ÉTUDE
de
L'ŒUF DE COBAYE
aux premiers stades de l'embryogenèse

PAR LE
D^r HONORÉ LAMS

*Travail fait au Laboratoire d'Histologie et d'Embryologie
de l'Université de Gand.*

LIÉGE
IMPRIMERIE H VAILLANT-CARMANNE
8, Rue St-Adalbert, 8.
—
1913

591.3
L21e

La dissertation portant pour titre : « Etude de l'œuf de Cobaye aux premiers stades de l'Embryogenèse », présenté par le Docteur HONORÉ LAMS, en vue de l'obtention du diplôme scientifique spécial de docteur en sciences embryologiques, peut être livrée à l'impression.

Gand, le 15 mars 1913.

*Le Secrétaire,
Dr. sc. Fél. Daels.*

*Le Doyen de la Faculté de médecine,
Dr. H. de Stella.*

ART. 4 de l'arrêté ministériel du 10 mars 1894 : « La dissertation, comme condition d'admission aux épreuves subséquentes, ne peut être publiée qu'avec l'autorisation de la Faculté. En aucun cas, les opinions de l'auteur ne peuvent être considérées, par le fait de l'admission de son travail, comme étant celles de la Faculté ou de l'Université. »

Digitized by the Internet Archive
in 2017 with funding from
University of Illinois Urbana-Champaign Alternates

Etude de l'œuf de Cobaye aux premiers stades de l'embryogenèse,

PAR LE

DOCTEUR HONORÉ LAMS.

*Travail fait au Laboratoire d'Histologie et d'Embryologie
de l'Université de Gand.*

(Planches XI, XII, XIII et XIV.)

INTRODUCTION.

Lorsqu'en 1906, nous avons présenté, au Congrès des Anatomistes à Bordeaux, les résultats de nos études sur les œufs de la Souris blanche et du Cobaye, le travail de SOBOTTA, datant de 1895, concernant les premières phases du développement de l'œuf de la Souris blanche, était devenu pour ainsi dire classique, grâce aux données précises qui y sont formulées. Sans les contredire sur les points essentiels, certains faits que nous avons observés, parmi lesquels l'existence constante de deux globules polaires, prouvèrent que les affirmations de SOBOTTA étaient beaucoup trop absolues; de plus amples recherches en ont d'ailleurs fait justice et SOBOTTA lui-même, en 1907, a considérablement changé ses premières vues. Depuis cette époque, nos recherches sur l'œuf de la Souris blanche ont été en partie confirmées, complétées et rectifiées par une série de savants parmi lesquels nous citons GERLACH (1906), MELISSINOS (1907), KIRKHAM (1907), ATHIAS (1910), LONG et MARK (1911).

A peu près en même temps que notre travail détaillé, déposé au Ministère le 20 janvier 1905 et publié ultérieurement dans les Archives de Biologie (LAMS et DOORME, 1907), un savant

russe, RUBASCHKIN, faisait paraître en 1905 une étude indépendante de la nôtre, sur les processus de maturation et de fécondation de l'œuf de Cobaye. De sérieuses divergences de vues nous ont engagé à continuer nos recherches sur l'œuf de ce petit mammifère, d'autant plus que depuis la publication à peu près simultanée de ces deux travaux, contradictoires sur une foule de points, aucune recherche n'a paru concernant les questions très complexes que nous y discutons, en nous basant sur l'étude de l'œuf de Cobaye.

Depuis 1906, nous avons patiemment accumulé les matériaux pour le présent travail et, malgré les difficultés nombreuses qui nous ont souvent arrêté, nous sommes en mesure d'établir à l'heure actuelle une série de faits nouveaux, de compléter nos recherches antérieures et d'étayer sur des bases solides des notions intéressantes concernant la structure du cytoplasme ovulaire, les changements de polarité de l'œuf au cours de son évolution et la façon particulière dont se déroulent les phénomènes successifs de la maturation, de la fécondation et de la segmentation, tant au point de vue nucléaire que cytoplasmique.

MATÉRIEL ET TECHNIQUE.

L'élevage des cobayes n'offre pas de difficultés spéciales : ces animaux supportent bien la captivité en cage et se reproduisent facilement. Les croisements trop fréquents entre descendants d'une même femelle ont eu des résultats très défavorables. Nous avons d'abord constaté une diminution du nombre des jeunes, puis de la mortinatalité, enfin un cas particulièrement net de stérilité. Malgré un coït fécondant, le follicule non rompu a acquis tous les caractères d'un corps jaune, alors que l'œuf resté en son centre y subissait la dégénérescence (ovaires fixés par le Subtriessig, 24 à 30 heures après le coït : chacun d'eux contient un corps jaune renfermant encore l'œuf).

En vue d'avoir une succession de stades aussi complète que possible, nous avons étroitement surveillé les animaux mis en expérience et la chronologie que nous avons adoptée pour caractériser l'état de l'œuf a pour point de départ le moment précis du coït, relativement facile à établir, alors que la mise-bas, se faisant généralement pendant la nuit, échappe à l'observation.

L'animal chloroformisé est laparotomisé et ses ovaires avec les trompes jusqu'aux cornes utérines sont enlevés et plongés séance tenante dans le liquide fixateur, soit les liquides de Flemming, Hermann, Benda, Bouin, — additionné d'acide osmique à 2 % *aq.* dans la proportion de 10:1, — soit le sublimé en solution aqueuse saturée, seul ou additionné d'acide acétique dans la proportion de 20:1, le Subtriessig, d'après la formule de M. HEIDENHAIN, l'acide trichloracétique à 5 % *aq.*, les liquides de Zenker et de Bouin. Tous ces fixateurs ont leurs avantages particuliers : les fixateurs osmiés sont indispensables pour l'étude des éléments graisseux inclus dans le cytoplasme, tandis que les autres mettent mieux en évidence la structure du noyau, les figures achromatiques, la queue du spermatozoïde, etc.

L'enrobage s'est fait dans la paraffine par l'intermédiaire du xylol ou dans la celloïdine-paraffine, méthode qui présente de multiples avantages. Les coupes d'une épaisseur de 5 à 7 1/2 μ ont été effectuées une à une au microtome Schanze ; l'emploi du microtome Minot est à déconseiller à cause de l'écrasement qu'il produit, tant de la paraffine que de la pièce. L'œuf de cobaye est un des plus petits œufs de mammifère ; il est impossible, sans risquer de le perdre ou de l'altérer, de l'isoler en l'exprimant hors de la trompe, comme on peut le faire facilement chez la chienne, la chatte, la lapine, et de soumettre cette cellule à toute la série des manipulations nécessaires. On a tout intérêt d'ailleurs, à couper la masse totale assez volumineuse de l'ovaire et de la trompe, malgré le nombre considérable de coupes, attendu que les résultats donnés par l'ovaire fournissent le plus souvent de précieux renseignements sur l'état du contenu de l'oviducte.

Les colorations ont varié d'après le fixateur : la safranine, suivie ou non de vert-lumière, a été réservée aux coupes de pièces soumises à l'action de l'acide osmique ; l'hématoxyline ferrique et la coloration d'après la méthode de Mallory ont été employées après un fixateur non osmié.

Les coupes sériées ont été examinées à l'aide d'un objectif Leitz, 1/12 à immersion homogène, oculaires 2 et 4, ainsi qu'avec l'objectif apochromatique Zeiss, 3 mm. à immersion et l'oculaire de compensation 8. Nous avons exécuté nous-même tous les dessins à un grossissement de 900 diamètres. Pour les autres détails, nous renvoyons à l'explication des planches.

CHAPITRE I.

Physiologie sexuelle du Cobaye.

Les cobayes qui ont fourni le matériel pour le présent travail ont été sacrifiés en très grand nombre. Nous n'avons point voulu refaire l'étude de la vitellogenèse de l'oocyte pendant sa période d'accroissement, les recherches portant sur la maturation, la fécondation et la segmentation étant déjà fort laborieuses et étendues. Nous avons recueilli des ovaires avec leur oviducte depuis le moment de la mise-bas, ou juste avant, jusqu'à 107 heures après le coït, ainsi que le montre le tableau que nous avons intercalé à la fin de ce chapitre. Nous avons trouvé des œufs à presque tous les stades compris entre celui où l'ovule renferme encore une vésicule germinative et celui où il est divisé en une douzaine de blastomères, situés à l'entrée de l'utérus.

Nous avons constaté déjà en 1905, et nous pouvons confirmer aujourd'hui, que la durée de la gestation chez le cobaye est de neuf semaines, conformément aussi aux indications de TOURNEUX (1909, p. 552); BISCHOFF (1852), et avant lui ALDROVANDI, LEGALLOIS, FREULER et SCHULZ l'avaient observé depuis bien longtemps, tout en signalant une différence possible de quelques jours. RUBASCHKIN (1905, p. 510) indique dix semaines.

Le nombre des œufs, par conséquent des jeunes, varie de 1 à 5, ce dernier chiffre étant rarement atteint et jamais dépassé. Nous avons obtenu un ou le plus souvent deux œufs par cobaye — ce qui constitue une circonstance fâcheuse, attendu qu'il faut sacrifier un nombre considérable d'animaux pour obtenir une quantité relativement restreinte d'œufs. Par contre, chez la souris blanche, nous avons trouvé souvent huit à dix œufs ; chez le rat brun 10, 12 et une fois 13 œufs ; O. VANDER STRICHT (1908, p. 4) recueille jusque 7 œufs dans l'oviducte chez la chienne ; R. VANDER STRICHT (1911), 5 à 6 œufs par chatte.

L'accouplement se fait en général 2 à 4 heures après la mise-bas. Le mâle adulte est toujours prêt au coït ; quand on le met auprès d'une femelle qui a mis bas depuis deux heures, par exemple, c'est pendant l'heure suivante que s'effectue l'accouplement. Cet acte est suivi chez le mâle d'une parésie des membres postérieurs durant quelques minutes et caractéristique, ainsi que le fait remarquer RUBASCHKIN, pour un coït à peine terminé : fait précieux à noter si l'on n'a pas observé le coït même qui est achevé en quelques secondes. L'examen de la sécrétion vaginale et utérine lève d'ailleurs facilement tous les doutes et nous l'avons régulièrement pratiqué.

Comme REICHERT (1861) et RUBASCHKIN (1905), nous n'avons jamais constaté l'existence d'un bouchon vaginal, obturant comme chez la souris blanche, l'ouverture du vagin. LEUCKART et BISCHOFF (1852, p. 13) l'affirment cependant, ainsi que REIN (1883, p. 238). SOBOTTA (1895, p. 35) écrit également que le bouchon vaginal ne se maintient que 4 à 9 1/2 heures. Quelques jours après la mise-bas, le coït n'est plus possible : les parois vaginales sont accolées et ne permettent plus l'introduction du pénis. Nous n'avons pas encore fait d'expérience pour nous rendre compte avec précision jusqu'à quelle heure après la mise-bas la femelle se laisse encore saillir. Trois ou quatre jours après le part, certainement le coït est devenu impossible, fait également observé par RUBASCHKIN (1905, p. 514).

Quant à la question de savoir si les deux ovaires participent à l'ovulation, RUBASCHKIN indique que dans 17 cas les deux ovaires, dans 18 cas un seul, fournissent un ou des œufs ; d'après notre estimation, dans les trois quarts des cas au moins, chaque ovaire participe à l'ovulation.

