées et Péranémacées, on connaît également l'existence de paramylon, qui est abondant chez les *Astasia* et se rencontre aussi chez les *Peranema*, bien que les plastes chlorophylliens fassent défaut. Ces Eugléniens incolores sont, ou bien leuco-plastidiés, ou bien apoplastidiés ; cette dernière condition se rencontrerait dans les Péranémidés qui possèdent seulement un chondriome et peut-être des dictyosomes (HOLLANDE 1938). Rappelons, à propos du paramylon, que les Cryptomonadines et les Dinomonadines renferment, soit de l'amidon typique, soit une variété d'amidon particulière souvent adjacente aux plastes bruns. Chez les *Cryptomonas*, d'après HOLLANDE (1942), l'amidon peut se former autour d'un corps particulier, sorte de pyrénouide extraplastidial (*amphosome*) (fig. 221).

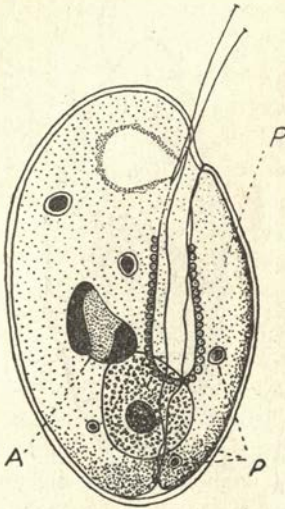


FIG. 221. — *Cryptomonas Dan-gear-di* montrant l'organisation et le corps particulier appelé *amphosome* (A) : pl, plaste ; p, pyrénouide (D'après A. HOLLANDE, 1942).

On désigne sous le nom de *leucosine* un produit du métabolisme souvent très abondant chez certains Flagellés : cette substance est surtout caractéristique des Chrysomonadines, où elle a été observée par KLEBS (1893),

mais on la rencontre également chez les Diatomées (KORSCHIKOV, 1930) et chez les Hétérokontées (Pascher, 1937). L'aspect brillant de cette substance la fait aisément reconnaître, de même que sa disposition en gouttelettes ou en plages plus ou moins étendues rappelant des inclusions vacuolaires. La nature chimique de la leucosine est inconnue ; elle est soluble dans l'eau et dans beaucoup de réactifs qui amènent sa disparition complète. GAVAUDAN (1932) a observé la coloration vitale de la leucosine chez certains Flagellés (*Chlorochromonas*) ; aussi a-t-il émis l'hypothèse d'une identité entre les inclusions de leucosine et le vacuome de ces Flagellés. Telle est à peu près également l'opinion à laquelle aboutit de son côté CHADEFAUD (1935) à la suite de l'étude d'un *Dinobryon* et d'un *Chromulina* : il observe la coloration vitale des globules de leucosine qui prennent une teinte violet-pourpre avec le bleu de crésyl et il conclut que le « globule de leucosine » représente à lui seul le vacuome. La vacuole à leucosine renfermerait en



outre, des colloïdes métachromatiques susceptibles de flocculer sous forme d'endochromidies. La leucosine ne serait ainsi qu'une matière de réserve spéciale accumulée dans le vacuome à métachromatine. Cette conclusion cependant ne nous paraît pas actuellement suffisamment fondée et la question appelle encore de nouvelles recherches.

PASCHER (1937) a insisté, avec juste raison, sur la parenté qui peut être déduite de la présence de leucosine chez des Organismes en apparence aussi différents que les Diatomées, les Chrysophycées et les Hétérokontées. Il n'est pas douteux en effet que les produits du métabolisme ne soient un critérium très intéressant des affinités entre les êtres et il devient de plus en plus évident que les différents groupes d'Algues peuvent être caractérisés par leur métabolisme particulier.

### c) Les physodes des Algues brunes.

Les Algues brunes sont, comme l'on sait, dépourvues d'amidon, mais leurs cellules contiennent une substance, parfois très abondante et qui se

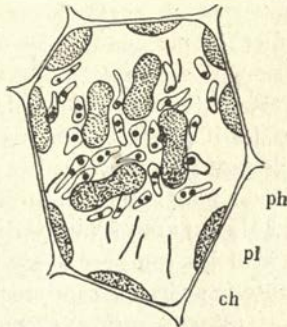


FIG. 222. — Cellule superficielle de la fronde de *Laminaria saccharina* (Phæophycée) colorée vitalement au bleu de crésyl montrant les physodes, *ph*, ayant à leur intérieur des grains précipités ; *pl*, plastes ; *ch*, chondriosomes (D'après CHADEFAUD).

présente sous forme de corpuscules réfringents assez variés d'aspect et souvent amassés autour des noyaux. C'est bien à tort que SCHMITZ avait considéré ces corpuscules comme une sorte d'amidon. CRATO (1892-93), qui avait montré leur vraie nature chimique de corps tannoides, avait créé pour eux le terme de *physodes* et c'est également ainsi que nous les voyons désignés de préférence dans les travaux récents de CHADEFAUD (1935). Le terme de *grains de fucosane* est encore plus souvent employé, bien qu'il soit assez impropre et qu'il repose, en fait, sur une erreur d'HANSTEEN (1892) attribuant au fucosane la valeur d'une sorte d'amidon, d'un hydrocarbure dont le rôle physiologique aurait été comparable à celui de l'amidon des Floridées. Il est bien établi aujourd'hui après les recherches de KYLIN (1912-



1918), de MANGENOT (1922-1930), de CHADEFAUD (1935) que les grains de fucosane des Phéophycées sont, comme l'avait déjà vu CRATO, des corps à fonction phénolique, des *phloroglucotannoïdes* se colorant en rouge par la vanilline chlorhydrique. En dehors de cette importante réaction, les grains de fucosane offrent les principaux caractères microchimiques et histo-chimiques des tannoïdes et, d'autre part, ils ont la propriété de fixer avec une grande avidité les colorants vitaux (rouge neutre, bleu de crésyl) (fig. 222).

Bien qu'ayant, dans leur ensemble, des caractères assez voisins, les physodes des Algues brunes diffèrent assez nettement les uns des autres dans les différents groupes et CHADEFAUD est amené à distinguer, d'après leurs propriétés chimiques, des physodes mats, d'allure « mitochondriale », non colorables vitalement, des physodes métachromatiques (chez les Laminaires où ils donnent les réactions de la métachromatine), enfin les physodes à fucosane. Les physodes à fucosane donnent les réactions des tannoïdes et nous pensons qu'ils représentent les grains de fucosane typiques.

Au sujet de l'origine des grains de fucosane, et de leur véritable nature ; les avis ont souvent différé. Les anciens auteurs, comme HANSTEEN, les croyaient formés par les phéoplastes et KYLIN lui-même admettait cette origine, mais les recherches récentes n'ont pas confirmé cette manière de voir. Les grains de fucosane sont souvent amassés autour du noyau cellulaire, mais ils ne sont pas groupés particulièrement autour des plastes, et ils sont capables de circuler le long des travées dans les courants cytoplasmiques. Ils ne sont pas non plus en relation avec le vacuome et ne représentent pas, comme l'avait soutenu autrefois MANGENOT (1922), des précipités vacuolaires, bien qu'il soit possible, par exception, d'en observer à l'intérieur des vacuoles où ils sont parfois entraînés accidentellement.

Indépendants à la fois du plastidome et du vacuome que représentent exactement les physodes ? MANGENOT (1930) les considère finalement comme des vacuoles spécialisées et il les compare aux vacuoles tannifères, spécialisées elles aussi, des Plantes Supérieures (Mimosées, *Berberis*, *Oxalis*, etc.). Tel n'est pas l'avis de CHADEFAUD qui, avec une certaine hésitation, est d'avis de les rattacher au chondriome. Il fait remarquer, à ce sujet, qu'il existe une certaine analogie d'aspect entre les physodes des *Dictyota*, des *Chorda* et des *Desmarestia*, et les plastes des Plantes Supérieures. Or les plastes, suivant son opinion, ne sont que des chondriosomes spécialisés.

Le rattachement des physodes des Phéophycées au chondriome ne nous paraît pas justifié pour diverses raisons : d'abord par suite de leur constitution chimique tannoïdique qui les rapproche beaucoup plus du vacuome que du chondriome ; ensuite en raison de leur coloration vitale facile par le rouge neutre et le bleu de crésyl ; cependant, avant de rejeter complètement cette manière de voir, il faudrait étudier plus complètement ces physodes particuliers des *Dictyota*, des *Cystoseira* et des *Pylaiella* qui, d'après CHADEFAUD, « perdent leur fucosane et deviennent des sortes de leucoplastes mats, plus ou moins plastiques, qu'on n'est pas tenté d'assimiler à des vacuoles ». Il faudrait revoir de près ce que sont ces physodes sans fucosane, ces physodes métachromatiques des *Desmarestia* « souvent étirés et pourvus d'une inclusion claire », ces physodes « à queues d'aspect mitochondrial » de *Saccorhiza bulbosa*, ces physodes du « type Yendo » qui sont volumineux, réfringents, peu plastiques, et particulièrement



chargés en fucosane et nous en passons; il semble en effet y avoir une infinité d'aspect de ces physodes et les travaux de CHADEFAUD font apparaître cette question sous un jour très complexe, tant au point de vue chimique qu'au point de vue morphologique. Certes, nous pensons bien que les physodes varient notablement chez les Algues brunes, où parfois elles ont l'apparence de vacuoles liquides très modifiables dans leur contour et d'autre fois possèdent une consistance assez ferme, mais on peut se demander si certains aspects décrits par CHADEFAUD ne sont pas dus à l'emploi des colorants vitaux, ou à des conditions vitales défectueuses : il suffit parfois en effet, d'une coloration vitale un peu prolongée pour faire naître toutes sortes de précipitations ou de modifications dans un système de vacuoles précédemment homogène. Quoiqu'il en soit, dans le système des physodes, c'est bien l'état plus ou moins fluide qui domine et la formation possible d'endochromidies à leur intérieur par coloration vitale établit un rapprochement assez net avec les enclaves vacuolaires. Cependant nous sommes d'avis de les distinguer du vacuome avec lequel ils n'ont aucun lien génétique et nous y verrons finalement des formations spéciales aux Algues brunes et indépendantes aussi bien du vacuome que du plastidome et du chondriome.

#### d) Les physodes chez les Algues autres que les Algues brunes.

On a vu que chez les Algues brunes les physodes englobaient des corps assez variés dans leur forme et leur constitution chimique ; or on peut se demander si d'autres groupes d'Algues ne renfermeraient pas des éléments cellulaires analogues et qu'on pourrait désigner également par ce terme de physodes. Tel est bien l'avis de CHADEFAUD qui assimile aux physodes des corpuscules tannifères rencontrés chez les Tribonémacées et dont il étudie en détail les propriétés : ce sont aussi des corps très avides des colorants vitaux qu'ils fixent rapidement à partir de solutions extrêmement diluées (P. A. DANGEARD, 1916). Ils diffèrent des grains de fucosane par une moindre réfringence et par l'absence de coloration par la vanilline chlorhydrique. Ces corps ne seraient pas des réserves, comme le montre leur disparition dans les acinètes, mais plutôt des produits d'excrétion.

On trouve chez les Vauchéries des globules assez peu réfringents, bien distincts des gouttelettes lipidiques, qui se rapprochent également des physodes par leur nature de tannoïdes et par leur coloration vitale facile avec le rouge neutre et le bleu de crésyl ; leur petite taille, leurs formes relativement régulières les rapprochent des chondriosomes ; aussi P. A. DANGEARD (1924), qui les avait observés pour la première fois, les avait-il assimilés au chondriome (fig. 223), alors même qu'il notait leur coloration vitale par le rouge neutre et le bleu de crésyl, phénomène très exceptionnel pour des mitochondries. Cependant, en 1934, ce même savant se demande s'il s'agit vraiment de « cytosomes » (chondriosomes), étant donné que leurs caractères les rapprochent des physodes d'Algues brunes. MANGENOT (1922), d'autre part, dans ses premiers travaux sur les Vauchéries, avait observé des éléments tannifères, qu'il n'avait pas pu voir sur le vivant et qu'il avait considérés comme des précipités vacuolaires. C'est seulement dans un travail plus récent (1935) qu'il est amené à distinguer, chez les Vauchéries, des corpuscules tannifères, colorables vitalement et des chondriosomes véritables non



tannifères et ne fixant pas les colorants vitaux vacuolaires. Il conclut de ses recherches qu'il existe chez les *Vaucheria*, à la fois des chondriosomes, peu réfringents, et se distinguant par l'uniformité de leurs dimensions (ce sont des grains sphériques d'un diamètre de  $1\ \mu$  environ) et de petites inclusions plus variables morphologiquement, souvent filamenteuses ou bacilliformes, qui donnent les réactions des phlorogluco-tannoïdes et aussi certaines réactions propres aux mucilages (métachromasie, coloration par le rouge de ruthénium) : MANGENOT qualifie ces derniers corps d'inclusions tani-muci-

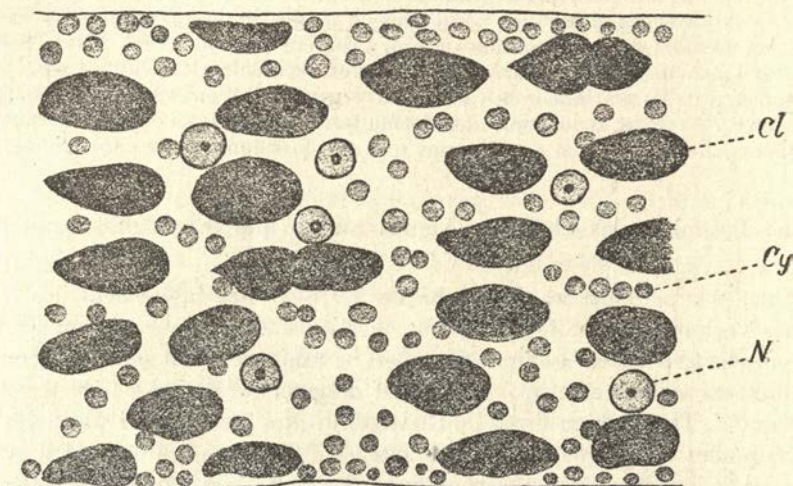


FIG. 223. — Les physodes des *Vaucheria* : *cl*, chloroplastes ; *cy*, cytosomes (en réalité physodes) ; *N*, noyau ;  $\times$  env. 1500 (D'après P. A. DANGEARD, 1924).

fères. Les corpuscules tani-mucifères des *Vaucheria* ont une grande analogie avec les physodes des Phéophycées, comme l'a indiqué tout d'abord P. A. DANGEARD (1931, 1934), puis CHADEFAUD (1935) ; enfin MANGENOT souligne qu'ils sont « étroitement comparables aux « physodes » des Phéophycées.

Les opinions diverses émises au sujet des physodes, chez les *Vaucheria*, rendaient nécessaire un nouvel examen du sujet et, dans un travail récent (1939) au cours duquel nous avons étudié le cytoplasme chez un grand nombre d'espèces, nous avons pu, dans certains cas, confirmer la distinction faite par MANGENOT entre des chondriosomes et des corpuscules analogues à des physodes ayant la forme de bâtonnets et de petits fuseaux, mais parfois cette distinction est difficile. Les physodes, comme les chondriosomes sont fixés par la méthode de REGAUD et ils se colorent en noir par l'hématoxyline, de sorte que, dans une préparation normalement colorée, ces deux sortes d'éléments ne peuvent pas être distingués les uns des autres ; c'est seulement au moyen d'une régression ménagée que l'on peut arriver à obtenir une séparation entre les chondriosomes plus fortement chromatiques et les corpuscules physodaires. Ces recherches montrent que les physodes des



Vauchéries ont certains caractères qui les rapprochent des chondriosomes ; il est même curieux de constater que dans certaines espèces de Vauchéries où le chondriome typique n'est pas reconnaissable, les physodes semblent représenter ce qui en est le plus voisin.

#### e) Les corps mucifères.

Il existe chez divers Phytoflagellates (Eugléniens, Chrysomonadines, Péridiniens) des corpuscules producteurs de mucus qui sont connus sous le nom de *corps mucifères* : ils ont été particulièrement étudiés chez les Euglènes, où leur présence a été signalée depuis longtemps par KLEBS, P. A. DANGEARD, P. DANGEARD, GRASSÉ et POISSON, CHADEFAUD. Les corps mucifères, dans le genre *Euglena*, se présentent comme de minuscules sphérules, comme des bâtonnets ou de minces fuseaux, observables *in vivo* au voisinage de la cuticule grâce à leur réfringence ; d'autre part ils fixent facilement les colorants vitaux vacuolaires, rouge neutre ou bleu de crésyl et se colorent en rouge par le rouge de ruthénium. Chez l'*Euglena granulata* les sphérules mucifères sont disposées en files régulières à disposition hélicoïdale et parallèles aux stries de la cuticule. Chez certaines espèces, comme l'*Euglena archæoplastidiata* et l'*E. mutabilis*, les corps mucifères ne prennent pas les colorants vitaux vacuolaires, mais ils donnent avec l'iode la réaction du glycogène. Chez l'*Euglena sanguinea* et l'*E. splendens* les corps mucifères, allongés en forme de navette, sont disposés sous la cuticule et communiquent avec l'extérieur par un orifice très fin.

Les corpuscules à mucus des Euglènes sont en relation avec l'émission de mucus au dehors, comme l'ont constaté de nombreux auteurs. Sous l'effet des colorants vitaux, leur substance est souvent expulsée au dehors où elle se dilue plus ou moins et contribue sans doute à la formation des enveloppes mucilagineuses dont l'Euglène s'entoure parfois pour s'enkyster. Ce qui montre bien ce rôle des corpuscules mucifères dans les conditions naturelles, c'est que, précisément, ces corpuscules ne semblent exister que chez les espèces connues pour leur faculté de former des kystes à paroi épaisse et muqueuse. Les corpuscules à mucus se rencontrent également chez les Eugléniens hétérotrophes, particulièrement chez le *Peranema trichophorum*, l'*Entosiphon sulcatum*, le *Distigma proteus* ; comme chez les Euglènes, ils peuvent être globuleux ou en forme de bâtonnets et d'autre part ils brunissent fortement par l'iode.

Les corps mucifères des Eugléniens ont une signification claire ; malgré leur propriété de se colorer vitalement, ils sont bien distincts du vacuome et des autres formations de la cellule. On a cherché, il est vrai, à les comparer et même à les identifier aux *trichocystes* des Infusoires (CHADEFAUD, 1934). A. HOLLANDE (1942) s'est élevé contre cette interprétation en faisant remarquer, entre autres, que les trichocystes des Infusoires, du moins chez les Apostomes, sont des dépendances de la cinétide (CHATTON et LWOFF, 1931), tandis qu'il n'existe rien de tel chez les Eugléniens, où les corpus-



cules à mucus sont dépourvus de toute relation avec les Mépharoplastes. Le trichocyste est une véritable glandule avec un cortex ou un nucleus sécréteur et seule la nature du produit élaboré semble établir une certaine analogie entre cette formation et le système mucifère des Eugléniens.

#### f) Les corps irisants.

Parmi les produits du métabolisme peuvent être rangés des corpuscules, très variés de nature chimique, mais qui ont en commun la propriété curieuse d'être le siège de l'irisation ou de l'iridescence remarquée fréquemment chez les Algues marines, surtout dans les régions chaudes. Le phénomène de l'iridescence est lui-même complexe ; il se manifeste par des colorations bleues, vertes, jaunes ou orangées et il relève sans doute de causes assez diverses. Cependant, dans la majorité des cas, il s'agit d'un phénomène en relation directe avec des inclusions cellulaires plus ou moins nombreuses et plus ou moins volumineuses contenues dans les cellules superficielles. Ces inclusions ont un caractère morphologique commun : elles ont la constitution d'une très fine émulsion, c'est-à-dire qu'elles apparaissent à l'observation microscopique, non pas homogènes, mais formées d'un amas de grains minuscules à la limite de la visibilité.

Les corps iridescents sont surtout fréquents chez les Floridées (*Chylocladia*, *Champia*, certains *Callithamnion*, *Chondria cærulescens*, *Laurencia*, etc.). Leur étude a été faite par BERTHOLD (1882), FABER (1913), OLLIVIER (1929), MANGENOT (1933), FELDMANN (1937), P. DANGEARD (1940), M<sup>me</sup> FELDMANN-MAZOYER (1940). Nous avons précisé leur structure de fine émulsion et nous attribuons à cette constitution physique les phénomènes lumineux observés : en un mot, d'après nous, la cause de l'iridescence serait due à la nature de milieu trouble présentée par les inclusions en cause et à la diffusion de la lumière par les particules très petites qu'elles renferment. Suivant la grosseur des particules on s'expliquerait les diverses teintes observées.

Si la constitution physique des inclusions iridescentes paraît assez uniforme, il n'en est pas de même de leur nature chimique. Celle-ci a été étudiée récemment par FELDMANN (1937) et par P. DANGEARD (1940). D'après leur nature chimique et leur structure FELDMANN est amené à distinguer quatre types de corps irisants : 1<sup>o</sup> le type *Callithamnion* qu'on observe particulièrement dans le *C. caudatum* : ce sont de volumineux corps sphériques qui ont la propriété de fixer les colorants vitaux ; leurs réactions histo-chimiques semblent indiquer une constitution protéidique ; 2<sup>o</sup> le type *Laurencia* chez lequel les corps irisants sont de nature tannoïdique et se colorent par la vanilline chlorhydrique. A ce type se rattacheraient les corps irisants du *Chondria cærulescens* ; 3<sup>o</sup> le type *Gastroclonium* qui s'observe chez le *Gastroclonium clavatum* et les *Chylocladia*. Ils ont des caractères assez particuliers, au point qu'ils avaient été considérés comme formés d'un « protoplasme spécial » par MANGENOT (1933). En réalité, comme nous l'avons montré, il s'agit bien d'inclusions cytoplasmiques, mais dépourvues de



contour nettement délimité ; d'autre part elles présentent, vues de profil, un aspect feuilleté ; leur nature chimique paraît être protéidique ; 4<sup>o</sup> le type *Ochtodes* chez lequel les corps irisants, de nature chimique non définie, sont localisés dans des cellules sécrétrices spéciales.

Cette liste peut être retenue, mais elle ne semble pas limitative ; c'est ainsi qu'on pourrait y ajouter le type d'iridescence présenté par les *Gigartina* et qui est dû, comme nous l'avons montré, au développement d'inclusions dans les cellules profondes. D'autre part les corps irisants des *Calli-*

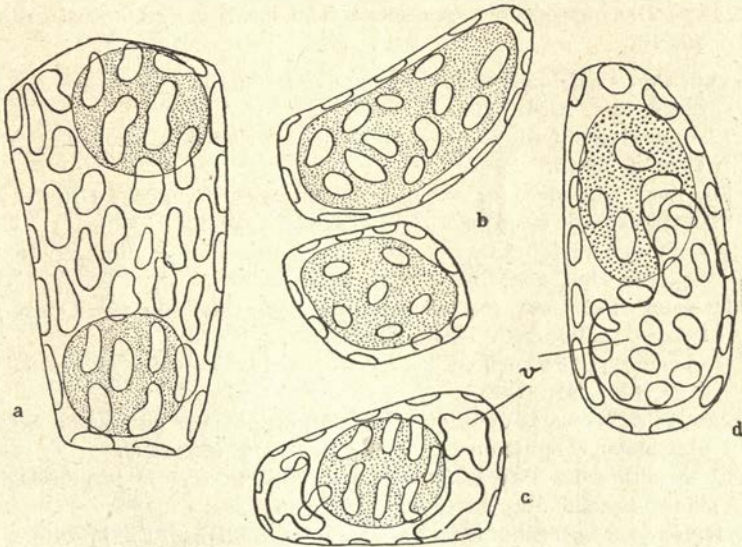


FIG. 224. — Cellules à inclusions irisantes chez les Floridées : a, *Callithamnion granulatum* avec deux grosses inclusions sphériques ; b, *Chondria Boryana*, deux cellules à contenu granuleux, iridescent ; c, d, *Laurencia pinnatifida*, cellules avec deux sortes d'inclusions irisantes, les unes granuleuses, les autres homogènes (v) (P. D., 1940).

*thamnion* et des *Laurencia* (fig. 224) ne sont pas intravacuolaires comme l'admet FELDMANN, mais ils correspondent à des enclaves indépendantes du vacuome proprement dit (vacuoles spécialisées).

#### BIBLIOGRAPHIE

- AUGIER, J. — Constitution et biologie des Rhodophycées d'eau douce. Rev. algol., 1936, 7, 237.
- BERTHOLD, G. — Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Meeresalgen. Pringsh. Jahrb., 1882, 13, 569.
- CHADEFAUD, M. — Le cytoplasme des Algues vertes et des Algues brunes, ses éléments figurés et ses inclusions. Thèse, Paris, 1935, 286.
- Recherches sur l'anatomie comparée des Eugléniens. Le Botaniste, 1937, 23, 86-185.



- Nouvelles recherches sur l'anatomie comparée des Eugléniens : les Péranémies. *Rev. Algol.*, 1938, **11**, 189-220.
- Existence de corps paranucléaires physoïdes chez les Diatomées Pennatées. *Trav. alg. lab. Crypt. Mus. Hist. Nat.*, 1942, 1<sup>re</sup> S., 1-15.
- CHATTON, E. et LWOFF, A. et M. — L'origine infraciliaire et la genèse des trichocystes et des trichites chez les Ciliés Foettingeridae. *C. R. Ac. Sc.*, 1931, **193**, 670.
- COLIN, H. — Sur l'amidon des Floridées. *C. R. Ac. Sc.*, Paris, 1934, **199**, 968.
- COLIN, H. et AUGIER, J. — Floridoside, tréhalose et glycogène chez les algues rouges d'eau douce (*Lemanea*, *Sacheria*). *C. R. Ac. Sc.*, 1933, **197**, 423.
- CRATO, E. — Die physode, ein organ des zellenleibs. *Ber. d. d. bot. Gesell.*, 1892, **10**, 10.
- DANGEARD, P. — Quelques remarques nouvelles sur le cytoplasme des Spirogyres. *Rev. Algol.*, 1924, **1**, 422-426.
- L'appareil mucifère et le vacuome chez les Euglènes. *Ann. de Protistol.*, 1928, **1**, 68-74.
- Sur l'existence de deux variétés de *Spirogyra fluviatilis* Hilse et sur le cytoplasme de ces Algues. *Le Botaniste*, 1930, **22**, 15.
- A propos de quelques travaux récents sur les grains de fucosane des Phéophycées. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 1930, **77**, 369-375.
- Le genre *Vaucheria* spécialement dans la région du Sud-Ouest de la France. *Le Botaniste*, 1939, **29**, 183-265.
- Recherches sur les enclaves iridescentes de la cellule des Algues. *Le Botaniste*, 1940, **31**, 31-62.
- DANGEARD, P. A. — Sur la distinction du chondriome des auteurs en vacuome, plastidome et sphérome. *C. R. Ac. Sc.*, 1919, **169**, 1005.
- La structure des *Vaucheria* dans ses rapports avec la terminologie des éléments cellulaires. *La Cellule*, 1925, **35**, 239.
- Mémoire sur la terminologie des éléments cellulaires. *Le Botaniste*, 1931, **22**, 325.
- Mémoire sur l'*Apistonema submarinum* sp. n. *Le Botaniste*, 1934, **26**, 261-346.
- FAULL, A. F. — Elaioplasts in Iris : a morphological study. *Journ. Arn. Arbor.*, 1935, **16**, 225-267.
- FELDMANN, J. — Recherches sur la végétation marine de la Méditerranée. Paris, 1937, 74.
- FELDMANN MAZOYER, M<sup>me</sup> G. — Recherches sur les Céramiacées de la Méditerranée occidentale. Thèse, Alger, 1940.
- GARJEANNE, A. — Die Olkörper der Jungermanniales. *Flora*, 1903, **92**, 457.
- GAVAUDAN, P. — Recherches sur la cellule des Hépatiques. *Le Botaniste*, 1930, **22**, 294.
- Sur l'identité du vacuome métachromatique et de la leucosine des Monadinées et Chrysomonadinées. *C. R. Ac. Sc.*, 1932, **194**, 2075.
- GAVAUDAN, P. et VARITCHAK. — L'évolution du vacuome et le glycogène chez *Ascoidea rubescens*. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 1932, **79**, 177-182.
- GRASSÉ, P. P. et POISSON, R. — Nouvelles observations sur la cytologie des Euglènes. *C. R. Soc. Biol.*, 1933, **114**.
- GUILLIERMOND, A. — Sur les microsomes et les formations lipidiques de la cellule végétale. *C. R. Ac. Sc.*, 1921, **172**, 1676.



- HOLLANDE, A. — Etude cytologique et biologique de quelques Flagellés libres. Thèse, Paris, 1942.
- KLEBS, G. — Ueber die Organisation einiger Flagellaten-gruppen. Unters. an d. b. Inst. Tübingen, 1883, **1**, 233-360.
- Flagellatenstudien. Zeitschr. f. wiss. Zool., 1893, **25**, 395.
- KÜSTER, E. — Anisotrope Fibrillenbündel in Pflanzenzellen. Ber. d. d. bot. Gesell., 1934, **52**, 564.
- KYLIN, H. — Ueber die fucosanblasen der Phæophyceen. Ber. d. d. bot. Gesell., 1918, **36**.
- Anatomie der Rhodophyceen. Handb. d. Pflanz. Anat., 1937, **4**.
- MANGENOT, G. — Recherches sur les constituants morphologiques du cytoplasme des Algues. Thèse, Paris, 1922.
- Sur l'amidon des Algues floridées. C. R. Ac. Sc., 1923, **176**, 183.
- Sur les constituants morphologiques de la cellule des Spirogyres. C. R. Soc. Biol., 1929, **101**, 663.
- A propos de la communication de M. Defer, relative aux grains de fucosane. Bull. Soc. Bot. Fr., 1930, **77**, 366.
- Sur les corps irisants de quelques Rhodophycées. C. R. Soc. Biol., 1933, **112**, 659.
- Recherches cytologiques sur quelques Vauchéries. Rev. de Cyt. et de Cytoph., 1935, **1**, 93.
- MOLISCH, H. — Mikrochemie der Pflanze. Jena, 1923.
- MOTTE, J. — La cytologie des Muscinées dans ses rapports avec la Cytologie générale. Rev. Bryol., **56**, 167, 1929.
- MÜLLER, K. — Untersuchungen über die Olkörper der Lebermoose. Ber. d. d. bot. Gesell., 1939, **57**, 326-370.
- PASCHER, A. — Die braune Algenreihe der Chrysophyceen. Arch. f. Protistenk. 1925, **52**.
- Hétérokontées. Rabenh. Krypt. flora, 1937, Bd. XI.
- POLITIS, I. — Sugli elaioplasti nelle mono-et dicotyledoni. Att. Inst. Bot. Pavia, s. 2, 1914, **14**, 335.
- REILHES, R. — Sur la coexistence de deux sortes d'amidon chez plusieurs espèces d'algues rouges. C. R. Soc. Biol., 1941, **135**, 554.
- SCHARINGER, W. — Cytologische Beobachtungen an Ranunculaceen-Blüten. *Protoplasma*, 1936, **25**, 3.
- WAKKER, J. H. — Studien über die Inhaltkörper der Pflanzenzelle. Jahrb. f. wiss. Bot., 1888, **19**, 423-496.
- ZIMMERMANN, A. — Ueber die Elaioplasten. Beitr. Morph. u. Physiol. Zell., 1893, **1**, 185-197.



## La membrane d'enveloppe des cellules végétales.

### Généralités. Définitions.

Les cellules végétales sont presque toujours entourées d'une paroi résistante, la membrane cellulaire, qui les isole les unes des autres ou les séparent du milieu extérieur. Cette membrane résulte de l'activité du protoplasme, mais elle n'est pas, semble-t-il, elle-même vivante, sauf peut-être quand elle est jeune, aussi s'accorde-t-on pour la considérer plutôt comme un produit sécrété et la classer parmi les formations qui sont en dehors de la substance vivante, comme par exemple dans le métaplasme ou dans l'*alloplasma*. On désigne encore la membrane résistante des cellules végétales sous le nom de paroi squelettique, ou de membrane cellulosique, en raison de son principal constituant qui est la cellulose, mais le mot de membrane glucidique est plus général étant donné que chez les Végétaux, comme nous le verrons, la membrane est surtout constituée par des substances de la nature des glucides.

Dans les cellules entourées d'une membrane résistante l'expérience de la plasmolyse permet facilement de décoller le protoplasme de la paroi cellulaire et, comme le protoplasme conserve sa vitalité, on en déduit que la membrane n'est pas indispensable à l'exercice des fonctions vitales. Il existe d'ailleurs normalement, chez les Végétaux inférieurs, d'une manière permanente, des cellules dépourvues d'enveloppe résistante : ce sont, par exemple, des spores ou des zoospores, ou encore des œufs (spores d'Hétérokontées ou de Bangiacées, oosphères de Fucacées).

L'origine d'une nouvelle membrane autour d'une zoospore venant de se fixer, ou encore autour de l'œuf fécondé d'un *Fucus*, semble résulter d'une sécrétion rapide de substance membranaire autour du corps protoplasmique ou *protoplaste*.

On a discuté, dans ce cas, la question de savoir si la membrane néoformée prend naissance par sécrétion à la surface de la couche limitante du protoplasme, ou par la transformation pure et simple de cette couche, ou membrane plasmique. La deuxième opinion a été soutenue en particulier par PRINGSHEIM, PFEFFER, STRASBURGER, mais elle paraît assez mal fondée et il semble plus naturel d'admettre que la production d'une nouvelle membrane, à la surface d'un protoplasme nu, résulte d'une sécrétion de substance



cellulosique venant se superposer au *plasmalemma*. G. KLEBS (1886) a montré, dans de nombreuses expériences sur la néoformation des membranes à la suite de la plasmolyse, que la production de cellulose à la surface des protoplastes était parfois très rapide. Chez les *Vaucheria*, à la suite d'une blessure, les fragments de protoplasme isolés qui renferment des noyaux se recouvrent rapidement d'une mince paroi cellulosique : il en est de même pour les fragments pourvus de noyaux dans une expérience de plasmolyse. Là encore, la paroi cellulosique est précédée de la formation instantanée d'une membrane de coagulation des matières albuminoïdes du protoplasme dont la formation est due aux attractions différentielles qui résident à la limite du protoplasme et de l'eau (H. DEVAUX).

Chez les Plantes Supérieures, la formation d'une nouvelle membrane a lieu également par une sorte de dépôt qui se produit en relation avec la division de la cellule ou *cytocinèse* ; le résultat est la formation d'une cloison nouvelle qui s'établit entre les deux cellules-filles résultant de la division. La caryocinèse est donc normalement suivie d'un partage cellulaire, ou *cytocinèse*, laquelle est suivie également d'un cloisonnement.

On connaît cependant des exemples nombreux dans lesquels la caryocinèse, ou la cytocinèse, ne sont pas suivies d'un cloisonnement. Ce retard dans le cloisonnement conduit alors à la formation de tissus polyénergides ou d'articles plurinucléés (albumens, embryon des Cycadées, Algues et Champignons cénocytiques ou possédant des articles).

Dans les albumens, où les noyaux se sont tout d'abord multipliés librement, le cloisonnement se produit finalement par formation de membranes multiples et plus ou moins simultanées ; il en est de même dans l'embryon des Cycadées.

## I. — LE CLOISONNEMENT

Dans les tissus en voie de développement des Plantes Supérieures le cloisonnement suit en général immédiatement la division du noyau et ce cloisonnement, par conséquent, est surtout rapide là où existent des foyers actifs de caryocinèse, c'est-à-dire dans les méristèmes primaires et secondaires. En dehors de ces régions, le cloisonnement peut avoir un caractère local et d'importance limitée lorsqu'il atteint des cellules adultes (recloisonnement).

Le cloisonnement de l'œuf fécondé présente une importance spéciale et il fait l'objet d'une étude très complète dans les ouvrages d'embryologie : nous ne pouvons pas nous y arrêter ici. Chez les Végétaux, la formation des cloisons dans la cellule-œuf et dans l'embryon, particulièrement chez les Plantes vasculaires, constitue un chapitre intéressant de l'Ontogénèse. Pour ce sujet et pour l'exposé des lois de la segmentation, le lecteur pourra se reporter à l'ouvrage de SOUÈGES (1935). Il s'agit là encore de Morphogénèse, plutôt que de Cytologie proprement dite. Ces phénomènes intéressent cependant la Cytologie, en ce qu'ils font intervenir les corrélations entre cellules voisines, ou bien encore les



interactions entre les éléments cellulaires. A propos de la segmentation des Métazoaires nous signalerons, par exemple, le fait intéressant qu'un fragment énucléé de l'œuf peut se développer d'une manière parthénogénétique, comme le ferait un œuf normal. Le cloisonnement peut donc, dans ce cas, avoir lieu et se poursuivre un certain temps en l'absence complète de noyau (E. B. HARVEY, 1936). La formation de blastomères, en l'absence de noyaux, n'est pas d'ailleurs exceptionnelle chez les Animaux (voir à ce sujet Gross, 1936-1937, qui en cite des exemples).

### a) Aperçu au sujet des facteurs responsables de la division cellulaire.

Les causes qui déterminent une cellule à se diviser sont encore très imparfaitement connues. Des facteurs complexes entrent certainement en jeu. On a considéré la division cellulaire comme une conséquence de la croissance : celle-ci ne saurait en effet être illimitée et les difficultés de la nutrition s'accroissent avec la taille des cellules, car la surface qui sert aux échanges est en retard, proportionnellement, sur l'augmentation de volume. Mais dans les organes en voie de développement, la croissance des cellules, loin d'être la cause de la multiplication, suit au contraire le plus souvent, ou tout au moins accompagne, la division de ces mêmes cellules ; d'ailleurs, dans les méristèmes, les cellules sont en état de perpétuelle division, de sorte qu'elles n'ont pas le temps de s'accroître notablement entre deux divisions successives et la croissance est en quelque sorte continue : aussi peut-on dire que chaque mitose s'amorce avant d'avoir pu être justifiée par une croissance préalable sensible de la cellule. On a pu invoquer également le rapport, dit *nucléoplasmique*, qui présenterait une certaine constance dans une catégorie cellulaire donnée. La division cellulaire aurait pour but de rétablir ce rapport lorsqu'il serait sur le point d'être modifié par la croissance de la cellule.

Enfin il est établi que des influences d'ordre hormonal peuvent entrer en jeu pour déclencher les divisions cellulaires : ces « hormones de division », ou *mitohormones* (EHLKERS 1935), ont été mises en évidence dans certains cas particuliers où elles déclenchent le mécanisme de la prolifération cellulaire et conduisent à l'obtention des ébauches radiculaires ou caulinaires (*calines*). Parmi les mitohormones peuvent être rangées les hormones de croissance du type des *auxines* et des *hétéro-auxines*, substances susceptibles, à certaines concentrations, d'agir sur l'activité mitotique des noyaux. Par contre la colchicine, dont l'action est si efficace sur la cinèse, dont elle trouble le déroulement, ne semble pas avoir de rôle sur la multiplication nucléaire et cellulaire. Il existe encore bien d'autres substances dont l'action mitogène a été signalée, comme par exemple les éléments du « bios » isolés des cultures de Levures (WILDIER). Les « hormones de blessure » de HABERLANDT rentrent également dans ce groupe de substances agissant sur la multiplication cellulaire : elles sont produites par les cellules mortes ou mourantes et elles ont reçu le nom de *nécro-* ou de *traumatohormones*. Finalement une substance



active, la *traumatine* ( $C_{12}H_{26}O_4$ ), a été isolée à partir des hormones de blessure.

La culture des tissus végétaux qui est entrée dans la pratique depuis peu à la suite des travaux de GAUTHERET, de NOBÉCOURT et de WHITE nous apportera sans doute certaines explications au sujet de la multiplication cellulaire. Ainsi peut-on voir, dans les expériences de GAUTHERET, que des cellules de coiffe, pourtant bien vivantes, se conservent longtemps intactes en culture dans un milieu approprié, mais qu'elles ne se multiplient pas. Au

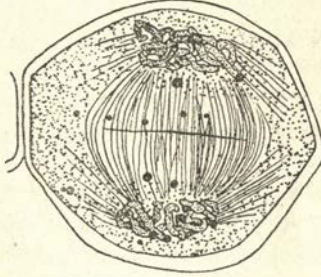


FIG. 225. — Cellule-mère de pollen chez le *Lilium Martagon* montrant les noyaux-fils de la P. M. R. à la télophase et le début de la plaque cellulaire (D'après MOTTIER, 1897).

contraire des fragments de méristème secondaire, empruntés à des arbres, continuent à se diviser lorsqu'ils ont été isolés en culture pure. On doit à V. MÖLLENDORF et à ses collaborateurs les travaux les plus étendus et les plus précis sur l'action de différentes substances toxiques sur les phénomènes de division dans les cultures cellulaires (1937-1940).

Encore un peu mystérieuses sont les radiations spéciales comme les *rayons mitogéniques* de GURWITSCH. Il semble bien établi cependant qu'un tissu en voie d'active prolifération peut agir sur un autre tissu voisin en augmentant le nombre des divisions à son intérieur. Il s'agirait, dans les expériences de cette sorte, de radiations spéciales et non de substances très volatiles émises par les tissus. Ce seraient, d'après GURWITSCH, des radiations de courtes longueurs d'ondes (env. 2.000 Å) capables de traverser le quartz, mais non le verre. Emis avec une intensité très faible, le rayonnement initial ou « primaire » se transformerait en un rayonnement « secondaire » au niveau de certaines cellules. A l'origine se trouveraient des réactions chimiques intracellulaires entre substances de nature non précisée. La réalité des radiations mitogénétiques est considérée d'ailleurs comme douteuse par nombre d'auteurs qui n'ont pas réussi à les mettre en évidence par des moyens physiques.

#### b) Origine de la membrane et cytokinèse.

Dans l'étude de l'origine des membranes et de leur mode de formation nous devons établir une première distinction suivant que cette membrane



prend naissance comme une *plaque cellulaire* et en relation avec un fuseau de caryocinèse, ou bien se forme tout autrement. Le premier mode est de beaucoup le plus répandu et se rencontre, avec des variantes, dans toutes les divisions végétatives des Plantes Supérieures : la nouvelle membrane y apparaît tout d'abord à la télophase dans la région équatoriale du fuseau caryocinétique ; mais, suivant les auteurs, cette première lamelle très mince aurait une constitution différente : pour les uns elle serait discontinue et formée de granulations séparées ; pour les autres, elle serait, dès le début, constituée par une mince paroi complète (fig. 225).

#### 1. — FORMATION AUX DÉPENS D'UNE PLAQUE CELLULAIRE.

STRASBURGER (1888), a décrit le premier la plaque cellulaire dans une télophase vue de profil sous forme de granules chromatiques disposés côte à

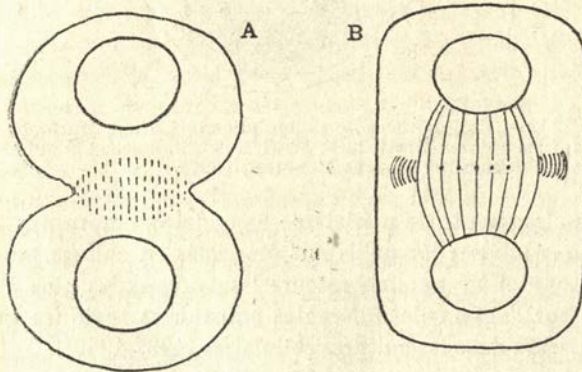


FIG. 226. — Comparaison de la cytokinèse dans la cellule animale (A) et dans la cellule végétale (B).

côte et dessinant par leur ensemble une mince ligne un peu ondulée coupant le fuseau achromatique dans sa partie la plus renflée. Ces granules, d'après STRASBURGER, seraient de nature protéique, mais ils ne tarderaient pas à se transformer en substance membranaire et à se souder entre eux pour donner une fine cloison continue (1) (fig. 225, 226).

En même temps le fuseau achromatique, prenant de l'accroissement en largeur par suite de sa dilatation et par suite de l'intercalation de nouvelles fibres, finit par s'étendre jusqu'aux parois latérales. Ce fuseau modifié, élargi et souvent aplati, a reçu le nom de *phragmoplaste* (fig. 226, B) ; la nouvelle membrane, suivant l'élargissement du fuseau, s'établit également jusqu'aux cloisons latérales avec lesquelles elle se soude ; la cloison séparant es deux cellules-filles est alors complète.