Chez certains mammifères, l'ovulation est spontanée, sans relation causale avec le coït et la mise-bas ; dans cette catégorie on peut ranger les primates, la femme (ANCEL et BOUIN, 1908), la chienne (BISCHOFF, 1845 ; MARSHALL et JOLLY, 1905 ; ANCEL et BOUIN, 1908), la jument, la vache, la truie (ANCEL et BOUIN, 1908), le rat (SOBOTTA et BURCKHARD, 1910 p. 490 et KIRKHAM, 1910 p. 249). Chez ces animaux la fécondation arti-

ficielle est possible ; elle ne l'est pas quand le coït provoque l'ovulation, comme chez le lapin (ANCEL et BOUIN, 1908), la chatte et le furet (MARSHALL, 1904, p. 328). Chez la souris blanche, l'ovulation est spontanée : LONG et MARK (1911) fécondèrent artificiellement toutes les souris blanches qu'ils mirent en expérience.

Pour le cobaye, les opinions sont très partagées. REICHERT (1861) est d'avis que le coït peut et doit avoir une participation très certaine à la rupture du follicule de De Graaf et à la mise en liberté de l'œuf. A quelques lignes de distance (p. 117) il écrit : " Wo das Männchen zur Zeit der Brunst des Weibchens zugegen ist, da kann als Regel gelten, dass die Begattung dem Austritt des Eichens aus dem Graaf'schen Follikel vorausgeht und dass das ausgetretene Eichen die Samenkörperchen im Eileiter bereits vorfindet „ — et plus bas : " Alle Eichen die ich am ersten Tage nach der Begattung aufsuchte, befinden sich in einem später näher zu besprechenden Zustande, aus welchem nach anderweitigen Erfahrungen gefolgert werden musste, dass der Befruchtungsakt erst nach dem Austritt der Eichen aus dem Graaf'schen Follikel stattgefunden habe. „ Rappelant que BISCHOFF a trouvé un œuf dans la trompe 21 heures après le coït, REICHERT en découvre plusieurs 18, 19, 20 et 22 heures après la mise-bas et d'après leur aspect, le coït aurait déjà eu lieu depuis plusieurs heures : (p. 113) " Man kann also vorläufig nur aussagen, dass die Graaf'schen Follikel etwa 12-14 Stunden nach der Begattung bersten und die Eichen ausstossen. „ SOBOTTA (1895, p. 18), en signalant les travaux de REICHERT sur l'œuf de Cobaye, commet une erreur lorsqu'il écrit : " REICHERT verlegt die Zeit des Berstens der Follikel auf die 9. bis 10. Stunde nach der Begattung. Letztere soll stets vor dem Austritt des Eies erfolgen. „ En 1905, ne pouvant pas nous procurer le mémoire original de REICHERT, nous avons utilisé ces données qui ne se rapportent absolument pas au cobaye. SOBOTTA, ayant sans doute mal lu le texte de REICHERT, a confondu le cobaye avec le lapin, animal que REICHERT a également utilisé pour ses recherches et auquel s'appliquent les indications relatées par SOBOTTA (voir REICHERT, 1861, p. 111).

D'après les observations de BISCHOFF et de REICHERT (1861, p. 110), les œufs mûrs sont projetés dans les trompes pendant les 24 premières heures après la mise-bas et le coït fécondant consécutif, par suite de la rupture du follicule de De Graaf fortement distendu. REIN (1883) observe un œuf à vésicule germinative excentrique 12 heures après la mise-bas. RUBASCHKIN (1905, p. 511) indique que l'ovulation s'effectue à partir de cinq heures après la mise-bas. Dans nombre de cas, elle n'a pas encore eu lieu dans les premières heures après le coït. Vingt heures après la mise-bas, cet auteur trouve un œuf dans l'espace périovarique ; il admet que l'ovulation s'effectue en général dans les premières heures après la mise-bas, mais que les follicules ne se rompent pas tous au même moment, quoique cependant à intervalles rapprochés. En somme, RUBASCHKIN ne fait pas clairement connaître si l'ovulation chez le cobaye est ou non sous la dépendance de l'accouplement : de là, des divergences dans les citations des auteurs. RUBASCHKIN (p. 538) décrit et figure des œufs trouvés dans la trompe et non fécondés, mais il n'indique pas si le coït a eu lieu ou non, ce qui constitue une lacune grave qui laisse planer le doute sur un grand nombre de ses observations. VON WINIWARTER et SAINMONT (1908, p. 130) écrivent, en citant RUBASCHKIN : " sans coït, pas de follicules rompus „. Pour KIRKHAM (1910, p. 246), il semble résulter du texte de RUBASCHKIN que le coït et l'ovulation sont des phénomènes essentiellement indépendants. BOUIN et ANCEL (1910), affirment cependant que, chez le cobaye, l'ovulation n'est pas spontanée et ils considèrent la déchirure des follicules mûrs, en l'absence de tout rapprochement sexuel (fait observé par MULON) comme rare et exceptionnelle (1910, note de la page 7). D'après LOEB (1906), l'ovulation se fait spontanément, qu'il y ait coït ou non, dans les dix heures qui suivent la mise-bas. Cependant SOBOTTA (1906) figure un œuf intra-ovarique de cobaye, au stade du second fuseau de maturation, après expulsion du premier globule polaire ; il provient d'un follicule normal près de la rupture ; le cobaye, ayant mis bas pendant la nuit, a été sacrifié 12 heures après le coït.

En présence de ces affirmations contradictoires ou hésitantes, des recherches minutieuses s'imposaient. Nous les avons faites : elles prouvent que, contrairement à ce qui se passe chez la lapine (HEAPE, 1905 ; DUBREUIL et REGAUD, 1908), l'ovulation est spontanée chez le cobaye : elle n'est pas subordonnée à l'accouplement. Chez des femelles accouplées ou non, les follicules mûrs, normaux, se rompent le plus souvent entre 12 et 17 heures après la mise-bas. Chez une seule femelle de cobaye, nous avons observé que, malgré la mise-bas et le coït, les follicules mûrs de chaque ovaire ne se sont pas rompus et se sont transformés en corps jaunes, l'œuf restant intra-ovarique; mais c'est là un fait exceptionnel que nous croyons pouvoir attribuer à un trouble dans la physiologie sexuelle du cobaye en question, cette femelle étant le résultat de fréquents croisements consanguins. MULON (1909-1910) a décrit un cas analogue que nous analyserons plus loin.

En général, l'accouplement précède la rupture folliculaire, sans en être la cause ; les spermatozoïdes attendent l'arrivée de l'ovule dans la trompe. Dix heures après le coït, le germe mâle peut être à peine entré dans le vitellus de l'œuf. Nous croyons que l'ovule est encore fécondable à ce moment et il est possible qu'il le soit encore peu de temps après le coït, époque ultime après laquelle nous n'avons plus rencontré d'ovules non fécondés, présentant des caractères normaux ; 34 heures après le coït, l'ovule dans la trompe montre des signes manifestes de dégénérescence et ne semble plus fécondable, apte à donner naissance à un embryon normal. Cette conclusion, basée sur la morphologie de l'ovule n'a pas encore été vérifiée et confirmée expérimentalement. L'ovule, une fois dans la trompe, le cobaye accepte-t-il encore le coït ? La copulation est-elle encore possible à partir de 17 heures après la mise-bas ? Quel serait le résultat de la fécondation d'un ovule après ce moment, par exemple, par fécondation artificielle ? Ce sont là des questions d'embryogénie expérimentale auxquelles des recherches ultérieures donneront probablement une réponse satisfaisante.

Il eût été intéressant de déterminer quels sont les facteurs qui occasionnent le rut et l'ovulation chez le cobaye, après la mise-bas ; jusqu'ici malheureusement aucune des expériences tentées pour résoudre ce problème n'a donné de résultats. Les travaux de LOEB (1906 et 1911) et de MULON (1908) ont démontré que l'extirpation du corps jaune accélère la première ovulation à venir, malgré une grossesse existante, et que l'action prolongée du corps jaune empêche les follicules de se rompre. Comme le corps jaune est postérieur au rut et à l'accouplement, le rut n'est évidemment pas provoqué par lui. D'après WEYMEERSCH (1911, p. 30), c'est au corps jaune exclusivement qu'est dévolu le rôle de présider à la fixation de l'œuf dans l'utérus des mammifères, grâce à une sécrétion spéciale des cellules glandulaires dont se compose le corps jaune.

Pour découvrir les véritables causes du rut et de l'ovulation, il n'est peut-être pas sans utilité de connaître la suite chronologique des phénomènes qui caractérisent l'activité génitale du cobaye, telle que nos recherches l'ont établie.

1. Pendant la grossesse ou avant la première grossesse, les ovules destinés à la ponte prochaine s'accroissent et deviennent mûrs.

2. La mise-bas est immédiatement suivie du rut ou bien le rut se produit pour la première fois chez l'animal pubère. A ce moment aucun follicule n'est encore rompu.

3. Qu'il y ait copulation ou non, présence ou absence du mâle, dans tous les cas, les follicules se rompent entre 12 et 17 heures après la mise-bas.

S'il n'y a pas d'accouplement, la femelle peut de nouveau ovuler 10 à 12 jours après la mise-bas (RUBASCHKIN), 35 jours après la mise-bas (BISCHOFF), 19 à 24 jours après la mise-bas (LOEB), chiffres que nous n'avons pas encore pu vérifier.

S'il y a coït, celui-ci s'effectue en général 2 à 4 heures après la mise-bas. Nous ignorons jusqu'à quel moment précis après le part le coït est possible, par suite de l'état des organes géni-

taux de la femelle, — et fécondant, car malgré l'entrée du spermatozoïde dans l'œuf, celui-ci peut être déjà trop altéré par vieillesse pour continuer à vivre : ainsi s'expliqueraient les rares cas de polyspermie, évidemment pathologiques.

Si l'œuf n'est pas fécondé, il dégénère et disparaît ; s'il est fécondé à temps, c'est-à-dire avant que les altérations dues à une trop longue attente soient survenues, il se segmente, parcourt l'oviducte et arrive vers la moitié du 4^e jour dans l'utérus, où il se fixe dans la suite. Nous avons recueilli 107 heures après le coït un œuf divisé en 12 à 14 blastomères, situés dans la trompe au niveau de son débouché dans la matrice. D'après BISCHOFF (1852, p. 47) : “ Am Ende des dritten Tages verlässt das Meerschweinchen mit einem in 8-16 Kugeln zerlegten Dotter den Eileiter. Am 4. und 5. Tage setzt sich der Theilungsprocess des Dotters im Uterus noch etwas fort. „ Pour REICHERT (1861, p. 114) : “ Die Eichen befinden sich am Ende des dritten und zu Anfange des vierten Tages nach dem Wurf auf der Wanderung zur Höhle des Gebärmutterhorns. In der zweiten Hälfte des vierten Tages sahen wir sie in der Spitze des letzteren. „

Dans le tableau suivant, nous avons groupé par ordre, en nous guidant d'après le moment auquel le cobaye a été sacrifié, tous les œufs dont l'étude nous a fourni des résultats certains : nous avons négligé les séries incomplètes ou inutilisées par suite de coupes défavorables. Il faut bien remarquer que le nombre d'œufs indiqué dans la colonne n° 3 est celui des œufs étudiés et non pas le nombre réel d'œufs existant dans l'oviducte.

D'après nos propres recherches, dans l'ovaire, on trouve l'ovule avec :

la vésicule germinative, jusque 6 heures après le coït ;

le premier fuseau de maturation jusque 10 heures après le coït ;

le premier globule polaire expulsé et / jusque 11 1/2 heures
le second fuseau de maturation { après le coït.

MOMENT DE LA FIXATION.	LIQUIDE FIXATEUR.	Nombre d'œufs étudiés.	STADE DE DÉVELOPPEMENT DES OVULES INTRA-OVARIQUES.	NUMÉROS DES FIGURES.
Avant la mise-bas.	Flemming.	1	Vésicule germinative centrale.	
Au moment de la mise-bas.	Id.	1	Id. id. excentrique.	
	Benda.	2	Id. id.	
Après le coït.				
1 heure.	Flemming.	2	Id. id.	1
	Sublimé.	1	Id. id.	2
2 heures.	Id.	1	La membrane nucléaire a presque disparu.	55
	Id.	1	Premier fuseau de maturation.	
3 heures.	Id.	5	Premier globule polaire expulsé.	
	Bouin.	1	Premier fuseau de maturation.	4
	Id.	2	Dyaster du premier fuseau de maturation.	7 et 8
	Id.	3	Premier globule polaire expulsé.	10 à 13
5 heures.	Sublimé.	3	Premier fuseau de maturation.	5 et 6
	Id.	1	Ebauche du premier fuseau de maturation.	3
5 1/4 heures.	Flemming.	1	Vésicule germinative excentrique.	
	Id.	3	Premier fuseau de maturation.	
	Sublimé.	2	Id. id.	
	Benda.	1	Id. id.	
6 heures.	Sublimé.	2	Premier globule polaire expulsé.	9 et 14
	Id.	2	Premier fuseau de maturation.	
10 heures.	Flemming.	3	Second fuseau de maturation.	15
11 1/2 heures.	Sublimé acétique.	3	Second fuseau de maturation dans un follicule très développé et atrésique.	
12 à 14 heures.	Flemming.	2	Deux pseudo-pronuclei dans un œuf contenu dans un follicule très développé et atrésique.	
18 heures.	Id.	2	Corps jaune constitué aux dépens d'un follicule non rompu, dont l'œuf est en dégénérescence.	50 et 51
24 à 30 heures.	Subtriessig.	2		

MOMENT DE LA FIXATION.	LIQUIDE FIXATEUR.	Nombre d'œufs étudiés.	STADE DE DEVELOPPEMENT DES ŒUFS DANS L'OVIDUCTE	NUMÉROS DES FIGURES.
Après le coït.				
10 heures.	Bouin.	1	Second fuseau de maturation ; présence du spermatozoïde dans le vitellus.	18
10 1/2 heures.	Sublimé.	1	Second fuseau de maturation ; œuf non encore fécondé.	16
11 à 15 heures.	Flemming.	1	Second fuseau de maturation ; œuf non encore fécondé.	
12 heures.	Id.	2	Deux pronuclei au début de leur croissance.	20
13 heures.	Id.	2	Deux pronuclei ; queue spermatique persistante.	28
	Sublimé.	1	Id.	
	Flemming.	3	Id.	
13 1/2 heures.	Sublimé.	1	Deux globules polaires ; présence du spermatozoïde dans le vitellus.	26, 27, 30
14 heures.	Flemming.	1	Deux pronuclei au début de leur croissance.	19
	Sublimé.	1	Second fuseau de maturation ; œuf non encore fécondé.	
15 heures.	Hermann.	1	Second fuseau de maturation ; œuf non encore fécondé.	17 et 56
16 à 18 heures.	Id.	1	Deux petits pronuclei.	
17 heures.	Bouin.	1	Deux pronuclei ; queue spermatique persistante.	
18 heures.	Hermann.	1	Id.	
19 heures.	Sublimé.	2	Id.	
22 heures.	Flemming.	1	Id.	
	Sublimé.	1	Id.	
	Ac. trichloracét.	1	Id.	
23 heures.	Zenker.	2	Id.	
	Id.	1	Deux blastomères.	53
24 heures.	Sublimé acétique.	1	Deux pronuclei ; queue spermatique persistante.	22, 24, 54
	Bouin.	1	Id.	
	Hermann.	1	Id.	
25 heures.	Bouin.	1	Id.	25 et 52
	Bouin.	1	Id.	29

28 heures.	Benda.	1	Premier fuseau de segmentation ; persistance de la queue spermatique.	34
29 heures.	Subtriessig.	2	Deux blastomères ; persistance de la queue spermatique dans un des blastomères.	38 à 41
24 à 30 heures.	Hermann.	1	Premier fuseau de segmentation.	31
31 1/2 heures.	Subtriessig.	1	Quatre blastomères.	32
	Bouin.	1	Deux pronuclei avec chromosomes.	33
	Flemming.	1	Premier fuseau de segmentation ; persistance de la queue spermatique.	36
32 heures.	Hermann.	2	Premier fuseau de segmentation.	
	Id.	1	Deux blastomères.	
	Zenker.	1	Deux blastomères ; deutoplasmolyse intense ; persistance de la queue spermatique dans un des blastomères.	37
33 heures.	Bouin osmié.	1	Deux blastomères ; deutoplasmolyse intense ; persistance de la queue spermatique dans un des blastomères.	
34 heures.	Bouin.	1	Premier fuseau de segmentation.	
38 heures.	Hermann.	1	Id.	
	Id.	1	Id.	
39 1/2 heures.	Sublimé.	1	Deux blastomères.	44
40 heures.	Id.	1	Quatre blastomères.	
43 heures.	Hermann.	1	Id.	
	Subtriessig.	1	Id.	
45 1/2 heures.	Benda.	1	Id.	42
	Bouin.	1	Deux blastomères ; queue spermatique persistante dans un des blastomères.	35
48 heures.	Flemming.	1	Deux blastomères.	43
64 heures.	Sublimé.	1	Quatre blastomères.	45
107 heures.	Hermann.	1	Deux à quatorze blastomères.	
34 heures.	Bouin.	1	Œuf non fécondé ; second fuseau de maturation montrant les débuts de la dégénérescence.	47
36 à 40 heures après la mise-bas, pas de coït.	Flemming.	1	Second fuseau de maturation central dégénéré.	48
Plus de 48 heures après le coït.	Bouin.	1	Id.	49
	Subtriessig.	2	Œuf non fécondé. Début de la dégénérescence du second fuseau de maturation.	46
Plus de 24 hrs après le coït.	Sublimé acétique.	1	Œuf dégénéré, polyspermique.	

CHAPITRE II.

L'oocyte à la fin de sa période d'accroissement.

Environ quinze jours avant la mise-bas, l'ovaire de cobaye contient toute une série de follicules parmi lesquels on reconnaît sans difficulté ceux qui fourniront les œufs de la ponte ovulaire prochaine : ce sont les follicules les plus volumineux. Leur épithélium ne présente aucune trace de chromatolyse ; le liquide de l'antrum est abondant ; l'oocyte a acquis un volume considérable et se trouve presque à la fin de sa période d'accroissement.

La vésicule germinative occupe dans le cytoplasme un siège, soit central, soit la plupart du temps légèrement excentrique. Elle offre tous les caractères qu'on attribue d'ordinaire au noyau, au stade de repos : membrane nucléaire bien visible, circonscrivant un suc nucléaire clair, traversé par des filaments chromatiques enchevêtrés sous forme de reticulum, dans les mailles irrégulières duquel sont disséminés des boules et des grumeaux très colorables et un ou plusieurs nucléoles plus ou moins volumineux.

Le cytoplasme de l'oocyte contient à ce moment une multitude de mitochondries granuleuses isolées, des amas mitochondriaux et des chondriomites, mais pas de chondriocontes ; la genèse de ces plastosomes et la façon dont ils se comportent ultérieurement ont été longuement exposées en 1907 (LAMS et DOORME). Ils forment une mince couche périnucléaire et une autre située sous la membrane vitelline, mais distincte seulement par suite du fait que cette couche est dépourvue d'autres éléments vitellins. Les réactifs colorants et microchimiques permettent d'en distinguer de deux espèces : en effet, la safranine, qui laisse incolore les mitochondries, colore intensément certaines granulations et même de petites boules en rouge vif ; elles sont bleu-foncées par l'hématoxyline ferrique. Ces éléments

sur la nature desquels il est difficile de se prononcer, existent toujours en petit nombre et sont dispersés dans tout le cytoplasme ovulaire. Les autres éléments deutoplasmiques consistent en boules graisseuses, noircissables par l'acide osmique et solubles dans l'essence de térébenthine. D'abord peu nombreuses et petites, elles s'accroissent en volume et en nombre et sont, pendant cette période, entourées d'une aréole claire, d'un cytoplasme plus pâle. La genèse des boules graisseuses aux dépens des mitochondries, de nature lipoïde, ne semble guère admissible dans le cas présent : en effet, les stades de transformation de la mitochondrie en boule graisseuse ne s'observent pas. Chez certains animaux inférieurs (Tuniciers), Mlle LOYEZ (1909) a pu établir que la boule vitelline dérive directement du grain mitochondrial par accroissement de volume de ce dernier; chez les Mammifères, les boules vitellines n'existent pas. La vacuole au sein de laquelle on trouve le globule de graisse prouve plutôt en faveur de la genèse de cet élément aux dépens du protoplasme lui-même sans qu'un élément figuré mitochondrial intervienne dans sa formation. Les boules graisseuses sont dispersées à ce moment dans tout le cytoplasme, en respectant les deux zones que nous avons signalées, l'une périnucléaire, l'autre corticale.

La zone pellucide, encore relativement mince, est intimement appliquée contre la membrane cytoplasmique cellulaire. L'espace vitellin est virtuel : certains fixateurs, en rétractant le cytoplasme ovulaire, peuvent le faire apparaître artificiellement par suite du froncement de la membrane vitelline (fig. 3.)

L'oocyte continue à s'accroître jusqu'à la mise-bas ; si l'on sacrifie l'animal à ce moment, on trouve des œufs intrafolliculaires que l'on peut considérer comme arrivés au terme de leur période d'accroissement. Le volume de ces oocytes est alors à son maximum ; leur diamètre moyen est de 80μ environ, l'œuf étant fixé par le liquide de Flemming. Ce diamètre est moindre pour les ovules fixés par les liquides non osmiés : il est alors à peu près de 70μ . REIN (1883) indique en moyenne 84μ . BISCHOFF (1852) dessine un ovule, à l'état frais, ayant un dia-

mètre de 75 μ . ($G = 350$). D'après les dessins de REICHERT (1861) un ovule analogue a un diamètre de 87 μ ($G = 320$). RUBASCHKIN (1905) indique 55 à 60 μ (p. 526). Il ne faut pas attacher une grande importance à ces mensurations, car les œufs ont parfois un volume variable d'un animal à l'autre et parmi les fixateurs osmiés ou non osmiés, il en est qui ont une action rétractante plus ou moins énergique. A l'état frais, le diamètre moyen de l'œuf est toujours sensiblement supérieur à celui de l'œuf fixé.

Au stade représenté par la figure 1, la vésicule germinative est excentrique; sa membrane est encore intacte, le suc nucléaire coagulé par les réactifs se présente sous forme de grumeaux poussiéreux incolores; la chromatine s'est condensée en une masse colorable volumineuse et irrégulière et en quelques boules arrondies situées dans son voisinage immédiat. Le cytoplasme s'est modifié dans son aspect: les mitochondries persistent toujours, mais les éléments graisseux ont considérablement augmenté en nombre et en volume; l'aréole périadipeuse a disparu. La disposition des boules graisseuses ne permet pas encore de parler de polarité du cytoplasme: celle-ci n'est indiscutable qu'au stade suivant.