Cette description a été en général adoptée dans son ensemble par les cyto-

(1) D'après STRASBURGER les granulations proviendraient de l'épaississement des fibrilles fusoriales dans leur partie médiane de telle sorte qu'elles se trouveraient naturellement disposées dans un même plan équatorial.



logistes, cependant des travaux plus récents ont mis en doute la production de granulations séparées à l'origine de la plaque cellulaire. C'est ainsi que les travaux concordants de ROBYNS (1926) et de MARTENS (1929) ont décrit la première apparition d'une cloison comme une lamelle à la fois très mince et un peu ondulée, mais, d'autre part, homogène et continue. Les observations après fixation et les observations vitales s'accorderaient pour montrer que la très jeune paroi ne débute nullement par un stade granuleux. A la suite de ces travaux la question paraissait définitivement tranchée et la formation de granules à l'origine de la plaque cellulaire semblait devoir rejoindre les fibres du fuseau parmi les structures artificielles. Cependant des observations vitales de BECKER (1932) et de ELLENHORN (1932) sont venues prouver récemment l'existence transitoire de granules sur l'emplacement de la future cloison. Ces granules ont été observés dans les poils staminaux de *Tradescantia* où BECKER les décrit comme de très petites vacuoles ayant la propriété de fixer le rouge neutre ou le bleu de créstyl. Ces granules fusionneraient ensuite ensemble pour constituer la plaque cellulaire. Plus récemment les observations du Japonais YASUI (1939) sont venues confirmer les précédentes, également dans les poils staminaux de *Tradescantia* : de fins granules apparaîtraient tout d'abord dans la région équatoriale du phragmoplaste, puis ils fusionneraient ensemble pour former la lamelle moyenne primordiale. De toutes façons, que la membrane apparaisse d'abord à l'état de granules séparés, ou qu'elle soit continue dès l'origine, il faut encore expliquer comment la paroi très jeune se transforme pour prendre ses caractères définitifs. Ceci a été compris de diverses façons, soit comme une transformation pure et simple de la plaque cellulaire en une cloison, soit comme une délamination de cette plaque en deux moitiés équivalentes, l'intervalle entre ces deux plaques étant comblé ultérieurement par un dépôt destiné à devenir la cloison mitoyenne.

Le *phragmoplaste*, ou fuseau élargi, qui joue un rôle si évident au cours de la division cellulaire possède, comme le fuseau anaphasique dont il dérive, une structure striée bien visible dans les préparations fixées. Comme pour le fuseau anaphasique la réalité de ces fibrilles du phragmoplaste est très discutée : en effet l'observation ne révèle qu'un aspect homogène. Il est certain que la nature du fixateur a une grande influence sur la démonstration des fibrilles à ce stade de la division. Le phragmoplaste n'est pas d'ailleurs simplement un fuseau anaphasique modifié, puisque souvent ce dernier disparaît dans l'intervalle entre les deux noyaux-fils, tandis qu'une production nouvelle de fibrilles apparaît de chaque côté dans le prolongement de la région équatoriale : c'est ainsi que se constitue ce qu'on appelle quelquefois le *bourrelet membranogène* sous forme d'un anneau qui progresse en direction des parois latérales. Cette disposition est fréquente, mais elle se rencontre particulièrement chez les Gymnospermes (fig. 227) et BAILEY en a donné quelques exemples typiques pour la division de cellules très allongées du méristème secondaire dans lesquelles le plan de division est parallèle au grand axe des éléments. Dans ce cas la plaque cellulaire doit effectuer un trajet considérable avant de venir se fixer sur les cloisons trans-



versales et sa croissance est guidée par le bourrelet membranogène qui chemine peu à peu vers les extrémités cellulaires.

La position de la nouvelle membrane est assurée par la direction du fuseau achromatique, donc par l'axe du noyau en mitose. Cet axe coïncide assez souvent avec la direction de plus grand allongement de la cellule, mais non

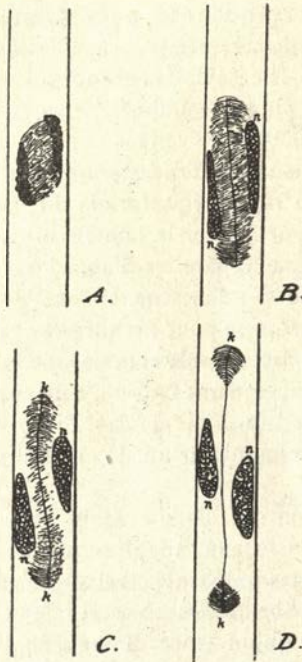


FIG. 227. — Cytocinèse dans les cellules cambiales très allongées de *Pinus Strobus* : A-D, stades successifs montrant la formation de la plaque cellulaire et des bourrelets membranogènes (K) entre les noyaux-fils (n) (D'après BAILEY).

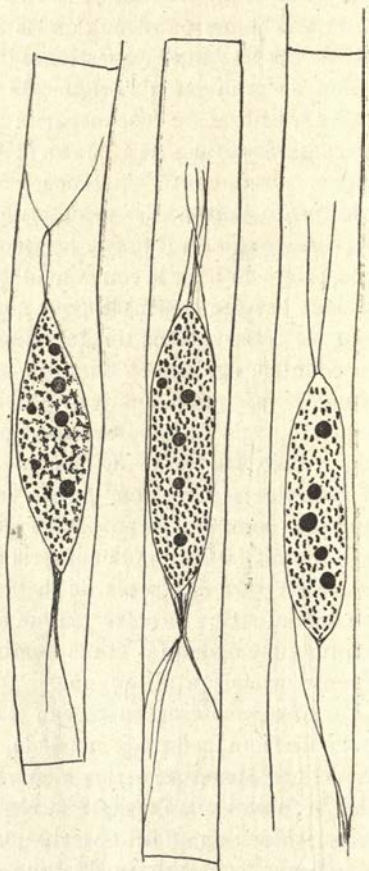


FIG. 228. — Cellules allongées du méristème vasculaire dans l'hypocotyle de la plantule de *Pin maritime* montrant les noyaux au stade prophasique et prolongés par des fibrilles préfusoriales ; fix. Nawash. ;  $\times 1.200$ .

toujours évidemment. L'exemple des cellules cambiales des Conifères étudié par BAILEY en est un cas particulièrement frappant. On ne peut donc établir aucune règle générale pour la direction du cloisonnement : celui-ci est tel naturellement que l'organisme s'édifie avec sa forme et sa disposition caractéristique. C'est tout le problème de l'ontogénie qui est en jeu et il n'est pas question de l'aborder ici, même succinctement. Les corrélations, résultant des rapports de position entre éléments voisins, interviennent certainement.



d'une manière prépondérante au cours du cloisonnement. On pourra consulter à ce sujet l'exposé fait par SOUÈGES (1935) des lois de la segmentation d'après les recherches d'embryogénie comparée.

L'axe du noyau en mitose est lui-même assuré par la position des centrosomes, quand il y en a, comme dans la spermatogénèse des Cryptogames vasculaires et des Cycadées. Dans les Conifères et chez les Angiospermes les mitoses sont dépourvues d'appareil centrosomique ; dans certains cas (mitose somatique de *Pinus maritima*), la position du fuseau peut être indi-

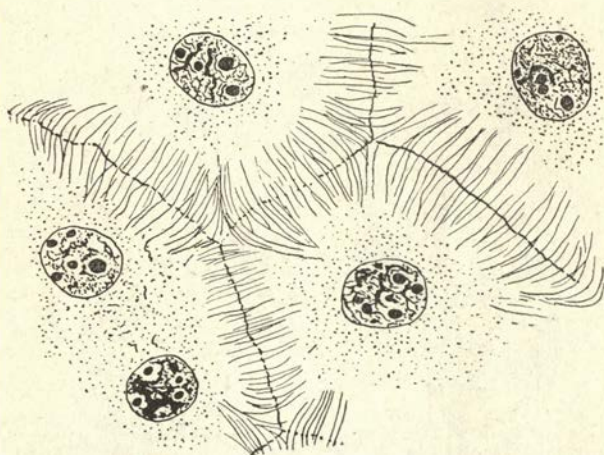


FIG. 229. — La rencontre, au sein d'un fuseau secondaire, de deux prolongements des plaques cellulaires issus de fuseaux connectifs voisins : l'emplacement de la future plaque est déjà marqué par un épaississement équatorial des fibres fusoriales (D'après JUNGERS, 1931).

quée de très bonne heure par la formation dans le cytoplasme de fibres pré-fusoriales (P. DANGEARD, 1941) (fig. 228).

Le cloisonnement tardif et simultané qui caractérise certains tissus spéciaux, comme les albumens, ne diffère pas sensiblement du précédent, en ce sens qu'il est en relation également avec des fuseaux achromatiques ; mais, au moment où ce phénomène intervient, les plaques cellulaires se produisent non seulement dans le plan équatorial des fuseaux caryocinétiques qui ont persisté dans les noyaux-fils, mais encore dans la région médiane de fuseaux d'origine secondaire établis après coup entre les noyaux voisins (fig. 229). Le résultat, au point de vue du cloisonnement, est identique, qu'il s'agisse de fuseaux d'origine nucléaire, comme les fuseaux caryocinétiques, ou de fuseaux d'origine cytoplasmique comme les fuseaux nés secondairement.

Les fuseaux secondaires apparaissent toujours, comme l'a montré JUNGERS (1930) « sur le flanc d'une figure connective » et de telle manière qu'ils unissent les deux noyaux-fils à un noyau voisin, ce qui détermine une « figure fibrillaire en triangle ». Il est juste de dire que le cloisonnement, dit « simultané », réalisé dans les albumens ne mérite en réalité cette qualifica-



tion que par contraste avec les cloisonnements du type ordinaire qui suivent pas à pas la mitose ; mais, en fait, dans les endospermes, il se produit « une succession régulièrement étagée des stades fondamentaux de la caryocinèse » et le cloisonnement qui succède aux figures de mitose est donc lui

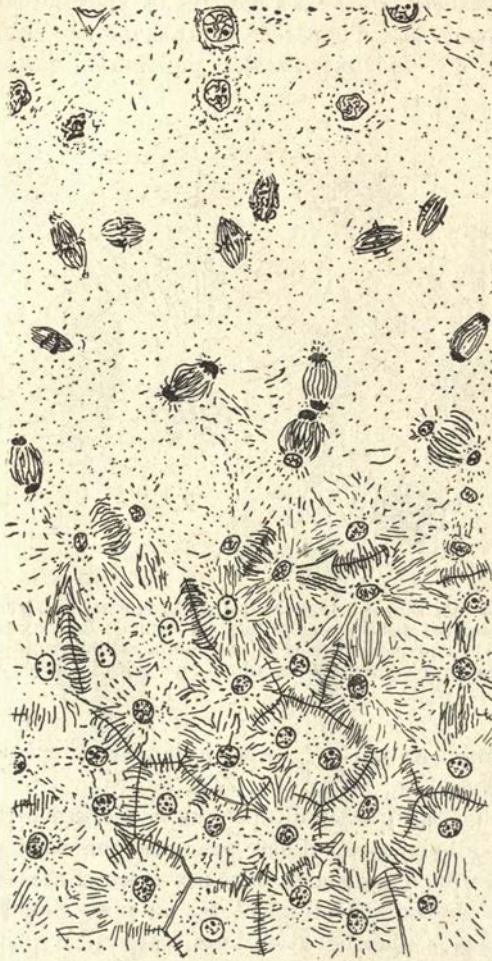


Fig. 230. — Figures caryocinétiques et cloisonnement du protoplasme dans l'albumen d'*Iris* (D'après JUNGERS, 1931).

aussi progressif et non véritablement synchronique dans toute l'étendue de ce tissu (fig. 230).

La formation des plaques cellulaires dans les albumens a toujours lieu perpendiculairement aux fibrilles des fuseaux et dans un plan qui semble correspondre à la région d'équilibre entre les influences de deux noyaux voisins. Elle peut être précédée par l'apparition de granules isolés ou bien se former d'emblée comme une lamelle continue.



2. — LE CLOISONNEMENT DANS LA MICROSPOROGENÈSE  
ET LE PROCÉDÉ PAR SILLONNEMENT.

La microsporogénèse des Spermatophytes est accompagnée d'un cloisonnement particulier qui a pour résultat de délimiter les futures microspores ou grains de pollen. Parfois, à la suite de chaque division du noyau de la cellule-mère, une cloison apparaît qui isole d'abord deux cellules, puis quatre, disposées ou non dans un même plan ; mais il arrive plus souvent que le cloison-

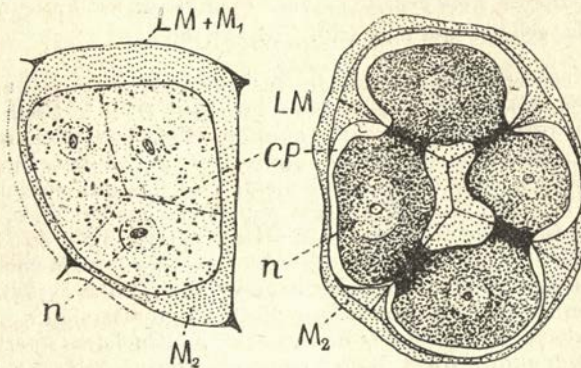


FIG. 231. — Cellules-mères du pollen d'*Althaea rosea* : à gauche, au moment où les plaques cellulaires plasmatiques, *CP*, viennent de se former ; à droite, dans un état de division plus avancé montrant l'individualisation et la séparation des quatre cellules de la tétrade. *LM + M<sub>1</sub>*, lamelle moyenne et membrane primaire ; *M<sub>2</sub>*, membrane secondaire ; *n*, noyau (D'après MÜHLDORF).

nement est retardé jusqu'à l'achèvement de la mitose homéotypique ; le cloisonnement qui sépare les microspores est alors simultané et peut s'opérer d'une façon assez variable ; il conduit à la formation de grains de pollen disposés en tétrades. Le premier mode paraît primitif et le second pourrait en être dérivé par suite d'une plus grande rapidité dans la succession des deux mitoses réductrices obligeant les cloisons à se former simultanément.

Le mode de formation des cloisons, dans le cas où il est simultané, a souvent été décrit comme un exemple typique de « sillonnement » (*furrowing, fürchung*), la nouvelle membrane prenant naissance par un procédé de plissement. En réalité les faits ne seraient pas aussi simples et la délimitation des spores ne semble se faire, en aucun cas, par simple « étranglement », si l'on en juge d'après les travaux importants et récents de MÜHLDORF (1939). Le cloisonnement des microspores des Dicotylédones, même dans le cas où il est simultané, serait toujours précédé de la formation de sortes de plaques cellulaires, lesquelles ne différeraient des véritables que par l'absence de relation avec des phragmoplastes (fig. 231). La série de phénomènes intervenant dans la délimitation des grains de pollen serait la suivante : en premier lieu se formerait une cloison de nature plasmique entre les divers proto-



plastés ; puis, contre cette cloison et autour des protoplastes se constituerait la membrane proprement dite dont la croissance se ferait en direction centripète le long de la cloison plasmique ; c'est la formation de cette membrane, se développant vers l'intérieur, qui en aurait imposé pour un « furrowing » ; quant à la cloison cytoplasmique, elle deviendrait la lamelle moyenne intercalée entre les diverses membranes. Le soi-disant « furrowing » n'interviendrait donc que pour séparer des territoires protoplasmiques déjà isolés par une cloison cytoplasmique ; il n'aurait donc pas le caractère qu'on lui avait attribué jusque-là.

MÜHLDFORD a essayé d'étendre ces résultats à d'autres exemples classiques où la plasmodiérèse a été décrite suivant le mode du « sillonnement » comme c'est le cas des cellules animales (fig. 226, A).

En ce qui concerne l'apparition des fuseaux achromatiques au cours de la microsporogénèse, les données sont assez variables. Dans le *Larix europaea*, qui fournit de très belles images, STRASBURGER, puis ALLEN et BELAJEFF ont décrit l'apparition du fuseau achromatique dès le stade de cellules-mères, comme un « feutrage périnucléaire » formé de filaments très fins qui s'ordonnent ensuite radialement. DEVISÉ a montré que ces apparences étaient dues, au moins en partie, à la présence de chondriosomes altérés par les fixateurs. Cependant la disposition même des chondriosomes et certaines figures du Mémoire de DEVISÉ montrent qu'il doit y avoir, à ce stade, des sortes de fibrilles cytoplasmiques pré-fusoriales. C'est également comme des fibrilles cytoplasmiques que l'on doit, semble-t-il, interpréter les aspects de « fuseaux multipolaires » particulièrement décrits par OSTERHOUT (1897) dans la microsporogénèse des *Equisetum* où ils sont des plus nets, dans les cellules-mères polliniques des *Larix* et des *Lilium* par BELAJEFF (1894), dans les genres *Lilium* et *Podophyllum* par MOTTIER (1897).

### 3. — LE CLOISONNEMENT DANS LES CELLULES ANIMALES.

Dans les cellules animales la plasmodiérèse a été décrite suivant le mode du « sillonnement » dont elle représente un exemple classique. Il apparaît



FIG. 232. — Isolement des tétraspores par « sillonnement » chez le *Lomentaria rosea* (Floridée) ;  $\times 950$  (D'après SVEDELIUS, 1937).

cependant que ce type de cloisonnement peut comporter à la fois une formation de septum dans le plan de division (corps intermédiaire, *mid-body*) et le développement en direction centripète d'un sillon périphérique (fig. 223).



L'un ou l'autre de ces deux procédés complémentaires peut être prépondérant et, par exemple, la division peut se réaliser entièrement, semble-t-il, dans certains cas, au moyen d'un plissement périphérique centripète. Il en est de même, remarquons-le, dans le cloisonnement de certaines cellules-mères de tétraspoires (fig. 232) chez les Algues et les spores des Hépatiques peuvent s'individualiser par une sorte de bourgeonnement de la cellule-mère, avant même la division du noyau.

D'après les travaux de CHAMBERS (1938), la cytokinèse serait précédée par un accroissement de la viscosité de la pellicule ectoplasmique (transformation en un gel) et le sillon de clivage résulterait de la solidification et de la croissance vers l'intérieur d'un gel plasmatique. Ce savant a suggéré une comparaison entre l'intrusion de la surface cellulaire pendant le clivage et le développement d'un pseudopode d'amibe au cours de son déplacement : ces deux phénomènes, en effet, bien qu'en apparence très différents, consistent l'un et l'autre en une croissance localisée à la suite de la gélification du cytoplasme périphérique aux dépens des éléments plus fluides de la cellule. Certaines expériences dans lesquelles la plasmodière a été inhibée par l'action d'une pression hydrostatique, par l'agitation mécanique ou par la centrifugation, parlent également en faveur du rôle des changements réciproques sol  $\rightleftharpoons$  gel dans la division.

#### 4. — LE CLOISONNEMENT CHEZ LES THALLOPHYTES.

Le mode de cloisonnement des spores dans l'asque est devenu classique depuis les travaux d'HARPER (1895-97) sur les *Erysiphe* (fig. 233). Dans cet Ascomycète les divisions du noyau primaire de l'asque se produisent librement et sont accompagnées de la présence de centrosomes avec des asters bien développés. Ce sont ces centrosomes qui jouent un rôle prépondérant dans la formation de la membrane des ascospores : à cet effet la centrosphère, jusque-là étroitement accolée aux noyaux futurs des ascospores, s'éloigne, en attirant avec elle la paroi nucléaire ; le noyau se trouve ainsi pourvu

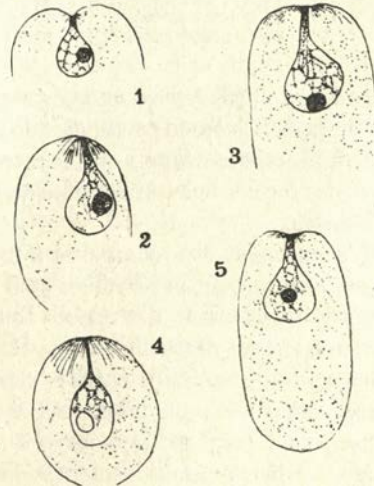


FIG. 233. — Stades successifs de la formation de la paroi autour d'une ascospore dans l'*Erysiphe communis* (D'après HARPER, 1897).

d'une sorte de prolongement au sommet duquel s'observe la centrosphère. Puis, à partir de ce moment, les fibres de l'aster, jusque-là disposées dans toutes les directions, s'ordonnent côte à côte de façon à former une figure



en forme de cloche qui s'accroît rapidement en s'incurvant autour du noyau et à une certaine distance de lui. Finalement les fibres astérales atteignent un point diamétralement opposé au pôle nucléaire d'où elles sont parties. Or, à mesure qu'elles s'étendent, les fibres s'étalent et se soudent entre elles pour former une paroi continue à contour ellipsoïdal délimitant le cytoplasme des ascospores du reste du protoplasme (*épiplasma*) de l'asque. La striation finit par disparaître et une paroi homogène se trouve constituée autour de chaque ascospore. Tout d'abord de nature kinoplasmique, elle

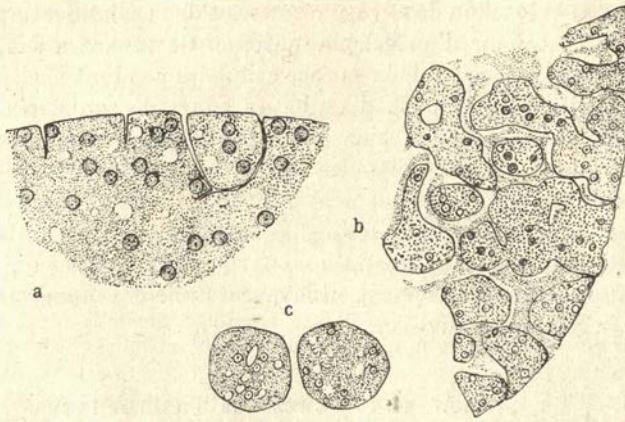


FIG. 234. — La marche du cloisonnement dans le sporangium des Mucoracées : *a*, *Rhizopus nigricans*, partie d'un sporangium montrant les premiers clivages et la distribution des noyaux et des vacuoles ; *b*, *Phycomyces nitens* montrant comment le plasma se trouve découpé par le développement de vacuoles à forme particulière ; *c*, spores presque mûres montrant les noyaux et les vacuoles ; *a*,  $\times 2.250$  ; *b* et *c*,  $\times 750$  (D'après SWINGLE, 1903).

prend peu après les caractères de la substance membranaire et achève de se différencier. Ce mode particulier de cloisonnement dans l'asque a été reconnu comme caractéristique : on l'a retrouvé un peu partout dans ce groupe et chez des formes aussi différentes que les Pézizes, les Ascoboles et les Laboulbéniciacées.

L'asque peut être comparée à un sporangium, mais il s'agit d'un sporangium d'une nature bien particulière et il n'est pas surprenant d'y rencontrer un procédé d'isolement des spores tout à fait caractéristique. De nombreux auteurs, et tout particulièrement HARPER (1899), ont souligné les différences essentielles qui existent entre le cloisonnement de l'asque et celui d'un sporangium banal formant des spores endogènes (*Mucor*, Myxomycète, *Synchytrium*, etc.). Dans un Myxomycète, tel qu'un *Didymium*, la formation des cloisons a lieu progressivement, délimitant tout d'abord des masses irrégulières et plurinucléées qui elles-mêmes ensuite se découpent en portions plus petites et finalement en spores uninucléées par d'autres cloisons nées secondairement. Ce cloisonnement débute au voisinage de la paroi extérieure du sporangium (*peridium*) et de là il s'étend peu à peu vers l'intérieur.



Chez les Mucoracées (*Rhizopus*, *Phycomyces*) (fig. 234) la délimitation des spores dans le sporange a lieu par un procédé très analogue, mais les spores produites sont ici, en général, plurinucléées (SWINGLE, 1903; F. MOREAU, 1913); en outre l'emplacement des futures cloisons est marqué par des vacuoles qui séparent des territoires cytoplasmiques à nombreux noyaux. Dans le détail se montrent certaines différences et d'après SWINGLE, qui a fait une étude approfondie des procédés de clivage dans les sporanges des Mucorinées, la délimitation des spores, chez un *Phycomyces*, aurait lieu exclusivement par le moyen de vacuoles différenciées dans le protoplasme, d'abord indivis le long des futures lignes de partage. Dans le genre *Pilobolus* interviendraient à la fois des vacuoles et des sillons (*furrows*) prenant naissance à la surface extérieure du sporange; enfin, chez les *Rhizopus* et les *Sporodinia*, il y aurait coopération de sillons d'origine superficielle et de sillons ayant leur point de départ à la columelle. Dans tous les cas la division a lieu progressivement et alors que les noyaux sont à l'état de repos; en même temps tout le protoplasme compris entre la columelle et la paroi du sporange est employé à la formation des spores; il n'y a donc pas d'épiplasma comme dans l'asque des Ascomycètes. Dans les sporanges des Saprologoniales, l'apparition des cloisons est à peu près simultanée et les plans de clivage délimitent des espaces polyédriques assez réguliers, dont chacun est occupé par une spore. La formation de semblables logettes s'observe également dans les sporanges de beaucoup de Chytridiacées et elle précède la mise en liberté des zoospores.

Chez les Algues, le cloisonnement des zoosporanges procède souvent d'une manière analogue: c'est le mode de cloisonnement, dit simultané, décrit particulièrement dans les *Hydrodictyon* (TIMBERLAKE 1902), ou dans les *Cladophora*. D'après TIMBERLAKE, chez l'*Hydrodictyon utriculatum*, le protoplasme, au moment de la formation des zoospores, forme une couche d'épaisseur uniforme autour d'une vacuole centrale et ce protoplasme est divisé en une seule épaisseur de spores au moyen de sillons (*furrows*) étroits partant de la vacuole centrale et qui vont rejoindre d'autres plissements de même nature venant de la surface. Ce type de cloisonnement doit être encore, sans doute, celui qu'on rencontre dans les sporanges à loge unique désignés sous le nom de sporanges uniloculaires des Phéosporées, tandis que les sporanges pluriloculaires dérivent de divisions successives aboutissant à un découpage de plus en plus poussé du contenu sporangial.

Enfin un dernier mode de cloisonnement s'observe fréquemment chez divers Thallophytes et principalement chez les Algues; il ne comporte pas la formation d'une plaque cellulaire à croissance centrifuge, mais la nouvelle membrane, dans ce mode, se forme tout d'abord comme un bourrelet, puis devient un diaphragme à développement centripète, puis finalement une cloison complète. Ce type de cloisonnement a été décrit particulièrement chez les Algues filamenteuses (*Spirogyra*, *Cladophora*). Or, tandis que chez les *Cladophora* la cloison nouvelle se forme en dehors de toute participation des noyaux, chez les *Spirogyra* (fig. 235) la cytotinèse se produit régulièrement en relation avec la mitose, et le bourrelet membranogène, en s'accrois-



sant vers la profondeur, coupe perpendiculairement la région médiane d'un fuseau achromatique étendu entre les deux noyaux-fils (Mc ALLISTER, 1931). La formation d'une cloison au moyen d'un diaphragme ayant son attache sur l'ancienne paroi et progressant vers l'intérieur, comme on l'observe chez les *Spirogyra*, chez de nombreuses Algues et chez les Cyanophycées (voir p. 557) est assimilée en général à un procédé de « furrowing » ; mais il ne s'agit nullement d'un simple « repli » de la membrane, car le phénomène est accompagné d'un dépôt de substance membranaire au niveau du bourrelet ; sou-

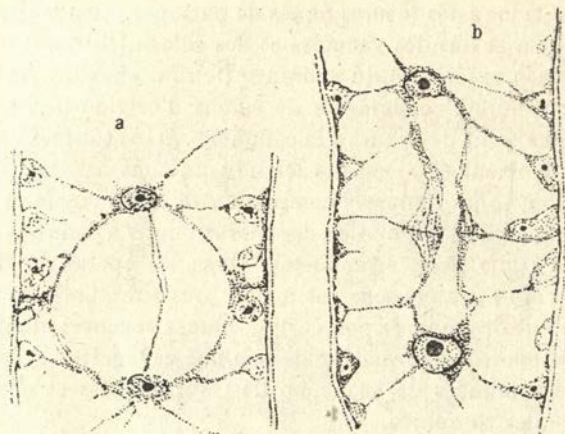


FIG. 235. — Le phragmoplaste et la formation d'une nouvelle membrane montrant le début du développement d'un diaphragme ; a, télophase chez le *Spirogyra setiformis* ; b, figure achromatique à la télophase avancée avec le diaphragme presque complet ;  $\times 1.050$  (D'après Mc ALLISTER, 1931).

vent le « repli » de la membrane apparaît très étroit et le diaphragme ne diffère pas alors, sensiblement, d'une plaque cellulaire qui aurait un développement centripète. En somme l'étude des divers modes de cloisonnement montre qu'ils se relient les uns aux autres et qu'à l'origine se trouve presque toujours un procédé de « séparation de phases » amenant un dépôt de substance plasmique dans la zone de démarcation entre les protoplastes voisins.

### c) Le partage des protoplastes : chondriocinèse et dictyocinèse.

Au cours de la multiplication des cellules, la division du noyau retient naturellement l'attention : c'est le noyau, par ses modifications préparant la caryocinèse, qui donne les premières indications concernant ce phénomène cellulaire et nous avons vu que la formation d'une nouvelle membrane s'orientait par rapport au plan de division caryocinétique. Le noyau a donc un rôle prépondérant et en quelque sorte directeur. Les autres constituants de la cellule semblent, au contraire, suivre plus ou moins passivement le sort du cytoplasme lui-même qui est réparti au cours de la division en deux moi-



tiés sensiblement équivalentes. Qu'il s'agisse des vacuoles, des mitochondries ou des plastes la répartition entre les cellules-filles semble le plus souvent s'opérer au hasard et résulter d'une sorte d'équilibre entre les masses cytoplasmiques amenées à se grouper autour des noyaux-fils en formation. Pourtant, en ce qui concerne le chondriome, on connaît quelques exemples où la *chondriocinèse*, comme on peut l'appeler, donne lieu à des figures de distribution particulièrement nettes ; dans les Infusoires, FAURÉ-FRÉMIET a montré que les mitochondries se divisaient toutes simultanément et que leur division accompagnait celle du micronucleus. Dans les divisions des cellules germinales de certains Hémiptères, BOWEN (1920) a montré que les chondriosomes filamenteux s'orientaient autour des centres d'une manière régulière et caractéristique. Pour le plastidome, surtout lorsque la cellule ne renferme qu'un petit nombre de plastes, la division cellulaire peut être précédée régulièrement par la division des plastes ; il en est ainsi chez les Sélaginelles où les cellules méristématiques ne contiennent qu'un seul chloroplaste et dans la sporogénèse de *Polytrichum commune*, d'après WEIER (1931). Chez beaucoup d'Algues, la scissiparité s'accompagne d'une division du, ou des chloroplastes, de telle sorte que souvent le nombre de ces derniers est assez constant (*Spirogyra*, Diatomées). Deux modes peuvent être alors observés suivant lesquels la division des chloroplastes précède (*Grammatophora*, *Penium*) ou suit (*Cylindrocystis*, *Zygnema*, *Closterium*) la division du noyau.

A côté de la chondriocinèse peut être citée ici la *dictyocinèse*, ou partage des éléments de Golgi (dictyosomes) entre les deux cellules-filles. Dans les cellules animales on a souvent observé la division des corps de Golgi en deux moitiés sensiblement équivalentes. Ce phénomène peut, dans certains cas, accompagner régulièrement la cytokinèse (PERRONCITO, LUDFORD, HIRSCHLER, GATENBY, VOÏNOV, TURCHINI et BROUSSY).

## II. — CONSTITUTION DE LA MEMBRANE CHEZ LES PLANTES SUPÉRIEURES

Il ne rentre pas dans le cadre de cet ouvrage de décrire d'une manière détaillée les divers constituants de la membrane végétale définitivement formée et ses modifications ultérieures dans les tissus différenciés. Ces notions, fondamentales en Histologie végétale et en Anatomie, sont exposées dans des ouvrages spéciaux. Nous allons nous borner à donner une idée forcément un peu schématique de cette question.

### a) Les différentes couches de la membrane (fig. 236).

On sait depuis longtemps que la membrane normale, dans un Végétal Supérieur, comprend plusieurs couches de nature différente qui se succèdent



depuis l'extérieur jusqu'à la région interne au contact du protoplasme. La couche externe, plus ou moins épaisse, ne donne pas les réactions de la cellulose, mais celle des *composés pectiques* (caractérisés aujourd'hui comme des polyuronides), ou des *hémicelluloses* ; dans les cellules contiguës, assemblées en tissus, elle forme, avec une région de même nature appartenant aux cellules voisines, un ensemble cohérent, isotrope, connu sous le nom de *lamelle moyenne* (1) (*middle lamella* des auteurs de langue anglaise) ou de *couche mitoyenne*. D'après MANGIN (1888-93) cette lamelle serait constituée par du

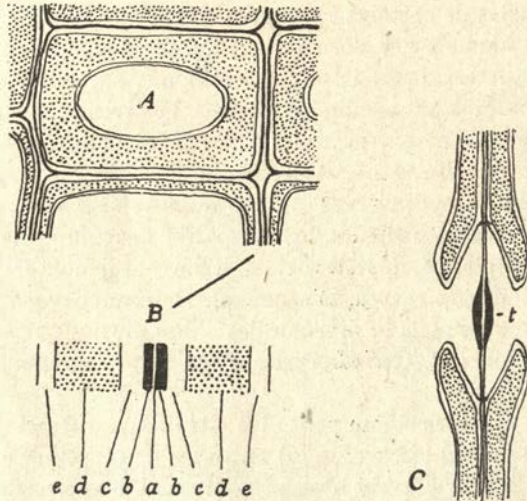


FIG. 236. — Schémas de la structure d'une fibre à ponctuations aréolées : A, coupe d'une trachéide entière ; B, section des parois adjacentes plus grossie ; C, coupe d'une ponctuation aréolée ; a, substance intercellulaire (lamelle moyenne) ; b, membrane primaire ; c, couche externe de la paroi secondaire ; d, paroi secondaire ; e, couche interne de la paroi secondaire ; t, torus (D'après KERR et BAILEY, 1934).

pectate de calcium, mais cette opinion, bien que la plus probable, n'est pas universellement acceptée.

D'après H. DEVAUX (1903), le ciment intercellulaire serait formé de pectose et la présence de calcium, qui est indiscutable dans cette région de la membrane, serait due à des phénomènes d'adsorption : les ions métalliques sont en effet facilement adsorbés au niveau des membranes pectiques, et l'on sait que cette propriété est souvent utilisée dans la détection des composés pectiques des membranes sous le nom de méthode de DEVAUX et PETIT. D'autre part, si la plupart des auteurs suivent MANGIN et pensent que la lamelle moyenne est formée de composés pectiques, au moins dans les mem-

(1) Divers auteurs comme BAILEY et SEIFRIZ (1934) ont distingué seulement pour chaque cellule, une enveloppe propre qui est la membrane primaire et, dans l'intervalle entre les cellules, de l'« intercellular material », terme que l'on pourrait traduire par celui de *ciment intercellulaire*. Cependant KERR et BAILEY (1934) proposent également d'appliquer le terme de lamelle moyenne à la région mitoyenne isotrope non cellulosique.



branes des tissus mous, plus récemment divers savants n'ont pu mettre en évidence ces composés, dans les membranes du bois à maturité (RITTER, 1925 ; HARLOW, 1928-32) ; pour eux la lignine formerait une grande partie de cette lamelle dans les éléments du xylème (1).

A cette lamelle moyenne succède vers l'intérieur une région constituée encore de composés pectiques, mais associés cette fois avec un peu de cellulose : on la désigne sous le nom de *membrane primaire*. Cette membrane primaire est celle qui s'observe dans les tissus jeunes comme les méristèmes ; elle est extrêmement mince et très pauvre en cellulose, d'après FREY-WYSSLING (1930) ; en outre, les composés pectiques qu'on y rencontre n'ont pas tout à fait les mêmes propriétés que ceux de la cloison mitoyenne (*protopectine* de beaucoup d'auteurs). La membrane primaire renferme encore des composés de nature cireuse, découverts par HESS (1936) et révélés par l'analyse aux rayons X dans les poils du Cotonnier et dans divers méristèmes et peut-être aussi des protéides.

La membrane primaire possède une structure encore controversée ce qui tient à sa constitution dont les travaux récents ont montré la nature complexe : dans cette membrane se trouvent en effet associés, comme nous venons de le voir, la cellulose, les composés pectiques, des corps gras de nature cireuse et probablement aussi des protéines ; pour ces dernières substances il est possible d'ailleurs qu'elles correspondent à du protoplasma intra-membranaire. Le mode d'association de ces divers constituants donne lieu à diverses hypothèses : pour expliquer une soudure solide entre les cires et le complexe cellulose-pectine, FREY-WYSSLING et WERGIN sont d'accord pour admettre l'existence de phosphatides, à la limite des deux phases, en raison des propriétés moléculaires à la fois lipophiles et hydrophiles de ces substances qui les prédisposent à ce rôle unisseur.

En ce qui concerne, d'autre part, la répartition des substances principales de la membrane, les représentations que l'on en peut donner sont intéressantes, mais ne sont encore que des essais sans garantie de certitude. Nous donnerons une idée de ces figurations qui s'appliquent surtout à la membrane primaire des poils de Cotonnier. Or, d'après FREY-WYSSLING et ses élèves, il existerait dans la membrane primaire un squelette micellaire cohérent formé de filaments très minces de cellulose orientés principalement dans la direction transversale et laissant entre eux des intervalles intermicellaires relativement larges : il paraît nécessaire à beaucoup d'auteurs d'admettre ainsi une sorte de charpente continue de cellulose pour expliquer le maintien de la membrane après l'extraction des composés non cellulosiques. Tel n'est pas cependant l'avis de HESS, WERGIN et de leurs

(1) Il est nécessaire de souligner que les anciens auteurs ont désigné, sous le nom de lamelle moyenne, non seulement le ciment intercellulaire pectique, mais encore les deux couches, qui lui sont adjacentes, de la membrane cellulosique primaire, et que d'autre part SOUÈGES (1945, p. 62) considère comme synonymes les termes de lamelle moyenne et de membrane primaire. L'acception que nous adoptons est celle qui est le plus généralement en vigueur aujourd'hui, à la suite de la mise au point de KERR et BAILEY (1934). Le terme de lamelle moyenne est pour nous synonyme de celui de lamelle mitoyenne employé par MARTENS (1937) et de couche mitoyenne employé par R. COMBES (1937).



collaborateurs qui se représentent les éléments celluloseux comme des sortes de poutres, indépendantes les unes des autres, mais unies aux composés pectiques et dans lesquelles les molécules celluloseux seraient disposées parallèlement les unes aux autres (fig. 237).

Les cires et autres substances lipoides de la membrane pourraient être suivant certains auteurs, sous forme de baguettes cristallines à organisation radiale, situées dans les intervalles entre les filaments celluloseux, ou bien, suivant l'interprétation qui paraît mieux fondée de HESS, WERGIN

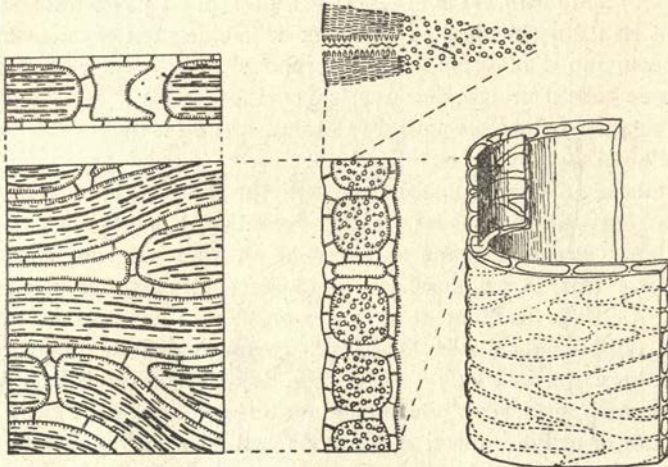


FIG. 237. — Schéma de la structure d'un poil jeune de Cotonnier (membrane primaire) montrant, suivant un figuré conventionnel, les divers constituants ; 0 et —, cellulose ; + et ---, composés pectiques ; ΠΠΠ et πππ, phosphatides (lécithines) ; ~~~~~, protéides (HESS WERGIN et KIESSIG, 1942).

et KIESSIG (1942), ces substances formeraient une enveloppe périphérique autour du complexe celluloseux-pectique (fig. 237). Certaines évaluations permettent de penser que l'enveloppe cireuse, dans les poils de Cotonnier, pourrait se composer d'une dizaine d'épaisseurs de couches moléculaires ayant chacune environ 50 Å.

La membrane primaire, enfin, ne serait pas simple, mais constituée de plusieurs strates d'après BALLS (1923) et aussi d'après ANDERSON et KERR (1938) qui distinguent trois régions différant suivant l'orientation des éléments de structure ; tandis que HESS, WERGIN et KIESSIG n'admettent qu'une seule lamelle d'un complexe celluloseux-pectique entouré de tous côtés par une gaine lipo-cireuse.

La membrane primaire, par suite de sa simplicité relative et de sa faible épaisseur (0,5 à 1  $\mu$ ), est très apte à s'accroître en surface ; aussi caractérise-t-elle les tissus jeunes en voie de croissance rapide. Dans l'ensemble, elle possède, comme l'a établi FREY-WYSSLINGH, une structure « de tube » (röhrenstruktur), c'est-à-dire que les micelles celluloseux y font preuve



d'une orientation transversale prédominante. Si l'on n'y trouve pas de ponctuations reconnaissables, il semble légitime d'admettre, toutefois, qu'elle puisse être pénétrée par le cytoplasme sous forme de plasmodesmes (fig. 237).

La membrane secondaire, ou membrane d'épaississement, vient ensuite se déposer en couches successives contre la membrane primaire des cellules méristématiques, lorsque celles-ci se transforment en cellules différenciées. Cette membrane secondaire peut avoir une épaisseur relativement considérable et elle se compose de nombreuses couches ou lamelles ; contrairement à la membrane primaire, elle n'est pas continue, mais se trouve interrompue sur l'emplacement de régions demeurées minces, réduites à leur membrane primaire et qu'on appelle des *pores*, ou *ponctuations* ; sa nature chimique est cellulosique. Il en est de même de la couche tertiaire que l'on est parfois amené à reconnaître comme un dépôt distinct à la partie interne de cette région d'épaississement secondaire. La couche tertiaire est encore désignée, par certains auteurs, sous le nom de « couche interne » (*innenschicht*) et elle ne serait pas bien souvent, comme on pourrait le croire, la dernière membrane formée. WIELER (1940), récemment, a insisté sur ce point, montrant, comme l'avait fait DIPPEL autrefois, que la couche interne, dans les fibres, se forme avant le dépôt des couches secondaires d'épaississement. Il en résulte la nécessité d'une croissance de la membrane secondaire par intussusception (voir à ce sujet p. 546).

La membrane secondaire est de beaucoup la partie la plus développée dans les membranes ayant subi quelque épaississement particulier (fibres, sclérites, etc.) (fig. 236) et typiquement elle se compose de trois parties : 1° une mince couche externe, 2° une épaisse couche moyenne, 3° une très mince couche interne ayant des caractères chimiques particuliers. Les deux premières couches diffèrent l'une de l'autre par l'agencement spiral de leurs éléments constituants. Dans certaines fibres assez rares de Dicotylédones (*Vinca*, *Cinchona*) il est possible, par contre, de distinguer jusqu'à quatre couches successives dans la membrane secondaire. Chez la plupart des Monocotylédones, l'épaississement des fibres révèle un nombre de couches souvent très grand et non limité. Enfin chacune des couches de la membrane secondaire est ordinairement formée d'un grand nombre de lamelles dont l'épaisseur avoisine la limite de résolution microscopique ; pour les voir, il faut souvent employer des réactifs gonflants qui augmentent leur visibilité : c'est ainsi que dans l'objet classique constitué par les poils du Cotonnier, on peut compter environ 25 lamelles n'ayant pas plus chacune de  $0 \mu 4$  d'épaisseur. La disposition en lamelles (lamellisation) serait due, pour BAILEY et KERR (1935), à l'hétérogénéité des lamelles, leur partie externe étant constituée de cellulose plus dense que leur partie interne. En réalité la cause de la structure stratifiée régulière de beaucoup de membranes réside sans doute dans une croissance rythmique, dont la nature nous échappe et qui doit d'ailleurs être variable suivant les objets ; elle demeure dans l'ensemble assez mal connue. Nous citerons cependant un exemple où elle a donné lieu à une analyse d'une grande précision. Dans les fibres de coton (poils du Cotonnier), d'après différents auteurs (BALLS, 1919 ; ANDER-



SON et J. H. MOORE, 1937; ANDERSON et KERR, 1938), chaque lamelle correspondrait à un dépôt journalier, depuis le moment où le poil a cessé de s'allonger, jusqu'à celui où sa paroi ne s'est plus épaissie; c'est ainsi que BALLS, après avoir gonflé ces fibres par un réactif approprié, a pu compter les couches membranaires dont elles se composent et montrer l'existence d'une certaine corrélation entre leur nombre et celui des jours et des nuits pendant la période de l'épaississement secondaire; l'alternance des lamelles successives serait donc calquée sur l'alternance des nuits et des jours, soit que la production membranaire s'effectue seulement la nuit (théorie de BALLS), soit que ce dépôt se fasse plus dense pendant le jour (théorie de KERR, 1936). Au contraire, selon FARR et BARROWS (1940), la disposition stratifiée ne dépendrait pas de la succession des nuits et des jours. Récemment WERGIN (1942-1943) a fourni une démonstration expérimentale des théories précédentes: des poils de Cotonnier développés dans des conditions de température et d'éclairage constantes ont une membrane homogène et de constitution uniforme où les lamelles font défaut. Ainsi se trouvent confirmées les idées de BALLS, ANDERSON et MOORE, ANDERSON et KERR, sur le rôle des influences journalières dans la stratification des membranes; on ne saurait cependant, bien entendu, en tirer des conclusions générales au sujet de l'épaississement membranaire.