L'existence d'éléments deutoplasmiques de nature graisseuse dans le cytoplasme de l'œuf de cobaye ne peut plus être mise en doute. Les dessins de BISCHOFF (1852) et de REICHERT (1861) sont très explicites à cet égard: depuis le moment où l'ovule est intraovarique jusqu'à celui où l'on trouve une morula dans la matrice, ces auteurs figurent des boules graisseuses au sein du vitellus examiné à l'état frais. REICHERT (1861, p. 109) constate l'existence de "dunkel contourierte, fettglänzende Körperchen des Dotters... Das mikroskopische Aussehen spricht für eine Fettsubstanz, die überdiesz ein constanter Bestandtheil des Dotters ist... Es fehlen also im Dotter, wie schon BISCHOFF bemerkt, grössere Fetttropfen, wie gewöhnlich bei den Säuge-thiereichen. „ D'après le même auteur, les corpuscules graisseux de petit volume, disséminés dans le vitellus, donnent un aspect particulier au protoplasme au point que c'est un des

caractères grâce auquel on peut retrouver et reconnaître l'œuf dans l'utérus. Aussi peut-on s'étonner à juste titre de l'affirmation de RUBASCHKIN (1905, p. 545) pour qui le protoplasme des œufs, possédant une vésicule germinative ou les premières mitoses de maturation, semble avoir une structure entièrement homogène. Il signale l'existence de fines granulations semées uniformément dans toutes les parties de l'œuf et disposées d'une façon un peu plus dense à la périphérie ; parfois on y découvre des grains plus gros et qui sont interprétés comme des restes de boyaux vitellogènes en voie de dégénérescence. Même (p. 546) : " im Protoplasma lassen sich *keine* Vacuolen bemerken. „ Et cependant l'auteur russe dit avoir fixé des ovaires par la liqueur de Flemming, — il est vrai, 24 heures seulement, — ce qui pourrait à la rigueur expliquer la non-coloration de la graisse par l'acide osmique (1905). En 1910, RUBASCHKIN traite des trompes de cobaye par la méthode de Meves, mais la fixation, à base d'acide osmique, ne dure non plus que 1 à 2 jours : il décrit et figure quatre blastomères de cobaye et toujours encore il n'y découvre aucune trace de graisse (p. 410) (Cfr. avec tous mes dessins).

SALVIN MOORE et TOZER (1908) représentent le cytoplasme de l'œuf de cobaye comme formé d'un réseau granuleux ; de graisse il n'est pas du tout question.

ATHIAS (1910, p. 55) par contre, qui fixe ses pièces pendant 2 à 8 jours et même plus dans le liquide de Flemming, constate fort bien l'existence de boules graisseuses colorées en noir par l'acide osmique ou bien de vésicules incolores, ayant l'aspect de vacuoles (p. 56), lorsqu'on a employé un fixateur ne contenant pas d'acide osmique. Il signale également (p. 57) la présence de granules plus ou moins volumineux, assez rares, colorables par la safranine ou l'hématoxyline ferrique et occupant indistinctement n'importe quelle région du vitellus.

Une étude comparative très intéressante de la structure des ovules des Mammifères, à chaque stade de leur développement, a été faite par O. VAN DER STRICHT dans son mémoire de 1907, publié en 1909. Dans le présent travail, nous n'insisterons que

sur les travaux ayant trait au Cobaye, tout en tenant compte des études récemment publiées au sujet de l'œuf de rat (SOBOTTA et BURCKHARD, 1910), de chauve-souris et de chienne (O. VAN DER STRICHT, 1909), de *Dasyurus*, un marsupial (HILL, 1910), d'Armadillo, un édenté (NEWMAN, 1912), de chatte (LONGLEY et R. VANDER STRICHT, 1911) et de quelques autres mammifères (ATHIAS, 1910).

Outre l'oocyte de cobaye, (ATHIAS, 1910), a étudié ceux de *Eliomys*, de *Microtus*, de *Vesperugo* et de *Rhinolophus*. Chez ces quatre mammifères, il a observé des ovules contenant une vésicule germinative excentrique. Chez *Eliomys*, le cytoplasme contient de nombreuses granulations et possède une structure assez uniforme ; l'oocyte de *Microtus* renferme une quantité assez considérable de boules graisseuses groupées en amas ou isolées ; dans l'ovule de *Vesperugo*, l'auteur dessine quelques vacuoles ; l'oocyte de *Rhinolophus*, à la fin de sa période d'accroissement, montre une zone granuleuse mitochondriale périphérique et un cytoplasme plus clair, central, sans trace de graisse.

SOBOTTA et BURCKHARD (1910) constatent que l'œuf de rat est extraordinairement pauvre en éléments deutoplasmiques et par suite presque purement protoplasmique, à l'encontre d'autres œufs de mammifères beaucoup plus grands. La vésicule germinative est située à peu près au centre du cytoplasme.

L'ovule de chauve-souris, étudié par O. VANDER STRICHT (1909), présente des différences remarquables dans sa structure d'après la période de l'année. A la fin du mois d'août, aux mois de septembre et d'octobre, il existe une zone deutoplasmique centrale à vacuoles relativement petites et très serrées, séparées par le cytoplasme proprement dit. A la périphérie du vitellus on trouve une couche corticale mitochondriale relativement épaisse. Aux mois de décembre et de janvier, la couche mitochondriale a disparu ; la répartition des chondriomites est plus ou moins régulière dans toute l'étendue du vitellus. Les vésicules deutoplasmiques sont devenues plus volumineuses et plus nombreuses et la charpente intervalvéolaire est plus épaisse. Aux mois de

février et de mars, avant l'apparition du premier fuseau de direction, l'œuf continue à augmenter en volume : les vacuoles deutoplasmiques atteignent leur plus grand diamètre et il réapparaît une couche corticale mitochondriale, ébauche définitive de la couche périphérique du vitellus plastique.

L'œuf de chienne, étudié par O. VANDER STRICHT (1908), est très riche en deutoplasme graisseux : aussi présente-t-il à la fin de la période d'accroissement une structure caractéristique et l'ooplasme garde cet aspect morphologique durant la période de maturation, de fécondation et de segmentation. On ne saurait le confondre avec le vitellus d'aucun autre mammifère.

L'oocyte de *Dasyurus viverrinus*, un marsupial, étudié par HILL (1910) offre des particularités fort remarquables. L'ovule intraovarique, arrivé au terme de sa croissance, est une grande cellule arrondie, le plus souvent ovalaire, d'un diamètre moyen de 240 μ . Limitée par une membrane vitelline et entourée d'une zone pellucide sans trace de striation, cet ovule possède un corps protoplasmique différencié en deux zones : une couche périphérique relativement mince, d'une largeur uniforme, formée par une accumulation de grains deutoplasmiques fins et serrés les uns contre les autres : c'est la zone formative ; elle renferme le grand noyau vésiculeux. Centralement, et formant la masse principale de l'œuf, il existe un cytoplasme vacuolisé présentant l'apparence d'un reticulum à larges mailles ; celles-ci se continuent avec la trame formant le substratum de la zone formative. Dans ces vacuoles on trouve un liquide clair qui constitue le deutoplasme central de l'œuf : l'ensemble représente la zone deutoplasmique. A la fin de sa période d'accroissement, l'œuf de *Dasyurus* est donc du type centrolécithe.

NEWMAN (1911, p. 114) étudie l'œuf de l'Armadillo à neuf bandes, un édenté du Texas, qui possède la singulière propriété de fournir quatre embryons aux dépens d'un seul œuf, plus précisément : d'une seule vésicule blastodermique. A la fin de la période d'accroissement, le vitellus de l'œuf de ce mammifère se compose : 1° d'une couche corticale de protoplasme formateur qui s'épaissit légèrement à l'endroit où siège la vésicule ger-

minative très excentrique; celle-ci occupe le milieu de la partie la plus épaisse de cette zone plastique qui indique probablement le pôle animal de l'oocyte; 2° d'une masse deutoplasmique à peu près centrale, composée de vacuoles séparées les unes des autres par de fines travées cytoplasmiques et constituant le pôle végétatif de l'œuf. Comme l'ovule de *Dasyurus*, celui de l'Armadillo peut également être rangé à la fin de sa période d'accroissement, dans le groupe des œufs centrolécithes.

D'après LONGLEY (1911, p. 156) l'œuf ovarien de chatte se caractérise par l'abondance du deutoplasme qui tend à cacher la vésicule germinative. La polarité de l'œuf n'est pas bien marquée : il existe une mince couche superficielle de cytoplasme granuleux ainsi qu'une petite zone périphérique présentant le même aspect et dans laquelle siège la vésicule germinative. Celle-ci, de forme irrégulière, occupe une position excentrique et entièrement indépendante de la répartition du deutoplasme dans l'œuf.

Les observations de R. VANDER STRICHT (1911) ne concordent que dans les grandes lignes avec celles de LONGLEY. D'après R. VAN DER STRICHT, il existerait deux espèces d'ovules de chatte, les uns riches, les autres pauvres en deutoplasme. On pourrait retrouver cette différence jusqu'à des stades de segmentation avancée. L'auteur rapproche cette constatation du même fait découvert par Russo (1909) chez la lapine. Russo prouve expérimentalement que les œufs fécondés les plus riches en matériel deutoplasmique, engendrent des femelles en quantité prédominante. En supposant que les données expérimentales de Russo chez la lapine soient applicables à la chatte, les œufs les plus riches en éléments gras seraient également, d'après R. VAN DER STRICHT, destinés à produire des femelles. Cette conclusion — par analogie — ne repose sur aucun fait et jusqu'ici, aucune expérience n'a étayé cette hypothèse.

Chez le cobaye, la quantité de deutoplasme gras dans les ovules normaux est fort considérable; ce ne sont que les œufs atrésiques qui se caractérisent par leur pauvreté relative en boules grasses. Ces ovules restent dans l'ovaire; leur

follicule ne subit jamais la déhiscence. La quantité de deutoplasme que ces oocytes contiennent diminue de plus en plus : on n'observe pas de dégénérescence graisseuse. L'ovule semble insuffisamment nourri par des cellules folliculaires en chromatolyse ; il est baigné dans un liquide à composition chimique devenue inadéquate à sa conservation. Sa vésicule germinative ou le fuseau qu'il renferme ne participe plus aux échanges du protoplasme avec le milieu ambiant. Dans ces conditions, le vitellus épuise sa réserve deutoplasmique pour entretenir une existence éphémère ; un stimulus, probablement de nature chimique, pousse le corps cellulaire à se diviser : de là ces segmentations anormales et irrégulières, vestiges ultimes d'une activité qui s'éteint.

Des ovules pareils se rencontrent parfois en assez grande quantité dans l'ovaire de cobaye. A un moment donné, vers le milieu de la grossesse, l'ovaire contient beaucoup de follicules dont tous les œufs sont presque au même stade d'accroissement. On peut distinguer, comme chez la chatte, deux espèces d'ovules : les uns à deutoplasme abondant, les autres plus pauvres en boules graisseuses ; mais ces derniers montrent des traces de dégénérescence qu'on décèle aisément ; seuls les premiers continuent à se développer et les quelques œufs normaux destinés à la fécondation sont tous fort riches en boules graisseuses et se trouvent dans des follicules dont les cellules ne montrent aucune trace de chromatolyse. Il n'existe chez le Cobaye qu'une seule espèce d'œufs normaux et l'on ne peut, d'après leur constitution, telle qu'on l'observe au microscope, formuler aucune hypothèse au sujet de la sexualité du futur embryon.

CHAPITRE III.

La première mitose de maturation.