La structure d'une membrane normale, telle que nous venons de l'exposer ne donne qu'une idée approchée de la complexité des parois squelettiques de cellules végétales. Il subsiste en réalité bien des obscurités au sujet des transformations qui ont lieu à partir du premier dépôt membranaire formant la première cloison entre deux cellules.

Récemment DAUPHINÉ (1939), dans une série de recherches, est arrivé à conclure, contrairement à l'opinion classique, que la très jeune membrane serait constituée, dès l'origine, par de la cellulose et de la pectose et que cette membrane primitive deviendrait ultérieurement la lamelle moyenne de plus en plus pectique dans la cellule adulte; elle serait donc susceptible de s'enrichir progressivement en pectose, tout en s'appauvrissant en cellulose. Dans cette conception la lamelle moyenne pectique ne serait pas une formation primitive de la membrane car, dès le début, dans toute l'épaisseur de la jeune cloison, la pectose serait, non pas seule, mais associée à la cellulose qui semble même la précéder.

On sait que BECKER a observé, au moment de la formation d'une nouvelle cloison, le groupement dans la région équatoriale du phragmoplaste, de gouttelettes d'une substance fluide, colorables vitalement par le rouge neutre. Ces gouttelettes se souderaient ensemble en une lamelle donnant bientôt la réaction des composés pectiques (coloration par le rouge de ruthénium). D'après DAUPHINÉ les granulations vues par BECKER seraient formées de cellulose. Il est difficile de prendre parti dans ce débat et nous sommes obligé de constater que la nature même du premier dépôt membranaire n'est pas exactement établie. Cependant on peut considérer comme certain que la lamelle moyenne est formée principalement de composés pectiques et c'est seulement au sujet d'une participation de la cellulose à sa



formation que les avis peuvent différer. On ne doit pas oublier non plus que la présence de protéines a été signalée également dans la lamelle moyenne (DAUPHINÉ). D'après le même auteur (1934) il faudrait donc comprendre la formation d'une nouvelle membrane de la façon suivante : tout d'abord apparaîtrait une lamelle protéique, puis, de chaque côté, on constaterait l'apparition de la cellulose, sous la forme d'un réseau étroitement appliqué sur ce premier septum ; ce réseau est formé de trabécules anastomosés ; la croissance terminée, les intervalles subsistant dans le réseau deviendraient les ponctuations intercellulaires. Pendant cette évolution les composés pectiques apparaissent dans la lamelle moyenne, où ils semblent intimement liés à la lamelle protéique primitive.

Les constituants de la membrane normale sont ceux que nous venons de citer, c'est-à-dire les composés pectiques et la cellulose ; il s'y ajoute, dans certaines membranes (tubes polliniques, cal des tubes criblés, certains Champignons), de la *callose*, substance peu connue dont on doit la découverte à MANGIN. Ultérieurement la membrane subit cependant des transformations dont les principales sont la lignification, la subérification, enfin la formation de membranes cutinisées.

La lignification consiste dans l'imprégnation des membranes cellulose-pectiques par les substances complexes et de composition chimique imparfaitement connue, désignées sous le nom de *lignine* ou *principes lignifiants*. La lignification se montre en premier lieu au niveau de la lamelle moyenne pectique, puis dans les couches secondaires de la membrane où la lignine semble être déposée dans l'intervalle des micelles celluloseuses. La lignification des parois celluloseuses consisterait donc surtout dans une modification de la substance intermicellaire. Elle semble précédée par une accumulation de cytoplasme granuleux sur les emplacements qui doivent être occupés plus tard par les ornements lignifiés dans le cas des vaisseaux et des cellules conductrices du xylème (SINNOT et BLOCH, 1944). Il existerait ainsi une configuration du cytoplasme qui serait à l'origine du squelette lignifié de certaines membranes.

On sait peu de chose d'ailleurs sur les rapports entre la cellulose et le principe lignifiant. D'après WIELER (1943) l'union entre la cellulose et la lignine ne serait pas très étroite et elle ne correspondrait pas à une liaison de nature chimique comme d'autres auteurs l'ont pensé.

## b) Les plasmodesmes.

### 1. — CHEZ LES PLANTES SUPÉRIEURES.

Les membranes des Végétaux supérieurs, surtout lorsqu'elles sont épaisses, présentent souvent dans leur tranche des sortes de fils très fins, à disposition radiaire, dont la direction générale est perpendiculaire aux cloisons moyennes et qui se correspondent ordinairement d'une cellule à l'autre. Ces filaments existent peut-être de très bonne heure et dans les membranes



réduites encore à leur structure primaire; mais, lorsque les parois sont épaissies secondairement on les voit se localiser au niveau des pores ou des punctuations dont le fond semble parcouru par de fins canaux; dans le cas où les pores affectent eux-mêmes la forme de canalicules étroits et ramifiés, ces filaments y sont logés et, par là-même, s'identifient pour ainsi dire avec les canalicules qui les contiennent. D'après la disposition de ces filaments plus ou moins alignés parallèlement les uns aux autres et d'après leurs caractères, de nombreux auteurs ont été conduits à y voir des « filaments protoplasmiques » établissant des rapports directs entre cellules voisines, autrement dit à les interpréter et à les désigner comme des *plasmodesmes* (STRASBURGER, 1901).

TANGL (1880), MEYER (1897), GARDINER (1898), KIENITZ-GERLOFF (1918), POIRAULT (1894), STRASBURGER (1901), sont parmi les auteurs qui ont décrit ces formations dans des tissus variés et montré leur présence particulièrement démonstrative dans les albumens à parois épaisses (*Strychnos*, *Phoenix*, *Phytelephas*); mais ces plasmodesmes, ou éléments prétendus tels, s'observent aussi dans des méristèmes comme celui du Gui, objet de choix pour ce genre d'études. L'idée d'une communication protoplasmique dans les tissus des Végétaux Supérieurs, par le moyen de plasmodesmes au travers des parois, a été défendue principalement par STRASBURGER, pour qui les filaments radiaires des membranes sont de nature protoplasmique. Les plasmodesmes tireraient leur origine, suivant les auteurs, soit des fibrilles restantes du fuseau achromatique, entre deux cellules résultant d'une division, soit encore de la production de filaments protoplasmiques émis à la rencontre les uns des autres par des cellules contiguës et qui s'uniraient au niveau de la cloison mitoyenne.

Cependant la nature et le rôle de ces plasmodesmes, ainsi compris, n'ont jamais entraîné l'adhésion de la majorité des botanistes. Le doute a toujours subsisté au sujet de l'origine protoplasmique de ces fins filaments et plus récemment le cytologiste belge JUNGERS (1930), reprenant la question dans toute son étendue, a tenté de ruiner définitivement l'ancienne conception des plasmodesmes en tant que communications directes des protoplastes au travers des membranes.

JUNGERS a repris l'étude des exemples classiques étudiés par ses devanciers. Il indique d'une part qu'aucune des réactions colorantes utilisées pour montrer la nature protoplasmique des plasmodesmes n'est démonstrative. En outre, bien souvent, les plasmodesmes, loin de servir à relier deux cellules voisines, s'arrêtent avant d'atteindre la surface interne des membranes; ou bien encore ces plasmodesmes peuvent exister dans l'épaisseur des membranes épidermiques, du côté externe, là où elles ne peuvent évidemment jouer aucun rôle de connexion intercellulaire. Enfin « dans les tissus comportant des membranes épaisses dépourvues de punctuations, les plasmodesmes se répartissent régulièrement dans toutes les portions de la paroi, même dans les angles de la cellule. »

D'après ses observations, l'auteur est donc amené à rejeter la conception de plasmodesmes protoplasmiques établissant des connexions intercellu-



laïres et il conclut que ces formations sont tout simplement des « éléments constitutifs de la structure des membranes » (1).

La thèse de JUNGERS, bien exposée et bien illustrée, fait assurément grande impression ; cependant tous les arguments de l'auteur ne sont pas également convaincants : l'existence de plasmodesmes, ou de filaments de nature comparable, dans les membranes externes épidermiques peut s'expliquer, comme l'a montré SCHUMACHER (1942), en leur attribuant un rôle dans certaines perceptions tactiles (par exemple dans le cas des vrilles) ; il n'est pas indispensable, d'ailleurs, que toute formation cellulaire « ait un rôle » ou une utilité évidente ; le même raisonnement pourrait être appliqué aux plasmodesmes qui se dirigent vers les angles des membranes épaisses, ou qui se terminent en cul-de-sac : s'ils n'établissent pas de communication, du moins pourrait-on les envisager comme servant à la nutrition ou à l'accroissement de la membrane. On voit donc qu'il n'est pas encore possible de se faire une opinion définitive au sujet des communications intercellulaires au travers des membranes. Ce qui paraît certain c'est que ces dispositifs, combinés avec la présence de pores et de ponctuations, facilitent les échanges de cellules à cellules, mais les protoplastes des cellules voisines demeurent, à ce qu'il semble, indépendants. Les corrélations entre éléments voisins peuvent d'ailleurs très bien se faire sentir par des « messagers chimiques », hormones ou autres substances, qui, passant facilement d'une cellule à l'autre, suffisent à assurer l'unité de fonctionnement d'un tissu ou d'un organe.

Dans un ouvrage récent de MEEUSE (1941), celui-ci admet que les plasmodesmes sont de fins filaments de protoplasme vivant ; mais c'est un fait dont il reconnaît qu'il est difficile de donner une démonstration directe et l'un des meilleurs arguments que l'on puisse fournir en sa faveur, comme la translocation des virus de cellule à cellule, chez les Végétaux, n'apporte, en réalité, qu'une preuve indirecte.

## 2. — LES PLASMODESMES CHEZ LES THALLOPHYTES.

A propos des communications protoplasmiques, les cellules des Algues rouges méritent d'être envisagées tout particulièrement. Les algologues ont reconnu en effet, depuis longtemps, l'existence entre les cellules des Floridées, de différenciations particulières des membranes, sortes de ponctuations, permettant, suivant les auteurs, soit la mise en rapport directe des

(1) Depuis la publication du Mémoire de JUNGERS, un travail important de MÜHL-DORF (1937) a conclu dans un sens opposé à l'opinion du savant belge en défendant une nouvelle fois l'idée de communications de nature plasmique entre les cellules. Cependant il s'agit de s'entendre au sujet de ce caractère « plasmique » des plasmodesmes : il est bien possible en effet que l'on ait affaire à des filaments de nature protéique s'insinuant dans l'épaisseur des membranes et les traversant plus ou moins, mais qu'il ne s'agisse pas, pour autant, de trabécules ou de prolongements de la substance vivante elle-même. Sur cette distinction pourrait bien reposer une grande partie des discussions et des désaccords au sujet des communications intercellulaires chez les Plantes Supérieures. Plus récemment WIELER (1943) s'est prononcé en faveur de l'opinion de JUNGERS et il a soutenu que les plasmodesmes n'étaient que l'expression d'une propriété très générale de la membrane qui est de posséder une structure alvéolaire ou rayonnée (wabig).



protoplasmes voisins, soit des échanges plus faciles au travers des cloisons amincies (fig. 238).

Ces punctuations ont été signalées par KÜTZING, NÄGELI, THURET et BORNET, SCHMITZ, KYLIN. Leur structure a été interprétée de façon assez diverses. NÄGELI (1845), THURET et BORNET (1878), y voyaient de larges perforations des membranes permettant les communications protoplasmiques librement d'une cellule à l'autre. D'autres auteurs, comme SCHMITZ (1883) et FALKENBERG (1901), montrèrent cependant l'existence d'une mince

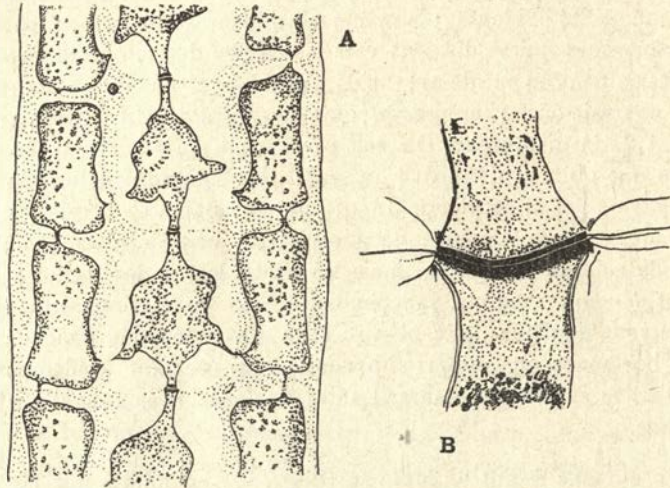


FIG. 238. — A. — Coupe axiale dans une branche du thalle de *Poly-siphonia fastigiata* montrant le siphon central et deux siphons péri-centraux. B. — Coupe transversale d'un synapse reliant deux cellules du siphon central fortement grossi (D'après JUNGERS, 1933).

lamelle interposée entre les protoplasmes voisins au niveau de la ponctuation ; mais cette lamelle serait, d'après eux, perforée par de minces filaments cytoplasmiques, analogues à ceux qui traversent la membrane des ponctuations chez les Plantes Supérieures. D'autre part, de chaque côté de la ponctuation existe une plaque épaissie formée par une substance fortement colorable. Ces plaques épaissies, en forme d'anneau, de collier ou de plateau, ont été décrites par un grand nombre d'auteurs (fig. 238). MANGENOT (1924) leur applique le nom de *synapses* et il leur attribue une nature cytoplasmique. Alors que la plupart des auteurs ont vu, dans ces plaques, un obstacle aux échanges de cellules à cellules, MANGENOT admet au contraire que les synapses facilitent les relations entre les protoplastes voisins qui grâce à elles se toucheraient sans se confondre. MIRANDA (1930), chez le *Bornetia secundiflora*, a cru constater que les synapses étaient traversés par de fins canalicules mettant en communication les cellules voisines. Cette disposition n'a pas pu être confirmée dans les travaux ultérieurs (JUNGERS, Mme FELD-MANN-MAZOYER, KYLIN).

Des travaux plus récents de JUNGERS (1933) sur les plasmodesmes des Algues rouges il résulterait cependant que les « communications protoplasmiques » des



Floridées sont en réalité toujours obturées, soit par une mince lamelle pectique, soit par des plaques épaissies (synapses de MANGENOT) qui ne sont pas de nature cytoplasmique mais de nature membranaire. Tel est également l'avis de H. KYLIN (1941) qui y voit des anneaux, plutôt que des plaques, et qui y met en évidence des composés pectiques. Ces formations auraient, d'après le savant suédois, un rôle mécanique comme soutien des fines pellicules ectoplasmiques.

On peut noter que les synapses sont fortement réfringents et que leur substance très dense et homogène se colore fortement par l'hématoxyline. JUNGERS, cependant, n'a pas réussi à déterminer la nature exacte de la substance des synapses. Dernièrement cette étude a été reprise par M<sup>lle</sup> CÉLAN (1939) qui attribue aux synapses une nature lipoprotéidique et rattache ces formations au cytoplasme et non à la membrane : les ponctuations des Floridées seraient, d'après cet auteur, de véritables perforations au travers des parois et il en résulterait qu'*au niveau de ces ouvertures, les protoplastes des cellules voisines s'affrontent sans se confondre*. Les synapses se colorent par le noir Soudan, le Soudan III, colorants spécifiques des lipides ; ils donnent les réactions des lécithines (réactions de SMITH-DIETRICH et de ROMIEU). M<sup>me</sup> FELDMANN-MAZOYER (1940) qui a fait également une étude de ces formations, tout en confirmant leur nature en partie lipidique, fait des réserves au sujet de leur rattachement au cytoplasme : ce seraient pour elle des formations particulières ne pouvant être rattachées à aucun autre constituant de la cellule. Ils ne seraient pas de nature membranaire comme l'a soutenu JUNGERS.

Il y aurait d'ailleurs, d'après JUNGERS, deux types de synapses « nettement distincts et irréductibles l'un à l'autre » : « le type du *Polysiphonia*, formé de deux disques chromatiques, séparés par une fine lamelle membranaire et le type du *Griffithsia*, constitué par un unique corps chromatique en forme de lentille, serti dans l'orifice central de la membrane transversale. » Le type *Griffithsia* se rencontrerait également dans le *Ceramium rubrum*.

De l'ensemble de ces données un peu contradictoires, nous retiendrons qu'il n'y a pas, entre les cellules des Floridées, de communications protoplasmiques directes au travers de perforations dans les membranes ; il n'existe pas non plus de communications par de fins tractus cytoplasmiques nombreux et étroits du type des plasmodesmes. Ce dernier point nous paraît bien établi par les travaux de JUNGERS. D'autre part les ponctuations intercellulaires des Floridées se distinguent par la présence de plaques réfringentes, en forme de disques, placées en regard l'une de l'autre et qui sont séparées par un mince septum (fig. 239). Ce septum correspond au prolongement de la membrane mitoyenne de nature pectique comme le montre une coloration par le rouge de ruthénium ; mais certaines observations tendent à nous faire croire que le reste de la membrane, c'est-à-dire la région cellulosique, accompagne la fine lamelle pectique dans la traversée du septum. Les plaques en regard peuvent être amincies dans leur région centrale et prendre ainsi l'aspect de colliers ou d'anneaux. Nos observations ont porté particulièrement sur le *Falkenbergia Doubletii*, divers *Callithamnion* et *Antithamnion*.



Elles vérifient par conséquent, d'une manière générale, les données de JUNGERS sur la présence, au travers des ponctuations des Floridées, d'une lamelle membranaire intacte et continue formant un emplacement très aminci de la paroi. Cette lamelle assure une séparation effective entre les protoplasmes voisins tout en facilitant les échanges par suite de sa minceur. Cette thèse s'oppose, par contre, à l'opinion soutenue par MANGENOT et par son élève M. CÉLAN. La formule employée par MANGENOT disant qu'au niveau des ponctuations des Floridées les protoplasmes en regard *se touchent*

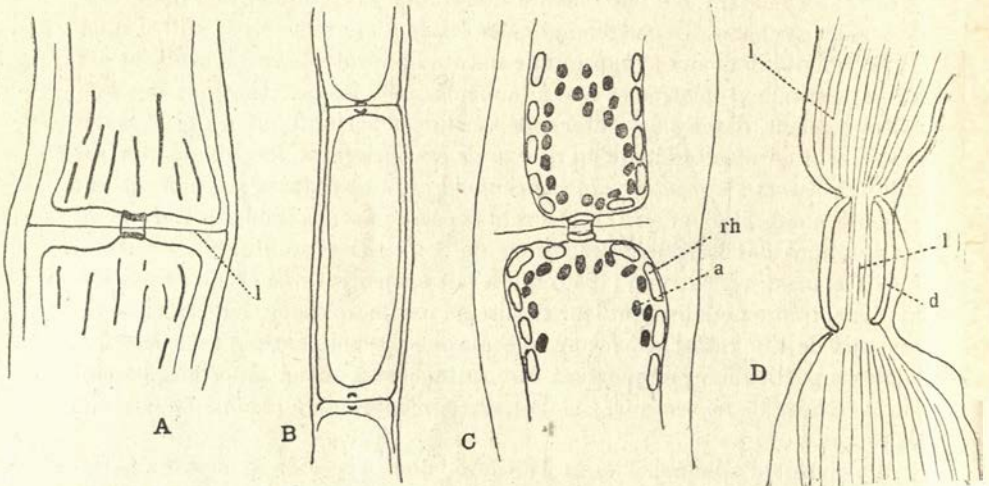


FIG. 239. — Ponctuations des membranes chez les Floridées : A, *Antithamnion plumula*, formol sans coloration ; B, *Cruoria pellita*, formol et eau iodo-iodurée ; C, *Antithamnionella sarniensis*, eau iodo-iodurée ; D, *Griffithsia* sp., région de la membrane avoisinant les disques obturateurs *d* ; *a*, amidon floridéen ; *d*, disque réfringent ; *rh* rhodoplaste ; *l*, lamelle moyenne pectique qui, en D, est fortement gonflée et montre une structure feuilletée. A, B, C, moyennement grossi ; D, fortement grossi.

*sans se confondre* ne peut être retenue, puisqu'il est bien démontré aujourd'hui que les formations cellulaires au contact, dans les ponctuations, ne sont pas de nature protoplasmique.

Il nous reste à envisager s'il est exact que deux types de ponctuations se rencontrent dans les Floridées. *A priori*, on ne voit pas pourquoi les *Griffithsia* et les *Ceramium* se comporteraient différemment des Floridées, somme toute voisines, que sont les *Callithamnion* et les *Antithamnion*. Les arguments apportés par JUNGERS ne nous semblent pas convaincants et le fait qu'il existe chez les *Griffithsia*, comme chez les autres Floridées, deux disques réfringents séparés par une substance interstitielle, nous semble correspondre au schéma général rencontré ailleurs. Nous sommes donc persuadé qu'on pourra mettre en évidence chez les *Griffithsia*, un septum analogue à celui des Floridées du « type *Polysiphonia* ». Ainsi l'unité serait rétablie entre toutes ces formations qui auraient la même structure fondamentale dans le groupe des Algues rouges.

Moins connues que les ponctuations des Floridées sont les communications intercellulaires entre les cellules de certains Champignons, particu-



lièrement les Ascomycètes. Cependant on sait, d'une manière générale, que ces communications sont fréquentes. Citons, à ce propos, les observations de P. A. DANGEARD chez le *Sphærotheca Humuli* et le *Bactridium flavum*, celles de M<sup>lle</sup> TERNETZ (1900) chez l'*Ascophanus carneus*, enfin la longue étude de A. MEYER (1902) consacrée à ces punctuations chez les Ascomycètes : celles-ci seraient de véritables communications protoplasmiques directes, au moins dans certaines formes inférieures. Dans le *Sordaria fimicola*, VARITCHAK (1931) a même signalé que le cytoplasme circule et passe d'une cellule ou d'un article à l'autre par les cloisons perforées ; mais ceci a lieu dans les jeunes cultures et il est possible que dans le Champignon âgé ces communications soient obturées. Parmi les travaux plus anciens signalant les mêmes faits on peut citer celui de M<sup>lle</sup> TERNETZ dont nous avons parlé plus haut. Enfin BULLER (1933) a observé sur le vivant la circulation du protoplasme et son passage au travers des cloisons perforées chez de nombreux Septomycètes, en particulier chez le *Pyronema confluens* et le *Rhizoctonia solani*. Chez les Ascomycètes, de nombreux auteurs et dernièrement MOREAU (1930) ont signalé, de part et d'autre des punctuations, des disques ou des renflements chromatiques tout à fait comparables aux synapses des Algues rouges. Il faut reconnaître que leur présence s'accorde mal avec la possibilité d'une circulation de cellule à cellule ; sans doute ne sont-ils développés que dans les hyphes âgées (pour les plasmodesmes des Algues bleues voir p. 557).

### c) La cuticule et les couches cuticulaires.

Les membranes des tissus épidermiques sont généralement différenciées du côté extérieur par la production d'une couche plus ou moins épaisse d'une substance particulière, différente de la cellulose, et à laquelle on a donné le nom de *cutine*. Cette couche cutinisée, ou *cuticule*, forme un revêtement plus ou moins imperméable, une sorte de vernis protecteur, qui est particulièrement développé à la surface des organes aériens, surtout dans les végétaux xérophytes. En outre, entre la cuticule et la membrane cellulosique s'interposent souvent différentes lamelles formées alternativement de cellulose et de cutine et qui sont désignées sous le nom de *couches cuticulaires* (1).

La cutine se colore en jaune par le chloro-iodure de zinc et elle est très résistante vis-à-vis de la plupart des réactifs. Ses propriétés physiques sont aussi très différentes de celles de la cellulose : c'est ainsi que son élasticité et son extensibilité sont nettement inférieures à celles de la membrane sous-jacente ; aussi arrive-t-il que la cuticule se détache parfois dans son ensemble et se libère de la paroi cellulosique lorsque celle-ci subit un soudain et fort

(1) Dans la région des couches cuticulaires se rencontrent également, chez les Xérophytes, des substances cireuses associées (FREY-WYSSLINGH, 1938) et il faudrait encore distinguer, du côté interne, une lamelle pectique à la limite des couches cuticulaires et de la région proprement cellulosique (ANDERSON, 1928). Finalement, dans la membrane externe des cellules épidermiques peuvent entrer quatre constituants principaux : la cellulose, la cutine, des composés pectiques et des cires (FREY-WYSSLINGH, 1936-37).



accroissement. Ce phénomène a été particulièrement étudié dans les poils staminaux de *Tradescantia* par MARTENS (1931-1938) (fig. 240). Il s'agit là d'un « dépeuillement cuticulaire », spontané et provoqué, observable sur les cellules vivantes ; il traduit le fait d'une adhérence très faible, dans ce cas, entre la cuticule et la paroi cellulosique. D'après VAN ITERSOM (1937), il existerait, entre les deux pellicules membranaires, une couche de « proto-

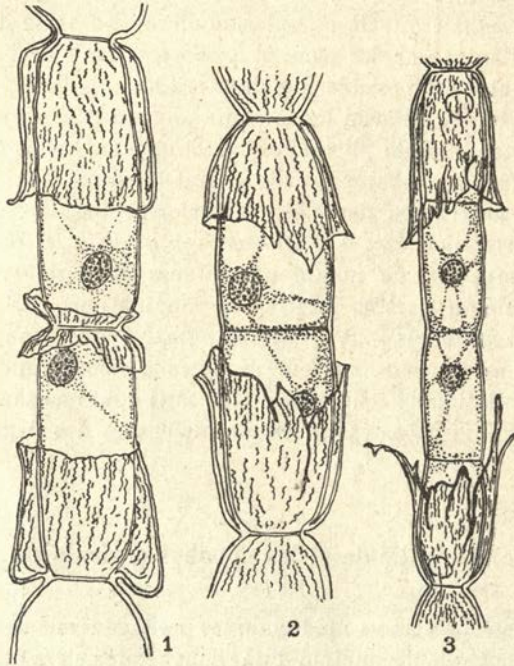


FIG. 240. — Rupture de la cuticule et « dépeuillement cuticulaire » à la suite du grandissement cellulaire dans les poils staminaux de *Tradescantia* (D'après MARTENS, 1931).

pectine » qui pourrait se solubiliser sous l'action d'une enzyme la « protopectinase ».

La cuticule est rarement constituée par une couche homogène et lisse. Le plus souvent, particulièrement à la surface des organes floraux, elle présente des ornements très complexes sous forme de stries ondulées et plus ou moins parallèles entre elles (fig. 241) : c'est le *relief cuticulaire*, maintes fois signalé, mais dont les belles microphotographies données par MARTENS (1934) ont précisé la disposition. Cette striation superficielle peut se poursuivre au-dessus des cellules contiguës et l'on constate qu'elle est même parfois indépendante des parois anticlines. Sa nature a été souvent discutée, les uns y voyant des épaissements locaux de la cuticule, les autres admettant que les ondulations de la cuticule sont dues à ce que celle-ci reproduit, en s'y modelant, les inégalités d'épaisseur de la membrane cellulosique sous-jacente. MARTENS (1934) a prouvé au contraire que le relief cuticulaire cor-



respond à des plissements déterminés par une production excessive de cutine. La cuticule, dont l'épaisseur est constante, forme des plis dont les parois se soudent intimement les unes aux autres (fig. 242).

La cuticule n'existe pas à la surface des membranes jeunes ; elle tire son origine, non de la transformation de la région externe de la membrane épidermique, comme on l'a cru parfois, mais d'une sécrétion de substance en dehors des parois cellululosiques (1). Cette substance est d'abord demi-fluide et lisse, mais plus tard elle se raffermie et c'est alors qu'elle peut se plisser de façon à donner naissance à ces ondulations si caractéristiques de certains épidermes des organes aériens.

Beaucoup de feuilles et même de tiges ont leur épiderme revêtu d'une couche cireuse, plus ou moins épaisse, qui les empêchent d'être mouillées par l'eau et sur laquelle glissent les gouttelettes de pluie (Chou, *Allium*, Iris, feuille du Palmier *Copernicia cerifera* du Brésil, etc.). Il en est de même chez beaucoup de fruits (Prune, Raisin, etc.). Ce revêtement, lorsqu'il est important, peut affecter la forme de granulations ou de bâtonnets disposés parallèlement côte à

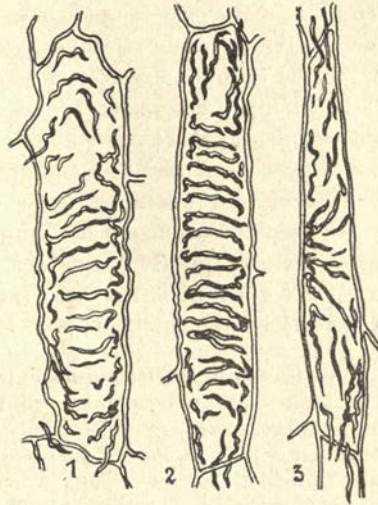


FIG. 241. — Images formées par la cuticule à la surface des cellules épidermiques d'*Erythraea Centaurium* (D'après MARTENS, 1935).

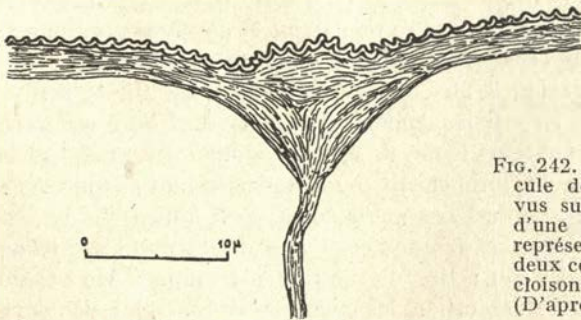


FIG. 242. — Plissements de la cuticule des cellules épidermiques vus sur la coupe d'un pétale d'une fleur épanouie (on n'a représenté qu'un fragment de deux cellules contiguës avec la cloison longitudinale anticline) (D'après MARTENS, 1934).

côte (canne à sucre), ou constituer une croûte qui peut atteindre parfois plusieurs millimètres (Palmier à cire). Récemment H. DEVAUX (1938) a montré, par une méthode ingénieuse, chez de nombreuses feuilles,

(1) C'est du moins l'opinion la plus vraisemblable, mais, comme nous l'avons vu plus haut, dans la région des couches cuticulaires, cellulose et cutine apparaissent intimement associées.



l'existence d'un enduit qu'il compare à la sécrétion sudoripare des Animaux. Cet enduit se composerait d'un mélange de substances, les unes hydrophiles, les autres hydrophobes ; le contact d'une feuille avec une surface de mercure parfaitement propre suffirait pour détacher de la feuille une petite quantité de ce revêtement qui s'étale ensuite à la surface du mercure en une couche extrêmement mince. Par cette méthode on pourrait déterminer l'intensité de la sécrétion et ses variations au cours de la croissance de la feuille ou dans diverses conditions.

De même que la production de cires accroît beaucoup le caractère imperméable des membranes épidermiques, de même leur incrustation par des substances minérales peut augmenter considérablement leur résistance et leur dureté. La présence de silice dans les membranes épidermiques est très répandue dans beaucoup de familles de Phanérogames, en particulier dans les Graminées, les Borraginacées, les Cucurbitacées. Les poils épidermiques sont très souvent minéralisés (poils d'Ortie, de Bourrache, etc.). La silice est particulièrement abondante chez les *Equisetum*.

Dans les parois épidermiques externes des feuilles, des pétioles, des rameaux d'un grand nombre de plantes volubiles (Passiflorées, Cucurbitacées) on trouve des structures qui rappellent les plasmodesmes, mais qui sont en réalité des prolongements plasmiques se terminant *en impasse* (SCHUMACHER, 1942) ; ils pourraient jouer un rôle actif dans la perception des excitations extérieures et dans les phénomènes d'excrétion cuticulaire.

#### d) L'origine des méats intercellulaires.

Lorsqu'une nouvelle membrane s'établit entre deux cellules résultant d'une division, la cloison nouvellement formée vient se souder à la membrane plus ancienne de la cellule-mère de telle sorte que la continuité est réalisée. Au niveau où les membranes se rejoignent et confluent on ne peut déceler, à l'origine, aucun espace intercellulaire ou intermembranaire. Dans la région où les divisions sont le plus actives (méristème terminal), il n'y a donc, en principe, entre les cellules, aucun espace séparant les membranes les unes des autres suivant leurs lignes de contact, donc aucun méat et les cellules sont, comme l'on dit, intimement soudées. Cependant ceci n'est pas un caractère absolument général des méristèmes, c'est-à-dire des régions de la plante où les divisions sont fréquentes et c'est là un point sur lequel MARTENS (1937-1938) est venu attirer l'attention récemment. En réalité, dans beaucoup de points de végétation, les méats entre les cellules se développent de très bonne heure et c'est seulement dans le massif initial lui-même (*proméristème*, « *urmeristem* ») qu'il faut chercher des cellules qui en soient encore dépourvues. A une petite distance des initiales on voit déjà, assez souvent, se créer des espaces intercellulaires, fort petits évidemment, mais dont il est nécessaire d'étudier le mode de formation à ce stade très précoce.

C'est seulement dans les travaux récents que l'origine des espaces inter-



cellulaires semble avoir été appréciée dans sa complexité (JUNGERS, MARTENS). En effet la plupart des anciens auteurs, parmi lesquels MANGIN (1890-1893), ont considéré la naissance des méats intercellulaires comme étant causée par une simple délamination de la lamelle mitoyenne séparant deux cellules contiguës. Il est possible, en effet, de concevoir la formation des méats de la manière suivante : au point de confluence des diverses membranes se produit un clivage de la couche mitoyenne commune, suivi d'un écartement des lamelles ainsi dissociées, il va se produire ainsi un méat, et cet

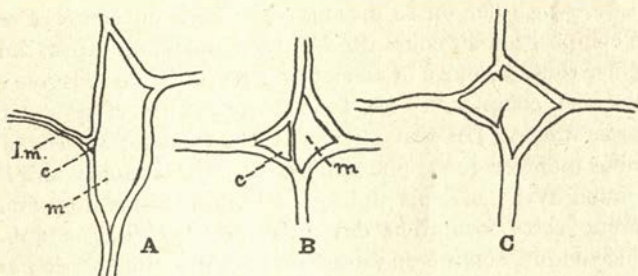


FIG. 243. — Formation d'un méat au point de contact d'une cloison nouvellement formée chez le *Beta vulgaris* : *lm*, lamelle moyenne ; *c*, cavité intramembranaire ; *m*, méat (D'après MARTENS, 1938).

intervalle est susceptible de s'agrandir à mesure que la délamination progresse et à mesure aussi sans doute qu'intervient une dissolution partielle du ciment pectique : d'après MANGIN (1890), en effet, c'est la transformation partielle de la substance intercellulaire en pectates solubles qui permet le dédoublement de la membrane et la formation des méats. Ce schéma rend compte de la formation des espaces intercellulaires et surtout de leur agrandissement ultérieur ; mais, si l'on en croit les travaux récents, il serait tout à fait approximatif et même il se trouverait en défaut dans la plupart des cas. La réalité serait plus complexe : ainsi JUNGERS (1937), étudiant le méristème terminal du Gui, montre que le méat résulte de deux phénomènes associés et qui peuvent se produire simultanément ou successivement, à savoir le clivage de la membrane mitoyenne et la formation d'une ou de deux petites cavités intramembranaires qui viennent se mettre ultérieurement en communication avec la fente intercellulaire par déchirure ou gélification de la cloison de séparation avec celle-ci. On aurait pu croire que les faits décrits par JUNGERS s'appliquaient seulement à des méristèmes spéciaux, à membranes épaisses, comme celui du Gui. Cependant des recherches ultérieures de MARTENS (1937) semblent montrer qu'il s'agit là d'un procédé assez général (fig. 243). Il a été retrouvé en effet dans le phello-gène, le méristème générateur de lenticelles, le phelloderme et le parenchyme cortical en recloisonnement de *Sambucus nigra*. MARTENS le considère comme valable pour les méristèmes secondaires en général et pour les parenchymes qui subissent un recloisonnement. Dans les méristèmes primaires normaux, à membranes très minces, le schéma précédent ne se retrouve pas et l'on doit, à notre avis, considérer ces méristèmes comme formant des méats suivant



la conception classique, c'est-à-dire par délamination des cloisons mitoyennes associée à une certaine destruction du ciment pectique. Cependant, même dans les méristèmes, comme MARTENS l'a indiqué, on est obligé d'admettre en outre une destruction partielle de la membrane cellulosique, non-mitoyenne, au point de raccord d'une nouvelle cloison avec une autre plus ancienne. Ce dernier phénomène, qui est théoriquement indispensable à l'établissement d'un méat, semble bien cependant n'avoir qu'un rôle pratiquement très réduit. Comme nous sommes assez mal fixés encore sur la composition de la membrane mitoyenne et surtout sur la façon dont elle peut se cliver, se gélifier ou se dissoudre, ou bien encore être remaniée et changer de composition au cours du développement, on aurait tort évidemment de dénier toute valeur à la conception classique de l'origine des méats, laquelle rend bien compte en gros de cette origine, surtout dans les méristèmes à parois minces. Les travaux de JUNGERS et de MARTENS ont eu le mérite de nous montrer que le phénomène est parfois moins simple qu'on ne le pensait auparavant et sans doute est-il impossible de ramener à un schéma unique cette formation des méats intercellulaires qui n'est pas purement mécanique, comme on aurait pu le croire, mais régie par l'activité propre des cellules.

### III. — PROPRIÉTÉS DE LA MEMBRANE

La membrane adulte peut difficilement être considérée comme une partie vivante de la cellule, aussi est-il sans doute impropre de parler d'une coloration vitale de la membrane ou de chercher à en réaliser de telles. Cependant, lorsque la membrane est jeune, il est évident qu'elle participe à l'activité vitale de l'ensemble de la cellule, aussi, dans cet état primordial, est-il impossible de la séparer nettement de la substance vivante au sein de laquelle elle prend naissance.

Nous avons vu que BECKER trouvait, à l'origine de la nouvelle membrane chez les *Tradescantia*, de petites gouttelettes liquides susceptibles de se colorer vitalement. A un stade ultérieur, il montre que la plaque cellulaire peut être colorée *in vivo* par le rouge neutre ou le bleu de méthylène, donc par des colorants basiques du groupe des azines. Le même auteur a employé aussi le vert Janus pour lequel il constate qu'il ne provoque aucune anomalie et qu'il permet à la cytotinèse de se poursuivre. La phénosafranine et la vésumine sont encore des colorants vitaux de la membrane cellulaire. La phénosafranine, en particulier, colore rapidement et d'une manière intense la membrane cellulaire déjà formée aussi bien que celle en voie de formation.

Divers auteurs (PRAT, 1934) ont noté que les propriétés de la membrane vis-à-vis des colorants variaient suivant que la cellule était morte ou vivante. On ne doit pas en déduire que la membrane est une partie vivante de la cellule, mais que ses caractères peuvent se modifier à la suite de la mort du protoplasme. De toutes façons il faut entendre sans doute par coloration



vitale de la membrane tout simplement le fait de colorer la membrane d'une cellule vivante. Or il est possible, assez souvent, de constater un certain antagonisme entre la coloration vitale de la membrane et celle des vacuoles. Chez les *Ulva* ou les *Enteromorpha* on peut, suivant les cas, obtenir une simple coloration de la membrane par le rouge neutre ou bien une coloration du vacuome. D'après STRUGGER (1935) la coloration de la membrane ou des vacuoles par le rouge neutre dépendrait du pH de la solution colorante. Dans une solution faiblement acide dans l'eau distillée seule la membrane serait colorée à l'exclusion des vacuoles. Avec les cellules épidermiques d'*Allium Cepa* une solution de rouge neutre dans l'eau distillée (pH, 5,5) colore en général uniquement la membrane, tandis que la coloration vitale des vacuoles est obtenue dans une solution avec l'eau de conduite (pH, 7) DRAWERT (1937).

Les colorants vitaux qui se fixent sur la membrane peuvent fournir un moyen de distinguer certaines régions les unes des autres et permettre de reconnaître de faibles différences dans la constitution physico-chimique de ces régions. Dans les poils radicaux on observe ainsi fréquemment que les colorants vitaux s'accumulent de préférence dans la région apicale (portion la plus jeune de la membrane), tandis que les régions plus âgées prennent seulement une teinte diffuse. On peut aussi, au moyen des colorants vitaux, mettre en évidence les couches différentes qui entrent dans la constitution d'une membrane adulte, ou bien encore certaines punctuations. L'étude des colorations vitales de la membrane est encore peu avancée. Il y a là un domaine vers lequel les chercheurs devront porter leur attention.

#### a) Propriétés physiques.

Les propriétés physiques des membranes végétales dépendent de leur constitution chimique laquelle est généralement complexe : il en résulte que les diverses régions de la paroi cellulaire n'ont pas les mêmes qualités suivant leur nature qui peut être pectique, cellulosique, ligneuse, subérifiée enfin ou cutinisée. La couche mitoyenne pectique est homogène et isotrope, tandis que la portion membranaire constituée par de la cellulose pure ou associée à de la lignine ou à de la cutine, se montre biréfringente et anisotrope. L'anisotropie des parois cellulosiques se manifeste, non seulement au point de vue optique, mais encore vis-à-vis des autres propriétés physiques (anisotropie de gonflement, d'élasticité). L'existence dans la membrane cellulosique de particules cristallines orientées toutes dans le même sens, comme le supposait déjà NÄGELI autrefois, permet d'expliquer ces phénomènes d'anisotropie (fig. 244). Ces particules (micelles de NÄGELI ou crystallites) auraient des dimensions d'ordre ultra-microscopique, mais leur présence est mise en évidence par les recherches modernes au moyen des spectres de diffraction des rayons X : ce sont des unités röntgenographiques ; mais, suivant la plupart des auteurs, elles ne représenteraient pas des crystallites distincts et bien individualisés, car elles seraient réunies entre elles en un système continu. Les recherches



modernes permettent également de se représenter les micelles elles-mêmes comme constituées par de longues chaînes de résidus de glucose disposées parallèlement les unes aux autres et unies entre elles par des ponts d'oxygène (1). Ce sont les « Zellulosehauptvalenzketten » de largeur très faible et de longueur atteignant la dimension de la visibilité microscopique (fig. 245).

La membrane cellulosique possède donc une structure bien définie et nettement orientée d'ordre ultra-microscopique, en un mot une structure microcristalline. Il est probable que les micelles sont séparées les unes des

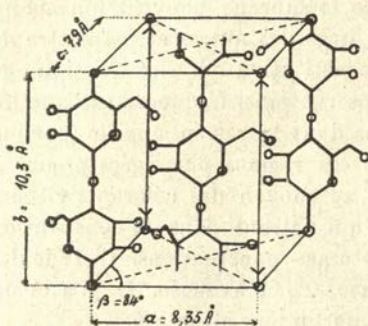


FIG. 244. — L'élément cristallin de la cellulose.

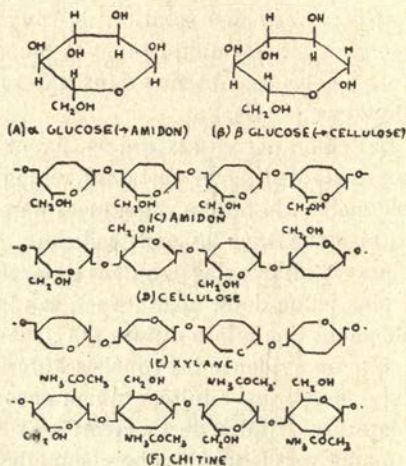


FIG. 245. — Diagrammes des molécules de glucose  $\alpha$  et  $\beta$  et de quelques composés à molécules en chaînes (D'après CLARKE, 1938).

autres par une substance intermicellaire qui pourrait être de nature pectique. Suivant la nature des éléments cellulaires, les micelles peuvent être orientées suivant l'axe d'allongement de la cellule, ou bien tangentielle à la paroi, ou bien encore suivant une direction oblique. Dans les fibres, les micelles sont disposées en files longitudinales et alignées suivant une direction légèrement oblique par rapport à l'axe: leur course générale est spiralée et le sens de la spire peut s'inverser dans les couches successives dont est composée la paroi.