Si l'on examine un ovaire fixé entre 3 et 10 heures après le coït, on y découvre ordinairement un ou deux follicules très volumineux dont l'épithélium, sans traces de chromatolyse, circonscrit une cavité remplie de la liquor folliculi ; le disque proligère entoure un ovocyte de forme sphérique qui a atteint son maximum de volume et dont les modifications nucléaires sont caractéristiques pour la première mitose de maturation.

A l'un des premiers stades, on aperçoit que la membrane nucléaire a partiellement disparu. Comme le démontre la figure 2, l'aire nucléaire irrégulièrement lobée ne se distingue plus nettement du cytoplasme ambiant ; seul le degré de colorabilité du suc nucléaire diffère un peu de celui du protoplasme ; le ou les amas colorables que l'on trouve parmi les grumeaux et les grains répandus dans tout l'espace occupé par la vésicule germinative sont les seuls vestiges de la chromatine nucléaire concrétée. On constate en outre que l'aire nucléaire a considérablement diminué d'étendue (cfr. fig. 1 et 2). Cette condensation du noyau est probablement due au fait que le suc nucléaire s'est répandu dans le vitellus environnant, grâce à la disparition partielle de la membrane nucléaire.

Ultérieurement (fig. 3), ces blocs indéchiffrables se résolvent en bâtonnets et en amas très chromatiques, dont la forme est encore irrégulière mais qui sont tous groupés dans l'aire occupée auparavant par le noyau. Celui-ci ne se distingue plus du vitellus ambiant : la membrane nucléaire a complètement disparu. Des filaments achromatiques disposés en un fuseau très large relient les amas chromatiques entre eux ; aux extrémités du fuseau il n'existe pas de granule plus colorable que les autres (centriole ou centrosome) ; la convergence des filaments n'est

même pas toujours complète. Cette ébauche du premier fuseau de maturation occupe un siège périphérique sous la membrane vitelline au sein d'un cytoplasme finement granuleux.

La disposition irrégulière des bâtonnets et amas chromatiques entre les filaments fusoriaux est transitoire et ne s'observe que rarement ; le plus souvent, à un stade ultérieur, on aperçoit un fuseau constitué par des filaments qui se terminent en une pointe effilée (fig. 5 et 6) ou bien qui ne convergent que faiblement de façon à produire un fuseau en forme de tonnelet. A l'équateur de cette figure achromatique on remarque des amas nucléiniens courts et épais, résultant de la condensation des segments chromatiques plus nombreux et plus minces, visibles au stade précédent. Ils sont semblables à des V enchevêtrés les uns dans les autres (fig. 4, cr) ; sur une coupe légèrement oblique (fig. 5), on peut se rendre compte de la forme irrégulière, des dimensions variables et du nombre de ces petits blocs chromatiques ; on en compte huit, et ce chiffre se vérifie sur de nombreuses coupes de premiers fuseaux et de premiers globules polaires (fig. 8, 9, cr et fig. 53, 54). Il est conforme à celui que donne VON BARDELEBEN, d'après la liste dressée par WILSON (1906, p. 206). RUBASCHKIN (1905) ne fait aucune mention du nombre des chromosomes ; ses figures sont cependant explicites : il dessine à l'équateur du premier fuseau de maturation huit bâtonnets, dont quelques-uns incurvés en V ; dans un cas de dyaster du premier fuseau, à l'un des pôles on compte huit amas chromatiques. Dans tous les cas, il s'agit évidemment du chiffre réduit : il existe en effet, chez le cobaye, seize chromosomes somatiques. Les chromosomes finissent par se disposer régulièrement au niveau de l'équateur du fuseau, où ils présentent l'aspect de bâtonnets trapus (fig. 6, cr) ; à ce moment, ils peuvent déjà subir la métacinèse, de telle façon que sur une coupe montrant à plat la plaque nucléaire, on trouve seize amas chromatiques (fig. 55).

Les figures 7 et 8 représentent deux stades successifs, intermédiaires entre la métacinèse et le dyaster (fig. 9) de la mitose. Dans les deux cas, le fuseau est notablement allongé : à chacun

des pôles, on trouve les amas chromatiques tassés les uns contre les autres. Dans la figure 7, ils ont la forme de V renflés à leurs extrémités ; on les voit de profil ou par leurs bouts libres ; leur nombre est supérieur à 8 ; c'est d'ailleurs le seul cas observé. Dans la figure 8, les chromosomes affectent également la forme de V, de bâtonnets allongés, renflés à l'un ou aux deux bouts, ou de petits blocs irréguliers : il y en a 8 à chaque pôle du fuseau. Le stade dyaster (fig. 9) est remarquable par la netteté avec laquelle on peut compter les huit segments chromatiques à chaque pôle du fuseau. Ces amas chromatiques ne sont pas constitués par deux boules colorables simplement accolées, sans connexion entr'elles ; en réalité, celles-ci sont les extrémités renflées d'un même bâtonnet droit ou recourbé (fig. 9, cr, chromosomes ovulaires). Chez les Mammifères, l'interprétation de la série de ces images est parfois difficile : ce n'est qu'en se basant sur les recherches faites chez des Invertébrés, où les figures sont plus nettes par suite du petit nombre et du grand volume des chromosomes, qu'on peut se rendre compte de leur signification véritable. Il faut admettre qu'à l'équateur du premier fuseau de maturation les amas chromatiques ont la valeur d'anneaux ou de deux V accolés par leurs bouts libres. Au stade de métacinèse, chaque anneau se brise ; les V accolés s'écartent l'un de l'autre. On trouvera de cette façon des amas chromatiques en forme de V ou d'haltère, droit ou incurvé, aux pôles du fuseau, lors du stade dyaster.

Dès que celui-ci est dépassé, c.à.d. quand le premier globule polaire commence à se détacher de l'ovule, les chromosomes se tassent en un amas qui paraît indéchiffrable (fig. 10, 12 et 13, cr). Dans le premier globule polaire il arrive parfois que les chromosomes restent distincts (fig. 21, 22 et 54) ; on peut les compter et même constater qu'ils se sont divisés, de telle façon qu'il y en ait 16, accolés deux à deux (fig. 53). La chromatine restant dans le vitellus pour engendrer la plaque équatoriale du second fuseau de maturation est représentée par un amas très colorable, dont on devine à peine la composition (fig. 14).

La partie achromatique du premier fuseau de maturation se

compose de deux espèces de filaments : il y en a qui sont bipolaires, parcourant toute la longueur du fuseau et formant un fuseau central ; d'autres s'attachent d'une part aux chromosomes et, d'autre part, convergent soit entièrement (fig. 5, 6 et 7), soit partiellement (fig. 4) : de là deux formes de fuseaux, une en tonnelet, une autre à extrémités effilées. RUBASCHKIN (1905) décrit également ces deux formes extrêmes de premiers fuseaux de maturation ; il en existerait cependant qui présentent des aspects intermédiaires.

Nous n'avons jamais observé de corpuscules centraux aux pôles du fuseau, ni d'irradiations astrophériques. L'origine nucléaire de la partie achromatique du premier fuseau nous semble prépondérante : en effet, c'est dans l'aire nucléaire qu'apparaissent les filaments (fig. 3) s'attachant aux chromosomes et disposés, dans le fuseau constitué, en deux faisceaux biconiques dont la base est formée par la plaque nucléaire (fig. 4, 5, 6). A mesure que les chromosomes s'écartent les uns des autres, les filaments d'union entre les segments chromatiques s'étirent et s'allongent notablement, en même temps qu'à l'équateur du fuseau ils s'épaississent de façon à former plus tard un corpuscule intermédiaire. Les figures 7, 8, 9 et 13 sont très démonstratives à ce point de vue. Les figures 10, 11 et 12 représentent trois coupes successives plus ou moins obliques : la première passe par l'amas chromatique intraovulaire ; la deuxième par les parties épaissies des filaments achromatiques ; la troisième par le globule polaire, ou plutôt par l'éminence protoplasmique qui se détachera de l'ovule. La figure 11 permet de se rendre compte de la forme arrondie, sur une section transversale, du faisceau filamenteux fusorial qui se présente comme un rectangle allongé, sur une coupe longitudinale (fig. 9 et 13). Les deux amas chromatiques, respectivement du premier globule polaire et de l'ovocyte, sont donc reliés par des filaments achromatiques uniformément répartis dans un faisceau cylindrique et en quantité bien supérieure au nombre des chromosomes. Il arrive pourtant que les filaments réunissants périphériques subissent seuls l'épaississement équatorial (fig. 9) : sur

une coupe un peu oblique, l'ensemble de ces parties plus colorables forme une image elliptique et engendre un corpuscule intermédiaire en forme d'anneau, au lieu de disque. Déjà en 1905 nous avons signalé l'existence de quelques rares fibres divergentes s'éloignant latéralement des deux pôles du fuseau, sans s'attacher à un grumeau chromatique. RUBASCHKIN les considère comme caractéristiques pour le premier fuseau, mais elles n'existent pas toujours au premier et manquent complètement au second fuseau de maturation.

Le siège du premier fuseau mérite d'attirer l'attention. Il est toujours situé à la périphérie de l'oocyte, sous la membrane vitelline. L'axe reliant ses deux extrémités présente une inclinaison variable sur le grand diamètre de l'œuf passant par la plaque nucléaire ou l'équateur du fuseau ; on peut trouver des fuseaux dont l'axe est perpendiculaire à ce diamètre et d'autres où il forme avec ce dernier un angle plus ou moins aigu ; il ne lui est jamais parallèle. L'observation d'une série de fuseaux ayant des positions légèrement différentes, intermédiaires entre la tangentielle et la perpendiculaire à la surface de l'œuf, tend à faire croire que l'on se trouve en présence des stades successifs d'une rotation du fuseau, qui de tangentiel deviendrait perpendiculaire, cette dernière situation étant considérée comme nécessaire pour l'expulsion du premier globule polaire. Or, pour expliquer ces images, il est inutile de faire intervenir une rotation du fuseau. En réalité, au moment de sa genèse, le fuseau occupe une certaine position, de prime abord tangentielle ou oblique par rapport à la surface ovulaire, position qu'il conserve sans modification jusqu'à la fin de la mitose. Les stades de métacinèse et de dyaster, trop rarement aperçus et étudiés, expliquent comment le premier globule polaire se détache, non pas perpendiculairement de la surface de l'œuf, mais latéralement ; les filaments intermédiaires réunissant la chromatine ovulaire à celle du corpuscule de rebut ont une direction oblique par rapport au grand axe de l'œuf (fig. 9, 13 et 14). Aux stades finaux de la division, la figure mitotique siège le plus souvent dans une saillie cytoplasmique en forme de dôme, au niveau de

laquelle la membrane vitelline se montre ondulée (fig. 5, 7, 8 et 11). A un moment donné, il se produit une encoche dans le vitellus, non pas au niveau des épaississements des filaments réunissants qui engendreront le corpuscule intermédiaire, mais au-delà de la chromatine qui sera expulsée avec le globule polaire (fig. 8). En s'approfondissant, cette incisure détache une portion du protoplasme jusqu'au niveau du faisceau cylindrique des filaments fusoriaux (fig. 9 et 13). Plus tard ces filaments sont comprimés les uns contre les autres, étranglés à l'endroit où ils s'étaient épaissis (fig. 14) et bientôt le globule polaire est complètement détaché de l'ovule (fig. 15 et 16).