Dans la structure des fibres interviendraient, pour beaucoup d'auteurs, d'autres éléments d'un ordre de grandeur plus élevé et constitués par des microfibrilles et des « fibrilles ». Ces particules sont de petits corps fusiformes qui ont été obtenus en faisant subir aux fibres différents traitements mécaniques ou chimiques. Suivant les procédés employés, d'ailleurs,

(1) On sait que la molécule de cellulose est constituée par de longues chaînes dont l'élément de répétition est lui-même formé de quatre résidus de glucose avec, comme dimensions,  $8,35 \text{ \AA} \times 10,3 \text{ \AA} \times 7,9 \text{ \AA}$ . C'est la maille cristalline, laquelle joue d'ailleurs un rôle limité comme élément de structure (fig. 244.) D'après certaines évaluations les molécules de cellulose pourraient atteindre une longueur de  $15.000 \text{ \AA}$  avec un degré de polymérisation de 3.100.



on constate que les unités très petites dans lesquelles se résolvent les fibres sont de dimensions assez variables, de sorte qu'il est difficile d'accorder à ces fibrilles la valeur d'éléments de structure bien caractérisés et permanents. FARR (1938) attribue aux fibrilles une longueur de 1,1 sur 1  $\mu$  de large, tandis que WERGIN (1939) obtient, dans les poils du coton, des particules de 0,  $\mu$  2 sur 0  $\mu$  25, mises en évidence au moyen de microphotographies en lumière UV : ces fibrilles seraient indépendantes et seulement unies entre elles par la substance interstitielle. Les fibrilles pourraient, étant données leurs dimensions, représenter l'élément micellaire ou dermatosomique des fibres.

Il faudrait encore envisager dans les fibres, d'après certains auteurs, un élément de structure disposé transversalement sous forme de cloisons, non-cellulosiques, situées de loin en loin : cette idée d'une segmentation des fibres en territoires superposés séparés par des membranes transversales a été soutenue par LÜDTKE et son école (1928-1936) et, d'après ce savant, elle expliquerait le gonflement particulier des fibres sous l'effet des réactifs gélatinisants, gonflement qui donne lieu, comme l'on sait, à des figures en colliers de perle (voir à ce sujet MANGENOT, 1942-1943). Cependant la théorie de LÜDTKE a été fortement critiquée, entre autres par FREY-WYSSLINGH et par WERGIN, et, à la suite de ces recherches, la réalité des septums transversaux doit être sérieusement mise en doute.

Enfin, si la plupart des auteurs admettent l'existence dans la membrane d'unités submicroscopiques (micelles, cristallites), ou même de particules d'un ordre de grandeur microscopique comme des fibrilles ou des faisceaux de fibrilles (par union des micelles), d'autres savants considèrent la membrane comme formée exclusivement de longues chaînes parallèles de résidus de glucose, unies entre elles de façon à constituer un édifice à trois dimensions (SPONSLER).

### b) Propriétés physiologiques.

Les propriétés physiologiques de la membrane résultent de sa situation qui en fait un lieu de passage nécessaire pour les substances de la nutrition cellulaire, en même temps qu'une région intermédiaire protectrice ou de transition entre le protoplasme et le milieu environnant. Ces propriétés dépendent de la nature des matériaux qui composent la membrane : sa perméabilité sera par exemple très différente suivant qu'elle sera restée pecto-cellulosique, ou bien qu'elle aura subi des transformations par lignification, subérisation, cutinisation ou minéralisation ; dans le premier cas elle se laissera facilement traverser par l'eau et les substances dissoutes, tandis qu'elle se montrera plus ou moins imperméable dans le cas des diverses modifications par imprégnation ou substitution. La membrane jeune, pecto-cellulosique, est dite perméable par opposition avec la membrane plasmique qui est plus ou moins hémi perméable ; cependant la membrane de cellulose n'est pas assimilable à un filtre grossier, mais à une paroi poreuse d'une grande com-



plexité ; composée de substances à l'état colloïdal, elle absorbe facilement l'eau et s'imbibe, ce qui entraîne son gonflement ; mais cette propriété de s'imbiber n'est pas la même dans toutes les directions, ce que l'on exprime en disant que la membrane présente une anisotropie de gonflement. Cette faculté est une conséquence de la structure et de la disposition polarisée des micelles qui entrent dans la constitution de la membrane.

L'imbibition règle les rapports entre les substances membranaires et l'eau qui les mouille, tandis que l'adsorption fait intervenir des actions de surface entre ces substances et les molécules ou les ions transportés. Comme les surfaces sur lesquelles s'exerce l'adsorption sont considérables, ces phénomènes peuvent revêtir une grande ampleur. On s'explique ainsi la fixation de certains colorants qui sont retenus par la membrane et s'y accumulent à partir de solutions extérieures extrêmement diluées et aussi des faits comme ceux mis en évidence par H. DEVAUX, dans une série d'expériences, où il a montré que les composés pectiques de la membrane fixaient par adsorption certains ions métalliques avec une grande énergie. Les ions retenus par des actions de contact aussi puissantes résistent à un lavage, même prolongé, avec de l'eau pure, mais ils peuvent se substituer les uns aux autres de telle sorte qu'un ion en chasse un autre. L'adsorption met en jeu les ions avec leurs charges électriques, aussi a-t-on pu écrire que l'adsorption était « un phénomène essentiellement électro-capillaire » et que le pouvoir adsorbant devait augmenter en proportion de la complexité micellaire (SOUÈGES, 1935, p. 67).

Le passage de l'eau et des substances dissoutes au travers de la membrane glucidique apparaît finalement comme un phénomène complexe qui met en jeu les propriétés des molécules et des ions et leurs affinités s'exerçant au travers de la paroi ; il est conditionné par la nature de cette paroi et par les différences entre les solutions au contact sur l'une ou l'autre face de cette paroi. Ce passage obéit à des lois générales, dites lois de l'osmose, qui régissent les échanges dus à la diffusion au travers de certaines membranes. Les propriétés sélectives de la membrane cellulosique, vis-à-vis de certains ions, quoique peu marquées, n'en sont pas moins effectives et elles s'ajoutent à celles, beaucoup plus accentuées, de la membrane plasmique.

#### IV. — CROISSANCE DE LA MEMBRANE]

La croissance de la membrane peut être envisagée à divers points de vue : soit dans son mécanisme, soit dans ses relations avec les facteurs physiques, soit encore dans ses rapports avec les substances formatrices provenant du métabolisme général de la cellule. La membrane peut, d'autre part, s'accroître dans certaines circonstances d'une manière en quelque sorte passive par un simple phénomène physique d'étirement ou d'extension, comme on le voit dans certains faits de croissance particulièrement rapide du corps cellulaire ; elle peut aussi, et c'est le cas normal, augmenter de taille soit en surface, soit



en épaisseur, soit des deux manières à la fois, au cours du grandissement cellulaire ou de la différenciation histologique.

L'accroissement en surface se produit habituellement lorsque la membrane est encore mince, c'est-à-dire lorsqu'elle est réduite encore à sa paroi primaire, tandis que cette possibilité d'extension et d'allongement de la membrane cesse, en général, au moment où son épaissement se fait par le dépôt des couches secondaires. Ainsi pour les poils du cotonnier, qui ont été très étudiés, la croissance comporte une première phase d'allongement qui intéresse la membrane primaire ; à celle-ci succède une phase d'épaississement, dont la durée est d'environ 25 jours et pendant laquelle se produisent les lamelles successives de la membrane secondaire. Les deux périodes de la croissance sont ici nettement distinctes et la membrane, normalement, s'accroît tout d'abord en surface, puis ensuite en épaisseur. Cependant il y a des exceptions à cette règle, comme on le voit dans les longues fibres de Ramie dont l'accroissement en longueur a lieu par les extrémités, tandis que simultanément elles s'épaississent dans leur région médiane.

L'épaississement des membranes est souvent accompagné d'une diminution de la cavité cellulaire qui se réduit de plus en plus à mesure que la membrane s'accroît vers la profondeur : on dit que l'épaississement est centripète ; de nombreuses fibres et des éléments de sclérenchyme présentent ainsi une croissance de leurs membranes qui se réalise en grande partie aux dépens de l'espace occupé primitivement par le protoplasme vivant lequel d'ailleurs finit par disparaître au terme de cette évolution ; mais, dans d'autres cas, le dépôt de nouvelles couches membranaires se fait au contraire vers l'extérieur ; il est centrifuge et il peut être corrélatif d'un accroissement en volume du corps cellulaire, comme il arrive fréquemment pour les spores : à la surface des grains de pollen et d'autres microspores il est fréquent de constater la présence d'ornements en saillie, tels que des épines, des rides ou des crêtes parfois fort développées ; la croissance de ces formations est typiquement centrifuge.

La croissance centrifuge s'explique, dans certains cas, par un dépôt membranaire venu de l'extérieur, comme pour les grains de pollen dont l'accroissement se fait au sein d'une masse protoplasmique extra-cellulaire (péripasmode). On sait aussi que la croissance des membranes, souvent très compliquées, de la carapace des Péridiniens a été expliquée par la présence d'un protoplasme extra-membranaire en relation avec le protoplasme interne au travers des perforations de la carapace, mais cette hypothèse de SCHÜTT n'a jamais pu être vérifiée et elle ne repose, en conséquence, sur aucune base sérieuse.

#### a) Les théories.

Plusieurs théories ont été proposées pour expliquer la croissance des membranes : la première, celle de l'*intussusception*, défendue principalement par NÄGELI (1858-1864), fait intervenir l'intercalation, dans toute la masse



membranaire, de nouvelles particules ou micelles venant s'ajouter aux anciennes ; cette théorie permet d'expliquer la croissance dans toutes les directions, mais elle est surtout apte à rendre compte de la croissance en surface. La deuxième théorie, celle de l'*apposition*, défendue par STRASBURGER (1882) attribue la croissance au dépôt à la face interne de la jeune membrane de nouvelles lamelles venant se superposer les unes aux autres ; ces lamelles subiraient ensuite une extension qui rendrait compte de l'accroissement en surface ; l'*apposition* explique bien la croissance en épaisseur des membranes ; elle trouve son application surtout dans le cas des parois épaissies à développement centripète dans lesquelles, finalement, la cavité cellulaire se trouve réduite à l'extrême à la suite de l'épaississement considérable des membranes primitives ; elle est insuffisante, par contre, pour expliquer la croissance en surface et pour rendre compte de certains faits comme de l'épaississement des couches membranaires, après leur formation, et alors qu'elles sont séparées du protoplasme par des lamelles déposées ultérieurement.

On a fait remarquer depuis longtemps que la couche la plus interne de la membrane n'était pas, bien souvent, la dernière formée et que la couche, dite tertiaire, se déposait parfois avant que ne se réalisent les différentes lamelles d'épaississement de la membrane secondaire. Nécessairement il faut, dans ce cas, que les couches membranaires de nouvelle formation s'intercalent dans l'épaisseur de la paroi au moyen d'une intussusception puisqu'elles se trouvent séparées du protoplasme par la membrane tertiaire antérieurement formée. Aussi les partisans de l'*apposition*, comme STRASBURGER lui-même (1897), ont-ils admis finalement que les deux modes de l'*apposition* et de l'intussusception pouvaient intervenir pour expliquer la croissance de la membrane, aussi bien en surface qu'en épaisseur.

Une dernière théorie, celle de WIESNER, est en grande partie hypothétique : elle suppose la membrane constituée de particules microscopiques, les *dermatosomes*, qui prendraient naissance par transformation d'autres particules, vivantes celles-là et capable de se multiplier par division, les *plasomes*. Ces éléments seraient séparés par une substance de remplissage et reliés les uns aux autres, dans l'épaisseur des membranes en voie de croissance, par des filaments de réunion de nature plasmique. La croissance de la membrane serait assurée par le plasma membranaire ; elle résulterait de la division des *plasomes* et de leur transformation en *dermatosomes*. La théorie de WIESNER a été réfutée par différents auteurs, en particulier par CORRENS (1894) qui chercha en vain à prouver l'existence de substances protéiques au sein de la membrane en voie de croissance. Les réactions chimiques positives invoquées par WIESNER seraient dues, d'après CORRENS, à la présence de la tyrosine. Les autres points de la théorie de WIESNER reposeraient de même sur une base très fragile et ne cadreraient pas avec les faits d'observation.

La théorie de WIESNER, bien qu'elle se base, en grande partie, sur des suppositions gratuites, n'en est pas moins intéressante parce qu'elle pose nettement le problème de nature, vivante ou non, de la membrane.



Dans ce débat divers auteurs se sont affrontés, sans qu'aucun argument décisif ait pu être produit en faveur de l'une ou de l'autre conception. On s'accorde en général pour considérer la membrane squelettique comme une partie non vivante de la cellule, mais il faut reconnaître que les phénomènes complexes de la croissance des parois membranaires ne peuvent pas s'expliquer sans une participation directe du protoplasme vivant à son élaboration et à sa construction. Reste à savoir, et c'est là qu'apparaît la difficulté, comment s'établissent ces rapports nécessaires entre protoplasme et substance membranaire (1).

La croissance de la membrane, quel que soit le mécanisme qui la produit, est en relation avec l'activité de la cellule à laquelle elle appartient et, si l'on admet la théorie de SACHS et de DE VRIES, elle serait causée par l'état de turgescence de cette cellule. Sous l'influence de la pression de turgescence, la membrane serait amenée à s'étendre ce qui permettrait à de nouvelles particules celluloseuses de s'intercaler entre les anciennes et rendrait possible dans la suite une nouvelle extension. Turgescence et croissance seraient ainsi intimement associées. La théorie de SACHS a été adoptée par de nombreux physiologistes ; elle est cependant insuffisante pour expliquer les faits de croissance localisée si fréquents dans la plupart des cellules et surtout chez les Thallophytes. La pression de turgescence n'est donc pas seule en cause, dans les faits de ce genre, puisque cette pression doit être également répartie sur toute la paroi des cellules. Il faut donc invoquer une activité spéciale du protoplasme dans les régions de croissance active. D'autre part, à la suite d'une plasmolyse, le corps protoplasmique, bien que séparé des parois et dépourvu de turgescence, ne s'en entoure pas moins d'une membrane celluloseuse.

La théorie de SACHS n'est donc guère satisfaisante et l'on tend à admettre aujourd'hui, conformément aux vues anciennes de PFEFFER (1893), que l'énergie de croissance en surface de la membrane ne doit pas être recherchée dans la pression de turgescence, mais dans une force siégeant au sein de la membrane elle-même où s'exercerait une « intussusception active » ; autrement dit la croissance des cellules serait surtout conditionnée par l'état de leurs parois et la pression de turgescence n'aurait pas d'autre signification que d'assurer le contact du plasma vivant avec la paroi : si la rigidité des parois diminue, donc si leur plasticité augmente, la contre-pression de turgescence s'abaisse dans la cellule et la croissance devient possible sous l'effet d'un appel d'eau (force de succion augmentée) qui rétablira l'équilibre détruit. Il y a probablement une certaine exagération dans cette manière de voir qui affirme le rôle prépondérant des membranes dans le grandissement.

(1) W. FARR et ses collaborateurs avaient soutenu que dans les poils jeunes des graines de Cotonnier la cellulose se formait dans le cytoplasme sous forme de particules microscopiques entourées d'une gaine de pectine et que ces particules donnaient naissance aux fibrilles dont se compose la membrane. WERGIN (1941) a montré que les particules observées par W. FARR étaient en réalité des plastes producteurs, non de cellulose, mais d'amidon. Ceci nous montre que la membrane ne se forme pas aux dépens de particules microscopiques déposées préalablement dans le cytoplasme, mais à partir de matériaux liquides, s'infiltrant dans les interstices des dépôts antérieurement formés, ou déposés à leur face interne par transformation de la couche ectoplasmique.



cellulaire; néanmoins cette théorie paraît renfermer une grande part de vérité, et les travaux récents sur les substances spécifiques agissant sur l'état des parois lui sont favorables. Nous allons en dire un mot maintenant.

### b) Le rôle des substances de croissance.

L'extension en surface, rapide et très importante, que subit la membrane dans certaines circonstances a frappé les observateurs depuis longtemps : un excellent exemple, décrit récemment par MARTENS (1938) est celui des cellules dans les poils staminaux de *Tradescantia* dont la membrane cellulosique, après rupture de la cuticule, peut s'accroître en longueur de 100 % en quelques minutes, sous l'effet d'une forte pression interne de turgescence. On peut parler dans ce cas d'un simple phénomène mécanique d'extension. Il n'en est pas tout à fait de même dans d'autres circonstances : c'est ainsi que le filet des étamines des Graminées subit, au moment de l'anthèse, un brusque allongement (1) et que le pédicelle des sporogones de certaines Hépatiques (*Pellia*, etc.) prend soudainement une longueur considérable dans la phase qui précède la maturité du sporange. Des faits de ce genre n'impliquent évidemment qu'une très faible production de nouvelle substance membranaire, ou même peut-être seulement un apport d'eau parmi les constituants micellaires et ils sont dus, pour une large part, aux propriétés d'extensibilité des parois : on n'hésitera pas cependant à parler de croissance dans ce cas. Le même phénomène se retrouve, moins marqué, dans l'accroissement en longueur de la région subterminale d'une racine ou dans l'allongement du coléoptile des plantules de Graminées. Or on sait, depuis quelques années, que cet allongement est fortement influencé par diverses substances, dont certaines ont été isolées à l'état de pureté (*auxines*, *hétéroauxines*) et dont le rôle a été assimilé à celui des hormones; d'où le nom d'*hormones de croissance* qui leur a été attribué. Reconnues tout d'abord dans le coléoptile d'Avoine à la suite des travaux de PAAL, BOYSEN-JENSEN, WENT, les auxines ont été isolées à partir de l'urine humaine et caractérisées chimiquement par le biochimiste hollandais KÖGL et ses collaborateurs (1934). Elles ont une action sur la croissance à des doses très faibles.

Or ces substances agissent sur des cellules en voie d'élongation dans cette phase de la croissance des organes qui comporte une augmentation du volume des éléments histologiques sans multiplication. Comme la membrane représente la région cellulaire la plus modifiée apparemment pendant cette période, on s'explique qu'une part importante de l'activité des auxines puisse

(1) D'après de CUGNAC et OBATON (1935), dans le filet des étamines de Graminées, le nombre des éléments restant sensiblement constant, l'allongement est dû uniquement à la croissance en longueur des cellules, sans multiplication. Cet allongement a son siège dans l'épiderme, dont les cellules sont seules à s'accroître, et il est très rapide (de l'ordre de quelques minutes). Un tel exemple montre évidemment combien il est difficile de distinguer entre un simple phénomène d'extension et une action véritable de croissance.



être rapportée à une modification des propriétés des parois. En fait, les travaux de nombreux auteurs tels que HEYN, SÖDING, RUGE, BONNER, Van OVERBECK, ont montré que les auxines agissaient principalement en augmentant l'extensibilité des membranes. D'après BONNER (1935) l'augmentation de la plasticité des coléoptiles d'Avoine, par apport des hormones de croissance, serait due au relâchement des points de liaison entre les micelles cellulosiques : or nous avons vu que, suivant le schéma des membranes jeunes donné par FREY-WYSSLINGH, celles-ci auraient une structure « en tube »

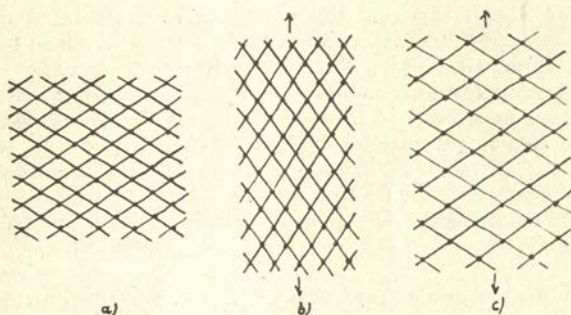


FIG. 246. — Schéma de l'allongement plastique d'une charpente micellaire (a), avec, ou sans relâchement des « points d'union » (Les flèches indiquent la direction de l'allongement) (D'après FREY-WYSSLINGH).

avec un squelette cellulósique orienté transversalement ; cette structure s'appliquerait particulièrement aux parois des cellules du coléoptile d'Avoine et elle pourrait rendre compte de leurs grandes possibilités d'allongement : il suffit pour cela d'imaginer que les mailles du réseau cellulósique (fig. 246) puissent s'élargir, tout en conservant leur forme générale, par le « glissement » les uns sur les autres des « haftpunkte », c'est-à-dire des points d'union par des valences secondaires (groupes OH) entre les micelles cellulósiques ; à la suite de cette extension, de nouvelles micelles viendraient s'intercaler par intussusception entre les anciennes de façon à rétablir la compacité primitive et l'épaisseur normale. On a remarqué en effet qu'une membrane en voie de croissance rapide, dans les conditions naturelles, comme dans les filets staminaux du Seigle étudiés par FREY-WYSSLINGH et SCHOCH-BODMER (1938), ne diminuait pas sensiblement d'épaisseur malgré sa forte extension en surface ; de même sa biréfringence négative n'est pas modifiée et l'on doit admettre, en conséquence, que l'orientation de ses micelles est demeurée à peu près non modifiée. Au contraire l'étirement artificiel d'une membrane de même sorte détermine son amincissement et le changement de sens de la biréfringence, qui devient positive, par suite du redressement des bâtonnets du squelette micellaire et de leur orientation suivant le plus grand axe de la cellule.

L'accroissement, dans les membranes à structure tubulaire serait ainsi facilité par l'orientation générale des chaînes cellulósiques, de la même



façon que, dans un élément de protoxylème, l'allongement est permis par l'écartement les uns des autres des anneaux transversaux lignifiés.

Le mécanisme de l'action des substances de croissance sur les propriétés de la membrane n'est pas exactement précisé ; mais l'on doit souligner que divers auteurs, au lieu de faire jouer le rôle principal au squelette cellulosique suivant les idées de FREY-WYSSLING, font intervenir au contraire les autres constituants de la paroi. C'est ainsi que d'après RUGE (1937-1941), les substances de croissance augmenteraient le degré d'imbibition des substances intermicellaires pectiques et c'est seulement d'une manière indirecte qu'elles amèneraient le relâchement des forces de cohésion unissant entre elles les micelles cellulosiques. VAN OVERBECK (1939) invoque également, suivant l'opinion de RUGE, une action des auxines sur les substances intermicellaires et il pense que cette action peut suffire à expliquer l'allongement des membranes jeunes, lesquelles, par ailleurs, sont très pauvres en cellulose. Comme les micelles cellulosiques sont orientées dans ces membranes à la manière des cercles autour d'un tonneau, il apparaît que le rôle de ces micelles doit être plutôt de renforcer les parois dans le sens transversal, de façon à s'opposer à une croissance latérale. Après un certain degré d'élongation, le dépôt de nouvelles couches de micelles cellulosiques assurerait une nouvelle rigidité de la paroi et s'opposerait à une croissance longitudinale ultérieure.

L'action des auxines nous apporte donc des éléments d'un grand intérêt pour expliquer la croissance des membranes. Grâce à ces substances nous disposons d'un jalon précieux dans la chaîne des réactions qui aboutissent, en partant du protoplasme, aux phénomènes complexes du grandissement cellulaire. L'intussusception active, dont nous parlions plus haut perd de son caractère un peu mystérieux. Cependant la croissance révèle des actions coordonnées et si nous pouvons penser que parmi ces actions, l'état des membranes représente le facteur dominant, il n'en est pas moins vrai qu'une pression accrue exercée sur les parois intervient simultanément. En réalité tout se tient dans ce phénomène et il est impossible de séparer ce qui a trait aux membranes et ce qui est conditionné par l'activité générale de la cellule.

Le dépôt de nouvelle substance membranaire à la partie interne de la membrane primitive (m. primaire) affecte souvent, comme on l'a vu, la forme de lamelles successives dont la présence détermine une apparence stratifiée, des plus nettes souvent, chez les membranes fortement épaissies. Cette lamellation est un argument souvent invoqué en faveur de la théorie de l'apposition. Les partisans de l'intussusception, avec NÄGELI, y ont vu une simple différenciation de la membrane en couches diversement hydratées ; mais il est certain que la teneur en eau n'est pas seule à intervenir dans ce phénomène et qu'il est nécessaire d'admettre, dans certains cas, le dépôt de couches membranaires différant les unes des autres par leur constitution chimique.

Dans les parenchymes mous, l'épaississement secondaire de la membrane a été étudié par BARANETZKY (1886) et cet auteur a montré qu'il se présente, vu de face, le plus souvent sous forme de réseau. Finalement un fin réseau peut se transformer en un épaississement plus ou moins continu, au milieu duquel subsistent les ponctuations. L'épaississement tertiaire, lorsqu'il se forme, est constitué tantôt de larges bandes, tantôt de couches plus conti-



nues et qui peuvent alors recouvrir les punctuations du système secondaire. La lignification, dans les parenchymes, ne commence qu'avec la différenciation des couches tertiaires.

## V. — LA MEMBRANE CHEZ LES THALLOPHYTES

### a) La membrane des Champignons.

La membrane des Champignons a des caractères particuliers reconnus depuis longtemps et la cellulose s'y rencontre rarement. C'est en raison de l'impossibilité ou de la difficulté d'y déceler la cellulose vraie que les anciens auteurs avaient conclu à l'existence, soit d'une substance nommée *jongine* (BRACONNOT), soit d'une cellulose particulière qualifiée de *métacellulose* (FRÉMY) ou de *Pilzcellulose* (DE BARY). En réalité la membrane des Champignons, comme l'a établi L. MANGIN (1893), n'est pas constituée par une substance unique : sa composition est très variée et elle diffère considérablement suivant les groupes et souvent aussi dans une même espèce suivant qu'il s'agit du mycélium ou des appareils reproducteurs. MANGIN, cependant, pensait qu'il existait au moins une substance très répandue dans la membrane des Champignons et qu'il retrouvait dans la plupart des groupes systématiques : c'était la *callose*. Mais, depuis les travaux de MANGIN, GILSON (1895), puis Van WISSELINGH (1897) montrèrent l'existence de la chitine comme constituant fondamental chez divers Phycomycètes, puis particulièrement chez les Basidiomycètes et les Ascomycètes ; de sorte qu'à l'heure actuelle les données de MANGIN au sujet de la callose ne peuvent être acceptées qu'avec les plus grandes réserves. La question devrait être reprise, d'autant plus que la callose n'est pas nettement caractérisée au point de vue chimique, ce qui oblige à la localiser en histochimie au moyen de méthodes non spécifiques (emploi de certains colorants en particulier).

L'existence de cellulose vraie a été reconnue par MANGIN chez les Péronosporées et les Saprologniées et Van WISSELINGH a confirmé ce fait, en même temps qu'il montrait l'existence de cellulose dans la membrane sporique de certains Myxomycètes (*Didymium*) où DE BARY l'avait déjà signalée. Par contre, cet auteur n'a pas trouvé de cellulose chez les Mucorinées, les Ustilaginées et les Urédinées où MANGIN avait signalé sa présence dans certains cas.

La callose, d'après MANGIN, serait surtout répandue, associée ou non à la cellulose, chez les Péronosporées et les Saprologniées, certains Basidiomycètes, les Ascomycètes et les Champignons des Lichens. La chitine, d'après Van WISSELINGH, se rencontre chez la plupart des Septomycètes et chez quelques Phycomycètes (*Plasmodiophora*, *Synchytrium*, *Empusa*, *Mucor*, *Rhizopus*, etc.) et aussi chez les Lichens. D'après cet auteur, la présence de cellulose et de chitine s'exclueraient dans la membrane des Mycètes. Tenant compte de cette distinction, WETTSTEIN (1921), en a tiré des conclusions



phylogénétiques : ainsi, d'après lui, les Monoblépharidées et les Oomycètes, à membrane cellulosique et dépourvus de chitine, auraient une origine récente aux dépens des Algues, tandis que les Zygomycètes et les Synchronicées, à membrane chitineuse, seraient au contraire très anciennement différenciés.

D'autres substances encore jouent certainement un rôle important dans la membrane des Champignons, mais l'étude de leur répartition est souvent à peine ébauchée : de ce nombre sont les composés pectiques répandus surtout dans la membrane des Eumycètes et les hémicelluloses. Enfin des *amyloïdes*, ou substances bleuissant directement par l'eau iodée, se rencontrent dans les asques des Pézizacées et dans la paroi des spores de certaines Agaricinées leucosporées, ce qui fournit un caractère distinctif souvent utilisé dans la Systématique. Les mucilages sont fréquents et abondamment développés chez les Trémellacées et chez les Phallacées. Leur étude chimique a été poursuivie récemment par QUILLET (1942).

En dehors de sa composition chimique qui diffère sensiblement de celle des Végétaux Supérieurs, la membrane des Champignons semble encore particulière par son absence, en général, de différenciation en couches successives d'ordre microscopique nettement caractérisées, sauf, bien entendu, dans les exemples des parois très complexes des oospores et des zygosporées. Les hyphes en voie de croissance des Champignons semblent avoir une paroi du type de la membrane primaire des Plantes Supérieures, mais l'orientation de leur particules constitutives (crystallites ou microfibrilles) semble présenter comme celle de certaines fibres, une disposition hélicoïdale ; en effet dans les hyphes dont la croissance a été particulièrement étudiée (sporangiophores de *Phycomyces*, de *Mucor*) l'allongement se poursuit suivant une spirale, dont le sens d'ailleurs peut s'inverser (CASTLE, 1942). Il est probable que de telles membranes sont formées par l'accolement de minces lamelles dans chacune desquelles existe une direction générale en hélice des constituants membranaires ; mais l'existence d'une telle structure est encore discutée.

Chez les Algues filamenteuses, comme les *Cladophora*, la croissance a été décrite également suivant le mode spiral (ASTBURY et PRESTON, 1940) et cette croissance pourrait être conditionnée par une structure des parois orientée suivant une hélice.

#### b) La membrane des Algues.

La membrane, chez la plupart des Algues, a la même constitution que chez les autres Végétaux chlorophylliens, c'est-à-dire qu'elle est cellulose-pectique. On connaît cependant un certain nombre d'exemples où la cellulose fait défaut ou se trouve en très faible proportion, la membrane étant constituée alors de composés pectiques pouvant être associés à la callose (certaines Siphonales comme les Caulerpes, les *Bryopsis*, les *Codium*, les *Derbesia*) (R. MIRANDE, 1913), ou encore plus ou moins fortement silicifiée.



comme dans les Diatomées. La membrane des Hétérokontées, par contre, n'est pas généralement dépourvue de cellulose, comme ont pu le faire croire certaines observations : la membrane de ces Algues donne en effet, presque toujours, une réaction positive de la cellulose dans sa région la plus interne ; cette réaction est d'ailleurs surtout marquée dans les membranes jeunes et, avec l'âge, les membranes peuvent apparaître comme entièrement constituées par des matières pectiques (PASCHER, 1937), la cellulose étant en si faible proportion qu'il devient difficile de la mettre en évidence avec certitude. Exceptionnellement certaines Hétérokontées comme les *Botrydium* (MILLER, 1927) ont une membrane riche en cellulose. Enfin la chitine a été signalée chez les *Cladophora* (ASTBURY et PRESTON, 1940).

Les Floridées possèdent une membrane de constitution celluloso-pectique, sauf certaines Bangiacées (*Bangia fusco-purpurea*, *Porphyra*) chez lesquels la cellulose fait défaut (KYLIN, 1915). Comme toujours, les composés pectiques forment la partie extérieure de la membrane que l'on peut colorer facilement par le rouge de ruthénium, et ils sont présents également, dans la lamelle moyenne, sous forme de pectate de calcium. Chez le *Bornetia secundiflora*, d'après M<sup>me</sup> FELDMANN-MAZOYER (1940), la partie pectique formerait un revêtement extérieur très mince, plus résistant que le reste de la membrane et auquel l'auteur applique le terme de cuticule. Chez d'autres Floridées, très nombreuses, la région extérieure de la membrane est au contraire gélatinisée, ou transformée en un mucilage pectique qui donne à ces Algues un toucher caractéristique.

La membrane de certaines Floridées (*Cystoclonium*, *Laurencia*, *Gelidium*) peut se colorer directement en bleu par l'iode, comme l'a montré entre autres C. SAUVAGEAU (1921), ce qui pourrait indiquer l'existence d'un amyloïde. On sait aussi que la richesse des membranes d'Algues rouges en composés pectiques permet d'en retirer des corps d'un usage intéressant comme l'agar-agar ou gélose obtenu à partir de certains *Gelidium* du Japon et le *Carragahen* (Lichen des pharmaciens) obtenu aux dépens du *Chondrus crispus* et du *Gigartina mamillosa* de nos côtes atlantiques. D'autres Floridées indigènes peuvent encore fournir une gélose de bonne qualité (*Gelidium sesquipedale*).

Rappelons que la membrane de plusieurs Algues rouges s'incruste fortement de calcaire (Corallines, *Lithothamnion*, *Galaxaura*, *Liagora*).

La membrane des Floridées présente un caractère particulier, assez gênant dans la pratique des fixations histologiques : il s'agit du gonflement souvent considérable que ces membranes subissent dès la mort des cellules. Ce gonflement a pour résultat de modifier considérablement le contenu cellulaire et il devient très difficile, dans ces conditions, d'obtenir une fixation satisfaisante de ce contenu. On a donné diverses explications de ce phénomène ; d'après KYLIN (1937), ce gonflement serait causé par la disparition de la pression de turgescence qui s'applique normalement dans la cellule vivante contre la paroi interne de la membrane. C'est également l'opinion à laquelle arrive M<sup>me</sup> FELDMANN-MAZOYER (1940) ; cependant il semble difficile d'admettre que cette cause soit seule en jeu et la nature de la mem-



brane, son aptitude particulière à se gonfler rapidement, peut-être aussi le contact d'un milieu devenu acide (LAMI) doivent, semble-t-il, pouvoir aussi être invoqués.

Le mode de croissance de la membrane au sommet, par une apposition de couches successives, a été particulièrement décrit chez le *Bornetia secundiflora* par STRASBURGER (1882) et par BERTHOLD. Chaque couche nouvellement formée vient en quelque sorte se substituer à la précédente qu'elle traverse et prolonge vers l'avant, de sorte que la membrane, au voisinage du sommet, se trouve formée, au-dessous de la cuticule, par une série de couches emboîtées les unes dans les autres).

La membrane des Algues brunes est constituée, comme celle des Végétaux Supérieurs, par de la cellulose et des composés pectiques : la matière intercellulaire prend parfois un grand développement chez les Fucus et les Laminaires (*cœnoglée* de SAUVAGEAU), où elle peut constituer une sorte de gelée transparente (réceptacles de *Fucus vesiculosus*). Les composés pectiques sont de deux sortes, caractérisées par KYLIN : l'*algine* et la *fucine*. La *cœnoglée* des Laminaires et le mucus des canaux mucifères, qui existent chez certaines espèces, sont formés par une autre substance pectique, la *fucodine*. L'hydrolyse des parois cellulaires fournit toujours des pentoses.

La présence d'oxydases dans la membrane extérieure des thalles de *Laminaria* a été mentionnée en rapport avec l'émission d'iode libre par ces Algues (iodovolatilisation), (H. KYLIN, P. DANGEARD). Lorsqu'on enlève par racle la partie extérieure des membranes-épidermiques chez un *Laminaria*, on observe que le produit mucilagineux, ainsi recueilli, décompose rapidement une solution d'iodure alcalin en mettant l'iode en liberté. Cette propriété est abolie par l'action de la chaleur. L'existence de ces oxydases intramembranaires explique la décomposition instantanée des iodures diffusés au dehors des cellules épidermiques et l'émission d'iode libre à l'extérieur. Elle explique aussi l'expérience dans laquelle une solution de KI au contact d'un thalle vivant est instantanément décomposée.

Les Myxophycées ont leurs cellules entourées d'une membrane qui donne parfois les réactions de la cellulose, mais qui est surtout constituée par des composés pectiques. Cette membrane se différencie fréquemment en une gaine épaissie et stratifiée dont l'épaisseur peut devenir considérable. C'est seulement la partie interne des gaines et celle des hétérocystes qui se colore en bleu par le chloroiodure de zinc (GOMONT, 1888). La présence de chitine a été également signalée dans ce groupe, mais les travaux récents n'ont pas confirmé cette donnée (voir à ce sujet, GEITLER, 1936, p. 34). La croissance des membranes très épaissies des genres *Glæocapsa*, *Glæocystis*, *Petalonema* a souvent été citée comme dérivée de l'intussusception : c'est ainsi qu'elle a été interprétée par NÄGELI, puis par son élève CORRENS (1889). Ce dernier auteur fait remarquer que les enveloppes extérieures, chez les *Glæocapsa*, sont susceptibles encore de s'accroître, alors qu'elles sont séparées du protoplasma par les couches plus récemment formées ; dans ce cas, la simple extension ou le simple gonflement d'imbibition ne suffisent pas pour expliquer l'augmentation considérable subie et il est donc nécessaire d'admettre



l'intercalation de nouvelle substance membranaire dans la masse de ces parois (intussusception). Les gaines très développées, en forme d'entonnoirs ouverts au sommet, des *Petalonema* auraient le même mode d'accroissement.

En dehors de la gaine épaissie, souvent stratifiée et parfois colorée des trichomes, la membrane des Cyanophycées comprend encore une très mince pellicule interne, intimement soudée au protoplaste (membrane propre) et faisant corps avec lui. Cette pellicule, déjà distinguée par GOMONT (1888), enveloppe les filaments d'Oscillaires, ou les hormogonies, d'une paroi souple et très mince qui conditionne la motilité (1). Cette membrane propre est souvent seule représentée dans les cloisons transversales ; lorsque ces cloisons transversales sont épaissies secondairement, ou qu'elles se trouvent rétrécies par suite du développement de la gaine, il demeure souvent une région amincie dans la partie centrale, d'où l'apparence d'une ponctuation ou d'un pore mettant en relation les cellules voisines ; en réalité, il semble que les membranes transversales ne sont jamais perforées, de sorte qu'il ne s'agit pas de plasmodesmes au sens strict et qu'il n'y a jamais de communications directes entre les cellules voisines (MÜHLDOERF, 1938).

D'après SPEARING (1937) les communications intercellulaires des Cyanophycées possèdent une certaine structure avec un anneau finement chromatique et, en plus, de chaque côté, la présence fréquente d'un disque fortement colorable qui bloque plus ou moins le passage. On peut trouver, dans cette disposition, une analogie avec ce qui existe chez les Floridées au niveau des ponctuations de leur membrane.

La formation des cloisons transversales chez les Cyanophycées se présente suivant le type d'un diaphragme à développement centripète ; le diaphragme se complète toujours vers l'intérieur où peut subsister une région amincie, mais non une véritable perforation. D'après MÜHLDOERF (1938) la nouvelle membrane serait de nature plasmique à l'origine et elle ne résulterait pas d'un repli de la membrane longitudinale, comme il a été parfois dit à tort. Cette paroi serait simple et, pour une part, assimilable à la substance vivante dont elle dérive. Cependant on y signale la présence de cellulose (ULLRICH, 1929).

Dans les gaines d'un certain nombre de Cyanophycées se dépose du calcaire en quantité plus ou moins considérable. Certaines Rivulaires forment ainsi des coussinets hémisphériques, fortement calcifiés et d'une consistance pierreuse (*R. haematites* sur la berge de certains lacs).

#### BIBLIOGRAPHIE

ALBADA, V. C. — The structure and développement of the cell wall in plants. Amer. Journ. Bot., 1927, **14**, 16.

(1) GOMONT mettait cette membrane propre en évidence et l'isolait, en traitant une espèce pourvue de gaine, comme un *Scytonema*, par une solution fortement concentrée d'acide chromique (33 à 50 %). Il obtenait ainsi une pellicule très mince et parfaitement transparente. Sa nature serait, d'après lui, intermédiaire « entre celle des hyphes de Champignons et la cutine des Végétaux supérieurs ».



- ALLEN, C. E. — On the origin and nature of the middle lamella. Bot. Gaz., 1901, **22**, 1.
- ANDERSON, D. B. — The structure of the walls of higher plants. The Bot. Rev., 1935, **1**, 52.
- ANDERSON, D. B. et KERR, T. — Growth and structure of Cotton fiber. Ind. and Engin. Chem., 1938, **30**, 48-54.
- ANDERSON, D. B. et MOORE, J. H. — The influence of constant light and temperature upon the structure of the wall of cotton fibres and collenchymatous cells. Amer. Journ. Bot., 1937, **24**, 503-507.
- ARTZ, Th. — Die Kutikula bei einigen Pteridophyten, Gymnospermen und Monocotyledonen. Ber. d. d. bot. Gesell., 1937, **55**, 437.
- BAILEY, J. W. — The cambium and its derivative tissues. Amer. Journ. Bot., 1923, **10**, 499-509.
- The walls of plant cells, in The Cell and Protoplasm (Pub. n° 14 Amer. Assoc. Adv. Sc.) The science Press Lancaster, 1940.
- BAILEY, J. W. et KERR, T. H. — The visible structure of the secondary wall and its significance in physical and chemical investigations of tracheary cells and fibers. Journ. Arn. Arboretum, 1935, **16**, 273.
- BALLS, W. L. — The existence of daily growth rings in the cell-wall of cotton hairs. Proc. Roy. Soc., London, B, 1919, **90**, 542-554.
- BARANETZKY. — Epaissement des parois des éléments parenchymateux. Ann. Sc. Nat. Bot., 1886, 7<sup>e</sup> S., **54**, 162.
- BARROWS, F. — Lamellate structure of cellulose in cotton fibre. Contrib. Boyce Thomson Inst., 1940, **11**, 161-179.
- BECKER, A. W. — Application de la coloration vitale à l'étude de la cytodierèse. C. R. Ac. Sc., 1933, **196**, 2022.
- BERKLEY, E. E. — Shrinkage and cell wall structure of cotton fibers. Amer. J. of Bot., 1942, **29**.
- BERTHOLD, G. — Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Meeresalgen-Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot., 1882, **13**, 690.
- BONNER, J. — Zum Mechanismus der Zellstreckung auf Grund der Mizellarlehre. Jahrb. wiss. Bot., 1935, **82**, 377.
- BORNET et THURET. — Etudes phycologiques. Paris, 1878.
- CASTLE, E. S. — Orientation of structure in the wall of *Phycomyces Protoplasma* 1938, **31**, 331-345.
- The structure of the cell walls of *Aspergillus* and the theorie of cellulose particles. Amer. J. Bot., 1945, **32**, 148.
- CÉLAN, M. — Recherches cytologiques sur les Algues rouges. Thèse, Paris, 1940, 168. p.
- CHADEFAUD, M. — Données sur la paroi des cellules végétales d'après l'étude du gonflement des poils et des fibres des Végétaux. Rev. Scient., 1943, **81**, 294.
- CHAMBERS, R. — Structural and Kinetic aspects of cell division. Journ. of cell. u. comp. physiol., 1938, **12**, 149.
- CIFERRI, R. — Il problema dei raggi mitogenetici. *Scientia*, 1939, 4<sup>o</sup> S., **66**, 98-105.
- CLARKE, S. H. — Fine structure of the Plant cell wall. Nature, 1938, **142**, 899.
- COMBES, R. — La vie de la cellule végétale. III. L'enveloppe de la matière vivante. Paris, A. Colin, 1937.



- CORRENS, C. — Ueber Dickenwachstum durch Intussusception bei einigen Algenmembranen. *Flora*, 1889, **72**, 298.
- Zur Kenntniss der inneren Structur der vegetabilischen Zellmembranen. *Pringsh. Jahrb., wiss. Bot.*, 1892, **23**, 254
- Ueber die vegetabilische Zellmembran. *Ibid.*, 1894, **26**, 587.
- Ueber die membran von *Caulerpa*. *Ber. d. d. bot. Gesell.* 1894. **12**, 355.
- CUGNAC, A. de et OBATON, E. — Sur l'allongement des filets staminaux chez les Graminées. *Rev. génér. Bot.* 1935, **47**, 657.
- DANGEARD, P. — *Traité d'Algologie*. Paris, 1933.
- Sur l'existence d'un système de fibrilles préfusoriales dans la mitose somatique du Pin maritime. *C. R. Ac. Sc.*, 1940, **211**.
- DAUPHINÉ, A. — Sur les ponctuations intercellulaires. *C. R. Ac. Sc.*, 1933, **197**, 1147.
- Sur le mode de formation de la membrane pecto-cellulosique. *C. R. Ac. Sc.*, 1934. **199**, 307.
- Origine et évolution de la lamelle moyenne dans les membranes pecto-cellulosiques. *Rev. génér. de Bot.*, 1939, **51**, 321.
- Sur la localisation de la lignine dans la membrane végétale. *C. R. Ac. Sc.* 1941, **213**, 739.
- Sur le complexe pecto-cellulosique de la membrane végétale. *Ibid.*, 1941, **212**, 1046.
- DEVAUX H. — Sur la nature de la lamelle moyenne dans les tissus mous. *Mém. Soc. Sc. Phys. et natur. Bordeaux* 1903, sér. VI, **3**, 89.
- Enduit mobilisable et plus ou moins fluide très répandu sur l'épiderme des végétaux et établissant la mouillabilité superficielle. *Bull. Soc. bot. Fr.* 1938, **85**, 348-352.
- Les lames monomoléculaires et la structure moléculaire des êtres vivants. *Sciences*, 1939, n° **30**, 295-317.
- DEVISÉ R. — La figure achromatique et la plaque cellulaire dans les microsporocytes du *Larix europaea*, *La Cellule* 1922, **32**, 241.
- FALKENBERG, P. — *Die Rhodomelacee*. Fauna u. Flora des Golfes von Neapel, 1901.
- FELDMANN-MAZOYER, G. M<sup>me</sup>. — *Recherches sur les Céramiacées de la Méditerranée occidentale*. Alger, 1940, 510 p.
- FITTING, H. — Bau und Entwicklungsgeschichte der Makrosporen von *Isoetes* und *Selaginella*. *Botan. Zeit.*, 1900, **7-9**, 5-58.
- FONTAINE, M. — *Recherches histochimiques sur le complexe lignifiant*. *Rev. gén. Bot.*, 1938, **50** 636.
- FREY-WYSSLING, A. — *Die Stoffausscheidung der höheren Pflanzen*. Berlin, 1935.
- Der Aufbau der pflanzlichen Zellwand. *Protoplasma*, 1936. **25**, 262-300.
- Ueber die submikroskopische Morphologie der Zellwände. *Ber. d. d. bot. Gesell.* 1937, **55**, (119).
- Submikroskopische Morphologie des protoplasma und seiner derivate. *Protopl. Monogr.*, 1938, **15**, 214.
- Der feinaufbau der Zellwände. *Naturwiss.*, 1940, **29**, 385.
- Optik gekreuzter Feinbausysteme und Zellwandstreckung. *Protoplasma*, 1941, **35**, 527.
- GAUTHERET, R. — A propos de la théorie des hormones de division d'Haberlandt. *C. R. Soc. Biol.*, 1942, **136** 458.
- GEITLER, L. — *Schizophyzen*. Berlin, 1936, 139 p.



- GILSON, E. — Recherches chimiques sur la membrane cellulaire des Champignons. *La Cellule*, **11**.
- De la présence de la chitine dans la membrane cellulaire des Champignons. *C. R. Ac. Sc.* 1895, **120**, 1000.
- GOMONT, M. — Sur les enveloppes cellulaires dans les Nostocacées filamenteuses. *Journ. de Bot.*, 1888.
- GROSS, F. — Cleavage of blastomeres in the absence of nuclei. *Quart. Journ. Micr. Sc.*, 1936-1937, **79**, 57.
- HARLOW, W. M. M. — Contributions to the chemistry of the plant cell wall VI, Further studies on the location of lignin in the cell walls of wood. *Amer. Journ. Bot.*, 1932, **29**, 729.
- HARPER. — Kernteilung und frei Zellbildungen in Ascus. *Pringsh. Jahrb.*, 1897, **30**, 249.
- Cell division in Sporangia and Asci. *Ann. of Bot.*, 1899, **13**, 467.
- Cell and Nuclear Division in *Fuligo varians*. *Bot. Gaz.*, 1900, **30**, 217.
- HARVEY, E. B. — Parthenogenetic merogony or development without nuclei... *Biol. Bull.* **75**, 1938, 170.
- HEITZ, E. — Lebendbeobachtung der Zellteilung bei *Anthoceros* und *Hymenophyllum*. *Ber. d. d. bot. Gesell.*, 1942, **59**, 28.
- HEYN, A. N. J. — Further investigations on the mechanism of cell elongation. I. *Protoplasma*, 1933, **19**, 78.
- HESS, K., TROGUS, C., WERGIN, W. — Untersuchungen über die Bildung der pflanzlichen Zellwand. *Planta*, 1936, **25**, 419.
- HESS, K., WERGIN, W. et KIESSIG, H. — Zur frage des aufbaues der primarwand der Baumwollhaare. *Planta*, 1942-1943, **33**, 151.
- ITERSON, JR., G. van. — A few observations on the hairs of the stamens of *Tradescantia virginica*. *Protoplasma*, 1937, **27**, 190.
- JANOT, M. M. et LACHAUX, M. — Auxines, hétéroauxine et substances synthétiques excitant la croissance des Végétaux. *Rev. Scient.*, 1941, **79**, 163.
- JOULIA, M<sup>lle</sup> R. — Recherches histochimiques sur la composition et la formation du complexe lignifiant. *Rev. gén. Bot.* 1938, **50**, 261.
- JUNGERS, V. — Recherches sur les plasmodesmes chez les Végétaux. I. *La Cellule*, 1930, **40**, 5.
- Figures caryocinétiques et cloisonnement du protoplasme dans l'endosperme d'Iris. *La Cellule*, 1931, **40**, 293-347.
- Recherches sur les plasmodesmes chez les Végétaux. II. Les synapses des Algues rouges. *La Cellule*, 1933, **42**, 7-28.
- L'origine des méats chez le *Viscum album*. *La Cellule*, 1937, **46**, 111-122.
- KERR, T. and BAILEY, I. W. — Structure, optical properties and chemical composition of the so-called middle lamella. *Journ. Arn. Arbor.*, 1934, **15**, 327-349.
- KIENITZ-GERLOFF, F. — Neue Studien über Plasmodesmen. *Ber. d. d. bot. Gesell.*, 1902, **20**, 93.
- KYLIN, H. — Anatomie der Rhodophyceen. *Handb. d. Pflanzenanat.* 1937, **6** 2 t.
- Ueber den Bau der Florideentüpfel. *Kgl. Fysiogr. Sällsk. i. Lund Förhandl.* 1941, **10**, 1-7.
- LAMI, R. — Notules d'Algologie marine. II. *Bull. Labor. Dinard*, 1938, 20-89-91.



- LANZ, I. — Ueber die Zellenteilung bei *Cladophora*. *Planta*, 1940, **31**, 221.
- LUDTKE, M. — Werden und Organisation der pflanzlicher Zellmembran. *Protoplasma*, 1935, **22**, 457.
- MANGENOT, G. — Sur les communications protoplasmiques dans l'appareil sporogène de quelques Floridées. *Rev. algol.*, Paris, 1924, **1**, 376-421.
- Communications intercellulaires et synapses. *Bull. d'Histol.*, Lyon, 1926, **3**, 142-160.
- MANGENOT, G. et M<sup>lle</sup> M. RAISON. — Recherches microscopiques sur le gonflement des poils et fibres natifs, blanchis ou nitrés. *Rev. de Cytol.*, 1942-1943, **6**, 1-84.
- MANGIN, L. — Sur la constitution de la membrane des Végétaux. *C. R. Ac. Sc.*, 1888, **107**, 114.
- Sur la callose, nouvelle substance fondamentale de la membrane. *Ibid.*, 1890, **110**, 644.
- Sur la substance intermicellaire. *Ibid.*, 1890, **110**, 295.
- Etude historique et critique sur la présence des composés pectiques dans les tissus des Végétaux. *Journ. de Bot.*, 1891-1892, **5**, 400, 440 ; **6**, 12.
- Observations sur la constitution de la membrane chez les Champignons. *C. R. Ac. Sc.*, 1893, **117**, 816.
- Recherches sur les composés pectiques. *Journ. de Bot.*, 1893, **7**, 37, 121, 325.
- Observations sur la membrane des Mucorinées. *Journ. de Bot.*, 1899, **13**.
- MARTENS P. — Phénomènes cuticulaires et phénomènes osmotiques dans les poils staminaux de *Tradescantia*. *La Cellule*, 1931, **41**, 17.
- Recherches sur la cuticule. II. Dépouillement cuticulaire spontané sur les pétales de « *Tradescantia* ». *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.*, 1933, **66**, 58.
- Recherches sur la cuticule. IV. Le relief cuticulaire et la différenciation épidermique des organes floraux. *La Cellule*, 1934, **43**, 289.
- Recherches sur la cuticule. III. Structure, origine et signification du relief cuticulaire. *Protoplasma*, 1934, **20**, 483.
- Nouvelles observations sur la cuticule des épidermes floraux. *C. R. Ac. Sc.*, 1934, **199**, 309.
- Différenciation épidermique et cuticulaire chez *Erythraea centaurium*. *Ann. Sc. Nat., Bot.*, 1935, 10<sup>e</sup> s., **17**.
- L'origine des espaces intercellulaires. *La Cellule*, 1937, **46**, 357.
- Nouvelles recherches de physiologie cellulaire sur les poils staminaux de *Tradescantia* libérés de leur cuticule. *La Cellule*, 1938, **47**, 247-284.
- Nouvelles recherches sur l'origine des espaces intercellulaires. *Beih. bot. Zentralbl.*, 1938, **58**, 349-364.
- Mouvement protoplasmique et relief de la paroi cellulaire. *La Cellule* 1940, **48**, 249.
- MEEUSE, A. D. J. — On the nature of plasmodesmata, *Protoplasma*, 1940, **35**, 143-151.
- *Plasmodesmata*. *Bot. Rev.*, 1941, **7**, 249-262.
- MIRANDA, F. — Las comunicaciones interprotoplasmicas en *Bornetia secundiflora*. *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat.*, 1930, **30**, 201-204
- MIRANDE, R. — Recherches sur la composition chimique de la membrane et le morcellement du thalle chez les Siphonales. *Ann. Sc. Natur. Bot.*, Paris, 1913, s. IX, **18**, 147-264.
- MIWAT, T. — On the cell wall constituents of brown algae. *Bot. Mag. Tokyo*, 1932, **46**, 339.



- MOREAU, F. et M<sup>me</sup>. — Les synapses des Champignons supérieurs. Bull. Soc. Bot. Fr., 1930, **77**, 513-517.
- MÜHLDOERF, A. — Das plasmatische Wesen der pflanzlichen Zellbrücken. Beih. z. bot. Zentralbl., 1937, **56**, 171-364.
- Beiträge zur frage über das vorkommen von zellbrücken bei den Cyano-phyceen und Rhodophyten. Ber. d. d. bot. Gesell., 1938, **56**, 16.
  - Einige Betrachtungen zur membranalogie der blualgen. Ibid., 1938, **56**, 316-336.
  - Ueber die bildung und auflösung der wände bei der tetradenteilung der pollenmutterzellen von *Althæa rosea*. Ber. d. d. bot. Gesell., 1939, **57**, 299.
- NABEL, K. — Ueber die membran niederer pilze. Arch. f. Mikrob., 1939, **10**, 515.
- NAYLOR, G. et RUSSELL-WELLS, B. — On the presence of cellulose and its distribution in the cell-wall of brown and red *algæ*. Ann. of Bot., 1934, **48**, 635.
- NICOLAI, E. and FREY-WYSSLING, A. — Ueber den feimbau der zellwand von *Chaetomorpha*. *Protoplasma*, 1938, **30**, 401-413.
- OVERBECK, Fr. — Beiträge zur Kenntniss der Zellstreckung (Untersuchungen am Sporogonstiel von *Pellia epiphylla*) Zeitschr. f. Botan., 1934, **27**, 129.
- PRAT, S. — The vital staining of cell wall. *Protoplasma*, 1931, **14**, 394.
- PRESTON, R. D. — Organization of the cell wall. Phil. Trans. Roy. Soc. London, s. B., 1934, **224**, 131.
- The molecular chain structure of cellulose and its botanical significance. Biol. Rev., 1939, **14**, 281.
  - Wall structure and growth. Ann. of Bot., N. S., 1939, **3**, 507.
  - The wall of the conifer tracheid as a single spiral complex. Proc. of Leeds phil. Soc., 1939, **3**, IX, 546.
- PRESTON, R. D. et ASTBURY, W. T. — The structure of the wall of the green Alga *Valonia ventricosa*. Proc. Roy. Soc., s. B., 1937, **122**, 76.
- PRIESTLEY, J. H. and SCOTT, L. I. — The formation of a new cell wall at cell divisions. Proc. Leeds Phil. Soc., 1939, **3**, IX, 532-545.
- REINHARDT, M. O. — Das wachstum der Pilzhyphen. Pringsh. Jahrb., 1892, **23**, 479.
- Plasmolytische Studien zur Kenntniss des wachstums der Zellmembran. Bot. Unters. Festschr. f. Schwendener, Berlin, 1899.
- RITTER, G. J. — Distribution of lignin in wood. Journ. Ind. Eng. Chem. 1925, **17**, 1194.
- ROBYNS, W. — Le fuseau de caryocinèse et le fuseau de cytocinèse dans les divisions somatiques des Phanérogames. La Cellule 1926, **37**, 143.
- La figure achromatique sur matériel frais, dans les divisions somatiques des Phanérogames. Ibid., 1929, **39**, 83.
- RUGE, U. — Ueber das appositions wachstum decapitierter Hypocotyle von *Helianthus annuus*. Ber. d. d. bot. Gesell., 1938, **56**, 165.
- Zur theorie der mechanik der Zellstreckung und der Streckungswachstum. *Planta*, 1941, **32**, 571.
- SAUVAGEAU, C. — Sur la gélose des Algues Floridées. Bull. Soc. Biol., Arcachon, 1921, **18**, 113 p.



- SCHAEDE, R. — Ueber den feibau von parenchymmenbranen. Ber. d. d. bot. Gesell., 1940, **58**, 275.
- SCHMITZ, F. — Untersuchungen über die Befruchtung der Florideen. 1883.
- SCHUMACHER, W. — Ueber plasmodesmartige Strukturen in Epidermis-aussenzellen. Jahrb. f. wiss. Bot., 1942, **90**, 530-545.
- SEIFRIZ, W. — The origin, composition and structure of cellulose in the living plant. *Protoplasma*, 1934, **21**, 129-159.
- SINNOTT, E. V et BLOCH, R. — Visible expression of cytoplasmic pattern in the differentiation of xylem strands Proc. Nat. Ac. of Sc. U. S. A. 1944, **30**, 388.
- SÖDING, H. — Ueber das Streckungs wachstum der Zellwand. Ber. d. d. bot. Gesell., 1932, **50**, 117-123.
- SOUÈGES, R. — La segmentation. Act. Scient. et Industr., 1935, n° 266, 1-88.
- STRASBURGER, E. — Die pflanzlichen Zellhäute. Pringsh. Jahrb., 1897, **31**, 511.  
— Ueber plasma verbindungen pflanzlicher Zellen. Pringsh. Jahrb., 1901, **36**, 493-610.
- STRUGGER, S. — Beiträge zur analyse der vital färbung pflanzlicher Zellen mit neutralrot. *Protoplasma*, 1936, **26**, 56.
- SWINGLE, D. B. — Formation of the spores in the sporangia of *Rhizopus nigricans* and of *Phycomyces nitens* U. S. Depart. of Agricult. Bureau of Plant Ind., 1903, **37**, 1-40.
- TERNETZ, C. H. — Protoplasmabewegung und Fruchtkörperbildung bei *Ascophanus carneus* Pers. Pringsh. Jahrb. wiss. Bot., 1900, **35**, 273.
- THOMAS, R. C. — Composition of fungus hyphae. III. The Pythiaceæ. Ohio. Journ. Sc., 1942, **42**, 60-62.
- TIMBERLAKE, H. G. — Development and structure of the swarm-spores of *Hydrodictyon*. Trans. Wis. Ac. Sc., 1902, **13**, 486.
- ULRICH, R. — Les constituants de la membrane chez les Champignons. Rev. de Mycol., 1943, mém. h. sér. n° 3, 44 p.
- VAN OVERBEEK, J. — Phototropism. The Bot. Rev., 1939, **5**, 655.
- VAN WISSELINGH, C. — Mikrochemische Untersuchungen über die Zellwände der Fungi. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot., 1897, **31**, 619.  
— Die Zellmembran. Handb. d. pfl. anat., 1925, **3**, 2.
- WAYNE, A. S. — The existence of mercerized cellulose and its orientation in *Halicystis* as indicated by X-ray diffraction analysis. Science, N. Y., 1938, **87**, 350.
- WEIER, T. E. — The plastid during sporogenesis in *Polytrichum commune*. La Cellule, 1931, **40**, 261-290.
- WERGIN, W. — Ueber den Aufbau pflanzlicher Zellwände. *Planta*, 1937, **26**, 751.  
— Ueber den Aufbau pflanzlicher Zellwände. *Protoplasma*, 1939, **32**, 116-139.  
— Ueber den Aufbau pflanzlicher Zellwände. VII Mitt. *Planta*, 1941, **32**, 535.  
— Ueber den Aufbau pflanzlicher Zellwände. VIII Mittel. Der Einfluss ausserer faktoren auf den aufbau der sekundärwand des Baumwollhaares. *Planta*, 1942-1943, **33**, 600.  
— Welche aussagen gestattet die elektronenmikroskopie über den aufbau der Zellulosefasern. Kolloid. Z., 1942, **98**, 131-141.



- Ueber den feinaufbau der zellwände höherer pflanzen. *Biolog. Zentralbl.*, 1943, **63**, 351.
- WIELER, A. — Die Bedeutung der Innenhaut für die Zelle und die Struktur der sekundären Verdickungsschichten. *Protoplasma*, 1940, **34**, 202-236.
- Ein beitrage zur plasmodesmenfrage. *Bot. Arch.*, 1942, **44**, 34-51.
- Ueber membranstrukturen. *Beih. z. bot. Centralbl.*, 1943, **62**, 107
- Appositions-oder intussusceptionswachstum ? *Protoplasma*, 1943, **37**, 171
- WIESNER, J. van. — Die Elementarstruktur und das Wachstum der lebenden Substanz, Wien, 1892
- WILLE, N. — Ueber die Zellkerne und die Poren der Wände bei den Phycocromaceen. *Ber. d. d. bot. Gesell.*, 1883, 1.
- YASUI, K. — On the cytokinesis in some Angiosperms, with special reference to the middle lamella initial (M. L. I) formation and the phragmoplast, *Cytologia*, 1939, **10**, 557-574.
- ZIEGENSPEK, H. — Mizellierung, Turgeszenzmechanismen und gerichtetes Wachstum. Die Streck-und Wachstumsmechanismen der Gramineen. *Beih. z. Bot. Centralbl.*, 1941, **60**, 483-556.
-



## VOCABULAIRE

---

- Achromocentre** (*a*, privatif). Figures astériennes ou fusoriales ayant une origine centrosomienne, mais dépourvues de chromatine (CHATTON, 1929).
- Acroblaste** (de *akron*, sommet et *blastos*, bourgeon) syn. d'*idiozome*.
- Acrosome** (de *akron*, sommet et *soma*, corps). Le capuchon céphalique ou perforateur situé en avant de la tête du spermatozoïde animal.
- Aggrégation**. — Le phénomène de la fragmentation des vacuoles qui caractérise les cellules des tentacules chez les Plantes carnivores pendant la période de la digestion.
- Aire de Golgi**. Région de cytoplasme différencié qui entoure les corps de Golgi groupés en amas dans certains types de cellules.
- Aleurone** (de *aleurion*, farine). Substance de réserve protéidique des graines se présentant sous forme de grains (grains d'aleurone).
- Allélomorphe** (de *allelo*-, l'un l'autre et *morphe*, forme). L'un des constituants d'un couple d'unités héréditaires.
- Alloeyclie** (de *allos*, autre). Comportement anormal d'un chromosome ou d'un fragment de chromosome (DARLINGTON).
- Alloplasma** (de *allos*, autre). Produits dérivés du protoplasme comme la membrane, les substances intercellulaires, etc.
- Allopolyploïdie** (de *allos*, autre). Polyploïdie groupant des génomes d'origines diverses, par exemple à la suite d'hybridation.
- Allopolyploïde** (de *allos*, autre). Polyploïde formé par l'association de stocks chromosomiques étrangers.
- Allosome** (de *allos*, autre et *soma*, corps). Chromosome différant des autres par des caractères particuliers; terme plus général que celui d'hétéro chromosome.
- Allotétraploïde** (de *allos*, autre). Tétraploïde formé par l'association de deux stocks chromosomiques étrangers, à *n* éléments.
- Allosyndèse** (de *allos*, autre et *syndesis*, appariement). Appariement entre filaments chromosomiques étrangers dans la méiose d'un hybride.
- Alvéolation**. Phénomène de creusement se manifestant par l'apparition de régions claires, semblables à des alvéoles, dans les chromosomes télophasiques (correspond sans doute à un artefact).
- Amibocytes**. Cellules ressemblant à des amibes et que l'on trouve dans la lymphe et dans le sang des Invertébrés.
- Amitose** (de *a*, privatif). Division directe, dans laquelle il se produit un simple partage du noyau en deux par étranglement.
- Amphiaster** (de *amphi*-, double et *aster*, étoile). Double aster établi aux pôles de la figure de division cariocinétique.
- Amphiastral** (de *amphi*-, double). Qui possède un amphiaster. Division amphiastrale par opposition au type anastral.
- Amphicaryon** (de *amphi*-, double et *karyon*, noyau). Noyau diploïde contenant deux groupes haploïdes de chromosomes comme le noyau de l'œuf.



- Amphidiploïde** (de *amphi-*, double). Hybride dont chacun des génomes apportés par les parents est redoublé, ce qui permet un appariement régulier par autosyndèse au moment de la méiose et entraîne généralement une fertilité comparable à celle d'une espèce pure.
- Amphiplastie** (de *amphi-*, double). Phénomène qui consiste dans une modification morphologique des chromosomes sous l'influence du cytoplasme, par exemple dans certains hybrides (NAWASCHIN, 1927).
- Amyloplaste** (de *amylon*, amidon et *plastos* formé). Plaste générateur d'amidon.
- Anabolisme** (de *ana-*, en montant). Le métabolisme constructeur ou de synthèse par opposition au catabolisme simplificateur.
- Anachromase** (de *ana-*, en montant). L'augmentation de la chromatocité des chromosomes qui se manifeste au cours de la prophase caryocinétique.
- Anaphase** (de *ana-*, en montant). La phase de la mitose qui s'étend depuis le moment de la séparation dicentrique des chromatides jusqu'au moment de la reconstitution des noyaux-fils.
- Anastral** (de *a*, privatif) qui est dépourvu de formations astérales ; s'applique aux mitoses des Végétaux qui sont en général dans ce cas.
- Anatonose** (de *ana-*, en montant). Mécanisme ayant pour résultat d'augmenter la tension osmotique du suc cellulaire (ERRERA).
- Androcyte** (de *andros*, mâle et *kytos*, cellule). Syn. de spermatocyte (ALLEN, 1912).
- Androgénèse** (de *andros*, mâle). Développement d'un œuf avec la participation du seul noyau mâle.
- Aneuploïde** (de *an-*, qui n'est pas). Qui présente de l'aneuploïdie.
- Aneuploïdie** (de *an-*, qui n'est pas). Polyploïdie irrégulière par opposition à la polyploïdie régulière ou *euploïdie* (voir ce mot).
- Anthocyane** (de *anthos*, fleur et *kyanos*, bleu). Pigment bleu, rouge ou violet, dans les vacuoles de beaucoup de fleurs et de fruits.
- Anthocyanophores**. Globules colorés dans lesquels l'anthocyane est accumulée et qu'on observe dans les cellules des pétales de certaines fleurs.
- Apocyte** (de *apo-*, absence de et *kytos*, cavité). Élément histologique qui diffère d'une cellule véritable par son caractère plurinucléé (Syn. *article*).
- Apogamie** (de *apo-*, absence de et *gamos*, mariage). Mode de reproduction en l'absence de fécondation.
- Apoméiose** (de *apo-*, absence de). La suppression de la méiose dans le cycle évolutif.
- Apoplastidié** (de *apo-*, absence de). Se dit d'un Organisme dépourvu de plastes.
- Aposporie** (de *apo-*, absence de). La suppression de la formation des tétraspores comme conséquence de l'apoméiose.
- Argyrome** (de *argyros*, argent). Réseau de lignes argyrophiles mis en évidence, chez les Ciliés, au moyen de l'imprégnation argentique (СНАТТОН).
- Ascension polaire**. Le phénomène de la montée des chromosomes-fils vers les pôles au cours de l'anaphase.
- Association secondaire**. Le phénomène du groupement côte à côte des bivalents à la diacynèse.
- Aster** (de *aster*, étoile). Figure étoilée observée autour des centrosomes au cours de la division caryocinétique.
- Asynapsis** (de *a*, privatif et *synapsis*, jonction). Syn. de *asyndèse* (v. ce mot).
- Asyndèse** (de *a* privatif et *syndesis*, appariement). L'absence d'appariement ou syndèse entre chromosomes homologues (Syn. *asynapsis*).



- Atélomitique** (de *a*, privatif, *telos*, fin et *mitos*, filament). Se dit d'un chromosome dont la région d'insertion n'est pas terminale (CAROTHERS, 1917).
- Athrocytose** (de *athroos*, rassemblé). Le phénomène de l'accumulation de certains colorants et de certaines particules par des éléments histologiques.
- Athrocytes** (de *athroos*, rassemblé). Cellules qui montrent la propriété de l'athrocytose comme certaines cellules des tubes urinaires du rein.
- Attractoplasme** (de *atraktos*, fuseau). La substance qui forme le fuseau achromatique.
- Autopolyploïde** (de *autos*, soi-même). Polyploïde formé par la multiplication de stocks chromosomiques semblables.
- Autosome** (de *autos*, soi-même et *soma*, corps). Chromosome du type normal par opposition à un chromosome de type spécial (*allosome*, *hétérochromosome*).
- Autosyndèse** (de *autos*, soi-même et *syndesis*, appariement). Appariement entre filaments chromosomiques de même origine parentale dans la méiose d'un hybride (syn. *autosynapsis*).
- Autotétraploïde** (de *autos*, semblable à lui-même). Tétraploïde formé par le redoublement d'un même stock diploïde.
- Auxine** (de *auxai*, croissance). Substance ayant le pouvoir de stimuler l'allongement des organes (KÖGL).
- Axostyle**. Baguette sidérophile qui s'étend dans l'axe du corps de divers Flagellés et qui est en relation avec la base des flagelles.
- Azygote** (de *a*, privatif). Œuf formé sans fécondation ou parthénogénétique.
- Back-Cross**. Croisement de retour, c'est-à-dire croisement entre individus de la première génération hybride ( $F_1$ ) et l'un des parents.
- Basichromatine** (*basis*, base et *chroma*, couleur). La partie basophile de la chromatine, qui se colore fortement par les couleurs basiques d'aniline.
- Basophilie** (de *philia*, amitié). Qui a de l'affinité pour les colorants basiques ; s'oppose à oxyphilie.
- Binnenkörper** (all. : corps intérieur). Le nucléole particulier de certains Protistes. Syn. *endosome* (v. ce mot).
- Bioblastes** (de *bios*, vie et *blastos*, bourgeon). Petits grains ou filaments observés dans le cytoplasme de nombreuses cellules et supposés être les éléments vivants fondamentaux (ALTMANN).
- Biocénapses** (de *bios*, vie et *cénapses* v. ce mot). Complexes hypothétiques de molécules, caractéristiques de la matière vivante (MACHEBŒUF).
- Biogènes** (de *bios*, vie et racine *gen-*, qui produit). Eléments hypothétiques dont serait composée la matière vivante et dont dépendraient ses propriétés (VERWORN, 1895).
- Bivalents**. Groupes formés à la méiose par l'association de deux chromosomes homologues (Syn. *gemi*, dyades).
- Blasenzellen** (de *Blasen*, vésicules et *Zellen*, cellules). Cellules renflées, à caractère glandulaire ou sécréteur, observées chez diverses Algues marines.
- Blastomère** (de *blastos*, bourgeon et *meros*, part). L'une des cellules d'un embryon après les premiers cloisonnements de l'œuf fécondé.
- Blépharoplaste** (de *blépharis*, cils). Le corpuscule colorable situé à la base d'un cil ou d'un flagellum (WEBER, 1897).
- Bouquet**. Stade observé au cours de la prophase méiotique et dans lequel les filaments chromosomiques, en forme de larges boucles, semblent avoir un point d'attache commun contre la membrane nucléaire.



- Bromuque.** Cellule particulière observée chez certaines [Algues marines et dans laquelle du brome serait accumulé (SAUVAGEAU, 1926).
- Calottes polaires.** Formations en forme de calottes apparaissant vers la fin de la prophase mitotique aux pôles du noyau en division et qui précèdent la formation du fuseau achromatique.
- Caryocinèse** (de *karyon*, noyau et *kinesis*, mouvement). Le mode de division indirecte encore appelé *mitose*.
- Caryoclasique** (de *karyon*, noyau et *kla(s)o*, briser). Se dit de certaines substances agissant comme des poisons d'une nature particulière, sur le noyau et sur sa division.
- Caryo-écotype.** Race d'une plante qui peut être définie par sa constitution nucléaire et par son habitat, ces deux caractères étant liés entre eux.
- Caryologique** (de *karyon*, noyau). Qui se rapporte au noyau.
- Caryolymphe** (de *karyon*, noyau et *lymphe*, eau). Le suc nucléaire (HAECKEL, 1891).
- Caryolyse** (de *karyon*, noyau et *lysing*, dissolution). La destruction du noyau par la désintégration progressive de ses constituants.
- Caryoplasme.** Syn. de nucléoplasme (v. ce mot.).
- Caryosome** (de *karyon*, noyau et *soma*, corps). Syn. de chromocentre, ou *nucléole de chromatine*, au sens original; plus souvent appliqué à certains nucléoles chez les Protistes d'où les chromosomes sont supposés tirer leur origine.
- Caryotine** (de *karyon*, noyau). La substance du réticulum nucléaire (syn. de chromatine) (LUNDEGARDH, 1910).
- Caryotype** (de *karyon*, noyau). L'ensemble des chromosomes avec toutes leurs particularités; ensemble qui peut être considéré comme caractéristique d'une espèce ou d'une race.
- Catabolisme** (de *kata*, en descendant). Le métabolisme destructeur par opposition au métabolisme constructeur ou de synthèse (*anabolisme*).
- Catachromase** (de *kata*, sens d'une diminution). Perte de chromatinité éprouvée par les chromosomes en télophase qui s'oppose au phénomène inverse de chromatinisation prophasique ou anachromase (VEJDOVSKY, 1907).
- Caténation** (de *catena*, chaîne). Enchaînement bout à bout des chromosomes pour constituer des anneaux ou des chaînettes.
- Cavulation** (de *cavare*, creuser). Phénomène de creusement, de transformation en vésicules, subie par les chondriosomes dans certaines conditions pathologiques.
- Cénapses** (de *koinos*, commun et *apsis*, union). Le mode d'union entre les protides et les lipides dans le plasma sanguin, d'après MACHEBŒUF.
- Cénocyte** (de *koinos*, commun et *Kytos*, cellule). Élément histologique plurinucléé et non cloisonné (Syn. *syncytium*).
- Centriole.** Corpuscule colorable très petit qui occupe le centre de la figure astérale ou centrosomienne.
- Centrobépharoplaste.** Corpuscule colorable qui semble cumuler les fonctions de centrosome et de blépharoplaste et qui est formé sans doute par la fusion de ces deux éléments.
- Centrodesmose.** Commissure réunissant deux centrosomes-fils après la division.
- Centrofusome.** Dérivé du fuseau achromatique tirant son origine du centrosome (HIRSCHLER).
- Centromère** (*kentron*, centre et *meros*, part). Corpuscule colorable très petit, mis en évidence dans la région d'insertion des chromosomes et qui joue un rôle



important dans la mécanique chromosomique au cours de la mitose (Syn. *Leütkörperchen*, *kinétochore*) (DARLINGTON, 1936).

**Centromite.** Filament colorable réunissant le noyau et le centrosome (connectif caryo-centrosomien) (CHATTON).

**Centroplasma** (de *kentron*, centre). La substance du centrosome.

**Centrosome** (de *kentron*, centre et *soma*, corps). Le corpuscule siégeant au centre de la figure astérienne et qui joue un rôle important au cours de la mitose (BOVERI, 1888).

**Centrosphère.** La partie centrale de la figure astérienne formée de cytoplasme différencié (sphère attractive, centre, corpuscule central).

**Chiasma** (de *chiasma*, lignes en croix). L'entrecroisement des chromatides pendant la prophase de la première division méiotique, à partir du stade diplo-tène jusqu'à la métaphase.

**Chiasmotypie** (de *chiasma*, croisement). La recombinaison qui est supposée s'effectuer au niveau des chiasmata par échange de segments entre chromosomes appariés (JANSSENS, 1909).

**Chloro-chromoplaste.** Plaste qui cumule les propriétés des chloro- et des chromoplastes.

**Chloroleucite.** Syn. de chloroplaste (v. ce mot).

**Chloroplaste** (de *chloros*, vert). Plaste chlorophyllien.

**Chondriocinèse** (de *chondrion*, grain et *kinesis*, mouvement). La division des chondriosomes et leur répartition plus ou moins égale entre les cellules-filles au cours de la cytocinèse.

**Chondrioconte** (*chondrion*, grain et *kontos*, bâton). Filament plus ou moins allongé faisant partie du chondriome (MEVES, 1907).

**Chondriome** (de *chondrion*, grain). Ensemble des mitochondries ou chondriosomes, petits corps en grains, bâtonnets ou filaments, de nature lipoprotéidique, présents dans le cytoplasme de toutes les cellules animales et végétales.

**Chondriomite** (de *chondrion*, grain et *mitos*, filament). Filament moniliforme constitué par l'alignement en série de grains mitochondriaux (BENDA, 1903).

**Chondriosome** (de *chondrion*, grain et *soma*, corps). Élément du chondriome (v. ce mot) (MEVES, 1908).

**Chromatide.** L'un des composants d'une tétrade à la méiose (Mc CLUNG, 1900) ; l'un des constituants d'un chromosome clivé longitudinalement à la mitose.

**Chromatine** (de *chroma*, couleur). La substance du noyau qui est colorable par les couleurs basiques d'aniline, dans le noyau au repos, et qui forme ultérieurement les chromosomes (FLEMMING, 1879).

**Chromatophore** (de *chroma*, couleur et *-phoros*, qui porte). Plaste chlorophyllien du type le plus complexe, comme chez les Algues.

**Chromatoplasma** (de *chroma*, couleur). La partie du cytoplasma des Algues bleues qui est imprégnée par les pigments.

**Chromidial.** Qui est de la nature des chromidies.

**Chromidies** (de *chroma*, couleur). Grains de chromatine qu'on suppose dérivés du noyau et qu'on a décrits, isolés ou groupés en un réseau (appareil chromidial), dans le cytoplasme de certains organismes.

**Chromocentre** (de *chroma*, couleur). Amas chromatiques observés dans le noyau au repos ou interphasique et qui peuvent apparaître indépendants ou reliés entre eux par un réticulum ; terme très général qui englobe les prochromosomes, les euchromocentres et les *Netzknöten* de FLEMMING (BACCARINI, 1908).



- Chromoleucite** (de *chroma*, couleur). Leucite coloré. Syn. de chromoplaste.
- Chromomère** (de *chroma* et *meros*, partie). Petits amas de chromatine en forme de grains ou de disques disposés en une file unique le long du filament chromosomique, ou encore le long du *chromonema*.
- Chromonema** (de *chroma*, couleur et *nema*, filament). Le filament chromatique formant la partie essentielle du chromosome (VEDJDOVSKY, 1912). Pour beaucoup d'auteurs le *chromonema* est associé à une substance chromatique, la *matrix*.
- Chromophobe** (de *chroma*, couleur et *-phobos*, qui craint). Qui n'a pas d'affinité pour les colorants histologiques.
- Chromoplaste** (de *chroma*, couleur). Plastes colorés en rouge, en orange ou en jaune par les pigments carotinoïdes.
- Chromoplastide**. Syn. de chromoplaste.
- Chromosome** (de *chroma*, couleur et *soma*, corps). Les éléments chromatiques en bâtonnets ou en filaments qui se révèlent au cours de la caryocinèse et qui sont répartis régulièrement entre les cellules-filles.
- Chromosomine**. Type de protéine qui serait le principal constituant des chromosomes (STEDMAN, E. et ELLEN, 1943).
- Chromospire**. Les longues boucles de filaments observées, à la prophase, dans le noyau des Eugléniens (P. A. DANGEARD, 1902).
- Chromotrope** (de *chroma*, couleur, et *-tropos*, dirige). Qui agit sur la coloration, en la modifiant : propriétés chromotropes.
- Cinèse** (de *kinesis*, mouvement). Le phénomène de la division nucléaire indirecte (syn. *mitose*).
- Cinétide** (de *kinesis*, mouvement). L'ensemble des formations cellulaires en rapport avec la motilité des cellules flagellées (CHATTON, 1924). L'unité de structure flagellaire comprenant l'appareil d'insertion flagellaire proprement dit ou chaîne de connexions caryo-centroflagellaires.
- Cinétie**. Chaînes de cinétides associées les unes aux autres et en relation avec un cinétosome primaire (CHATTON). Syn. cinétide composée.
- Cinétome**. Ensemble des cinétides, par exemple chez un Infusoire Cilié.
- Cinétoplaste**. Corpuscule satellite formé par le cinétosome au moment de la poussée du cil et disparaissant avec lui (CHATTON et LWOFF, 1931).
- Cinétosome** (de *kinesis*, mouvement et *soma*, corps). Grains colorables en relation avec l'activité cinétique de la cellule ; terme général s'appliquant à ces formations (corpuscule basal des cils, blépharoplaste, centrosome).
- Clivage**. La division longitudinale des chromosomes qui intervient au cours de la mitose.
- Cnidocystes** (de *knide*, ortie). Capsules urticantes que l'on rencontre particulièrement chez les Cœlentérés et chez certains Péridiniens.
- Coacervation** (de *acervus*, amas). Phénomène de séparation, au sein d'une solution colloïdale, d'une masse fluide immiscible avec un excès du solvant.
- Cœnocytes** (de *koinos*, commun et *kytos*, cellule). Élément plurinucléé (voy. cœnocytes).
- Cœnoglée** (de *koinos*, commun et *gloios*, matière visqueuse). La substance mucilagineuse qui occupe les intervalles intercellulaires dans le thalle de diverses Algues brunes (SAUVAGEAU, 1918).
- Condyle** (de *kondylos*, articulation). Corpuscule colorable situé au contact du noyau chez un Flagellé et relié au blépharoplaste (correspond sans doute au centrosome) (P. A. Dangeard, 1901).
- Crinome** (de *krino*, séparer). L'ensemble des vacuoles ou des substances vacuo-



lares nées artificiellement après l'emploi de certains colorants vitaux basiques (CHLOPIN, 1925).

**Crossing-over.** La recombinaison des unités mendéliennes, ou gènes, à la suite d'un échange entre des groupements associés homologues (allélomorphes) dans les cellules sexuelles (syn. *enjambement*).

**Cyanophycine** (*kyanos*, bleu et *phykos*, algue). Produit du métabolisme propre aux Algues bleues.

**Cyanoplaste** (de *kyanos*, bleu et *plastos*, formé). Corps cellulaire particulier imprégné de pigment.

**Cyclols** (théorie des). Hypothèse formulée pour expliquer la structure des molécules protéiniques globulaires (Miss D. WRINCH).

**Cyclose** (de *kyklos*, cercle). Le mouvement de rotation qui entraîne parfois l'ensemble du protoplasme dans la cellule vivante.

**Cytasters** (de *kytos*, cellule et *aster*, étoile). Formations astériennes qui se développent et se multiplient, dans certains cas, en l'absence de noyaux et de centrosomes (E. B. WILSON, 1901).

**Cytocinèse** (de *kytos*, cellule et *kinesis*, mouvement). La division de la cellule ou du cytoplasme par opposition à la division du noyau ou caryocinèse.

**Cyodiérésis** (de *kytos*, cellule et *diairesis*, division) (syn. cytocinèse).

**Cytogéographie** (de *kytos*, cellule). Science consacrée à l'étude des relations entre la constitution chromosomique des Organismes et leur distribution géographique (BALDWIN, 1942).

**Cytogénétique** (de *kytos*, cellule). La science qui associe l'étude de la cellule et celle de l'hérédité.

**Cytogranula.** Granulations microscopiques du cytoplasme, analogues à des mitochondries (cf. *granula*).

**Cytome** (de *kytos*, cellule). L'ensemble des cytosomes (Syn. chondriome) (P. A. DANGEARD).

**Cytomiosomes.** Employé comme synonyme de microsomes (voir ce mot).

**Cytoplasme** (de *kytos*, cellule et *plasma* substance). La substance vivante de la cellule à l'exclusion du noyau ; considéré parfois comme synonyme de protoplasme.

**Cytosome** (de *Kytos*, cellule et *soma*, corps). L'ensemble du corps cellulaire non compris le noyau (HAECKEL, 1891).

**Cytosomes** (même étym.). Les chondriosomes de la cellule végétale (syn. *pseudochondriosomes* de BOWEN) (P. A. DANGEARD).

**Dédifférenciation.** Le phénomène par lequel une cellule différenciée retourne à l'état indifférencié.

**Déficience.** Caractère d'un chromosome à qui un fragment fait défaut.

**Délétion.** Perte d'un segment par un chromosome.

**Démixtion** (traduction du mot allemand *Entmischung*). Changement d'état colloïdal se traduisant par une séparation en deux phases dont l'une est moins fluide que l'autre. La floculation et la synérèse correspondent à de tels changements.

**Dermatosome** (de *derma*, peau et *soma*, corps). Particule élémentaire hypothétique constitutive de la membrane, prenant naissance par transformation d'éléments vivants.

**Desynapsis** (de *synapsis*, jonction). Séparation prématurée des chromatides après leur appariement.



- Deutoplasma** (de *deuteros*, second). Les matériaux nutritifs contenus dans le protoplasma, comme le vitellus des œufs (VAN BENEDEEN, 1870).
- Diacinèse** (de *dia*, à travers et *kinesis*, mouvement). Le stade qui termine la prophase de la première division méiotique et dans lequel les bivalents acquièrent leur taille et leur forme définitive.
- Dietyocinèse** (de *diktyon*, réseau). Division des corps de Golgi et leur répartition, entre les deux cellules-filles au cours de la division cellulaire.
- Dietyosome** (de *diktyon*, réseau et *soma*, corps). Élément golgien fondamental (syn. corps de Golgi).
- Didiploïde**. Se dit d'un Organisme qui renferme deux fois le même stock diploïde de chromosomes (syn. *autotétraploïde*).
- Dinomitose**. Le type de mitose particulier aux Dinoflagellés.
- Diplonema** (de *diploos*, double et *nema*, filament). Stade de la prophase au cours de la première division méiotique et dans lequel les filaments chromatiques apparaissent doubles.
- Diplophase** (de *diploos*, double). La partie du cycle évolutif, dans le cas d'alternance de générations, qui correspond à l'état diploïde des noyaux.
- Diplotène** (de *diploos*, double et *tainia*, ruban). Forme adjectivale correspondant à *diploonema* (stade *diplotène*, *diploonema*).
- Disjonction**. Se dit, au sens mendélien, de la séparation des constituants d'un couple allélomorphe.
- Ditétraploïde** (Deux fois tétraploïde). Se dit d'un Organisme dans lequel s'est fait un redoublement d'un stock chromosomique tétraploïde.
- Division directe** (Syn. *amitose*, voir ce mot).
- Division réductrice**. Division dont le résultat est la réduction de moitié du nombre des chromosomes (Syn. méiose).
- Dolichonema** (de *dolichos*, long et *nema*, filament). Stade de la prophase mitotique montrant de longs filaments chromatiques sinueux (ROSEN, 1893) (syn. *spirème*).
- Duplication**. Le doublement d'un élément chromosomique entraînant la formation d'un chromosome dont un segment est deux fois représenté.
- Dyade** (de *dyas*, dualité). Syn. bivalent (v. ce mot).
- Ectoplasma** (de *ektos*, en dehors et *plasma*). Région périphérique du cytoplasma qui diffère par ses propriétés de la région interne.
- Elaioplaste** (de *elaion*, huile et *plastos*, formé). Plaste élaborateur de gouttelettes d'huile (WAKKER, 1888).
- Enchylème** (de *en*, dedans et *chylos*, suc). Le suc nucléaire ou caryolympe (CARNOY, 1884).
- Endomitose** (de *endon*, à l'intérieur). Type particulier de mitose qui s'effectue sans séparation de groupes anaphasiques (Syn. division interne).
- Endoplasme** (de *endon*, à l'intérieur). La partie interne du cytoplasme qui s'oppose à l'ectoplasme.
- Endosome** (de *endon*, à l'intérieur et *soma*, corps). Désigne certains types de nucléoles chez les Protistes (Eugléniens, Flagellés, etc.).
- Endosperme** (de *endon*, à l'intérieur et *sperma*, graine). Le tissu nourricier des graines de Gymnospermes, dérivé du gamétophyte ou prothalle femelle.
- Energie** (de *en*, dans et *ergon*, travail). L'ensemble du noyau et du cytoplasme qu'il tient sous sa dépendance (SACHS, 1892).
- Enjambement**. Traduction française du terme de *crossing-over* (proposé par HERLANT).