Ce mode d'expulsion du globule polaire n'est pas exceptionnel. LONG et MARK (1911) décrivent chez la souris blanche un processus à peu près similaire. Chez ce mammifère, le premier fuseau a presque toujours son axe tangentiel ou légèrement oblique par rapport à la surface de l'œuf, et néanmoins, sans qu'une rotation du fuseau intervienne, le premier globule polaire est expulsé. Voici comment : à l'endroit où le corpuscule intermédiaire est le plus rapproché de la membrane vitelline, il se produit une encoche qui, en s'approfondissant, met en contact la membrane vitelline et ce corpuscule, progressivement sur tout son pourtour. Cette encoche entoure ainsi finalement tout le fuseau au niveau du corpuscule intermédiaire et la portion du cytoplasme contenant le groupe de chromosomes le plus superficiel est séparée du corps ovulaire. Chez l'Armadillo à neuf bandes, les différentes phases de l'expulsion du premier globule polaire semblent se passer exactement comme chez le cobaye, car NEWMAN (1912, p. 135) dessine une figure analogue à notre figure 8, mais malheureusement sans aucune explication détaillée.

Le premier globule polaire, entouré d'une fine membrane, est une cellule multilobée, au début de sa formation. L'aspect de son cytoplasme et de sa chromatine, son volume et son évolution ultérieure seront décrits dans un chapitre suivant.

L'étude du vitellus pendant toute cette période est extrêmement intéressante.

Dans les ovules fixés par les liquides non osmiés, les boules graisseuses répandues dans le cytoplasme pourraient échapper à un examen superficiel. Elles se présentent sous forme de vacuoles qui, cachées par des grains, se laissent assez difficilement mettre en évidence. L'acide osmique, au contraire, judicieusement employé et pendant un temps suffisamment long, décèle dans l'ovule l'existence d'une grande quantité de boules graisseuses à côté des mitochondries uniformément répandues dans tout le cytoplasme. La disposition de ces boules graisseuses est remarquable : elles sont accumulées en grand nombre à l'un des pôles de l'œuf, celui que l'on peut dénommer pôle deutoplasmique (fig. 3, et 9, d), par opposition au pôle plastique (fig. 3 et 9, p.) qui en contient le moins et renferme le premier fuseau ; ce pôle animal ou pôle plastique primitif de l'œuf correspond à l'endroit d'expulsion du premier globule polaire. La polarité si manifeste de l'œuf du cobaye s'accuse de plus en plus, à mesure qu'on s'éloigne du stade où le vitellus renferme l'ébauche du premier fuseau (fig. 3). Après l'expulsion du premier globule polaire, quand le second fuseau de maturation est formé (fig. 15), la différenciation du vitellus en un hémisphère plastique et un hémisphère deutoplasmique existe avec son maximum de netteté. Il ne faut point négliger cependant une zone plastique spéciale, assez mince, qui siège immédiatement sous la membrane vitelline et est dépourvue de globules graisseux ; elle se continue avec le vitellus plastique au niveau du pôle animal de l'œuf et ne s'en distingue pas au point de vue structural ; il en est de même du cytoplasme qui sépare les boules graisseuses les unes des autres dans la zone deutoplasmique.

On trouve encore, disséminées dans toutes les profondeurs du protoplasme, des boules de petit volume, très colorables et dont la signification est encore obscure ; peut-être représentent-elles des vestiges de boules vitellines, dont l'absence est notoire dans tous les œufs de mammifères étudiés jusqu'ici.

D'après RUBASCHKIN (1905), au stade du premier fuseau de maturation, le protoplasme serait homogène, granuleux ; ce n'est qu'après l'expulsion du premier globule polaire, au stade

du second fuseau de maturation, que l'auteur aperçoit, dans les parties centrales de l'œuf, des vacuoles ou alvéoles, petites et peu nombreuses, dont il méconnaît la nature grasseuse.

La description donnée par ATHIAS (1910), du premier fuseau de maturation normal, chez le cobaye, concorde avec la nôtre, aussi bien pour la structure du fuseau que pour l'existence de la polarité ovulaire.

Nous signalons la minime valeur des observations de MOORE et TOZER (1908) : les ovules que ces auteurs représentent sont entourés d'un épithélium folliculaire où se retrouvent les signes d'une chromatolyse manifeste ; or ce dernier caractère n'existe que pour les œufs atrésiques. C'est sur des ovules pareils, considérés comme normaux, que les auteurs font des observations concernant la chromatine nucléaire ; aussi n'est-il pas étonnant qu'ils trouvent dans le premier, comme dans le second fuseau de maturation, des chromosomes dont le nombre est parfois bien plus grand que la moitié du nombre des chromosomes somatiques ; ils l'expliquent par le fait que " les chromosomes synaptiques n'ont pas tous été unis en paires pour former des dyades, avant que la division s'ensuive..., MOORE et TOZER ne font mention ni de la forme ni du nombre exact de ces chromosomes, ni de la structure du cytoplasme.

TAFANI (1889) indique que, chez le rat, la position du premier fuseau est parallèle ou oblique par rapport à la surface de l'œuf.

Chez ce rongeur, SOBOTTA et BURCKHARD (1910) décrivent également le premier fuseau : il est dépourvu de centrosomes et les chromosomes sont très irréguliers, ce qui rend la numération quasi impossible. Les auteurs n'ont observé que chez un seul rat des stades de métacinèse et de dyaster du premier fuseau, dans des œufs assez mal conservés. Il leur semble que la partie achromatique du fuseau procède du réseau de linine et des parties constituantes achromatiques de la vésicule germinative. Ils fournissent quelques données concernant le siège du premier fuseau et admettent qu'il change de position. Il leur a été impossible d'observer une polarité quelconque du protoplasme.

Chez la chauve-souris, O. VAN DER STRICHT (1909) observe que le premier fuseau de direction siège toujours à la périphérie du vitellus et que son axe est perpendiculaire à la surface du cytoplasme ; on n'observe point la disposition tangentielle du fuseau. La partie chromatique est formée de segments bâtonnoïdes, relativement épais et parallèles à l'axe du fuseau. La partie achromatique du premier fuseau est représentée par des filaments bipolaires, des fibres du manteau rattachant les pôles aux segments nucléiniens et par un système de filaments entrecroisés au niveau de la région équatoriale du fuseau. Ce dernier est pourvu à chacun de ses sommets d'un centrosome ou d'un corpuscule central, l'irradiation polaire étant rare et peu accentuée. Le premier fuseau de maturation de l'œuf de chauve-souris présente donc des particularités qu'on n'a pu mettre en évidence jusqu'ici chez d'autres Mammifères, sauf chez la souris blanche, où nous avons signalé le centriole ou le centrosome aux extrémités du premier fuseau de maturation. La structure du vitellus à ce stade mérite encore d'attirer l'attention. Il existe un pôle animal plastique, siège de la figure de division, une zone centrale riche en deutoplasme et en outre une couche corticale de vitellus formateur, circonscrivant la masse deutoplasmique centrale. L'auteur considère que l'apparition de cette formation nouvelle corticale correspond à une phase de la vitellogenèse où le vitellus nutritif, au lieu de se différencier et d'acquérir toute son importance comme dans les ovules discoblastiques, subit un stade d'arrêt véritable dans son élaboration. Il est possible, probable même, que chez les mammifères plus inférieurs, à vitellus nutritif plus abondant, cet arrêt surgisse plus tardivement.

Chez *Dasyurus*, d'après J. B. HILL (1910), le premier fuseau siège dans le cytoplasme formateur ; la seule observation porte sur un stade final de l'anaphase : la figure mitotique se trouve directement sous la zone pellucide et forme un angle droit avec cette dernière. Ni centrosomes, ni radiations polaires n'ont été observés. Les chromosomes (dyades) ont la forme de granules irréguliers plus ou moins anguleux ; l'auteur n'a pas pu déter-

miner leur nombre. Alors que l'œuf de *Dasyurus*, arrivé à la fin de sa période d'accroissement, est du type centrolécithe, la zone deutoplasmique centrale étant entourée complètement par une mince couche de vitellus formatif, l'œuf au stade de premier fuseau de maturation présente par contre une polarité manifeste et appartient au type télolécithe : il existe un pôle deutoplasmique contenant presque exclusivement la masse arrondie du vitellus nutritif et bien distinct du pôle plastique, lequel renferme la figure mitotique.

L'œuf de l'Armadillo à neuf bandes (NEWMAN, 1912, p. 114) se rapproche de celui de *Dasyurus* au point de vue du changement de polarité qu'il subit. Au stade de la vésicule germinative excentrique, il est centrolécithe ; quand le premier fuseau existe, le deutoplasme central occupe un pôle de l'œuf et le vitellus plastique l'encadre sous forme d'un large croissant, à l'une des extrémités duquel se trouve le fuseau. L'auteur interprète cette image comme un renversement de la polarité : le protoplasme formateur occuperait maintenant le pôle végétatif, tandis que la masse deutoplasmique siégerait au pôle animal. Cette interprétation, conforme à celle que HILL donne pour l'œuf de *Dasyurus*, trouverait sa base dans le fait que le fuseau occupe une position aussi rapprochée que possible du pôle animal, sans quitter le vitellus plastique. Nous avons l'impression que les figures qui accompagnent les mémoires des deux savants anglais, HILL et NEWMAN, permettent une explication moins confuse que celle qu'ils fournissent dans leur texte. Le premier fuseau de l'oocyte de l'Armadillo a une origine entièrement intranucléaire : dans quelques cas, il fut possible de retrouver la membrane de la vésicule germinative entourant complètement le fuseau. Il n'existe ni centrioles, ni asters et le nombre réduit des chromosomes ovulaires est seize.

Chez la chatte, R. VAN DER STRICHT (1911) fait remarquer que les éléments chromatiques du premier fuseau sont plus ou moins arrondis et représentés par deux bâtonnets accolés. La figure achromatique est formée de deux petits cônes relativement courts et réunissant d'une part les segments nucléiniens

et d'autre part les corpuscules centraux entourés d'un petit aster. Quelques fibres périphériques libres s'entrecroisent latéralement avec celles du côté opposé. Cette description rappelle quelques-uns des faits observés chez *Vesperugo noctula*. L'axe du fuseau est perpendiculaire à la surface de l'œuf ; il occupe une position variable. Le vitellus ovulaire se comporte comme celui de l'oocyte arrivé à la fin de la période d'accroissement ; on peut y retrouver la même polarité, le deutoplasme étant très abondant ou en faible quantité.

Ces observations concernant la chatte sont en grande partie confirmées par LONGLEY (1911). Les deux auteurs constatent également que le premier globule polaire peut, quoique rarement, se diviser en deux cellules-filles. Pareil fait est exceptionnel chez le cobaye. A tous les stades où l'on peut encore reconnaître les globules polaires, nous n'avons jamais vu le premier divisé en deux ou même renfermant une figure de division. SALVIN MOORE et TOZER et RUBASCHKIN signalent cependant la possibilité du fait.

Le premier corpuscule de rebut chez le cobaye est toujours expulsé quand l'œuf est encore intraovarique ; le second globule polaire ne se forme et ne se détache que lorsque l'œuf est fécondé — donc toujours pendant le trajet de l'œuf dans l'oviducte.

CHAPITRE IV.

La seconde mitose de maturation

On n'a guère observé jusqu'ici les différents stades de la genèse des parties chromatique et achromatique du second fuseau de direction chez aucun mammifère ; à cause de la petitesse des éléments en question, on ne peut que difficilement poursuivre les phases de leurs transformations. La chromatine restant dans l'oocyte de second ordre, après l'expulsion du premier globule polaire, engendre évidemment la plaque équatoriale du second fuseau. Il n'existe pas de stade de repos, s'intercalant entre la première et la seconde mitose de maturation.

C'est au moment où le second fuseau est complètement formé que le follicule ovarique se rompt et que l'œuf est entraîné dans la trompe : il y aurait donc lieu de décrire l'oocyte de second ordre intra — et extraovarique, mais l'aspect du fuseau est le même dans les deux cas ; la polarité de l'œuf varie légèrement et sera exposée plus loin.

La morphologie du second fuseau diffère assez sensiblement de celle du premier.

Les grumeaux chromatiques qui affectent la forme caractéristique d'haltère (fig. 9) au stade dyaster du premier fuseau semblent dans certains cas devenir irréguliers (fig. 15, cr) ou même se condenser en une plaque nucléaire compacte (fig. 18). La forme en V aux extrémités épaissies est le plus souvent conservée (fig. 16 et 17 cr,) et le nombre de ces éléments chromatiques est 8 ; leur division prématurée à l'équateur de la figure de division est possible : au lieu de 8, on en trouve alors 16 ; c'est le cas représenté figure 56. Nous avons dessiné les deux coupes successives de la plaque nucléaire du second fuseau de maturation à un grossissement trois fois plus grand que celui de la figure 17. La forme en haltère est conservée ; au moment

de la métacinèse, chaque chromosome secondaire résulterait vraisemblablement d'une division transversale au sommet du V primitif, suivie de l'épaississement des extrémités de chaque tronçon dérivé : la première division de maturation serait longitudinale, équationnelle ; la seconde serait transversale, réductionnelle. Les différents stades de l'anaphase de la seconde division de maturation s'observent rarement et sont difficiles à interpréter ou point de vue de la façon dont se comportent les amas chromatiques. On ne distingue le plus souvent qu'une ou plusieurs masses de petits grumeaux irréguliers très colorables, tassés les uns contre les autres et qu'il est impossible de compter avec précision (fig. 19 et 20).

La figure achromatique du second fuseau de direction se compose de filaments peu nombreux s'insérant sur les chromosomes (fig. 15 à 18) et se groupant parfois en faisceaux ; ces fibrilles convergent en un point (fig. 17) ou le plus souvent constituent par leur ensemble un double cône tronqué dont les bases reposent sur la plaque nucléaire. Parmi les seconds fuseaux, on peut donc en distinguer de deux espèces : 1° des fuseaux à filaments achromatiques convergents (fig. 17) formant une figure biconique très allongée ; 2° des fuseaux beaucoup plus courts, dont les fibrilles ne convergent guère et courent presque parallèlement les unes aux autres (fig. 15, 16, 18). Il est impossible de déterminer avec certitude s'il existe des filaments bipolaires. Ni centrioles, centrosomes ou astrosphères, ni fibres divergentes ou entrecroisées ne sont visibles dans aucun cas. Le second fuseau diffère cependant du premier par le fait qu'il est toujours plus étroit ; mais il en existe de longueur très différente.

Le second fuseau est situé à la périphérie de l'ovule dans le voisinage du premier globule polaire ; son axe est parallèle ou oblique par rapport à la surface du vitellus. A l'endroit où il siège, le vitellus forme parfois une éminence (fig. 15 et 16) qui contient la figure de division tout entière (fig. 18) : cette particularité ne se remarque toutefois que sur des œufs dont la zone pellucide a été dissoute par les réactifs.

Le stade dyaster de la seconde mitose de maturation est rapidement suivi de la formation et du détachement du second globule polaire. Au début, les deux masses chromatiques sont reliées par un faisceau filamenteux ; ce dernier n'acquiert jamais l'importance de celui qui existe à la fin de la première mitose de maturation (cfr. fig. 9 et 20). On ne distingue pas de corpuscule intermédiaire et on n'en trouve aucune trace aux stades ultérieurs ; les filaments réunissants qui persistent dans le cytoplasme ovulaire après la première mitose (fig. 15), ainsi qu'après la seconde (fig. 19), disparaissent d'ailleurs rapidement.

Le second globule polaire sera décrit dans un chapitre suivant ; il se détache de l'ovule probablement d'une manière analogue au premier : nous ne pouvons cependant fournir aucune donnée positive à ce sujet. D'après les coupes que nous avons examinées, il ne semble pas que le second fuseau subisse une rotation quelconque.

La figure 18 mérite une mention spéciale : elle représente une seule coupe sur laquelle sont visibles des détails très intéressants. Le second fuseau, court et obtus, occupe un renflement du cytoplasme, ébauche du second globule polaire. La tête du spermatozoïde siège dans le vitellus périphérique ; la queue y fait suite et est partiellement extraovulaire. Enfin, à une assez grande distance du second fuseau, on remarque une éminence vitelline qui contient un amas chromatique auquel est attaché un faisceau de filaments réunissants ; l'extrémité libre de ceux-ci est épaissie, figurant ainsi une ébauche de corpuscule intermédiaire. Cet ensemble, constitué par le bourgeon cytoplasmique, l'amas chromatique et les filaments réunissants, peut être considéré comme l'équivalent du premier globule polaire. Dans son voisinage on remarque encore un grain très coloré, entouré de quelques rayons formant un petit aster de signification énigmatique. La seule interprétation possible de cette image est qu'il s'agit d'un cas — extrêmement rare, d'ailleurs, et unique jusqu'ici — de non-achèvement de la première mitose de maturation. Il est bien difficile d'en préciser la cause. Chez la

souris blanche, GERLACH a signalé que la terminaison de la seconde mitose de maturation peut être réprimée par suite de l'entrée tardive de la tête du spermatozoïde dans l'œuf. Pour l'œuf de cobaye dont il est question, on ne pourrait pas invoquer une cause analogue, car la première mitose de maturation est achevée et le second fuseau constitué quand l'oocyte est encore intraovarique. A l'intérieur de l'ovaire nous n'avons jamais vu d'ovule ayant dépassé le stade de second fuseau, avec plaque équatoriale (fig. 15). Dès que la rupture folliculaire s'est effectuée, qu'il y ait eu ou non copulation, on retrouve dans la trompe des oocytes au même stade de développement (fig. 16). Ce n'est qu'après la pénétration du spermatozoïde dans le vitellus que la seconde mitose s'achève et que le second globule polaire se détache.

Dans l'immense majorité des cas, les deux globules polaires restent voisins l'un de l'autre, déprimant légèrement le cytoplasme de l'œuf. Nous reviendrons plus loin sur leur structure et leur sort ultérieur.

Les parties constitutantes du vitellus de l'ovule au stade du second fuseau de maturation sont restées les mêmes qu'aux stades précédents. Toutefois la disposition des boules graisseuses, engendrant la polarité de l'œuf, se modifie légèrement. En effet, il se produit un envahissement graduel du pôle animal de l'œuf par les boules graisseuses. Déjà au stade dyaster de la première mitose de maturation (fig. 9), la figure de division peut ne pas se trouver exactement au sommet de l'hémisphère plastique de l'œuf ; le plus souvent cependant, la polarité de l'ovule est manifeste (fig. 15) : le pôle deutoplasmique ou végétatif (*d*) renferme la totalité des boules graisseuses ; le pôle plastique ou animal (*p*) est celui d'où le premier globule polaire s'est détaché et qui contient le second fuseau de direction. Quand l'oocyte est extraovarique, la division si tranchée du vitellus en deux hémisphères de composition différente ne persiste pas dans toute son intégrité (fig. 16, 18, 19) ; le pôle plastique contient une quantité de boules graisseuses, d'abord minime, mais qui augmente à mesure que la seconde division de

maturation poursuit son cours (fig. 20). La polarité primitive de l'œuf existe encore, très bien reconnaissable ; toutefois elle tend à se modifier et à s'intervertir complètement, ainsi que nous l'exposerons au chapitre suivant.

RUBASCHKIN (1905) est très sobre en détails au sujet des processus qui se passent au cours de la seconde mitose de maturation : ses observations concordent en général avec les miennes. Ce n'est qu'après l'expulsion du premier globule polaire que RUBASCHKIN constate des changements dans la composition du vitellus de l'œuf. Dans les parties centrales de l'œuf il constate la présence de petites vacuoles ou alvéoles claires, peu nombreuses, tandis que les couches périphériques conservent leur aspect finement granuleux.

Chez la souris blanche, LONG et MARK (1911) étudient minutieusement les parties chromatique et achromatique du second fuseau. Pour ces auteurs, le second globule polaire se détache de l'œuf comme le premier, latéralement, au niveau du corpuscule intermédiaire. Le second fuseau ne subit aucune rotation.

Ce n'est que dans l'oviducte que SOBOTTA et BURCKHARD (1910) trouvent chez le rat des oocytes renfermant le second fuseau de maturation au stade monaster. Ce second fuseau est beaucoup plus long que le premier et un peu recourbé. Les auteurs remarquent la netteté des fibres achromatiques et la présence de dyades au niveau de la plaque équatoriale. Rarement ils ont observé un stade de métacinèse ; le dyaster n'offrirait rien de particulier. L'ooplasme ne montre aucune polarité ; son aspect différerait cependant suivant que l'oocyte est extra- ou intra-ovarique ; dans ce dernier cas, le centre et la périphérie de l'œuf présentent un aspect compact et sont séparés par une zone intermédiaire plus vacuolisée. Le protoplasme des œufs extra-ovariques montre une structure plus uniforme, les vacuoles et les grains y étant répartis d'une manière plus égale.

Les phénomènes caractérisant la seconde mitose de maturation chez la chauve-souris ont été décrits par O. VAN DER STRICHT (1909). La rupture du follicule s'effectue quand l'œuf de la noctule renferme le second fuseau de maturation. Ce fuseau est

plus étroit et moins long que le premier et plus rapproché de la surface du vitellus. Par contre, les centrosomes existent aux pôles du second fuseau de direction ; en outre (p. 138) : " on peut même constater, exceptionnellement il est vrai, un ovo-centre à côté du jeune pronucleus femelle, après l'expulsion du second globule polaire, sur des préparations très bien réussies... Il existe toujours un volumineux corpuscule intermédiaire formé par la fusion des nodosités des filaments réunissants (plaque fusoriale). „ Chez la chauve-souris, la couche vitelline plastique s'amincit dans le voisinage du second fuseau de direction et s'épaissit graduellement au pôle opposé. Le pôle animal primitif où se détachent les deux globules polaires se transforme en pôle végétatif et du côté opposé se dessine le pôle animal définitif. Il s'opère donc un changement dans la polarité de l'œuf.

L'ovule du marsupial *Dasyurus* est expulsé du follicule, qu'il y ait eu copulation ou non, et HILL (1910) fait remarquer comme un fait digne d'attention que même si l'œuf n'est pas fécondé, la poche marsupiale et les glandes mammaires subissent néanmoins les changements de croissance qui caractérisent les premiers stades de la grossesse normale. Le second fuseau de maturation siège immédiatement sous le premier globule polaire dans l'œuf ovarique mûr. Il est plus court et beaucoup plus étroit que le premier. HILL n'a observé de second globule polaire que près des œufs extraovariques ; il présume que ce corpuscule se détache dans la partie supérieure du tube de Fallope, consécutivement à la pénétration du spermatozoïde, comme chez les Euthériens. Pendant cette période, la polarité de l'œuf reste identique à celle du stade précédent : elle se précise ultérieurement avec une grande netteté.

Concernant la seconde division de maturation chez l'édenté Armadillo, NEWMAN (1912) fait remarquer que les chromosomes ont le même aspect général qu'à l'équateur du premier fuseau. Dans les deux cas, il décrit des éléments bivalents, des dyades ; parfois dans le premier fuseau seul, il observe des tétrades typiques. Le second fuseau est plus petit que le premier, mais souvent on ne peut l'en distinguer que grâce à la présence du premier globule polaire, accolé à l'œuf.