- Entmischung.** Changement d'état colloïdal dans lequel il se produit une séparation de phases précédemment associées (syn. *démixtion*).
- Entrecroisement** (Syn. d'enjambement).
- Epictèse** (de *epi*, en excès et *ktesis*, acquisition). Phénomène d'accommodation osmotique au moyen duquel la cellule maintient sa pression osmotique à un niveau légèrement supérieur à celui du milieu extérieur (LAPICQUE).
- Epiplasma** (de *epi*, en surplus et *plasma*). La partie du protoplasme qui reste inutilisée après la délimitation des spores à l'intérieur de l'asque.
- Ergastique** (de *ergastes*, travailleur). Se dit des substances ou des produits cellulaires engendrés par le métabolisme comme le paraplasme et les productions paraplasmiqes (syn. *paraplasmiq*).
- Ergastoblaste** (de *ergastes*, travailleur). Nom proposé par VOINOV (1928) pour désigner les dictyosomes en tant qu'éléments sécréteurs.
- Ergastome.** L'ensemble des formations ergastiques de la cellule (P. A. DAN-GEARD).
- Ergastoplasme.** Terme appliqué à l'origine à des formations cellulaires assez mal définies, surtout dans les cellules glandulaires, et qui paraissent correspondre en partie à un chondriome mal fixé (GARNIER, 1897).
- Euchromatine** (de *eu-*, bon, vrai). Désigne une certaine partie de la chromatine dont l'évolution au cours de la mitose et le comportement vis-à-vis des colorants histologiques sont considérés comme normaux ; s'oppose en ce sens à l'hétérochromatine.
- Euchromocentre** (de *eu-*, bon, vrai). Chromocentres qui se distinguent par leur situation à la périphérie du noyau, contre la membrane nucléaire et par leur nombre qui peut être égal ou légèrement inférieur au nombre spécifique des chromosomes, mais ne le dépasse jamais (GRÉGOIRE).
- Euploïde** (de *eu-*, bon, vrai). Qui a un nombre de chromosomes multiple d'un nombre de base, en parlant d'un Organisme.
- Euploïdie.** La propriété d'être euploïde (voir ce mot).
- Extrachromosome.** Chromosome supplémentaire, ou surnuméraire, s'ajoutant au stock chromosomique normal.
- Fibrilles préfusoriales.** Fibrilles développées dans le cytoplasme à chaque pôle d'un noyau avant la division et avant la formation du fuseau achromatique.
- Fibroblastes.** Éléments du tissu conjonctif dont la multiplication s'obtient facilement dans les cultures de tissus.
- Floculation.** Phénomène de sédimentation par flocons, au sein d'une solution colloïdale ; diffère de la coagulation par son caractère généralement réversible.
- Floridoside.** Hétéroside observé dans les Algues Floridées.
- Furrowing** (de *furrow*, sillonner). S'applique au procédé de cloisonnement par sillonnement ou par étranglement du corps cellulaire.
- Fusome.** Constituant cellulaire décrit dans les cellules germinales des Insectes et formé par un reliquat ou un dérivé du fuseau, persistant dans l'intervalle entre les divisions des spermatocytes : ce sont des faisceaux de fibrilles unies aux centrosomes et parfois aux chromosomes eux-mêmes (HIRSCHLER, 1932). On distingue un *centrofusome*, un *nucléo-* et même un *chondriofusome* (v. ces mots).
- Gemini.** Syn. Bivalents, dyades (v. ces mots).
- Gemmules.** Particules héréditaires dans la théorie de la pangénèse de Ch. DARWIN (1868).



- Gène** (de *gen-*, produit). L'unité de la substance héréditaire pour les généticiens; de ces corpuscules hypothétiques dépendrait la manifestation des caractères (Syn. de *facteurs* ou d'unités mendéliennes) (JOHANNSEN).
- Génome**. L'ensemble des gènes portés par les chromosomes d'un Organisme végétal ou animal.
- Génonéma** (de *gen-* et *nema*, filament). Le filament hypothétique qui, dans un chromosome, serait, suppose-t-on, le support d'une file de gènes.
- Génotype**. L'ensemble des caractères dus à la présence des gènes dans un Organisme. Ence sens le génotype contrôle les manifestations transmissibles par l'hérédité.
- Gliode** (semblable à la glu). Terme appliqué à la substance vivante envisagée dans sa nature physique (BOTAZZI).
- Grana**. Éléments en forme de grains ou de disques entrant dans la structure des chloroplastes et qui seraient le support des pigments chlorophylliens.
- Granula**. Éléments très petits et granuleux du cytoplasme fondamental. Ce terme a reçu des acceptions variées suivant les auteurs.
- Gynogénèse** (de *gyne*, femelle). Développement d'un gamète femelle activé par un spermatozoïde, mais sans participation du noyau mâle; s'oppose à l'*androgénèse*.
- Haploïde** (de *haplo-*, simple). Qui a le nombre réduit de chromosomes désigné par *n*.
- Haplomitose** (de *haplo-*, simple). Type de division nucléaire à caractères primitifs, décrit chez divers Flagellés (Eugléniens, etc.) (P. A. DANGEARD, 1902).
- Haplonte** (de *haplo-*, simple). Désigne un Organisme possédant le nombre simple haploïde (*n*) de chromosomes.
- Hémiplonte** (de *hemi*, demi). Organisme n'ayant que la moitié du nombre simple ou haploïde de chromosomes.
- Hétérochromatine** (de *hétéros*, autre, différent). Chromatine ayant des propriétés particulières dans son évolution et dans son comportement vis-à-vis des colorants histologiques.
- Hétérochromosome** (de *hétéros*, autre). Chromosome particulier reconnaissable par sa forme et par son évolution spéciale. Les hétérochromosomes sont liés généralement au déterminisme du sexe (syn. chromosome sexuel).
- Hétéromorphe** (de *hétéros*, autre et *morphe*, forme). Se dit d'une paire chromosomique constituée d'éléments inégaux comme dans le cas des hétérochromosomes.
- Hétérophytisme** (de *hétéros*, autre et *phyton*, plante). C'est la propriété pour une plante d'avoir des sporophytes sexuellement distincts.
- Hétéropléidie** (de *hétéros*, autre). Propriété, pour un polyploïde, d'avoir un nombre de chromosomes irrégulier et qui n'est pas un multiple d'un nombre de base (par ex.  $2n + 1$ ); s'oppose à l'euploïdie.
- Hétéropycnose** (de *hétéros*, autre et *pyknosis*, matière dense). Propriété pour un chromosome, ou pour une partie d'un chromosome, de conserver son caractère condensé et fortement chromatique pendant l'interphase ou pendant le repos (GUTHERZ).
- Hétéropycnotique**. Qui a la propriété de l'hétéropycnose.
- Hétérosis** (de *hétérosis*, changement). Développement végétatif luxuriant chez une plante hybride.
- Hétérotypique** (de *hétéros*, autre et *typos*, type). Qui est d'un type particulier en parlant de la première division méiotique.



- Hétérozygote** (de *hétéros*, autre et *zygotos*, accouplé). Organisme ayant un caractère hybride par opposition à un homozygote.
- Histiocytes**. Cellules à potentialités très étendues dérivées du mésenchyme. Leur groupement constitue le système réticulo-endothélial de certains auteurs.
- Histones**. Les histones, observées tout d'abord dans les globules sanguins des Oiseaux, sont considérées comme les constituants protéiques habituels des nucléoprotéines chromosomiques chez les Animaux. Leur Pm. est au moins de 14.000. Elles ont un caractère basique qui leur permet d'entrer en combinaison saline avec les acides nucléiques.
- Homœotypique** (de *homoios*, le même et *typos*, type). Qui a les caractères habituels en parlant de la deuxième division méiotique.
- Homozygote** (de *homos*, semblable). Qui a une constitution pure et non entachée d'hybridisme ; qui résulte de la fusion de gamètes ayant la même constitution génotypique.
- Hormone** (de *hormao*, j'excite). Substance produite en un point d'un Organisme, (par exemple dans une glande à sécrétion interne) et qui est capable d'induire des modifications ou des effets physiologiques en un autre point de ce même Organisme où elle aura été transportée.
- Hyaloplasme** (de *hyalos*, corps transparent). La partie claire et transparente du cytoplasme, par rapport à la partie granuleuse.
- Hydrogel** (de *hydro-*, eau). Gel colloïdal dont le milieu de dispersion est l'eau.
- Hydroleucite** (de *hydro-*, eau et *leukos*, blanc). Terme appliqué par VAN TIEGHEM (1888) aux vacuoles de la cellule végétale qu'il supposait être des *leucites* (v. ce mot) générateurs du suc cellulaire.
- Hydrosol** (de *hydro-*, eau). Sol colloïdal dont le milieu de dispersion est l'eau.
- Hypotonie** (de *hypo*, au-dessous et *tonos*, tension). Caractère d'un liquide dont la pression osmotique est inférieure à celle d'un autre liquide.
- Idantes**. Unité héréditaire d'un ordre supérieur aux ides.
- Ides** (de *idios*, particulier). Eléments hypothétiques contenus dans les chromosomes et en relation avec les propriétés héréditaires dans la théorie de WEISSMANN.
- Idiochromatine** (de *idios*, particulier). Chromatine ayant un rôle dans la reproduction par opposition à celle qu'on supposait jouer un rôle uniquement nutritif.
- Idiogramme** (de *idios*, particulier). La représentation du type chromosomique d'une espèce ou d'une race dans la définition duquel intervient non seulement le chiffre chromosomique, mais encore toutes les particularités morphologiques des chromosomes (Cf. *caryotype*).
- Idioplasma** (de *idios*, particulier). La partie du protoplasma qui est supposée avoir un rôle dans la transmission des propriétés héréditaires.
- Idiozome** (de *idios*, particulier et *zoma*, ceinture). Formation observée dans les cellules sexuelles mâles où elle résulte de la concrescence des dictyosomes autour des centrioles (Syn. *acroblaste*, *Nebenkernel* de PLATTNER) (MEVES, 1896).
- Interchangement** (de *inter*, entre). L'échange de deux segments entre chromosomes homologues.
- Intercinèse** (de *inter*, entre et *kinesis*, mouvement) (voir Interphase).
- Intermitose** (de *inter*, entre et *mitos*, filament) (voir Interphase).
- Interphase** (synonyme de *intercinèse* et de intermitose). L'intervalle entre la télophase d'une division nucléaire et la prophase de la division suivante.



- Intersexué.** Caractère d'un organisme qui possède les attributs des deux sexes suivant une certaine proportion.
- Intussusception.** Mode de croissance par l'intercalation de nouvelles particules entre les anciennes, comme dans une membrane ou dans un grain d'amidon.
- Inversion.** Retournement bout pour bout d'un segment chromosomique de telle sorte que l'ordre des gènes se trouve inversé.
- Ioduques** (de *iodès* et *oukos*, contenant). Cellules glandulaires observées chez certaines Floridées et qui accumulent de l'iode (SAUVAGEAU, 1925).
- Iridesence.** La propriété, pour certaines Algues, de présenter des teintes irisées sous l'effet de la lumière blanche.
- Isochromosomes** (de *isos*, égal). Chromosomes à deux bras égaux et ayant la même constitution, symétriques par rapport au centromère.
- Kalymma** (de *kalymma*, enveloppe). Constituant du chromosome associé au filament chromatique, ou *chromonema* (syn. *matrix*, *hyalonema*).
- Karyokinèse** (v. caryocinèse).
- Karyoplasma** (v. *caryoplasma*).
- Karyosome** (v. caryosome).
- Karyotine** (v. caryotine).
- Karyotype** (v. caryotype).
- Kinétochore** (de *kinetos*, mobile). Syn. de centromère (v. ce mot).
- Kinétosome** (*kinetos*, mobile). Corpuscules en forme de grains ou de bâtonnets situés aux pôles du fuseau dans les mitoses spermatogoniales des Mousses (ALLEN, 1912).
- Kinoplasma** (de *kineo*, déplacer). La partie du protoplasma qui est supposée avoir un rôle dans l'activité cinétique de la cellule et à partir de laquelle se développent les différenciations motrices (cils, flagellums, etc.) (STRASBURGER, 1892).
- Lacunome.** Ensemble de cavités lacunaires creusées dans le protoplasme des cellules animales et qui semblent assimilables soit à un trophosponge, soit à un vacuome (CORTI).
- Leitkörperchen.** Syn. de centromères et de Kinétochores (v. ces mots).
- Lépidosomes** (de *lepidos*, écaille et *soma*, corps). Corps en forme d'écailles dont l'origine serait aux dépens de chondriosomes transformés : syn. dictyosomes, corps de Golgi (v. ces mots).
- Leptonema** (de *leptos*, léger et *nema*, filament). Stade de la prophase méiotique dans lequel le noyau est occupé par de longs filaments minces.
- Leptotène.** Qui correspond au stade du leptonema.
- Létal** (de *lethalis* mortel). Qui entraîne la mort (facteur létal).
- Leucite** (de *leukos*, blanc). Syn. de plaste (v. ce mot) (VAN TIEGHEM, 1881).
- Leucoplastes** (de *leukos*, blanc et *plastos*, formé). Plastés incolores présents dans les organes non chlorophylliens et susceptibles de se transformer en chloroplastes.
- Leucosine** (de *leukos*, blanc). Substance blanchâtre, brillante, rencontrée dans le protoplasme de divers Flagellés (Chryomonadinées).
- Leucostigma** (de *leukos*, blanc et *stigma*, le point oculiforme). La partie incolore qui forme le support du stigma coloré.
- Limosphère.** Corps cytoplasmique arrondi observé dans les androcytes des Bryophytes et qui a été comparé à l'acroblaste, ou idiozome, des cellules sexuelles chez les animaux.



- Linine** (de *linum*, lin, fibre). La substance achromatique ou oxyphile du réticulum nucléaire (SCHWARZ, 1887).
- Linkage** (association). Association entre facteurs qui ne se disjoignent pas à la méiose.
- Lipidosome** (de *lipos*, graisse et *soma*, corps). Gouttelette de corps gras.
- Lipophanérose** (de *lipos*, corps gras et *phaneros*, apparent). Le démasquage des corps gras qui apparaissent sous forme de fines gouttelettes, par exemple à la surface des plastes dans certaines conditions pathologiques.
- Macronucleus** (de *makros*, grand). Le gros noyau des Infusoires Ciliés par opposition au *micronucleus*.
- Mastigomite** (de *mastigos*, fouet et *mitos*, filament). Connectif centromastigosomien.
- Mastigonèmes** (*mastigos*, fouet et *nema*, filament). Fins prolongements latéraux ou apicaux des flagelles chez les Phytoflagellés (DEFLANDRE, 1934).
- Mastigonte** (de *mastigos*, fouet). Élément cilié de répétition chez certains Flagellés.
- Mastigosome** (de *mastigos*, fouet et *soma*, corps). Le corpuscule basal d'un flagelle, encore appelé blépharoplaste, centrosome flagellaire.
- Matrice**. Syn. de *matrix*.
- Matrix**. Substance en général peu chromatique, au moins à certains stades, et qui forme l'un des constituants du chromosome dans la théorie chromonématique (SHARP, 1929).
- Méiose** (de *meiosis*, réduction). Le phénomène qui assure la réduction quantitative et qualitative du nombre des chromosomes.
- Mendélisme**. Doctrine de l'hérédité tirée des lois de Mendel.
- Méristème** (de *meris*, partie). Tissu composé de cellules à caractères embryonnaires et très aptes à se diviser qui occupe les points de végétation et les régions d'active multiplication des organes.
- Mérogonie** (de *meros*, part et *gone*, génération). Le développement d'un fragment d'œuf anucléé après sa fécondation par un spermatozoïde.
- Mérotomie** (de *meros*, part et *tome*, coupure). Méthode qui consiste à fragmenter un Organisme ou une cellule en plusieurs tronçons dont certains peuvent être dépourvus de noyau.
- Mésomitose** (de *mesos*, moyen). Type de mitose à caractères intermédiaires entre la promitose et la métamitose (v. ces mots).
- Métabolisme** (de *metabole*, changement). Les transformations chimiques dont le protoplasma est le siège au cours des phénomènes de nutrition.
- Métachromasie** (de *meta-*, changement et *chroma*, couleur). Changement de couleur observé avec les teintures histologiques au contact de certains éléments cellulaires.
- Métachromatine** (de *meta-*, changement et *chroma*, couleur). Substance localisée dans les vacuoles de certains Organismes inférieurs (Champignons, Bactéries, Algues) et qui a la propriété de virer de teinte sous l'action des colorants employés en histologie; semble constitué par un nucléoprotéide.
- Métachrome** (de *meta-*, changement et *chroma*, couleur). Corpuscule chromatique précipité dans une vacuole.
- Métacinèse** (de *metakinesis*, changement). Stade de la mitose qui précède immédiatement la métaphase.
- Métamitose** (de *meta*, après). Le type le plus élevé de mitose par comparaison avec la *proto-* et la *mésomitose*.



- Métaphase** (de *meta*, après). Le stade de la mitose correspondant au groupement des chromosomes en une plaque équatoriale (STRASBURGER, 1884).
- Métaplasme** (de *meta*, après). Désigne les substances non vivantes de la cellule comme les membranes, le vitellus des œufs, etc. L'acception varie suivant les auteurs (HANSTEIN, 1868 ; HEIDENHAIN, 1902).
- Métasynapsis**. Syn. de métasyndèse (v. ce mot).
- Métasyndèse** (de *meta*, après et *syndesis*, union). L'union bout à bout des chromosomes à la méiose.
- Micelle** (de *mica*, particule, miette). Particule des solutions colloïdales formée par un agrégat de molécules (NÄGELI, 1884).
- Microchromosomes** (de *mikros*, petit). Chromosomes se distinguant des autres par leur petite taille et leur évolution. Syn. *m*-chromosomes.
- Micromanipulateur**. Appareil servant soit à manipuler de très petits objets, soit à effectuer de délicates opérations sur les cellules (micirurgie) au moyen de très fines aiguilles de verre pouvant être déplacées dans toutes les directions.
- Micronucléole** (de *mikros*, petit). Corpuscule de petite taille annexé au nucléole et de même nature que lui. Le rôle et les propriétés des micronucléoles sont mal connus.
- Micronucleus** (de *mikros*, petit). Le noyau de petite taille des Infusoires Ciliés qui assume les fonctions reproductives chez ces Organismes.
- Microscemes** (de *mikros*, petit). Les granulations du protoplasme d'une manière générale ; dans cet ouvrage, désigne les très fines gouttelettes lipidiques des cellules végétales (HANSTEIN, 1880).
- Mitoclasiques** (de *mitos*, filament et *chondrion*, grain). Éléments du chondriome de préférence du type granuleux (BENDÁ, 1897).
- Mitoclasique** (de *mitos*, filament et *kla(s)o*, briser). Qui a la propriété de détruire, le cours normal de la mitose (Substance mitoclasique).
- Mitogénique** (de *mitos*, filament). Qui a la propriété de provoquer des mitoses. (radiations mitogéniques).
- Mitohormone** (de *mitos*, filament). Hormone de division.
- Mitoplaste** (de *mitos*, filament). Leucoplaste filamenteux.
- Mitose** (de *mitos*, filament). La division indirecte somatique ou caryocinèse.
- Mixoploidie** (de *mixo-*, mélangé). Caractère d'un organe ou d'un tissu dont les cellules possèdent des nombres chromosomiques différents (chimère chromosomique).
- Monères** (de *monos*, un seul). Organismes primitifs supposés formés de protoplasme sans noyau (HAECKEL).
- Monoploïde** (de *monos*, un seul). Qui possède un stock chromosomique haploïde (*n*) (Syn. haploïde).
- Monosomique** (de *monos*, un et *soma*, corps). Qui possède un chromosome en moins dans son stock diploïde, soit  $2n-1$ .
- Nebenkern** (Noyau accessoire). Formation cytoplasmique ayant l'apparence d'un noyau et qu'on observe dans les cellules germinales mâles chez les Animaux. Le *nebenkern* est constitué par l'agglomération des mitochondries.
- Nécrobiose** (de *nekros*, mort et *bios*, vie). Le phénomène qui accompagne la mort progressive d'une cellule ou d'un constituant cellulaire.
- Némamères** (de *nema*, filament et *meros*, part). Les éléments ultimes du filament génique ou *genonema*.



- Nucléofusome.** Reliquat fusorial (fusome) rattaché aux chromosomes du noyau.
- Nucléoïde.** Eléments assimilés à des noyaux chez divers Bacilles (PIEKARSKI, 1937).
- Nucléole.** Corpuscule existant dans la plupart des noyaux et dont la substance (nucléoline, plastine) est différente de la chromatine dans sa nature chimique et dans son évolution.
- Nucléoline.** La substance qui constitue les nucléoles.
- Nucléolo-centrosome.** Nucléole qui se comporte à la manière d'un centrosome au cours de la division nucléaire.
- Nucléologénique.** Qui engendre le nucléole ; s'applique à certains chromosomes ou à certaines régions des chromosomes.
- Nucléolomères.** Granules à contours nets et fortement colorables observés au point de contact des bivalents avec les nucléoles (ARHENS, 1939).
- Nucléome.** L'ensemble des noyaux dans un Organisme ou dans une cellule polyénergide (P. A. DANGEARD).
- Nucléophagie** (de *nucleus*, noyau et *phagein*, manger). Le fait pour un parasite de s'installer à l'intérieur d'un noyau et d'en absorber la substance (parasite nucléophage).
- Nucléoplasme** (de *nucleus*, noyau et *plasma*). La substance vivante du noyau par opposition au cytoplasme ou substance vivante extranucléaire.
- Nucléosome** (de *nucleus*, noyau et *soma*, corps). Élément entrant dans la constitution de l'appareil nucléaire des Bactériacées et qui se retrouverait dans tous les noyaux d'une manière générale (Ch. HOLLANDE).
- Nullisomique.** Qui possède une paire de chromosomes en moins dans son stock diploïde, soit  $2n-2$ .
- Oléocorps** (de *oleum*, huile). Corps ayant les propriétés des lipides et qu'on observe particulièrement dans les cellules des Hépatiques.
- Oléoplaste** (de *oleum*, huile). Plaste formateur de gouttelettes oléagineuses.
- Oléosome** (de *oleum*, huile et *soma*, corps). Gouttelette ou globule de corps gras rencontré dans le protoplasme cellulaire.
- Oligochromocentrique** (*oligos*, un petit nombre). Qui n'a qu'un petit nombre de chromocentres (noyau oligochromocentrique) (P. DANGEARD, 1946).
- Organisateur nucléolaire.** La région d'un chromosome qui est en relation avec la formation d'un nucléole.
- Osmiophile** (de *-philos*, qui aime). Qui a de l'affinité pour l'osmium.
- Oxychromatine** (de *oxy*, acide et *chroma*, couleur). La partie de la chromatine qui a de l'affinité pour les colorants acides.
- Oxyphile.** Qui a de l'affinité pour les colorants acides (le nucléole est oxyphile).
- Pachygénèse** (de *pachys*, épais). Transformation par épaissement observée dans la cellule animale sur certains chondriosomes qui deviendraient ainsi des *lépidosomes* (voir ce mot).
- Pachynema** (de *pachys*, épais et *nema*, filament). Stade de la prophase méiotique qui fait suite au zygonema et dans lequel les filaments chromosomiques sont relativement épais.
- Pachytène** (de *pachys*, épais). Qui est au stade du pachynema ex. : filaments pachytènes.
- Pangènes** (de *pan*, tout et *gen-*, qui produit). Unité hypothétique, ultime, de la cellule (théorie de De VRIES).



- Parabasal** (de *para*, à côté). Corps particulier relié à la base du flagelle chez beaucoup de Flagellés (JANICKI, 1919) : il a les propriétés d'un dictyosome et il pourrait représenter l'appareil de Golgi de ces Protistes.
- Parachromosomique** (de *para*, à côté). Qui est adjoit ou annexé au chromosome à certains stades de la mitose (substance parachromosomique).
- Paraglycogène**. Substance hydrocarbonée du cytoplasme des Sporozoaires.
- Paramylios**. Gros corpuscules de paramylon occupant une position déterminée assez constante chez divers Eugléniens.
- Paramylon** (de *para*, à côté et *amylon*, amidon). Substance voisine de l'amidon, rencontrée chez les Eugléniens sous forme de corpuscules réfringents.
- Paranucléoles** (de *para*, à côté). Corps rappelant les nucléoles par certaines de leurs propriétés.
- Paranucléosomes**. Éléments associés aux nucléosomes dans l'appareil nucléaire suivant la conception de Ch. HOLLANDE.
- Paraplasma** (de *para*, à côté). Produits engendrés par le métabolisme (*excréta*, réserves, etc.) et que l'on distingue de la substance vivante proprement dite ou protoplasma (KUPFFER, 1896). Il est à noter qu'à l'origine le paraplasma désignait une partie définie de la matière vivante (substance intermédiaire ou masse interfilaire de FLEMMING).
- Parasynapsis**. Syn. de parasynodèse (v. ce mot).
- Parasynodèse** (de *para*, à côté et *synodesis*, réunion). L'appariement, par rapprochement latéral, des filaments chromosomiques à la méiose, par opposition à la métasynodèse.
- Périchromocentrique** (de *peri*, autour). Qui a des chromocentres disposés sur le pourtour nucléaire comme dans les noyaux euchromocentriques.
- Périplasma** (de *peri*, autour). Protoplasma périphérique ou externe.
- Phages** (de *phagein*, manger). Agents de la destruction (lyse) bactérienne, plus connus sous le nom de bactériophages. Leur extrême petitesse les rapproche des virus.
- Phénotype** (de *phaino*-, apparent, visible). Le type morphologique apparent, manifesté, en parlant d'une espèce ou d'une race ; le phénotype dépend des interactions entre le génotype (v. ce mot) et le milieu.
- Phénotypique**. Qui dépend du phénotype, ou qui est en relation avec lui : (caractères phénotypiques).
- Phéoplaste** (de *phai*o-, brun). Plaste brun des Phéophycées ou Algues brunes.
- Phragmoplaste** (de *phragmos*, cloison). Le fuseau modifié, élargi et de forme surbaissée, qui persiste après la reconstitution des noyaux-fils et dans la région équatoriale duquel s'établit la nouvelle membrane (ERRERA).
- Physodes** (de *physodes*, enflé). Corpuscules cellulaires décrits chez les Algues brunes (CRATO, 1892) et qui sont constitués par des tannoïdes.
- Plaquettes osmiophiles**. Petits éléments cytoplasmiques en forme de plaquettes décrits dans les cellules végétales et qui seraient, d'après certains auteurs, l'équivalent des corps de Golgi ou dictyosomes de la cellule animale (BOWEN, 1926).
- Plasma**. Employé en termes cytologiques comme synonyme de substance vivante ou protoplasma.
- Plasmalemma** (de *plasma*, chose formée et *lemma*, pelure). La mince couche protectrice différenciée à la surface du cytoplasme vivant.
- Plasmodesme** (de *plasma* et *desmos*, lien). Filaments, ou ponts de cytoplasme, connectant des cellules voisines au travers de la membrane (STRASBURGER, 1901).



- Plasomes.** Eléments vivants, capables de se multiplier par division, dont l'existence est supposée à l'intérieur des membranes cellulósiques végétales pour en assurer la croissance (WIESNER).
- Plaste** (de *plastos*, formé). Élément du cytoplasme de la cellule végétale qui se multiplie par division et qui a généralement un rôle élaborateur.
- Plastide.** Syn. de plaste au sens actuel (SCHIMPER, 1883).
- Plastidome.** L'ensemble des plastides d'une cellule végétale.
- Plastine.** La substance nucléolaire ou *nucléoline*.
- Polyénergide** (de *poly-*, nombreux). Qui comprend plusieurs énergides.
- Polygènes** (de *poly-* nombreux). Groupement de gènes associés pour déterminer une variation quantitative (MATHER).
- Polyploïde** (de *poly-*, nombreux). Qui présente le caractère de la polyploïdie (espèce polyploïde).
- Polyploïdie** (de *poly-*, nombreux, formé comme *diploïdie*). Le fait d'avoir des chromosomes dont le nombre est un multiple, supérieur à deux, d'un nombre de base  $x$ .
- Polysomatie** (de *poly-*, nombreux et *soma*, corps). La polyploïdie de certaines cellules ou de certains tissus seulement, à l'intérieur d'un même Organisme (syn. polyploïdie somatique).
- Polysomique.** Caractère d'un noyau (ou d'une plante) dont le chiffre chromosomique diffère, par une ou deux unités en plus ou en moins, du nombre normal diploïde (exemple  $2n + 1$  ;  $2n - 1$ , etc.).
- Polytène** (de *poly-*, plusieurs et *tainia*, ruban). Caractère des chromosomes géants des Diptères formés par des faisceaux de filaments.
- Post-réduction.** Réduction chromatique opérée dans la deuxième division méiotique.
- Préfusorial.** Qui précède l'établissement du fuseau achromatique (fibrilles pré-fusoriales).
- Préréduction.** Réduction chromatique opérée dès la première division méiotique.
- Présubstance.** Substance qui serait à l'origine des corps de Golgi dans une théorie sur l'évolution de ce système.
- Proacrosomique.** Terme applicable à certains granules sécrétés par les dictyosomes et qui contribuent à former l'acrosome du spermatozoïde.
- Prochromosome** (de *pro*, avant). Formations chromatiques du noyau au repos dans certaines plantes et qui, pour certains, correspondraient en nombre et en qualité aux chromosomes de la mitose (OVERTON, 1905). (Syn. euchromocentré, *Dauerchromosom*).
- Promitose** (de *pro*, avant). Type primitif de mitose rencontré chez les Protistes.
- Pronucléole** (de *pro*, avant). Élément qui précède le nucléole et qui contribue à sa formation.
- Prophase.** Stade initial de la mitose qui s'étend depuis le repos jusqu'à la métaphase.
- Proplastide.** Élément précurseur d'un plastide ou plaste.
- Protamines.** Les protamines qui entrent dans la composition de certains nucléoprotéides sont des polypeptides de Pm. peu élevé, associant 15 à 30 résidus d'amino-acides dans leur molécule. Une forte proportion de ces amino-acides sont basiques (tels l'arginine). Les protamines ont été retirées de la laitance de certains Poissons osseux.
- Protéoplaste.** Plaste générateur de substances protéiques.



- Protocaryon** (de *protos*, premier et *karyon*, noyau). Noyau d'un type primitif rencontré chez les Protistes et particulièrement chez les Amibes et chez les Flagellés.
- Protoplasma** (de *protos*, premier et *plasma* substance). La substance vivante fondamentale comprenant le noyau et le cytoplasme (Syn. *bioplasme*).
- Protoplaste** (de *protos*, premier). L'ensemble du corps protoplasmique d'une cellule, isolé de sa membrane de soutien (HANSTEIN, 1880).
- Pseudochondriome** (de *pseudo-*, faux). Le chondriome de la cellule végétale en tant que formation distincte, d'après certains auteurs, du chondriome de la cellule animale (BOWEN).
- Pseudonucléole** (de *pseudo-*, faux). Élément chromatique du noyau simulant un nucléole, mais qui en diffère par sa nature chromatinienne.
- Pseudoplaste**. Partie élémentaire d'un chromatophore réticulé comme celui des Siphonocladales (CHADEFAUD, 1941).
- Pynose** (de *pyknosis*, condensation). Altération pathologique du noyau dans laquelle celui-ci se condense en un grumeau fortement colorable.
- Pyrénoïdes** (de *pyren*, noyau). Régions différenciées d'un chromatophore, surtout chez les Algues et qui fonctionnent, le plus souvent, comme centres amylières.
- Pyrénoaphore** (de *pyren*, noyau et *-phoros*, qui porte).
- Pyrénosome** (de *pyren*, noyau et *soma*, corps).
- Rhizoplaste** (de *rhizo-*, racine). Le filament cytoplasmique de réunion entre le corpuscule basal (blépharoplaste) du flagellum et le centrosome juxtannucléaire. Syn. *mastigomite* (P. A. DANGEARD, 1901).
- Sarcode** (de *sarkos*, chair). La substance vivante fondamentale, telle qu'on l'observe en particulier dans les Infusoires (Syn. de *protoplasma*) (DUJARDIN, 1835).
- SAT-chromosome** (*Sine Acido Thymonucleico*). Chromosome porteur d'un satellite.
- Satellite**. Corpuscule généralement globuleux et de petite taille rattaché au corps principal du chromosome par un filament ténu (Nawaschine).
- Soma** (de *soma*, corps). Partie de l'organisme constituant un corps à vie limitée qui s'oppose à une partie transmissible ou *germen*.
- Spermatide**. Cellule-mère du spermatozoïde.
- Spermatocyte** (de *sperma*, graine et *kytos*, cellule). Cellule dérivée de la lignée des spermatogonies et destinée à donner une spermatide à la suite de deux divisions réductrices.
- Spermiogénèse**. Le modelage du spermatozoïde aux dépens de la cellule-mère ou spermatide.
- Spermiotélésis** (Syn. de spermiogénèse).
- Sphérome** (de *sphaira*, globe). Terme appliqué par P. A. DANGEARD (1919) à un ensemble de petites granulations sphériques du cytoplasme des cellules végétales; correspond sans doute, pour une large part, au chondriome.
- Spirale majeure et Spirale mineure**. Les deux enroulements (de premier ordre et de second ordre) caractéristiques du filament chromonématique à la méiose.
- Spirème** (de *speirema*, une spire). Peloton chromatique, en apparence formé par un filament continu et contourné, décrit dans un noyau en mitose au stade prophasique (FLEMMING, 1882).



- Spirémoïde**. Formation tubulée, hyaline, à laquelle adhèrent les grains de chromatine dans les chromosomes (théorie de Ch. HOLLANDE).
- Stathmocinèse** (de *stathmos*, arrêt). Mitose à caractère pathologique obtenue sous l'action de certaines substances toxiques (colchicine, etc.).
- Stérinoplaste**. Plaste élaborateur de stérines.
- Strepsinema** (de *streptos*, flexible et *nema*, filament). Stade de la prophase méiotique dans lequel les chromatides sont comme tressées l'une avec l'autre.
- Strepsitène**. Qui correspond au stade *strepsinema*.
- Stromatine** (de *stroma*, tapis). Protéine isolée à partir du stroma des globules rouges et qui a des propriétés voisines de celles de la kératine.
- Synapse** (de *synapsis*, jonction). Points de jonction différenciés entre une fibre nerveuse et les éléments au niveau desquels elle vient se terminer en leur apportant son influx. Couples de membranes, dues à une différenciation plasmique, observés dans les plasmodesmes des Floridées (MANGENOT, 1926).
- Synapsis** (*synapsis*, jonction). L'appariement entre chromosomes homologues au cours de la prophase méiotique (Syn. syndèse).
- Syncytium** (de *syn*, avec et *kytos*, cellule). Élément histologique plurinucléé formé par l'association de nombreuses énergides.
- Syndèse** (Syn. de synapsis ; voir ce mot).
- Syndinienne** (de *Syndinium*, genre de Dinoflagellé). Qui est du type *Syndinium* (mitose syndinienne).
- Synérèse** (de *Synairesis*, contraction). Phénomène dans lequel une masse gélinifiée se divise en flocons solides qui se contractent en laissant exsuder un liquide.
- Synizesis** (de *synizesis*, contraction). La formation d'un peloton par contraction du filament spirématique au cours de la prophase méiotique.
- Tégosomes** (de *tegos*, toit et *soma*, corps). Éléments osmio-réducteurs appliqués contre la surface du noyau au cours de la spermiogénèse (GRASSÉ).
- Téléomitose**. Syn. de division indirecte ou caryocinèse (P. A. DANGEARD).
- Télocentrique** (de *telos*, fin). Syn. télomitique.
- Télomère** (de *telos*, fin et *meros*, partie). Le chromomère terminal ou plus simplement l'extrémité d'un chromosome, région qui semble posséder des propriétés particulières comme l'ont montré les expériences de cassure des chromosomes par les rayons X (MULLER, 1941).
- Télomitique** (de *telos*, bout, extrémité). Se dit d'un chromosome dont l'insertion au fuseau est terminale (ou dont le centromère est terminal).
- Télophase** (de *telos*, fin). La phase terminale de la mitose qui correspond à la reconstitution des noyaux-fils.
- Telosynapsis** (de *telos*, extrémité, fin). Le mode d'appariement réalisé par la mise bout à bout des chromosomes homologues.
- Terminalisation**. Le déplacement des chiasmas vers les extrémités des filaments diploténiques enregistré entre le stade diplonéma et la diacinèse. Par ce procédé il se fait une réduction du nombre des chiasmas (DARLINGTON).
- Tétracytes** (de *tetras*, le nombre quatre). Les quatre cellules issues des deux divisions réductrices.
- Tétraploïdie** (de *tetras*, quatre). Polyploïdie dans laquelle le nombre diploïde ( $2n$ ) des chromosomes est doublé.
- Tétrasomique** (de *tetras*, quatre et *soma*, corps). Qui possède un couple chromosomique en double exemplaire (formule  $2n + 2$ ).



- Thixotropie** (de *thixis*, action de toucher et *-tropos*, tourné vers). La propriété, pour un système colloïdal, de passer, par agitation mécanique, de l'état rigide à l'état non rigide et de revenir, par simple repos, à l'état rigide ; le double processus pouvant se répéter un nombre quelconque de fois.
- Tonofibrilles** (de *tonos*, tension). Fibrilles de soutien observées dans le cytoplasme des cellules épidermiques chez les Animaux.
- Tonoplaste** (de *tonos*, tension). La paroi des vacuoles végétales que De Vries suppose comparable à un plaste (De VRIES, 1885). Par extension, la vacuole elle-même.
- Trabant**. Syn. de satellite (v. ce mot).
- Translocation**. Transfert d'un segment chromosomique sur un autre chromosome. Dans une translocation réciproque, il y a échange de segments entre chromosomes non homologues.
- Traumato-hormone**. Hormone de blessure.
- Triade**. Groupe de trois chromosomes.
- Trichocyste** (de *trichos*, poil et *kystis*, vésicule). Eléments siégeant en général dans l'ectoplasme des Ciliés, d'où ils peuvent être projetés au dehors par détente.
- Triploïde**. Qui possède trois fois le nombre haploïde de chromosomes, soit  $3n$ .
- Trisome**. Groupe de trois chromosomes formé par deux homologues et un chromosome supplémentaire.
- Trisomique**. Qui possède un groupe trisome ; la formule chromosomique d'une plante ayant ce caractère est  $2n + 1$ .
- Trophochromatine** (de *trophos*, qui nourrit). Chromatine qui, suppose-t-on, jouerait un rôle dans la nutrition cellulaire.
- Trophoplasma** (de *trophos*, qui nourrit). Le protoplasme qui, croit-on, aurait un rôle purement nourricier par opposition à l'*idioplasma* (NAGELI, 1884).
- Trophosponge** (de *trophos*, qui nourrit). Ensemble de filaments canaliculaires et réticulés ayant un rôle nourricier, qui pénètrent dans une cellule aux dépens des éléments voisins, ou *trophocytes* (HOLMGREN).
- Ultra-phago cytose**. Phagocytose qui s'exerce vis-à-vis de corps étrangers très petits.
- Vacuome**. L'ensemble du système vacuolaire de la cellule végétale (P. A. DAN-GEARD).
- Zygonema** (de *zygon*, couple et *nema*, filament). Le stade de la prophase méiotique où se fait l'appariement des filaments chromosomiques.
- Zygotène** (de *zygon*, couple et *tainia*, ruban). Le stade de la prophase méiotique où se réalise l'appariement des chromosomes homologues (GRÉGOIRE, 1907).



## INDEX DES NOMS D'AUTEURS

### A

ACQUA, 157.  
 ACTON (Miss), 280, 281.  
 AHRENS, 219.  
 ALEXEIEFF, 95, 260, 261, 267, 268, 269, 482.  
 ALLEN, C. E., 106, 297, 316, 392, 395, 396, 406, 520.  
 ALTMANN, 39, 57, 59, 89.  
 ALVARADO, 103.  
 ANDERSON, 118, 360, 367, 528, 529, 537.  
 ANDERSON et KERR, 530.  
 ARARATJAN, 402.  
 ASTBURY et PRESTON, 554.  
 AUGIER, 497.  
 AVEL, M., 469, 470, 471.

### B

BABCOCK, 365.  
 BADIAN, 264, 285.  
 BAILEY, W., 22, 161, 442, 515, 516, 526, 529.  
 BAILEY et ZIRKLE, 422, 447.  
 BAITSELL, 41.  
 BALBIANI, 156, 220, 230.  
 BALLS, 528, 529, 530.  
 BAMBACIONI, 240.  
 BANK, 140.  
 BARANETSKY, J., 222, 552.  
 BAUCH, 264, 363.  
 BAUER, H., 231, 232.  
 BAYLISS, 40.  
 BAWDEN et PIRIE, 18.  
 BEAMS et KING, 201, 203, 476.  
 BEAUVERIE, 75, 76, 78, 80, 81.  
 BECKER, 56, 143, 189, 515, 530, 542.  
 BECKER et SKUPIENSKI, 147.  
 BECQUEREL, P., 39.  
 BELAJEFF, 297, 298, 303, 305, 307, 520.  
 BELAR, K., 149, 229, 323, 324, 331, 338, 346, 369, 373.  
 BELLING, 149, 229, 323, 324, 331, 338, 346, 369, 373.  
 BELLING et BLAKESLEE, 352, 369, 371, 374, 378.  
 BELZUNG, 68.  
 BENDA, 57, 89.

BENSLEY, 28, 55, 421, 474.  
 BERG, W., 170.  
 BERNAL, 18.  
 BERTHOLD, 33, 506, 556.  
 BETTS et MEYER, 322.  
 BIEBL, 81.  
 BIECHELER (M<sup>lle</sup>), 95, 154.  
 BLAKESLEE, 352, 353, 357, 361, 367, 377.  
 BOAS et BIECHELE, 166.  
 BONNER, 551.  
 BONNEVIE, 222.  
 BORESCH, 64.  
 BORGERT, 271.  
 BOUIN et MAILLARD, 61, 293.  
 BOURNE, 37.  
 BOVERI, 162, 180, 194, 293, 295, 308.  
 BOWEN, 11, 88, 106, 107, 111, 115, 468, 469, 470, 472, 475, 476, 477, 525.  
 BOYSEN-JENSEN, 550.  
 BRACHET, J., 151, 158, 159, 165, 166, 167, 168, 495.  
 BRACONNOT, 553.  
 BRIDGES, 234, 241, 391, 409.  
 BULZER, 36, 537.  
 BUNTING et WENRICH, 268.  
 BURGEFF, 355, 395.  
 BÜTSCHLI, 39, 194, 280, 282.  
 BUVAT, 21, 174.

### C

CAJAL, 466.  
 CALKINS, 272.  
 CAMPBELL, 146, 148.  
 CARNOY, 39.  
 CASPERSSON, T., 151, 165, 166, 167, 169, 235.  
 CASSAIGNE (M<sup>lle</sup>), 439.  
 CASTLE, 554.  
 CATCHESIDE, D. G., 374.  
 CELAN (M<sup>lle</sup>), 535, 536.  
 CHADEFAUD, M., 42, 46, 66, 76, 95, 121, 438, 441, 456, 481, 493, 498, 499, 500, 501, 502, 503, 504, 505.  
 CHAGAS, 268.  
 CHALAUD, 106.  
 CHAMBERS, R., 38, 137, 154, 203, 301, 521.



CHAMPY, 21.  
 CHATTON, E., 15, 260, 261, 265, 266,  
 268, 272, 274, 296, 303, 304, 305,  
 306, 308.  
 CHATTON et GRASSÉ, 481.  
 CHATTON et LWOFF, 305, 505.  
 CHATTON et O. TUZET, 192, 217, 218.  
 CHEVALIER, A., 360.  
 CHLOPIN, 450, 465, 471.  
 CHODAT, R., 454.  
 CHOPINET, 359, 362.  
 CLARKE, 544.  
 CLAUDE, 28, 45.  
 CLAUSEN, 357, 359.  
 CLAUSEN et CHIPMAN, 350.  
 CLELAND, 375, 376, 377.  
 CLELAND et BLAKESLEE, 376.  
 COLIN, H., 496.  
 COLIN et GUÉGUEN, 497.  
 COMANDON et de FOMBRUNE, 157, 203,  
 354.  
 COMBES, R., 527.  
 CONARD, 189, 190.  
 CONKLIN, 196.  
 COOK, 264.  
 COOPER, 194, 240.  
 CORRENS, 118, 399, 400, 401, 407, 408,  
 412, 548, 556.  
 CORTI, 33, 474.  
 COUPIN, 157.  
 COURCHET, 71, 72.  
 COWDRY E. V., 55, 56, 58, 59, 60, 90,  
 91.  
 COWDRY N. H., 94.  
 CRATO, 501, 502.  
 CUGNAC (De), 360, 550.  
 CZURDA, 66, 276, 483.

## D

DA CUNHA, 58, 473.  
 D'ANCONA et FUSI, 57.  
 DANGEARD, P., 35, 39, 43, 56, 60, 71,  
 77, 80, 90, 96, 117, 137, 141, 145,  
 146, 148, 149, 158, 193, 197, 199,  
 200, 236, 263, 275, 420, 421, 423,  
 424, 429, 431, 437, 438, 439, 442,  
 444, 445, 447, 448, 456, 493, 505,  
 506, 517, 556.  
 DANGEARD, P. A., 24, 61, 88, 90, 108,  
 111, 136, 154, 156, 260, 261, 265,  
 266, 267, 268, 269, 270, 272, 273,  
 274, 281, 303, 307, 421, 436, 437,  
 438, 443, 446, 448, 449, 465, 491,  
 492, 493, 503, 504, 505, 537.  
 DARLINGTON, C. D., 148, 152, 180, 186,  
 187, 188, 190, 207, 210, 211, 212,  
 213, 214, 221, 225, 228, 233, 237,  
 241, 294, 295, 316, 320, 324, 326,  
 327, 328, 330, 331, 332, 333, 334,  
 335, 336, 353, 364, 373, 376, 378,  
 380.

DARLINGTON, C. D. et LA COUR, 206,  
 227, 228.  
 DARLINGTON et LAWRENCE, 332, 333.  
 DARLINGTON et MOPETT, 332.  
 DARWIN, Ch., 425.  
 DARWIN, F., 425.  
 DAUPHINÉ, 530, 531.  
 DAVIS, 376.  
 DEHORNE, 39, 58, 262, 471, 478.  
 DELAPORTE, M<sup>lle</sup> B., 283, 284.  
 DELAUNAY, 210, 215, 236.  
 DELAY, C. (M<sup>lle</sup>), 173.  
 DEMEREC, 346.  
 DERMEN, 201, 202, 217, 338.  
 DEVAUX, H., 2, 511, 526, 539.  
 DEVAUX et PETIT, 526.  
 DEVISÉ, 520.  
 DIGBY, 355, 358.  
 DIPPEL, 529.  
 DOBELL, 14.  
 DOBZHANSKY, 353, 378.  
 DOFLEIN, 265.  
 DOUIN, Ch., 393.  
 DOUTRELIGNE, J. (M<sup>me</sup>), 75, 76, 149,  
 171, 173, 176, 197, 198, 200, 205,  
 217.  
 DRAWERT, 543.  
 DREW, 354, 474.  
 DUBOSCQ O., 14, 427.  
 DUBOSCQ et GRASSÉ, 166, 307, 467,  
 479, 482.  
 DUBOSCQ et O. TUZET, 470, 480.  
 DUBREUIL, 90.  
 DUCLAUX, J., 37, 41.  
 DUESBERG, 57, 59, 90.  
 DUJARDIN, 7.  
 DUSSEAU, M<sup>lle</sup> A., 368.  
 DUSTIN, A. P., 201, 202, 442, 471.  
 DUSTIN, HAVAS et LITS, 201.  
 DUTROCHET, 8, 33.

## E

EFTIMIU-HEIM (M<sup>me</sup>), 151.  
 EGHIS, 359.  
 EICHBERGER, 453.  
 EICHHORN, A., 149, 151, 171, 197.  
 EIGSTI, 201.  
 EMBERGER, 54, 63, 64, 88, 93, 108,  
 109, 110, 111, 121.  
 EMERSON, 406.  
 ENTZ, 271, 303.  
 ERLANSON, 366.  
 ERVIN, 238.

## F

FAMIN, 55.  
 FARDY, 362.  
 FARMER, 355.  
 FARMER et MOORE, 316.  
 FARR, 545, 549.



FAULL, 494.  
 FAURÉ-FRÉMIET, 17, 39, 40, 43, 54,  
 55, 60, 89, 93, 469, 525.  
 FELDMANN-MAZOYER (M<sup>me</sup>), 77, 496,  
 497, 506, 534.  
 FENG, 296.  
 FERNANDES, A., 142, 206, 209, 214,  
 215, 216, 218, 360.  
 FEULGEN et ROSSENBECK, 165.  
 FISCHER, A., 280, 281.  
 FITTING, 453.  
 FLEMING, 39, 135, 162, 179, 293,  
 315.  
 FRANCIS, 41.  
 FREY-WYSSLINGH, A., 38, 41, 79, 165,  
 527, 528, 537, 545, 551, 552.  
 FROLOWA, 167, 233.  
 FUJII, 221, 324.

## G

GAÏDUKOV, 40.  
 GAIRDNER, 357.  
 GAISER, O., 237.  
 GALSTON, 62, 84.  
 GARDINER, 425, 532.  
 GARNIER, 52.  
 GATENBY, 376, 405, 468, 469, 470,  
 473, 495, 525.  
 GATES, R., 22, 23, 55, 56, 79, 114,  
 115, 141, 197, 447, 448, 449, 513.  
 GAUTHERET, R., 22, 23, 55, 56, 79,  
 114, 115, 141, 197, 447, 448, 449,  
 513.  
 GAVAUDAN, P., 73, 79, 105, 107, 151,  
 192, 201, 203, 494, 500.  
 GEITLER, L., 66, 76, 77, 149, 160, 162,  
 166, 168, 172, 174, 175, 177, 178,  
 194, 204, 206, 217, 222, 228, 209,  
 231, 239, 241, 262, 276, 277, 278,  
 281, 329, 556.  
 GENTSCHKEFF et GUSTAFSSON, 239.  
 GERASSIMOW, J., 158, 162, 200, 354.  
 GERASSIMOWA, 353.  
 GERSCH, M., 151.  
 GHIMPU, V., 152, 192, 193.  
 GIARD, A., 398.  
 GIROUD, 79, 80.  
 GOLDSCHMIDT, 236, 407, 408.  
 GOLGI, 466, 467.  
 GOMONT, 556, 557.  
 GOODSPEED, 188, 349, 350, 357, 359.  
 GRAFL, 240.  
 GRANICK, 28, 62, 369.  
 GRASSÉ, P. P., 18, 120, 159, 269, 302,  
 304, 437, 470, 479, 480, 505.  
 GRASSÉ et LESPÉRON, 159.  
 GRÉGOIRE, V., 171, 172, 180, 197, 205.  
 GRÉGOIRE et WYGAERTS, 186.  
 GREGORY, 357.  
 GUIGNARD, L., 8, 73, 118, 179, 220,  
 239, 293, 298, 305, 315, 316.

GUILLIERMOND, A., 25, 39, 40, 41, 56,  
 58, 60, 62, 64, 67, 68, 69, 72, 73, 74,  
 75, 78, 79, 80, 81, 87, 88, 89, 90, 93,  
 94, 105, 107, 111, 112, 113, 114, 115,  
 116, 117, 121, 141, 171, 197, 220,  
 222, 262, 263, 264, 281, 282, 285,  
 297, 422, 432, 435, 436, 437, 439,  
 440, 441, 443, 447, 448, 449, 475,  
 476, 477, 492, 494.  
 GURWITSCH, 513.  
 GUTHERZ, 204.  
 GUYÉNOT, 330, 331.

## H

HABERLANDT, 22, 64, 156, 157, 512.  
 HAECKEL, 14.  
 HAGERUP, 369, 410.  
 HAKANSSON, 354.  
 HALL, R. P., 270, 271, 272, 303, 437.  
 HAEMMERLING, 158.  
 HANSTEEN, 502.  
 HANSTEIN, 491.  
 HARLOW, 527.  
 HARPER, 297, 521, 522.  
 HARRISON, 21.  
 HARTIG, 423.  
 HARTMANN, 265, 266, 303, 396.  
 HARTMANN et CHAGAS, 268.  
 HARTMANN et PROWAZEK, 266.  
 HARTOG, 194.  
 HARVEY, 512.  
 HAUPT, 281.  
 HEGLER, 282.  
 HEIDENHAIN, 25, 180, 194, 206.  
 HEILBORN, 323.  
 HEILBRONN, 356.  
 HEILBRUNN, 203.  
 HEIM, M<sup>me</sup> R., 484.  
 HEITZ, E., 75, 76, 78, 172, 175, 197,  
 204, 205, 206, 215, 216, 220, 234,  
 403, 405, 409, 410.  
 HEITZ et BAUER, 231.  
 HENCKEL, 496.  
 HENKING, 390.  
 HENNEGUY, 293, 306, 307.  
 HERTWIG, O., 8, 308.  
 HERTWIG, R., 160, 231, 274.  
 HERWERDEN (Van), A., 144.  
 HESS, 527.  
 HESS, WERGIN et KIESSIG, 527, 528.  
 HEYN, 557.  
 HIRASE, 299.  
 HIRSCH, 473.  
 HIRSCHLER, J., 119, 170, 221, 294,  
 468, 470, 471, 475, 525.  
 HOARE, 321.  
 HOCQUETTE, 58.  
 HÖFLER, 453, 455.  
 HOFMEISTER, 33.  
 HOLLANDE, A., 92, 95, 268, 269, 270,



271, 302, 304, 479, 480, 481, 482,  
483, 500, 505.  
HOLLANDE, Ch., 219, 283, 284, 285,  
286.  
HOLT, 240.  
HOMES, 425.  
HOOKE, 7.  
HOSSELET, 91.  
HOVASSE, 95, 470, 481, 482.  
HOWARD, 264.  
HRUBY, 238.  
HUETTNER, 308.  
HUREL-PY (M<sup>me</sup>), 117, 428.  
HUSKINS, 335, 360.  
HUSKINS et SMITH, 323, 324, 326.  
HUSKINS et WILSON, 326.  
HUTCHINSON, 369.  
HUXLEY, 14.

## I

IKENO, 297, 298.  
INARYAMA, 162.  
ISHIKAWA, 237, 275.  
IVANIC, 262.

## J

JACOBS, 469.  
JACQUIERT, 91.  
JAHN, 264, 298, 302, 309.  
JANSSENS, 327, 330.  
JANSSENS et LEBLANC, 264.  
JOLLOS, 271.  
JOLLY et COMANDON, 193.  
JONES, 241, 406.  
JÖRGENSEN, 357, 361.  
JOUVENEL-MARCILLAC, 197.  
JOYET-LAVERGNE, 58, 397, 498.  
JULIN (voy. van BENEDEN).  
JUNGERS, 76, 517, 518, 532, 533, 534,  
535, 536, 541, 542.

## K

KARASANA, 239.  
KARLING, 8.  
KARPECHENKO, 358.  
KARPOVA, 469.  
KAUFMANN, B. P., 220, 221, 222, 233,  
324, 405.  
KERR (voy. ANDERSON), 530.  
KERR et BAILEY, 526, 527.  
KIHARA, 401.  
KIHARA et KATAYAMA, 361.  
KING (voy. BEAMS).  
KING et BEAMS, 231.  
KIYOHARA, 476.  
KLEBS, G., 140, 143, 157, 499, 500,  
505, 511.  
KLERCKER, 431, 435.

KNAPP, 395, 411.  
KNAPP et KOFFMAN, 408.  
KNIGHT, 66.  
KNUDSON, 81.  
KOFOID et SWEZY, 269, 303.  
KÖRPERICH, 182, 184, 189, 226.  
KORSCHIKOV, 500.  
KOSHY, 182, 325.  
KOSSEL, 163.  
KOSTOFF, 361.  
KOSTOFF, D., 206, 229.  
KOTTE, 22.  
KUHN, 399, 410.  
KÜNSTLER, 39.  
KÜSTER, 42, 75, 78, 80, 81, 85, 153,  
157, 450, 452, 453, 475, 495.  
KÜTZING, 534.  
KUWADA, Y., 174, 180, 195, 220, 221,  
302, 316, 332, 334.  
KUWADA et NAKAMURA, 188, 222,  
224, 324.  
KYLIN, H., 276, 496, 501, 502, 534,  
535, 555.

## L

LA COUR (voir DARLINGTON), 149.  
LAGUESSE, 55.  
LAGUESSE et DEBEYRE, 55.  
LAMI, R., 556.  
LANGLET, 239.  
LAPIQUE, 39, 40, 452.  
LARSEN, 368.  
LARZ, 81.  
LAUTERBORN, 271, 275, 278, 296, 297.  
LA VALETTE SAINT-GEORGES, 52.  
LAVIER, 157.  
LAWRENCE, 322.  
LAWTON (Miss), 356.  
LE CALVEZ, 137, 166, 222, 273, 274.  
LEFÈVRE, 363.  
LÉGER, 307.  
LENHOSSEK, 307.  
LEPESCHKIN, 455.  
LESLEY et LESLEY, 378.  
LESPERON, 169, 239.  
LEVAN, 201, 202, 338, 354, 363, 364.  
LEVENE, 163.  
LEVI, 55, 89.  
LEWISS, M. R., 40, 55, 60, 89, 92, 93.  
LEWITZKY, G. A., 55, 58, 94, 110, 112,  
117.  
LIEBICH, 61.  
LILLIE, R., 194, 195.  
LINDEGREEN, 322, 328, 397.  
LINDSAY, 401.  
LINDSTRÖM, 353, 357, 361.  
LINDSTRÖM et KOOS, 354.  
LISON, 457.  
LISTER, 42, 264.  
LITARDIÈRE (R. de), 180, 193, 238,  
239, 367.



LITS (voir DUSTIN).  
 LOEB, 295.  
 LOEW et BOKORNY, 79.  
 LOEWING, 399.  
 LORBEER, G., 204, 355, 393, 403, 405,  
 408, 411.  
 LÖWE, 400.  
 LUBLINEROWNA, 118.  
 LÜDTKE, 423, 545.  
 LUELMO, 474.  
 LUNDEGARDH, H., 139, 166, 171, 192.  
 LUTZ (Miss), 356.  
 LUYET et ERNST, 154.  
 LWOFF (voir CHATTON).

## M

MACHEBEUF, 31.  
 MADHIHASSAN (voir FEULGEN).  
 MAEDA (voir KUWADA), 302, 331.  
 MAGNIN, 398.  
 MAIGE, A., 160.  
 MAIRE et TISON, 264.  
 MALVESIN-FABRE, 155, 180.  
 MANGENOT, G., 25, 46, 78, 93, 119,  
 201, 202, 203, 225, 426, 427, 431,  
 444, 493, 496, 502, 503, 504, 506,  
 534, 535, 541, 545.  
 MANGIN, L., 526, 531, 553.  
 MANN et FROST, 236.  
 MANTON, 356, 367.  
 MANUEL, J., 73.  
 MARCHAL, 354, 395.  
 MARQUARDT, 222.  
 MARTENS, P., 42, 140, 145, 150, 180,  
 183, 186, 189, 190, 193, 222, 223,  
 515, 527, 538, 539, 540, 541, 542,  
 550.  
 MARTINS-MANO, 192.  
 MASCRÉ, M., 56, 149.  
 MASSART, 281.  
 MATHER, 330, 331, 403.  
 MATSUURA, 212, 218, 316, 326, 327,  
 331, 333, 337, 367.  
 MAUDE, 238, 367.  
 MAYER, A., 40, 449.  
 MAYER et SCHÉFFER, 39, 55, 89.  
 MAZIA et JAEGER, 167.  
 MAZOYER (voir FELDMANN).  
 MC ALLISTER, 65, 524.  
 MC CLINTOCK, 212, 217, 218, 334, 374,  
 378.  
 MC CLUNG, 237, 327, 390, 406.  
 MC KELVEY et SAX, 209, 369.  
 MEEUSE, 533.  
 MEITES, 54.  
 MENDEL, G., 346.  
 MENKE, 28, 41, 61, 75, 78, 79.  
 MENKE et KOYDL, 75.  
 MENSINKAI, 180, 195, 236.  
 METZ, 232.

MEURMAN, 333, 401.  
 MEVES, 57, 58, 88, 89, 114, 115, 293,  
 306, 469.  
 MEYER, A., 24, 73, 74, 81, 87, 112.  
 MEYER (voy. BETTS).  
 MILOVIDOV, 59, 150, 152, 153, 166,  
 239, 284, 433.  
 MIRANDE, 434, 554.  
 MIRIMANOFF, 79, 80.  
 MÖBIUS, 8.  
 MOFFETT, 332.  
 VON MOHL, 8.  
 V. MÖLLENDORF, 442, 444, 445, 449,  
 450, 451, 465, 471, 484.  
 MOLLIARD, 399.  
 MOLISCH, 79, 80, 137, 495, 499.  
 MONNÉ, 137.  
 MONTGOMERY, 204, 390.  
 MOORE, 42, 530.  
 MOREAU, F. 261, 263, 523, 537.  
 MOREAU (M<sup>me</sup>), 94.  
 MORGAN, 346, 391.  
 MOTTE, 105, 106, 107.  
 MOTTIER, 88, 114, 115, 275, 316, 423,  
 513.  
 MÜHLENDORF, 519, 533, 557.  
 MÜLLER, 411.  
 MÜNTZING, 354, 360, 365, 367.  
 MURRAY, 410, 411, 412, 468.

## N

NADSON, 280.  
 NAGAO, 209.  
 NAEGELI, 81, 534, 543, 552.  
 NAGAHARU, 360.  
 NAEGLER, 260, 265, 266.  
 NAKAMURA (voy. KUWADA).  
 NAITHANI, 323.  
 NANDI, 325, 333, 366.  
 NASSONOV, D., 194, 469, 480.  
 NAUDIN, 346.  
 NAVILLE, 330, 404, 405.  
 NAWASCHINE, M., 185, 210, 213, 236,  
 357, 365.  
 NAWASCHIN, S., 194, 213, 215, 351.  
 NEBEL, B. R., 174, 180, 188, 201, 212,  
 221, 222, 227, 324, 326, 335.  
 NEBEL et RUTTLE, 201, 203, 222, 226,  
 324, 327.  
 NEMEC, B., 150, 152, 192, 201, 203,  
 238, 361.  
 NEUMANN, 285.  
 NEWTON, W. C. F., 213, 334, 358.  
 NEWTON et PELLEW, 358.  
 NILSSON, 360.  
 NOACK, 28, 61, 112.  
 NOEL, 61, 498.  
 NOBÉCOURT, 22, 513.  
 NOGUTI, OKUMA et OKA, 362, 368.  
 NOUVEL, 91.



## O

OBATON (voy. de CUGNAC), 550.  
 ÖHLKERS, 317, 329, 331, 338, 376, 512.  
 OKA (voy. NOGUTI).  
 OKUMA (voy. NOGUTI).  
 OKUNO, 217, 218.  
 OLLIVIER, 506.  
 OLTMANN, 438, 442.  
 ONO, 409.  
 OSTERHOUT, 453, 520.  
 VAN OVERBECK, 551.  
 OVERTON, J. B., 196, 197.

## P

PAAL, 550.  
 PAINLEVÉ (voy. PARAT).  
 PAINTER, T. S. 230, 231, 234.  
 PAINTER et GRIFFEN, 232.  
 PAINTER et REINDORP, 241.  
 PALLA, E., 157, 280, 481.  
 PARAT, 55, 56, 90, 91, 118, 448, 450, 565, 470, 471, 475, 478, 484, 495.  
 PARAT et PAINLEVÉ, 471.  
 PASCHER, A., 501.  
 PATAU, 273.  
 PATTEN, SCOTT et JONES, 476.  
 PEKAREK, 80.  
 PELLEW (voy. NEWTON).  
 PENZA, 57, 58, 432.  
 PERCIVAL, 361.  
 PERRONCITO, 467, 525.  
 PETERLER, 62.  
 PETIT (voy. DEVAUX).  
 PETRUSCHEWSKY (voy. POLJANSKY).  
 PETTER (M<sup>lle</sup>), 166, 184.  
 PFEFFER, 423, 424, 426, 442, 445, 448, 494.  
 PFEIFFER, 36, 235, 236.  
 PFITZNER, 220.  
 PIEKARSKI, 262, 284.  
 PIETSCHEMANN et RIPPPEL, 284.  
 PHILLIPS, 456.  
 PLANTEFOL, L., 25, 78, 441, 444, 445.  
 PLOWE (Miss), 455.  
 POIRAULT, 532.  
 POISSON, 204, 470, 495, 505.  
 POLICARD, 55, 170.  
 POLITIS, 434, 494.  
 POLJANSKY et PETRUSCHEWSKY, 283.  
 POLLISTER, 309, 468.  
 PORTIER, 59.  
 PRAT, 542.  
 PRENANT, 61, 90, 293, 307.  
 PRESTON, 554 (voir ASTBURY).  
 PROWAZECK (voy. HARTMANN).  
 PURKINJE, 8.  
 PUYMALLY (De), 437.  
 PY (M<sup>lle</sup>), 117.

## Q

QUILLET, 554.

## R

RAM SARAN D., 58.  
 RANDOLPH, 112, 361.  
 RANVIER, 261.  
 REGAUD, 57, 89, 504.  
 REILHES, 434, 496.  
 RENAUT, J., 264, 465.  
 RENNER, 375.  
 RESENDE, F., 214, 217.  
 RICHARIA, 359.  
 RICHARDSON, 380.  
 RIS, 220, 323.  
 RITTER, 527.  
 RIZET, 410.  
 ROBBINS, 22.  
 ROBYNS, W., 184, 189, 190, 515.  
 ROHWEDER, 368.  
 ROSEN, 196.  
 ROSENBERG, O. 168, 170, 196, 197, 348.  
 ROSSENBECK (voy. FEULGEN).  
 ROSTAND, J., 353.  
 RUDOLPH, 112.  
 RUGE, 551, 552.  
 RUHLAND et WETZEL, 118.  
 RUTTLE (voy. NEBEL).  
 RYBIN 359.

## S

SACHS 8, 9, 12, 549.  
 SAKAMURA, T., 221, 224.  
 SAKAMURA et STOW, 338.  
 SANCHEZ Y SANCHEZ, 474.  
 SANTOS, 400.  
 SAPEHIN, 88, 105, 106, 108, 111.  
 SAPPIN-TROUFFY, 263.  
 SATO, 331, 338, 369.  
 SAUVAGEAU, C., 62, 159, 555, 556.  
 SAVELLI, 71, 73.  
 SAVILLE, 263.  
 SAX, K., 327, 329, 331, 338.  
 SAX et HUMPHREY, 326.  
 SAX (voy. Mc KELVEY).  
 SCARTH G. W. 37, 43, 78, 154, 448.  
 SCHAEDE, R., 139, 165, 172.  
 SCHAEFFER (voy. MAYER).  
 SCHAFFNER, 198.  
 SCHAUDINN, 284.  
 SCHERRER, 64 88.  
 SCHILLER, 196.  
 SCHIMPER, 61, 62, 68, 71, 73, 74, 87, 88, 107, 108, 112, 114, 121.  
 SCHMIDT, W. J. 23, 36, 43 190, 194, 234, 235.  
 SCHMITZ, 281, 499, 534.  
 SCHRADER, F., 212, 213, 223, 405.  
 SCHRADER et RIS, 213.  
 SCHREIBER, 396.  
 SCHUMACHER, 533, 540.



SCHWARTZ, 262.  
 SCOTT (VOY. PATTEN).  
 SEIFRIZ, 8, 33, 35, 36, 40, 41, 42, 203, 452, 526.  
 SENJANINOVA, 105.  
 SHARP, L. W., 180, 186, 212, 221, 222, 223, 298, 300, 301, 305, 306, 309, 324.  
 SHAW, 298.  
 SHIGENAGA, M., 221.  
 SHIMAKURA, 324.  
 SHIMOTOMAI, 365.  
 SHIMOTOMAI et KOYAMA, 406.  
 SHINKE, N., 144, 221, 324.  
 SHINKE et SHIGENAGA, 166.  
 SHIWAGO, P. I., 155.  
 SHIWAGO et TROUKHATCHEWA, 194.  
 SIMONET, M., 360, 361, 362, 368.  
 SIMONET et CHOPINET, 359, 362.  
 SIMONET et GUINOCHET, 363.  
 SINÉTY (De), 390.  
 SINGH et BOYLE, 159, 434.  
 SINNOT, E. W., 367, 531.  
 SINNOT et BLOCH, 531.  
 SINNOT et TROMBETTA, 161.  
 SKUPIENSKI (VOY. BECKER).  
 SKVOSTEDT, 359.  
 SMITH, F., 263, 324.  
 SMITH-DIÉTRICH, 535.  
 SÖDING, 551.  
 SOKOLSKA, 92.  
 SOROKIN (Miss), 56.  
 SOUÈGES, 514, 517, 527, 546.  
 SPARROW, 337.  
 SPONSLER, 545.  
 STANLEY, 18.  
 STEBBINS, 353, 366.  
 STEDMANN, E. et ELLEN, 164.  
 STILLE, 285.  
 STOMPS, 238, 356.  
 STOW, J., 215.  
 STOW (VOY. SAKAMURA).  
 STRASBURGER, E., 8, 43, 44, 180, 194, 220, 239, 240, 275, 299, 303, 308, 315, 316, 393, 399, 514, 520, 532, 548, 556.  
 STRAUB, J., 221, 222, 338, 354.  
 STROHMEYER, G., 144.  
 STRUGGER, S., 56, 137, 139, 147, 450, 452, 454, 543.  
 STURTEVANT, 391.  
 SUBRAMANIAM, 473.  
 SUEMATSU, 278.  
 SUEMATSU (VOY. YAMAH).  
 SUGIURA, T., 237.  
 SVEDBERG, 30.  
 SVEDELIUS, 276, 277, 520.  
 SWEZY (VOY. KOFOID), 373.  
 SWINGLE, 275, 296, 297, 522, 523.

## T

TAECKHOLM, 365, 366.

TAHARA, 365.  
 TANGL, 532.  
 TATUNO, 394, 402, 403, 406.  
 TAYLOR, W. R., 157, 214, 323.  
 TELEZYNSKI, H., 140, 173, 221, 222, 224.  
 TERNETZ (Mlle), 537.  
 TÉTRY, 353.  
 THURET et BORNET, 534.  
 TIMBERLAKE, 523.  
 TINNEY, 403.  
 TISCHLER, G., 170, 237, 240, 353, 359, 369.  
 TRANKOWSKY, D. A., 213.  
 TROMBETTA, V. V., 161.  
 TROMBETTA (VOY. SINNOT).  
 TSCHENZOFF, 270.  
 TSCHERMAK, 303, 362.  
 TSCHERMAK et BLEIER, 361.  
 TURCHINI, CASTEL et KHAY, 167.  
 TURCHINI et BROUSSY, 525.  
 TUZET, O., 119, 120, 469, 471.

## U

ULLRICH, 557.  
 UPCOTT, M. B., 126, 209, 320, 359.

## V

VAHLKAMPF, 265.  
 VAN BENEDEN, 24, 179, 194, 293, 308, 315.  
 VAN CAMP, 191.  
 VANDEL, 364.  
 VAN HERWERDEN, 144.  
 VAN ITERSON, 538.  
 VAN OVERBECK, 551, 552.  
 VAN TIEGHEM, Ph., 61, 439.  
 VAN WISSELINGH, 158, 553.  
 VARITCHAK, 94, 537.  
 VEJDOVSKY, 222.  
 VERWORN, 31.  
 VILLENEUVE-BRACHON, 481.  
 VIRCHOW, 8.  
 VOINOV, 467, 469, 470, 525.  
 VOLKONSKY, 95.  
 VOUK, 423.  
 DE VRIES, 356, 357, 375, 425, 439, 451, 454, 455, 549.

## W

WADA, B., 189, 190, 223.  
 WAGER, 264, 282.  
 WAGNER, 117.  
 WAKKER, 73, 423, 494.  
 WALKER, 338.  
 WALLIN, 59.  
 WANG, 263.  
 WARMKE, 209.  
 WARMKE et BLAKESLEE, 362, 401, 410, 411.



- WEBB, 265.  
 WEBBER, 299, 300.  
 WEBER, 79, 434, 453, 455.  
 WEIER, E., 65, 76, 77, 78, 79, 80, 81,  
 105, 106, 107, 297, 477, 525.  
 WEISMANN, 263.  
 WENRICH, D. H., 229, 323.  
 WENT, 426, 427, 439, 550.  
 WERGIN, 527, 530, 545, 549.  
 WERGIN (voir HESS).  
 WERMINSKI, 423.  
 WESTBROOK, 276.  
 WESTERGAARD, 400, 410.  
 WETTSTEIN (Von), 162, 353, 354, 355,  
 368, 395, 553.  
 WHITAKER, Th. W., 378.  
 WHITE, 22, 207, 328, 330, 334, 392,  
 404, 513.  
 WIELER, 71, 424, 529, 531, 533.  
 WIESNER, 548.  
 WILCOX (M<sup>lle</sup>), 397.  
 WILDIER, 512.  
 WILSON, E. B., 107, 139, 159, 237,  
 295, 491.  
 WILSON, M., 106, 107, 390, 469.  
 WINGE, 357, 366, 367.
- WINKLER, 351, 353.  
 WISSELINGH (Van), 158, 553.  
 WITSCH, 175.  
 WITKUS, 240, 363.  
 WOODS et BAMBORD, 209.  
 WRINCH (Miss), 30, 234.  
 WYGAERTS (V. GRÉGOIRE).
- Y**
- YAMAHA et SUEMATSU, 156.  
 YAMANOUCHI, 275, 297, 298.  
 YASUI, 515.  
 YUASA, A., 108, 166, 309.  
 YU-CHIH-CHEN, 151.
- Z**
- ZACHARIAS, 196, 280, 281.  
 ZEEUW (De), J., 198, 217.  
 ZEIGER, 144.  
 ZELL et ZULKIN, 264.  
 ZIMMERMANN, A., 66, 170, 494.  
 ZIRKLE, C., 77, 191, 195, 432, 442, 449.  
 ZIRKLE (voir BAILEY).



## INDEX ALPHABÉTIQUE DES MATIÈRES

### A

- Acacia*, 193.  
*Acetabularia*, 158.  
 Achromocentre, 296.  
*Achya*, 53.  
 Acide ascorbique, 58.  
   — nucléique, 163.  
   — thymonucléique, 162, 164, 283.  
 Acides aminés, 29.  
 Acidité ionique, 456.  
 Acidophilie, 167.  
 Acroblaste, 107, 470.  
 Acrosome, 107, 472.  
 Adsorption, 546.  
*Æsculus*, 359.  
*Ægilotricum*, 361.  
*Agave*, 369.  
 Aggrégation, 425.  
 Aire de Golgi, 470.  
 Albumen, 117, 424, 518.  
 Aleurone (grains d'), 422.  
 Algine, 556.  
 Algues, 275, 437.  
   — bleues, 279.  
   — cénocytiques, 11.  
   — (chondriome des), 95.  
 Alléломorphe, 397, 407.  
*Allium Cepa*, 9, 10, 56, 116, 136, 153,  
   154, 171, 174, 201, 209, 214, 222,  
   225, 236, 239, 364, 365, 421, 428,  
   453, 454.  
 Alloplasma, 24, 25.  
 Allopolyploïdes, 353.  
 Allotétraploïdes, 357.  
   — syndèse, 349.  
*Aloe*, 71, 209, 324.  
 Alvéolation, 180.  
*Amaryllis lutea*, 72.  
 Amibes, 43, 203, 265.  
 Amidon, 68.  
   — (des Floridées), 496.  
   — floridéen, 496.  
 Aminoacides, 29.  
 Amitose, 261.  
*Amœba limax*, 43, 266.  
 Amphiasier, 295.  
 Amphiastral, 187, 295.  
 Amphicaryon, 266, 275.  
 Amphidiploïde, 357.  
 Amphiplastie, 237, 351.  
 Amphosome, 500.  
 Amylogénèse, 69.  
 Amyloïdes, 554.  
 Amyolyse, 70.  
 Amyoplaste, 62, 67, 68, 103, 114.  
 Anachromase, 186.  
 Analyse (du protoplasme), 29.  
 Anaphase, 180, 320.  
 Anastrales (mitoses), 187, 294.  
 Anatonose, 452.  
 Androgénèse, 353.  
 Androcyte, 107.  
 Anesthésiques, 351.  
 Aneuploïdes, 351.  
   — ploïdie, 351, 369.  
 Anisotropie, 546.  
   — de la membrane cellulaire, 546.  
   — de la membrane nucléaire, 137.  
   — des plastes, 78.  
   — des chromosomes, 234.  
 Anomalies chromosomiques, 378.  
   — de la méiose, 335.  
   — de la mitose, 200.  
 Anthéridie (évolution de l'), 105.  
 Anthérozoïdes, 102, 108, 148, 298, 299,  
   305.  
*Anthoceros*, 64, 65, 75, 88, 103, 104,  
   355.  
 Anthocyane, 432, 435.  
 Anthocyanophores, 434, 453.  
*Antithamnion*, 536.  
*Antithamnionella*, 536.  
 Apocyte, 11.  
 Apogamie, 355.  
 Aposporie, 355.  
 Appareil de Golgi, 38, 91, 120, 304,  
   464.  
   — de Holmgren, 467.  
   — parabaal, 166, 304.  
   — vacuolaire, 418.  
 Apposition (théorie de l'), 71, 548.  
 Archæocytes, 21.  
 Archæoplastidié, 97.  
 Argyrome, 306.  
 Article, 11.  
*Arum italicum*, 142, 155, 174, 175.  
*Ascaris*, 53, 180, 222, 308, 315.



Ascension polaire, 185.  
*Ascoidea*, 94.  
 Ascospores, 521.  
*Asparagopsis*, 101.  
*Asparagus*, 112.  
 Asque, 521.  
 Assise protéique, 424.  
 Association secondaire, 332.  
*Astasia*, 95.  
 Aster, 294, 301.  
 Astériennes (fibres), 301.  
 Asynapsis, 335.  
 Asyndèse, 335, 348.  
 Athrocytose, 457.  
 Attractives (sphères), 293.  
 Autolyse, 32.  
 Autopolyploïdes, 352.  
 Autosomes, 204, 390, 407.  
 Autosyndèse, 348.  
 Autotétraploïde, 357.  
 Auxine, 512, 550.  
 Axostyle, 305.  
*Azolla*, 107, 445.

**B**

Bactéries, 14, 59.  
 Bactériophage, 18.  
*Badhamia*, 42.  
*Bangia*, 10, 555.  
 Base (nombre de), 354.  
 Basichromatine, 138, 167.  
 Baside, 441.  
*Basidiobolus*, 147.  
 Basidiomycètes, 397.  
 Basophilie, 167.  
 Bioblastes, 52.  
 Biocénapses, 31.  
 Biogène, 31.  
 Bios, 512.  
 Biréfringence, 43, 234.  
 Bivalent, 319.  
 — hétéromorphe, 322.  
 Blé, 142, 173, 201.  
 Blépharoplastes, 166, 283, 298, 300.  
 Bleu de crésyl, 427, 431, 444, 446.  
 — de méthylène, 448.  
*Bodo*, 268.  
*Bonnemaisonia*, 101.  
 Bouquet (stade), 317.  
 Bourrelet membrano-gène, 575.  
*Brassica*, 197, 359.  
 Brownien (mouvement), 34, 35.  
*Bryonia dioica*, 35, 145, 146, 175, 398, 399, 401.  
 Bryophytes, 103, 305, 354, 392.  
*Bryopsis*, 33, 431, 434.  
*Bryum*, 105, 355.  
*Bulbochaete*, 98.  
*Bushy Stunt*, 18.

**C**

*Callithamnion*, 11, 53, 506.  
 Callose, 531, 553.  
*Calonympha*, 14.  
 Calottes polaires, 184, 185, 188, 189.  
*Calycanthus*, 198.  
 Cambium, 516.  
 Canalicules de Holmgren, 466, 467.  
*Cannabis*, 398, 399.  
*Capsella*, 196.  
 Carotène, 72.  
 Carragahen (lichen), 555.  
 Carte des gènes, 347.  
 Caryocinèse, 179.  
 Caryoclasiques (poisons), 201.  
 Caryo-écotype, 367.  
 Caryologiques (races), 366.  
 Caryolymphe, 135, 139.  
 Caryoplasme, 135.  
 Caryosome, 266, 278.  
 Caryotine, 139, 165.  
 Caryotype, 210, 235.  
 Catachromase, 186.  
 Caténation, 377.  
*Caulerpa*, 99, 483.  
 Cavulation, 55.  
 Cellulaire (théorie), 8.  
 Cellules différenciées, 19.  
 — flagellées, 304.  
 — glandulaires, 20.  
 — mères du pollen, 513.  
 — méristématiques, 19.  
 — sécrétrices, 20.  
 — souches, 21.  
 Cellulose, 544.  
 Cénapses, 31.  
 Cénocytes, 12.  
*Centralspindel*, 278.  
 Centres, 293, 295, 468.  
 Centrifugation, 28, 46, 153, 162, 355, 433.  
 Centriole, 120, 293, 306.  
 — pyrénoidien, 66.  
 Centrobépharoplaste, 302, 304, 308.  
 Centrofusome, 119, 294.  
 Centromère, 186, 211, 212, 320, 321.  
 Centromite, 304.  
*Centroplasma*, 280.  
 Centrosome, 278, 308.  
 Centrosphère, 274, 521.  
*Ceramium*, 53, 101.  
*Ceratium*, 271.  
*Cerinth*, 73.  
 Champignons, 262, 436, 447.  
*Chara*, 71, 76, 102, 148, 236, 303, 307.  
 Chiasma (évolution des), 327.  
 Chiasmotypie, 327, 330.  
*Chilomonas*, 269.  
 Chimie du noyau, 162.  
 Chimères cytologiques, 241.  
*Chironomus*, 230.  
 Chitine, 544, 556.



- Chlamydomonas*, 14, 15, 95, 97, 203, 396, 397, 437, 447, 481.  
 Chloral, 201, 361.  
 Chloro-chromoplastes, 71.  
 Chloroleucites, 61.  
 Chlorophylle, 74, 79.  
 Chloroplastes, 28, 62.  
   — (division des), 63.  
   — (pathologie), 80.  
   — (structure des), 73.  
   — vésiculation des), 80.  
 Chondriocinèse, 119, 524, 525.  
 Chondriocotes, 52, 92.  
*Chondrioderma*, 427.  
 Chondriome, 10, 51, 89, 93, 119, 471, 484.  
   — actif, 89, 475.  
   — inactif, 89.  
 Chondriome réticulé, 53, 90, 91.  
 Chondriomite, 52, 92.  
 Chondriosomes, 10, 51, 96, 503.  
 Chromatides de la mitose, 183, 185.  
   — de la méiose, 322.  
 Chromatine, 135, 162, 168, 204.  
 Chromatophore, 97.  
*Chromatoplasma*, 122, 280.  
 Chromidial (appareil), 282.  
 Chromidies, 274.  
 Chromocentres, 139, 145, 150, 152, 168, 172, 233, 277.  
 Chromoleucites (voir chromoplastes).  
 Chromomères, 149, 219, 228, 322, 323.  
 Chromonéma, 142, 146, 174, 220, 224, 323.  
 Chromophobe, 467.  
 Chromoplastes, 62, 71, 85.  
 Chromoplastides, 71.  
 Chromosomes sexuels, 391.  
 Chromosomes, 179, 210, 223.  
 Chromosomine, 164.  
 Chromospires, 269.  
 Chromotropes (Propriétés), 456.  
*Chrysantemum*, 365.  
 Cils, 24, 307.  
 Ciment intercellulaire, 526, 542.  
 Cinétide, 14, 25, 293, 304, 306, 482, 505.  
 Cinétie, 305.  
 Cinétome, 305.  
 Cinétoplaste, 305.  
 Cinétosome, 66, 304, 305.  
 Circulation protoplasmique, 33, 493.  
 Cire, 528, 539.  
*Cladophora*, 66, 67, 77, 98, 275, 303, 396, 430, 442, 478, 523, 554.  
 Clivage des chromosomes, 227.  
 Cloisonnement, 511, 520.  
*Closterium*, 45, 76, 78, 525.  
 Cnidocystes, 305.  
 Coacervation, 37, 140.  
 Cœnoglée, 556.  
 Colchicine, 201, 338, 354, 361.  
 Collagènes, 25.  
 Colloïdal (état), 41.  
   — (micelles), 40.  
 Colloïdes, 40.  
 Colloïdopexie, 457.  
 Colorants vitaux, 167.  
 Coloration vitale, 448, 449, 465, 502.  
   — des membranes, 542.  
   — du chondriome, 55, 448.  
   — du noyau, 146.  
   — des vacuoles, 421, 427, 441, 443.  
 Complexes (Hybrides de), 374.  
 Composés pectiques, 526, 555.  
 Condyle, 303.  
 Conjuguees, 97.  
 Constantes cellulaires, 19, 162.  
 Constitution chimique du noyau, 162.  
   — du protoplasma, 28.  
 Constriction d'insertion, 186, 201.  
   — acinétique, 213.  
   — cinétique, 211.  
   — primaire, 211.  
   — secondaire, 213.  
 Contraction (vaculaire), 453.  
 Corps central, 281, 282.  
   — de Golgi, 302, 467.  
   — iridescents, 506.  
   — mitochondrial, 107, 119.  
   — mucifères, 505.  
 Corpuscules métachromatiques, 281, 443, 449.  
 Couche cuticulaire, 537.  
   — limitante, 38.  
   — mitoyenne, 526.  
   — monomoléculaire, 38.  
 Courants cytoplasmiques, 33, 493.  
 Courge, 34, 60, 63, 82, 83, 138, 142, 153, 171, 193.  
*Crepis*, 185, 209, 213, 350, 353, 365, 380.  
 Crinome, 465, 471, 484.  
 Cristalloïdes des grains d'aleurone, 424.  
   — intranucléaires, 169.  
   — protéiques, 169, 490, 495.  
 Cristaux (d'oxalate de chaux), 424, 430.  
 Croissance (de la membrane), 546.  
 Croix noire (phénomène de la), 497.  
*Crossing-over*, 330, 347, 379.  
 Crystallite, 543.  
 Culture de cellules, 21.  
   — de tissus, 21.  
 Cuticule, 537, 555.  
 Cutine, 537.  
 Cyanophycées, 14, 279, 556.  
 Cyanophycine, 280, 496.  
 Cyanoplastes, 434.  
*Cycas*, 301.  
 Cyclol, 30.  
 Cyclose, 33, 493.  
 Cytaster, 295.  
 Cytocinèse, 8, 511, 513.  
 Cytodes, 14.  
 Cytodiérèse, 513, 521.



Cytogénétique, 238, 345.  
*Cytogranula*, 45.  
 Cytome, 52, 103.  
 Cytomicrosomes, 45, 52.  
 Cytoplasme, 38.  
 Cytosomes, 52.  
 Cytosquelette, 37.

## D

*Datura*, 209, 352, 357, 361, 362, 367,  
 370, 371, 372, 373, 374, 376, 377,  
 380.  
 Dédifférenciation, 20, 21.  
 Déficience, 378.  
 Dégénérescence, 74.  
 Délétion, 378, 409.  
 Délimitation des ascospores, 521.  
 Déplacement des chloroplastes, 33.  
 Déplasmolyse, 452.  
*Derbesia*, 305.  
 Dermatosomes, 548.  
*Desmarestia*, 438, 502.  
 Désynapsis, 336.  
 Détermination du sexe, 390.  
 Deutoplasme, 24.  
 Diacynèse, 319.  
 Diaphragme, 523, 524.  
 Diastases, 167.  
 Diatomées, 37, 275, 296, 493, 500, 501,  
 525.  
 Dictyocinèse, 481, 524, 525.  
 Dictyosomes, 91, 302, 422, 553.  
*Dictyota*, 275, 296, 397, 502.  
 Didiploïdes (mitoses), 238.  
*Didymium*, 13, 147, 522, 553.  
 Différenciation, 19, 43, 241.  
 Différentiels (segments), 227.  
 Dimorphisme sexuel, 393.  
 Dinomitose, 269, 273.  
 Dioécisme, 398.  
*Dioon*, 299.  
 Diplonema, 319, 327.  
 Diplophase, 237.  
 Diplotène, 219.  
 Disjonction, 316, 327, 410.  
 Division directe, 261.  
 — réductrice, 314.  
*Dolichonema*, 182, 198.  
*Drosera*, 168, 315, 348, 350, 351, 425,  
 426, 495.  
*Drosophila*, 167, 230, 231, 232, 233,  
 234, 241, 309, 330, 379, 391, 400,  
 403, 409, 411, 426.  
 Dualité du chondriome, 88, 111.  
 Duplication, 378.  
 Durée de la mitose, 193.  
 Dyades, 319, 395.

## E

Eau.  
*Ectocarpus*, 53, 100, 445, 452.  
*Ectoplasma*, 43.

Elaioplastes, 73, 494.  
 Elasticité du cytoplasme, 37, 41.  
 Electivité, 443, 445.  
 Ellipsine, 28.  
*Elodea*, 10, 11, 33, 53, 56, 62, 63, 64,  
 74, 77, 79, 112, 113, 142, 144, 157,  
 166, 173, 399, 400, 421, 445.  
 Enchylène nucléaire, 139.  
 Enclaves (du cytoplasme), 494.  
 Endochromidies, 443.  
 Endomitose, 239, 240, 262.  
 Endoplasme, 43.  
 Endosome, 273.  
 Energide, 9.  
 Enjambement, 327, 330.  
 Enroulements (divers), 225, 318, 322,  
 326.  
*Entamaeba*, 157.  
*Enteromorpha*, 397, 430, 431, 543.  
*Entmischung*, 81, 443.  
 Entrecroisement, 327.  
 Epictèse, 452.  
 Epiderme, 115.  
*Epiplasma*, 522.  
 Equationnelle (division), 315.  
 Equationnel (plan), 322.  
 Equatoriale (plaque), 184.  
*Equisetum*, 108, 110, 298, 300, 309,  
 369, 397, 429, 540.  
 Ergastiques (formations), 24.  
*Ergastoblaste*, 478.  
 Ergastome, 24.  
 Ergastoplasme, 25, 52, 495.  
 Etat colloïdal, 37, 40.  
 Euchromatine, 204.  
 Euchromocentre, 139, 171, 278.  
*Euglena*, 302, 447, 480, 499, 505.  
 Eugléniens, 270, 480, 483.  
 Euploïdes, 352.  
 Evolution de l'antheridie, 105.  
 — des chiasmas, 327.  
 — des plastes, 86, 111, 122.  
 — des vacuoles, 419.  
*Excreta*, 25, 490.  
 Extrachromosomes, 372.  
 Extrafragment, 378.  
 Extrusions nucléolaires, 495.

## F

Facteurs, 346.  
 Fécondation, 118.  
*Festuca*, 364, 367.  
 Fibres astériennes, 294.  
 — tractrices, 194.  
 — fusoriales, 190.  
 Fibrilles préfusoriales, 184, 516.  
 Fibroblastes, 22.  
*Ficaria*, 364.  
 Filopodes, 44.  
 Fissuration (voir clivage).  
 Fixateurs, 39, 148.  
 — mitochondriaux, 56.



Fixation du noyau, 148.  
 Flagellés, 24, 479, 481.  
 Flagellés (division), 269.  
 Flavoniques (pigments), 432.  
 Flocculation, 40, 144, 146.  
 Floridéen (amidon), 497.  
 Fongine, 553.  
*Fontinalis*, 64, 152.  
 Foraminifères, 273.  
 Force de succion, 549.  
 Formes des noyaux, 136.  
*Fragaria*, 365, 401.  
 Fragmentation (du noyau), 262.  
*Fritillaria*, 331.  
 Fucine, 556.  
 Fucosidine, 556.  
 Fucosane, 448, 501, 502.  
*Fucus*, 46, 100, 275, 296, 438, 510.  
*Fuligo*, 29, 94.  
*Funaria*, 64, 104, 355.  
 Furrowing, 519.  
 Fuseau achromatique, 183, 188, 295, 517, 520.  
 — central, 278, 295.  
 — multipolaire, 520.  
 — secondaire, 517.  
 Fusion végétative, 361.  
 Fusome, 294.

## G

*Galeopsis*, 360.  
*Galtonia*, 209, 213, 325.  
 Garniture chromosomique, 208.  
 Gel (protoplasmique), 37, 40.  
 Gelée, 37, 40.  
*Gelidium*, 555.  
*Gemini*, 319.  
 Gemmules, 17.  
 Gènes, 17, 168, 228, 331, 346.  
 — (carte des), 347.  
 Génétique, 345, 407.  
 Génome, 208.  
*Genonema*, 169, 346.  
 Germe nucléolaire, 217.  
*Ginkgo*, 118, 147, 171, 298, 299, 302, 305, 369, 427.  
 Glandes salivaires, 230, 347.  
 Globoïde, 424.  
 Glucides, 31.  
 Glutathion, 58.  
 Glycogène, 95, 281, 283, 482, 496, 497.  
 Golgi (corps de), 481.  
 — (appareil de), 38, 91, 464, 481.  
 Gouttelettes lipidiques, 490, 492.  
*Gracilaria*, 101.  
 Grains d'aleurone, 422.  
 — d'amidon, 71.  
 — de fucosane, 448.  
 — proacrosomiques, 470.  
 — rouges, 280.  
 — de sécrétion, 490.

*Grana*, 62, 74, 75, 76, 77, 78, 79, 80, 81.  
*Granula*, 45, 46, 52, 89, 96, 97, 445, 450, 473.  
 Granulations lipidiques, 492.  
 Granules de ségrégation, 465.  
 — de soufre, 283.  
 Greffe, 399.  
*Griffithsia*, 11.

## H

Haploïdie, 352.  
 Haplomitose, 260, 269.  
 — filiforme, 273.  
 — caténiforme, 273.  
 Haplontes, 353.  
 Haricot, 138, 142, 151, 153, 193, 198, 201, 476.  
*Haworthia*, 209.  
 Héliozoaires, 274.  
 Helly (liquide de), 57.  
 Hémicellulose, 526.  
 Hémiperméable, 453, 454.  
 Hémiplontes, 352, 353.  
 Hémocyanine, 30.  
 Hépatiques, 73, 355, 395, 494.  
 Hérité, 390.  
 Hétéroauxine, 550.  
 Hétérochromatine, 204.  
 Hétérochromosomes, 322, 390, 400.  
 Hétérogamétique, 399.  
 Hétéromorphes, 322, 392.  
 Hétérophytisme, 398.  
 Hétéropléidie, 351.  
 Hétéroprotéides, 29.  
 Hétéropycnose, 204, 402.  
*Hétérosis*, 359.  
 Hétérothallisme, 398.  
 Hétérotypique, 315.  
 Hétérozygotes, 345.  
 Histiocytes, 457.  
 Histones, 151.  
 Holoprotéides, 30.  
 Homœotypique, 315.  
 Homogamétique, 399.  
 Homozygotes, 345.  
*Hookeria*, 81.  
 Hormones, 550.  
 — de blessures, 512.  
 — de divisions, 512.  
 Huiles, 493.  
*Humulus*, 399, 401.  
*Hyacinthus*, 118, 323.  
 Hyaloplasme, 44, 47, 491.  
 Hybrides sexuels, 345.  
 — de structure, 334, 378.  
 Hydrogel, 40.  
 Hydroleucites, 439.  
 Hypermastigines, 14, 16.  
 Hypertrophie, 232.  
*Hypnum*, 104.



## I

Idantes, 17.  
 Ides, 17.  
 Idiochromatine, 274.  
 Idiogramme, 236.  
 Idiozome, 107, 119, 304, 468, 469, 470.  
 Imbibition, 546.  
 Imprégnations argentiques, 467.  
 — osmiques, 467.  
 Inclusions cellulaires, 495.  
 Individualité des chromosomes, 180.  
 Infusoires, 14, 43, 157, 262, 305, 481.  
 Insertion (constriction d'), 211.  
 Interchangement, 371.  
 Intercinèse, 137, 180, 321.  
 Intermitose, 180, 187.  
 Interphase, 137, 180, 187.  
 Intersexués, 398.  
 Intussusception, 71, 547, 556.  
 Inuline, 434.  
 Inversion (hybride d'), 232, 334, 378.  
 Iode, 555.  
 Iodovolatilisation, 556.  
 Iodures, 444.  
 Iridescente, 71, 506.  
 Iris, 74, 75, 361, 518.  
 Irisants (corps), 506.  
 Isochromosomes, 211.

## J

Jacinthe, 171, 173, 189, 364.

## K

*Kalymma*, 220.  
 Karyocinèse, 8.  
 Karyolymphe, 135, 139.  
*Karyoplasma*, 43, 135.  
 Karyosome, 266, 278.  
 Karyotine, 139, 165.  
 Karyotype, 210, 235.  
 Kinétochore, 186, 211, 213.  
 Kinétosomes, 66, 304, 305.  
*Kinoplasma*, 294.  
 Koch-méthode, 149.

## L

Lacunome, 474.  
 Lamelle moyenne, 526.  
 Laminaires, 556.  
*Laminaria*, 62, 397, 431.  
*Larix europea*, 520.  
*Lathræa*, 67, 169, 199.  
 Laticifères, 12.  
*Laurencia*, 507.  
*Leikörperchen*, 213.  
*Lemanea*, 101.  
*Lemna*, 445.  
 Lépidosomes, 91, 118, 470, 471, 475.  
*Leptonema*, 317.  
 Leptotène (stade), 317, 325.

Leucites, 61.  
 Leucodérivés, 448, 450.  
 Leucoplastes 10, 62, 67.  
 Leucosine 496, 500.  
 Levures, 94, 264, 440, 447.  
 Liège, 531.  
 Lignification, 531, 553.  
 Lignine, 531.  
*Lilium*, 73, 347, 364, 380.  
 Limosphère, 106, 477.  
 Linine, 138, 219.  
 Linome, 39.  
 Lipides, 493.  
 — complexes, 31.  
 Lipidoplastes, 62, 73.  
 Lipidosomes, 24.  
 Lipochromes, 496.  
 Lipoides, 31, 170.  
 Lipophanérose 31, 74.  
 Lipoprotéides, 31, 74.  
*Lis Martagon*, 239.  
*Listera*, 62.  
*Lufja*, 197.  
 Lupin, 151, 153, 193, 198.  
*Lychnis*, 398, 402, 411.  
 Lycopène, 72.

## M

Macromolécule, 41.  
 Macronucleus, 14, 262.  
 Maïs, 138, 218, 370, 374, 379.  
*Marchantia*, 103, 297, 355, 396, 405.  
*Marsilia*, 298, 300.  
 Mastigomite, 304.  
 Mastigonte, 14.  
 Mastigosome, 304.  
 Matrice, 220, 242.  
*Matrix*, 220, 242.  
 Maturation (divisions de), 237, 314.  
 Méats, 540.  
 Mécanisme (de la mitose), 194.  
 Méiose, 237, 314.  
 — (théories de la), 333.  
*Melandrium album*, 398, 399, 400, 410, 411, 412.  
 Membrane, 510.  
 — cellulosique, 525.  
 — du noyau, 136, 153.  
 — des plastes, 84.  
 — plasmique, 38.  
 — primaire, 527.  
 — secondaire, 529.  
 — tertiaire, 529.  
 — vacuolaire, 439, 449, 454.  
*Mercurialis*, 399, 400.  
 Méristème, 22, 89, 122.  
 Mérotomie, 156.  
 Mésomitose, 260, 266, 267.  
 Métabolisme (du noyau), 160.  
 Métabolisme (produits du), 490.  
 Métacellulose, 553.



Métachromasie, 456, 504.  
 Métachromatine, 95, 280, 443.  
 Métachromes, 443.  
 Métacinèse, 184, 185.  
 Métamitose, 260, 266.  
 Métaphase, 180, 320.  
 Métaplasme, 24, 88.  
*Métasynapsis*, 319.  
 Métasyndèse, 319.  
 Méthodes de fixation, 148, 168.  
 — rapides, 168.  
 Micelles, 39, 543, 551.  
 Microchromosome, 395.  
 Microdissection, 137.  
 Microincinération, 170.  
 Microinjection, 301.  
 Micromanipulateur, 3, 157.  
 Micronucléole, 150, 151, 175.  
 Micronucleus, 14, 262, 354.  
 Microscope électronique, 2, 78, 283.  
 Microsomes, 33, 491.  
 Mitochondries, 28, 51, 470.  
 Mitoclasiques (poisons), 201.  
 Mitogéniques (radiations), 513.  
 Mitohormones, 512.  
 Mitoplastes, 67, 103, 108.  
 Mitoses, 179.  
 — anormales, 200.  
 — hétérotypiques, 315.  
 — homéotypiques, 315.  
 — réductrices, 314.  
 — somatiques, 180.  
 — syndiniennes, 272.  
 Mixoploïdie, 237, 238.  
*Mnium*, 62, 63, 64, 75, 88, 103, 104, 107, 335.  
 Monades, 395.  
 Monères, 14.  
 Monoploïde, 352.  
 Monosomique, 369.  
 Mosaïque (du tabac), 18.  
 Mouvements browniens, 34.  
 — du cytoplasme, 33, 493.  
 Mucifères (corps), 505.  
*Mucor*, 12, 33, 36, 53, 430, 522, 553, 554.  
 Muscinées, 103, 354, 421.  
 — (spermatogénèse des), 106.  
 Mutants polyploïdes, 356.  
 — polysomiques, 370.  
 — triploïdes, 354, 363.  
 Myofibrilles, 24, 90.  
 Myxomycètes, 10, 35, 36, 42, 94, 264, 309, 310, 427, 522, 553.

## N

*Narcissus*, 209, 214, 360, 364, 428.  
*Nebenkern*, 52, 107, 119, 469, 470.  
 Nécrobiose, 31.  
 Nécro-hormones, 512.  
 Némamères, 227.

Néoformation (du chondriome), 60.  
 — des vacuoles, 439, 441.  
 Neurofibrilles, 24, 90.  
*Neurospora*, 322, 397.  
*Nicotiana*, 209, 349, 350, 351, 353, 359, 361, 362, 367.  
*Nitella*, 33, 76, 431.  
 Noctiluque, 272.  
 Non-disjonction, 336.  
 Notion (d'énergide), 9.  
 Noyau, 8, 135.  
 — (caractères physiques), 152.  
 — (composition chimique), 162.  
 — (division), 179, 260.  
 — (rôle), 155.  
 — (structure), 137.  
 — (types morphologiques), 170.  
 Noyaux à prochromosomes, 171.  
 — diffus, 284.  
 — des Bactéries, 283.  
 — des Cyanophycées, 279.  
 — des Protistes, 264.  
 — quiescents, 137, 155.  
 Nucléale (réaction), 165, 167.  
 Nucléique (acide), 163.  
 Nucléofusome, 190.  
 Nucléoïdes, 284, 286.  
 Nucléole, 135, 150, 233, 405.  
 — (rôle du), 191.  
 — (signification), 192.  
 — (origine du), 278.  
 Nucléolaires (extrusions), 495.  
 Nucléoline, 150.  
 Nucléologénique (région), 215, 218.  
 Nucléome, 284.  
 Nucléophagie, 156.  
 Nucléoplasme, 25, 135.  
 Nucléoprotéides, 18, 29, 163.  
 Nucléosomes, 219, 283, 285.  
 Nullisomique, 369.

## O

Observation vitale, 140.  
*Œdognium*, 66, 67, 98, 203, 303, 305, 396, 397, 438, 481.  
*Œnothera*, 353, 356, 368, 374, 376, 380.  
 — *Lamarckiana*, 375, 376, 377.  
 Œnothères, 325, 374, 376.  
 Oignon (voir *Allium Cepa*).  
 Oléocorps, 73, 494.  
 Oléoplastes, 62, 494.  
 Oligochromocentrique, 177.  
 Orchidacées, 78, 116, 117.  
 Organisateur (nucléolaire), 218.  
 Orge, 201.  
 Oscillaires, 557.  
 Osmiophiles (plaquettes), 476, 481, 492.  
 Osmose, 451, 546.  
*Osmunda*, 62, 109, 148.  
 Oursin, 46.



Oxalate de Ca, 424, 430.  
 Oxychromatine, 138.  
 Oxydases, 170.  
 Oxydations, 58.  
 Oxyphiles (Propriétés), 167.

## P

Pachynéma, 229, 318, 324, 327.  
 Pachytène (stade), 318.  
*Pallavicinia*, 406.  
 Paludine, 467.  
 Panachures, 118.  
 Pangènes, 17.  
 Parabasal, 304, 479, 481.  
 Parachromosomique (substance), 242.  
 Para-cristaux, 18.  
 Paraglycogène, 498.  
 Paramyries, 499.  
 Paramylon, 498.  
*Paramylon-herde*, 499.  
 Paranucléole, 192, 218.  
 Paranucléosomes, 219.  
 Paraplasma, 24, 51, 490.  
 Parasynapsis, 319.  
 Parasyndèse, 319.  
 Paratinomitose, 260.  
*Paris quadrifolia*, 222, 227.  
 Pairs celluloso-pectiques, 526, 527.  
 — cutinisées, 537.  
 — lignifiées, 531.  
 — subérifiées, 531.  
 Parthénogénèse, 353.  
 Pathologie des plastes, 80.  
 — du chondriome, 60.  
 — du noyau, 143, 146.  
 Pectiques (composés) 526, 555.  
 Pectose, 526.  
*Pellia*, 204, 394, 550.  
 Pellicule ectoplasmique, 521.  
*Penicillium*, 430, 437, 440.  
 Périchromocentrique, 176.  
 Péridiniens (noyau des), 271.  
*Peridium*, 522.  
 Perméabilité, 545.  
 Phages, 18.  
 Phragmoplaste, 189, 514, 515.  
*Phycomyces*, 33, 523, 524.  
 Phylogénie des plastes, 121.  
 Physodes, 501, 503.  
 Phytoflagellés, 97, 269, 303.  
 Pièce intermédiaire, 120.  
 Pigments anthocyaniques, 432.  
 — carotinoïdes, 72.  
 — flavoniques, 432.  
 Pilszellulose, 553.  
 Pin maritime, 174, 517.  
*Pisum*, 377.  
 Plan équationnel, 321, 322.  
 — synaptique, 321, 322.  
 Plaque cellulaire, 514.  
 — équatoriale, 184.

Plaquettes osmiophiles, 476, 481, 492.  
*Plasmalemma*, 38, 454, 511.  
 Plasmique (membrane), 38.  
 Plasmode, 10, 29.  
 Plasmodesmes, 531, 533, 557.  
 Plasmodiophorales, 264, 553.  
 Plasmolyse, 452.  
 — (fausse), 452.  
 Plasomes, 548.  
 Plastes, 61, 114, 494.  
 Plastides, 61.  
 Plastidome, 10, 51, 61, 483.  
 Plastidules, 52.  
 Plastine, 150.  
*Podophyllum*, 180, 222.  
 Polaire (ascension), 185.  
 Pollen, 427, 441, 519.  
 Polyénergides (organismes), 12.  
 Polygènes, 207.  
*Polykrikos*, 14, 16, 305, 481.  
 Polyploïdes, 351, 409.  
 Polyploidie, 351, 409.  
 — somatique, 238.  
 Polysomatie, 237, 238.  
 Polysomique, 369.  
 Polyuronides, 526.  
 Polytènes (chromosomes), 230.  
*Polytoma*, 95.  
*Polytrichum*, 104, 106, 477, 525.  
 Ponctuations de la membrane, 529.  
 Position (effet de), 378.  
 Postréduction, 322, 328.  
 Pouvoir électif, 445.  
 Précipitation, 445.  
 Précocité (théorie de la), 333.  
 Préfusoriales (fibrilles), 184.  
 Prémétaphase, 184.  
 Préréduction, 322, 327.  
 Pression osmotique, 451.  
 Prés substance, 473.  
 Prétraitement, 224.  
 Primordia, 19.  
 — des plastes, 19, 115.  
 — des vacuoles, 418, 420, 432, 433.  
*Primula*, 357, 358, 361.  
 Proacrosomiques (grains), 470.  
 Prochromosomes, 139, 150.  
 Produits du métabolisme, 24, 490.  
 — de réserve, 490.  
 — de sécrétion, 57, 90, 464, 490.  
 Promitose, 260, 266, 267.  
*Pronuclei*, 119.  
 Pronucléole, 217, 218.  
 Prophase de la méiose, 317.  
 — de la mitose, 180.  
 Proplastides, 112.  
 Protéides, 29.  
 Protéines de structure, 28, 30, 37.  
 Protéine-virus, 18.  
*Protenor*, 391, 401.  
 Protéoplastes, 61, 62, 73.  
 Protistes, 14, 260, 302, 305, 481.  
 Protopectines, 527, 538.



Protocaryons, 260, 266, 268.  
 Protoplasme, 7, 24, 510.  
 Protoplaste, 157, 535.  
 Pseudochondriome, 52, 88, 476.  
 Pseudohaplontes, 354.  
 Pseudonucléoles, 150.  
 Pseudoplastes, 99.  
 Pseudopodes, 43.  
 Ptéridophytes, 355.  
 Pyrénoides, 65, 101.  
 Pyrénophore, 66.  
 Pyrénosome, 66.  
*Pyronema*, 36.  
*Pyrrhocoris*, 204, 403.

**R**

Racine, 114, 115.  
*Raphanus*, 142, 197, 359.  
*Raphano-brassica*, 358.  
 Rapport lipocytyque, 19.  
 Rapport  $\frac{N}{P}$  (nucléoplasmatique), 135,  
 160, 161, 512.  
 Rapports (entre plastes et mitochondries), 120.  
 Rayons mitogéniques, 513.  
 — nécrobiotiques, 31.  
 — X (action), 337.  
 Réactif de Giroud, 79.  
 Réaction de Molisch, 79.  
 — de Schiff, 165.  
 Réalisateurs, 346, 407.  
 Réciproque (enroulement), 327.  
 Réduction chromatique, 237, 314.  
 Région d'insertion, 185.  
 — nucléogénique, 215, 218.  
 Régression des plastes, 123.  
 Relationnel (enroulement), 225, 318,  
 327.  
 Relief cuticulaire, 538.  
 Réseau de chromatine, 171.  
 — vacuolaire, 433.  
*Réticulum*, 171.  
 Réticulaire interne (appareil), 466.  
 Réversibilité (des formes du vacuome),  
 425.  
*Rhizoclonium*, 478.  
 Rhizoplaste, 303.  
*Rhizopus*, 33, 36, 523, 553.  
 Rhodophycées (plastes), 101.  
*Rhœo*, 201, 208, 241, 377, 453.  
 Ribose, 164.  
 Ricin (huile), 493.  
 — (aleurone), 422.  
*Rickettsia*, 18.  
 Rôle du chondriome, 57.  
 — du fuseau achromatique, 190.  
 — du noyau, 155.  
 — du nucléole, 191.  
*Rosa*, 365, 366.  
 Rotation (du cytoplasme), 493.

Rouge neutre, 147, 420, 427, 441, 446,  
 456, 465.  
*Rumex*, 401, 409, 410, 411.

**S**

*Saprolegnia*, 52, 53, 94, 263, 436, 437,  
 441, 447, 448, 553.  
 Sarcode, 7.  
 Sat-chromosomes, 215.  
 Satellites, 213, 216.  
*Secale*, 372.  
 Secondaire (association), 332.  
 — (constriction), 213.  
 Seconde contraction, 319.  
 Segments différentiels, 227, 404.  
 Ségrégation (granules de), 465.  
 — somatique, 241.  
*Sclaginella*, 53, 111.  
 Sexe (déterminisme du), 397.  
 — (génétique du), 407.  
 Sexualité, 404.  
*Sinapis*, 151, 171.  
 Siphonales, 13.  
 Siphonnées, 158.  
 Siphonocladales, 13, 98.  
*Solanum*, 353, 357, 361, 365, 367.  
 Solénosome, 38.  
*Soma*, 179, 238.  
 Somatique (division), 179.  
 Soufre (granules de), 283.  
 Spermatide, 120, 298, 472.  
 Spermatogénèse, 106, 119, 297, 298,  
 299, 300, 309, 477.  
 Spermatozoïdes, 120, 236, 304, 307,  
 308, 472.  
 Spermiogénèse, 119, 307, 472.  
 Spermioteleosis, 119.  
*Sphacelaria*, 275.  
*Sphærocarpus*, 328, 355, 392, 393,  
 394, 395, 396, 403, 405, 408, 409,  
 411.  
*Sphagnum*, 88, 103.  
 Sphères attractives, 293.  
 Sphérome, 491.  
*Spinacia*, 238, 240, 401.  
 Spirale majeure, 324.  
 — mineure, 225, 324.  
 — résiduelle, 183.  
 Spiralisation, 224, 225, 324, 326.  
 Spirème, 183.  
 Spirémoïde, 38, 219, 283.  
*Spirogyra*, 42, 45, 46, 66, 67, 77, 78,  
 119, 154, 157, 158, 162, 177, 190, 200,  
 217, 276, 277, 278, 354, 430, 438,  
 445, 446, 455, 493, 523, 524, 525.  
 Spores, 109, 426.  
 Sporogénèse, 104.  
 Stathmocinèse, 202.  
*Stentor*, 156.  
 Stérinoplastes, 73, 434.  
*Stigma*, 480.



Stock diploïde, 204.  
*Strepsinema*, 318.  
 Strepsitène (stade), 318.  
 Stroma (plastidial), 74.  
 Structure cénocytique, 11.  
 — des chloroplastes, 73.  
 — des chromosomes, 208, 219.  
 — du cytoplasme, 39.  
 — spiralee, 222.  
 — (hybrides de), 334, 378.  
 Substance chromophile, 304, 467, 473, 481.  
 — chromophobe, 304, 467, 473, 481.  
 — chromotrope, 456.  
 — fusoriale, 189.  
 — parachromosomique, 189.  
 Suc nucléaire, 135, 139, 154.  
 Super-spirales, 225.  
*Surirella*, 278, 296, 309.  
 Symbiotes, 59.  
 Synapses, 534.  
 Synapsis, 316, 319.  
*Synchytrium*, 522, 553.  
*Syncytium*, 12.  
 Syndèse, 316, 319.  
*Syndinium*, 272.  
 Syndinienne (mitose), 272, 273.  
 Synérèse, 453.  
*Synizesis*, 319.  
 Système vacuolaire, 51.

## T

Tannins, 431, 435.  
 Tassement polaire, 186.  
*Taxus*, 420, 427.  
 Tégosomes, 120.  
 Télémitose, 260.  
 Télomitique, 211.  
 Télomère, 210.  
 Télophage, 180, 186.  
 Télосynapsis, 319.  
 Tentacules de *Drosera*, 425.  
 Terminalisation, 329.  
 Tétraploïdes (mutants), 354, 356.  
 Tétraploïdie, 356.  
 Tétraspores, 316, 321, 520.  
 Tétrasomique, 372.  
 Théorie alvéolaire, 39.  
 — cellulaire, 8.  
 — chromidiale, 282.  
 — chromonématique, 219.  
 — de la précocité, 333.  
 Thixotropie, 37.  
 Thymonucléique (acide), 164.  
*Tinantia*, 85.  
 Tissus (culture des), 21.  
 Tonofibrilles, 24, 39, 44.  
 Tonoplaste, 439, 449, 454.  
 Trabants, 213.  
 Tractrices (fibres), 194.  
*Tradescantia*, 42, 56, 67, 116, 140, 143,

144, 145, 146, 147, 173, 179, 180, 189, 193, 201, 208, 222, 321, 324, 325, 326, 365, 367, 378, 493, 515, 542, 550.  
 Translocation réciproque, 371.  
 Traumatine, 513.  
 Traumato-hormone, 512.  
 Triade, 395.  
 Trichocystes, 305, 505.  
*Trichomonas*, 269.  
*Trichonympha*, 14, 305.  
*Trillium*, 180, 209, 218, 222, 227, 323, 324, 326, 337, 380.  
 Triploïdes (mutants), 354, 363.  
 Trisome (groupe), 363, 369.  
 Trisomiques (mutants), 369.  
*Triticum*, 350, 353, 361, 365.  
*Tropæolum*, 72, 138.  
 Trophochromatine, 274.  
*Trophoplasma*, 43.  
 Trophosponge, 466, 467.  
*Tulipa*, 209, 364.

## U

Ultramicroscope, 40.  
 Ultramicroscopie, 40.  
 Ultraphagocytose, 457.  
 Urédinales, 263, 553.  
*Ustilago*, 398.

## V

Vacuoles, 418.  
 — (formation de *novo*), 439, 442.  
 — (fragmentation), 425.  
 — des cellules animales, 464.  
 — des Algues, des Champignons, 426, 436.  
 — digestives, 427.  
 — spécialisées, 435.  
 — à anthocyane, 425.  
 — à gaz, 281.  
 — à métachromatine, 281.  
 — (propriétés des), 442.  
 Vacuome, 51, 418, 421, 474, 500, 501.  
 — de la cellule animale, 427, 464, 474, 484.  
 — de la cellule glandulaire, 470, 471.  
*Vallisneria*, 33.  
*Valonia*, 431.  
*Vaucheria*, 11, 33, 39, 44, 100, 303, 434, 454, 496, 503, 504, 511.  
 Vert Janus, 55, 448.  
 Vésiculisation des plastes, 80.  
*Vicia Faba*, 138, 144, 171, 174, 180, 201, 209, 222.  
 Violet Dahlia, 148.  
 Virus, 8, 17, 18, 533.  
 Viscosité du protoplasme, 36.  
 Vitaines, 31.



Vitamines, 58.  
Vitellus, 39, 58, 93, 490, 495.  
— (origine du), 58, 495.  
Volutine, 449.  
*Volvox*, 14, 95.

**X**

X-chromosomes, 391.  
Xanthophylle, 72.

**Y**

Y-chromosomes, 391.  
*Yucca*, 369.

**Z**

*Zamia*, 299, 300.  
*Zea Mays*, 141, 174, 195, 349, 377.  
*Zentralspindel*, 278.  
*Zooflagellés*, 269, 303, 480.  
*Zygnema*, 67, 119, 445, 525.  
*Zygonema*, 318, 327.  
*Zygotène* (stade), 318.







## TABLE DES MATIÈRES

---

	Pages
AVANT-PROPOS .....	1
INTRODUCTION .....	7
a) Le protoplasme et la théorie cellulaire.....	7
b) La cellule des Protistes.....	14
c) Théorie cellulaire et forme élémentaire de la vie.....	16
d) Différenciation cellulaire.....	19
e) Les potentialités des cellules différenciées et la dédifférenciation..	20
f) Culture cellulaire et culture des tissus.....	21
g) Disposition générale des matières.....	23
Bibliographie .....	25

### CHAPITRE I. — Le Protoplasme.

I. — <i>La matière vivante</i> .....	27
a) Composition chimique.....	28
b) Etat physique du protoplasme.....	32
c) La cyclose ou circulation protoplasmique.....	33
d) Changements d'états physiques du protoplasme.....	36
II. — <i>Le cytoplasme</i> .....	38
a) Les problèmes de la structure du cytoplasme.....	39
b) Comparaison avec un gel colloïdal.....	40
c) Différenciation à l'intérieur du cytoplasme.....	43
d) La question du cytoplasme homogène.....	44
Bibliographie .....	47

### CHAPITRE II. — Les mitochondries et les plastes.

I. — <i>Le chondriome</i> .....	51
a) Caractères généraux .....	51
b) Rôle des mitochondries.....	57
c) Les symbiotes .....	59
d) Pathologie du chondriome, sa néoformation.....	60
II. — <i>Le plastidome</i> .....	61
a) Les chloroplastes.....	62
b) Les leucoplastes et les amyloplastés.....	67



c) Les chromoplastes.....	71
d) Les autres catégories de plastes.....	73
e) Structure des chloroplastes.....	73
f) Propriétés des chloroplastes.....	79
g) Modifications pathologiques des plastes (vésiculation).....	80
<b>CHAPITRE III. — L'évolution des plastes et des chondriosomes.</b>	
I. — <i>L'origine des plastes et les rapports entre chondriome et plastidome</i> .....	86
a) Les théories.....	87
b) Le chondriome des zoologistes.....	89
c) Comparaison entre les mitochondries animales et végétales.....	91
d) Le chondriome en tant que formation cellulaire.....	93
II. — <i>Plastes et chondriosomes dans la série végétale</i> .....	94
a) Les Champignons.....	94
b) Algues.....	95
1. — Chlorophycées.....	97
2. — Phéophycées.....	100
3. — Rhodophycées.....	101
c) Characées.....	102
d) Bryophytes.....	103
e) Cryptogames vasculaires.....	107
f) Phanérogames.....	111
1. — Origine des chloroplastes dans les organes aériens.....	112
2. — Origine des plastes dans les racines.....	114
3. — Les plastes dans le tissu épidermique.....	115
4. — Grains de pollen et éléments sexuels.....	117
III. — <i>Les constituants cytoplasmiques dans les cellules germinales des Animaux (le chondriome)</i> .....	119
IV. — <i>Conclusions sur les rapports entre plastes et mitochondries</i> .....	120
Bibliographie.....	124
<b>CHAPITRE IV. — Le noyau cellulaire.</b>	
I. — <i>Morphologie et structure</i> .....	135
a) La membrane nucléaire.....	135
b) La structure du noyau au repos : le nucléoplasme.....	137
1. — Méthodes caryologiques.....	139
2. — Observations vitales.....	140
3. — Changements de structure réversibles dans le noyau.....	143
4. — Coloration vitale du noyau.....	146
5. — Les procédés de fixation du noyau.....	148
c) Nucléoles et micronucléoles.....	150
d) Etat physique du noyau.....	152
II. — <i>Rôle du noyau</i> .....	155
a) La mérotomie et la vie du cytoplasme énucléé.....	156
b) La part du noyau dans le métabolisme.....	158



III. — <i>Les variations dans la taille du noyau et le rapport nucléoplasmatique</i> .....	160
IV. — <i>Constitution chimique des noyaux</i> .....	162
a) Les constituants chimiques fondamentaux : nucléoprotéides et acides nucléiques .....	163
1. — Recherche et distinction des acides nucléiques .....	165
2. — L'emploi des colorants et la chromatine des histologistes ..	167
b) Les constituants chimiques accessoires des noyaux .....	169
c) Constituants minéraux des noyaux .....	170
V. — <i>Les divers types des noyaux chez les Phanérogames</i> .....	170

#### CHAPITRE V. — La mitose ou caryocinèse.

I. — <i>Description générale de la mitose dans le type nucléaire des Liliacées</i> ..	180
II. — <i>Etude particulière de la mitose</i> .....	188
a) Le fuseau achromatique .....	188
b) Le nucléole et son comportement .....	191
c) Durée de la mitose .....	193
d) Mécanisme de la mitose .....	194
III. — <i>Les mitoses d'un type particulier</i> .....	196
a) Noyaux euchromocentriques .....	196
b) Noyaux oligochromocentriques et noyaux divers .....	198
IV. — <i>Les mitoses pathologiques</i> .....	200
V. — <i>Différenciation le long des chromosomes et dualité de la chromatine (Hétérochromatine et euchromatine)</i> .....	204

#### CHAPITRE VI. — Le stock chromosomique diploïde et la structure des chromosomes.

I. — <i>La structure des chromosomes</i> .....	208
a) Morphologie du chromosome .....	210
1. — La constriction d'insertion et le centromère .....	211
2. — Les constriction secondaires et les satellites .....	213
b) Relations entre chromosomes et nucléoles : la région nucléoligène ..	215
c) Structure fine des chromosomes : la théorie chromonématique .....	219
d) Description de la mitose en termes de chromonéma .....	224
e) Segments différentiels .....	227
f) Les chromomères et la structure chromomérique .....	228
g) Les chromosomes polytènes .....	230
II. — <i>Le caryotype et ses variations</i> .....	235
a) La polysomatie et la mixoploïdie .....	237
b) L'endomitose .....	239
Bibliographie des chapitres IV à VI .....	242



CHAPITRE VII. — Les noyaux chez les Organismes inférieurs  
et l'organisation cellulaire atypique.

I. — <i>Les noyaux et la division nucléaire chez les Protistes et chez les Thallophytes</i> .....	260
a) L'amitose .....	261
b) Les noyaux et les divisions nucléaires chez les Champignons .....	262
c) Les Amibes .....	265
d) Les Zoo- et les Phytoflagellés .....	269
e) Les Algues .....	275
II. — <i>L'organisation cellulaire atypique : Cyanophycées et Bactériacées</i> .....	279
a) Cyanophycées .....	279
b) Bactéries .....	283
Bibliographie .....	286

CHAPITRE VIII. — L'appareil centrosomien et la cinétide.

a) Caractères et propriétés du centrosome chez les Métazoaires .....	294
b) Les centrosomes dans la cellule végétale .....	296
c) Les rapports entre les centrosomes et les blépharoplastes .....	298
d) Les centrosomes et les blépharoplastes chez les Protistes et chez les Thallophytes .....	302
e) La cinétide chez les Protistes et dans les cellules flagellées .....	304
f) La cinétide des cellules motiles des Métazoaires .....	306
g) Origine des centrosomes .....	308
Bibliographie .....	310

CHAPITRE IX. — La Méiose ou Réduction chromatique.

Généralités et définitions .....	314
I. — <i>Etude cytologique</i> .....	316
a) Description générale de la méiose .....	316
b) Etude particulière de la méiose .....	321
1. — Le plan d'association et le plan de clivage : les tétrades de chromatides .....	321
2. — Structure des chromosomes méiotiques .....	322
3. — Evolution des chromosomes : cycle de spiralisation .....	324
4. — Les points de chiasmata et leur évolution (la chiasmotypie) .....	327
5. — La chiasmotypie et le crossing-over .....	330
6. — L'association secondaire des chromosomes .....	332
II. — <i>Explication de la méiose : les théories</i> .....	333
III. — <i>Les anomalies de la méiose</i> .....	335
Bibliographie .....	338



## CHAPITRE X. — Cytogénétique.

Généralités .....	345
Les rapports entre la cytologie et la génétique.....	345
I. — <i>L'étude cytologique des hybrides ou les chromosomes dans les hybrides</i> .....	347
II. — <i>Les mutations chromosomiques : la polyploïdie</i> .....	351
a) L'euploïdie. Haploïdie et hémiploïdie. Définitions.....	352
1. — Organismes inférieurs et Bryophytes.....	354
2. — Ptéridophytes .....	355
3. — Phanérogames.....	356
— Les mutants polyploïdes : la tétraploïdie.....	356
— L'amphidiploïdie.....	357
— Obtention expérimentale des polyploïdes.....	361
— Les mutants triploïdes.....	363
— Les séries polyploïdes naturelles.....	364
— La polyploïdie dans l'établissement des espèces.....	365
— Les races caryologiques.....	366
4. — Conséquences physiologiques de la polyploïdie.....	367
b) L'Aneuploïdie .....	369
1. — Mutants polysomiques de <i>Datura</i> et de Maïs.....	370
III. — <i>Le cas des Ænothères et des hybrides de complexes</i> .....	374
IV. — <i>Anomalies chromosomiques : hybrides de structure</i> .....	378
Bibliographie .....	380

## CHAPITRE XI. — Les chromosomes sexuels.

Les relations entre le sexe et la présence de chromosomes particuliers.....	390
I. — <i>Les chromosomes sexuels chez les Animaux</i> .....	391
II. — <i>Les chromosomes sexuels chez les Végétaux</i> .....	392
a) Bryophytes et Cryptogames.....	392
b) Phanérogames.....	398
1. — Les conditions de la sexualité chez les Pl. supérieures.....	398
2. — Les hétérochromosomes .....	400
III. — <i>Catactères cytologiques des chromosomes sexuels</i> .....	402
a) L'hétéropycnose et le comportement à la méiose.....	402
b) Les relations avec les nucléoles.....	405
IV. — <i>La génétique du sexe</i> .....	407
a) Les théories.....	407
b) Les changements de sexe.....	408
c) Sexe et polyploïdie.....	409
Bibliographie .....	412



## CHAPITRE XII. — Le vacuome ou appareil vacuolaire.

Introduction .....	418
I. — <i>L'évolution vacuolaire</i> .....	419
a) Les grains d'aleurone .....	422
b) La réversibilité dans l'évolution vacuolaire et l'aggrégation .....	425
c) Le vacuome dans les spores et dans les zoospores .....	426
II. — <i>Les produits renfermés dans le vacuome : leur analyse</i> .....	430
a) Les tannins et les pigments vacuolaires .....	431
b) Le rôle des vacuoles dans la nutrition et dans les échanges de matière .....	434
III. — <i>La spécialisation à l'intérieur du vacuome : vacuoles spécialisées</i> .....	435
IV. — <i>Le vacuome chez les Thallophytes</i> .....	436
a) Les Champignons .....	436
b) Le vacuome chez les Algues .....	437
V. — <i>L'origine des vacuoles</i> .....	439
VI. — <i>Les propriétés des vacuoles</i> .....	442
a) La coloration vitale du vacuome .....	443
1. — L'électivité vis-à-vis des colorants et le pouvoir d'accumulation .....	445
2. — Signification des colorations vitales et théories explicatives .....	448
b) Propriétés osmotiques .....	451
c) La paroi vacuolaire ou tonoplaste .....	454
d) Les propriétés chromotropes .....	456
e) L'athrocytose et le pouvoir d'accumulation des cellules .....	457
Bibliographie .....	457

## CHAPITRE XIII. — L'appareil de Golgi.

I. — <i>La question du vacuome de la cellule animale</i> .....	464
II. — <i>L'appareil de Golgi et les dictyosomes dans la cellule animale</i> .....	466
III. — <i>Le problème de l'appareil de Golgi dans la cellule végétale</i> .....	474
a) Hypothèse de GUILLIERMOND .....	475
b) Hypothèse de E. WEIER et conclusions .....	477
IV. — <i>L'appareil de Golgi chez les Protistes</i> .....	479
V. — <i>Vue d'ensemble et comparaison entre les cellules animales et végétales</i> .....	483
Bibliographie .....	485

## CHAPITRE XIV. — Les produits du métabolisme et le paraplasme.

Définitions. Généralités .....	490
I. — <i>Les microsomes de la cellule végétale</i> .....	491



II. — <i>Les enclaves de corps gras</i> .....	493
III. — <i>Les enclaves protéidiques</i> .....	494
IV. — <i>Les inclusions spéciales du cytoplasme chez les Thallophytes</i> .....	495
a) L'amidon des Floridées et le glycogène .....	496
b) Le paramylon des Eugléniens et la leucosine .....	498
c) Les physodes des Algues brunes .....	501
d) Les physodes chez les Algues autres que les Algues brunes .....	503
e) Les corps mucifères .....	505
f) Les corps irisants .....	506
Bibliographie .....	507
CHAPITRE XV. — <b>La membrane d'enveloppe des cellules végétales.</b>	
Généralités. Définitions .....	510
I. — <i>Le cloisonnement</i> .....	511
a) Aperçu au sujet des facteurs responsables de la division cellulaire ..	512
b) Origine de la membrane et cytocinèse .....	513
1. — Formation aux dépens d'une « plaque cellulaire » .....	514
2. — Le cloisonnement dans la microsporogénèse et le procédé par sillonnement .....	519
3. — Le cloisonnement de la cellule animale .....	520
4. — Le cloisonnement chez les Thallophytes .....	521
c) Le partage des protoplastes : chondriocinèse et dictyocinèse .....	524
II. — <i>Constitution de la membrane principalement chez les Plantes supé-             rieures</i> .....	525
a) Les différentes couches de la membrane .....	525
b) Les plasmodesmes .....	531
1. — Chez les Plantes supérieures .....	531
2. — Chez les Thallophytes .....	533
c) La cuticule et les couches cuticulaires .....	537
d) L'origine des méats intercellulaires .....	540
III. — <i>Propriétés de la membrane</i> .....	542
a) Propriétés physiques .....	543
b) Propriétés physiologiques .....	545
IV. — <i>Croissance de la membrane</i> .....	546
a) Les théories .....	547
b) Le rôle des substances de croissance .....	550
V. — <i>La membrane chez les Thallophytes</i> .....	553
a) Champignons .....	553
b) Algues .....	554
Bibliographie .....	557
VOCABULAIRE .....	565
INDEX DES NOMS D'AUTEURS .....	585
INDEX DES MATIÈRES .....	593





---

ACHEVÉ D'IMPRIMER

LE 3 JUIN 1947

PAR

JOUVE & C<sup>ie</sup>, IMPRIMEURS

15, RUE RACINE, PARIS

N° AU C. O. L. 31.6939

POUR

PAUL LECHEVALIER, EDITEUR

LIBRAIRE POUR LES SCIENCES NATURELLES

12, RUE DE TOURNON, PARIS (VI<sup>e</sup>)

N° de production 284

Dépôt légal effectué : 2<sup>e</sup> trimestre 1947

---







BIBLIOTEKA  
Instytutu im. M. Nenckiego

XXVI  
1281