Dans l'œuf de chatte, d'après R. VAN DER STRICHT (1911), le second fuseau est périphérique et perpendiculaire à la surface de l'œuf ; il siège dans le voisinage du premier globule polaire et on peut distinguer des centrioles à ses extrémités. Le vitellus ovulaire, à ce stade, se comporte d'une manière différente, d'après les ovules : ceux-ci pouvant, en effet, contenir un deutoplasme plus ou moins abondant, le premier ou le second fuseau (p. 15) : " occupe une position variable ; il siège soit au pôle deutoplasmique, soit près du pôle plastique, ou bien il occupe une position intermédiaire „.

C'est également l'opinion de LONGLEY (1911, p. 162), dont les observations concordent à peu près entièrement avec celles de R. VAN DER STRICHT.

CHAPITRE V.

La Fécondation de l'œuf.

Après le coït, les spermatozoïdes remontent en passant par la cavité utérine jusque dans les oviductes et en quantité de plus en plus petite à mesure qu'ils se rapprochent du pavillon de la trompe. Dans l'espace périovarique clos chez le cobaye, nous n'avons jamais aperçu le moindre spermatozoïde. L'œuf entouré de quelques débris cellulaires du disque prolifère parcourt les différents segments de la trompe ; vers le milieu de celle-ci, dans une portion élargie, il séjourne probablement assez longtemps et y rencontre le spermatozoïde. RUBASCHKIN (1905, p. 538) ni aucun autre auteur n'ont constaté la pénétration du spermatozoïde dans l'œuf, ni les stades précoces de sa transformation en pronucleus mâle. Nous avons représenté trois cas où la pénétration du germe mâle vient de s'opérer. Dans les figures 18 et 20, on voit la tête spermatique siégeant immédiatement sous la membrane vitelline et pourvue d'une queue très colorable, en partie extraovulaire (fig. 18). Cet appendice protoplasmique pénètre d'ailleurs entièrement dans l'ovule (fig. 19) et on peut le mettre en évidence sans trop de difficultés quand le fixateur employé ne contient pas d'acide osmique et que le colorant est l'hématoxyline ferrique de HEIDENHAIN. Déjà en 1905 (LAMS et DOORME), nous avons signalé et nous confirmons notre observation, que la tête du spermatozoïde se colore d'une façon beaucoup plus intense immédiatement après son entrée dans le cytoplasme qu'avant sa pénétration ; cette affinité pour les colorants diminue au fur et à mesure que la tête spermatique gonfle et s'organise en pronucleus mâle. La queue présente la même particularité : extraovulaire, elle est un peu moins colorable qu'à l'intérieur du vitellus.

Un spermatozoïde unique traverse la zone pellucide et la membrane ovulaire. La polyspermie est toujours pathologique. Nous n'en avons observé qu'un cas : il s'agit d'un œuf recueilli plus de 24 heures après le coït et fixé par le sublimé acétique. Il présente des signes manifestes de dégénérescence du cytoplasme et de la partie chromatique, éparpillée sous forme de grumeaux dans tout le vitellus. Plusieurs spermatozoïdes entiers, non modifiés, siègent dans le cytoplasme, à côté d'autres dont la tête, pourvue de la queue, est partiellement transformée en pronucleus mâle. On peut trouver cependant des spermatozoïdes supplémentaires dans la zone pellucide même (fig. 25, 41 et 43) ou plus rarement dans l'espace périvitellin, au stade de deux ou de quatre blastomères. Ces germes non transformés n'ont aucune signification, car ils restent extraovulaires ; ils dégèrent et disparaissent.

Le spermatozoïde pénètre à un endroit indéterminé du vitellus ; d'après les figures 18 et 21, il s'est engagé dans le segment plastique ; d'après les figures 19 et 20, dans l'hémisphère deutoplasmique. Aucune des figures en question ne montre de cône d'imprégnation : il est d'ailleurs peu probable qu'il en existe un, la membrane vitelline étant exactement appliquée contre la zone pellucide. Le processus même de la pénétration du germe mâle à travers l'enveloppe de l'ovule est extrêmement difficile à observer : dans un cas, une coupe passant par la zone pellucide entourant un œuf déjà fécondé a permis de constater la présence d'une tête spermatique entièrement engagée dans l'épaisseur de la zone pellucide, obliquement à sa surface ; un fragment de queue est attaché à la tête et reste en dehors de la zone pellucide (fig. 25 et 52). La tête spermatique est vue de profil et un de ses bords est plus coloré ; elle est retenue à la queue par le collet composé de deux filaments très courts et très fins, au milieu de chacun desquels on distingue un corpuscule arrondi. La queue, un filament très colorable, y fait suite et est surmontée d'une crête transparente sur une petite partie de sa longueur, à son extrémité proximale. Il arrive aussi que la tête pénètre perpendiculairement à la sur-

face ovulaire (fig. 41 et 43). La zone pellucide est traversée sans présenter, semble-t-il, au spermatozoïde un obstacle sérieux dû à sa composition ou à sa consistance. Dans les deux cas décrits, il s'agit évidemment de spermatozoïdes supplémentaires, mais le germe mâle fécondant pénètre vraisemblablement de la même façon à travers la zone pellucide jusque dans le vitellus ovulaire ; un micropyle n'existe pas.

Il nous est impossible de préciser si la tête spermatique subit une rotation quelconque dans le vitellus. Toujours le spermatozoïde s'y trouve entièrement, la queue aussi bien que la tête, et même on peut reconnaître la queue intacte dans le cytoplasme d'un des premiers blastomères. Les réactifs osmiés et la safranine ne la mettent pas toujours en évidence, mais les liqueurs de Bouin, de Zenker, le sublimé acétique ou le Subtriessig de HEIDENHAIN et l'acide trichloracétique à 5 % aq. sont les réactifs fixateurs qui permettent, après coloration par l'hématoxyline ferrique, de déceler les moindres traces de la queue du spermatozoïde avant sa désagréation.

Immédiatement après son entrée dans le cytoplasme (fig. 18, t, q), le spermatozoïde présente les mêmes caractères morphologiques que celui qui est resté dans la trompe, dans le voisinage de l'œuf (fig. 38, s). Hors de l'œuf, il est composé (fig. 38) de la tête ovoïde, le noyau, surmonté du volumineux acrosome en forme de croissant ; du collet, limité par deux très fins filaments, au milieu de chacun desquels nous apercevons un grain plus colorable. D'après MEVES (1899), le collet est limité par ces deux filaments, mais dans l'espace qui les sépare, il en distingue un troisième. Chacun d'eux s'attache à la tête par l'intermédiaire d'un corpuscule très colorable ; les filaments latéraux se terminent par deux épaississements qui sont plongés dans la gaine mitochondriale entourant le segment antérieur de la queue. Les corpuscules centraux distaux ne sont plus visibles dans le spermatozoïde complètement développé. Nos observations prouvent que le séjour du spermatozoïde dans la trompe a quelque peu modifié sa structure. Le flagellum fait suite au collet et se présente comme un filament lisse, homogène, où

l'on ne peut souvent pas déterminer avec netteté les trois segments (intermédiaire ou antérieur, moyen ou principal et terminal ou postérieur).

La majorité de ces détails sont encore visibles lorsque le spermatozoïde est depuis peu de temps entré dans le vitellus, en particulier l'acrosome (fig. 18 et 21), qui se reconnaît grâce à sa forme caractéristique. Mais rapidement il se produit des modifications importantes dans la structure de la tête : c'est aux dépens de celle-ci que se forme le pronucleus mâle. Au début, cet amas chromatique est très avide de matières colorantes basiques (fig. 19 et 20, t) ; son aspect devient homogène ; bientôt, il gonfle (fig. 21), augmente graduellement en volume et perd en même temps sa grande colorabilité. Sa forme se modifie : d'irrégulière, elle devient sphérique et la tête présente l'aspect d'un petit noyau : le pronucleus mâle.

La chromatine restée dans l'œuf après l'expulsion du second globule polaire (fig. 19) est constituée par quelques grumeaux colorables irréguliers, reliés entre eux par des filaments achromatiques qui disparaissent rapidement, ou bien c'est une masse composée par les chromosomes femelles conglomérés (fig. 20) et retenue au début par des filaments réunissants à la chromatine du second globule polaire. Cette masse se gonfle bientôt et se vacuolise : elle a l'aspect d'une petite vésicule entourée d'une membrane nucléaire (fig. 21, $\frac{\circ}{+}$) et renfermant des boules chromatiques de volume et en nombre variables : c'est l'ébauche du pronucleus femelle. Le volume de la vésicule pronucléaire augmente rapidement, et on se trouve bientôt en présence d'un véritable noyau. A partir de ce moment, comme les transformations des pronuclei mâle et femelle sont à peu près identiques, la description suivante s'appliquera aux deux (fig. 22 à 29).

Les pronuclei se présentent comme de véritables noyaux, entourés d'une membrane nucléaire qui circonscrit le suc nucléaire traversé par une charpente filaire réticulée, entre les mailles de laquelle on constate l'existence de grains et de boules chromatiques, de bâtonnets et de nucléoles nucléiniens

en nombre variable. Le suc nucléaire se coagule souvent sous forme grumeleuse (fig. 24, 28 et 29) ; certains réactifs mettent mieux en évidence le reticulum achromatique du noyau (fig. 23, 26 et 27). Les nucléoles sont au début franchement nucléiniens ; vers le moment où les chromosomes du fuseau de la première segmentation deviennent visibles, ils sont plasmatiques (fig. 31).

Les transformations de la chromatine ovulaire et de la tête spermatique s'accomplissent en même temps que les deux pronuclei cheminent l'un à la rencontre de l'autre et se dirigent tous deux vers la partie de l'œuf opposée à l'endroit d'expulsion des deux globules polaires. Les filaments achromatiques reliant le second globule polaire au pronucleus femelle disparaissent vite ; la queue du spermatozoïde suit le pronucleus mâle dans ses déplacements et se conserve très longtemps intacte. Le développement du pronucleus femelle ne marche pas de pair avec celui du pronucleus mâle, au point de vue du volume. Comme chez la chauve-souris, le pronucleus femelle est toujours plus petit que le mâle (fig. 22 à 31), leur structure restant la même. On peut les reconnaître encore, grâce à la persistance de la queue du spermatozoïde attachée au pronucleus mâle, ou grâce à leur siège, le pronucleus femelle étant dans la grande majorité des cas plus rapproché des globules polaires et le pronucleus mâle occupant presque toujours une position excentrique dans l'œuf, plus rapprochée de la membrane vitelline (fig. 22, 23, 25 à 31).

Pendant qu'ils s'accroissent, les pronuclei se déplacent ; ils migrent vers le pôle de l'œuf opposé au point d'expulsion des globules polaires. Ce pôle, végétatif au début, est maintenant composé presque uniquement de vitellus plastique ; la grande masse du deutoplasme, constituée par les boules graisseuses, occupe à ce moment le pôle primitivement animal de l'œuf (fig. 31). Au point de vue de ce déplacement des pronuclei, l'examen des figures 20 à 31 est très démonstratif et la comparaison des deux stades ultimes (fig. 21 et 31) lève tous les doutes à cet égard. Nous avons écrit précédemment qu'il n'y a pas d'endroit préformé ni de lieu de prédilection pour l'entrée du spermato-

zoïde. Le pronucleus mâle se développe sur place, lorsque le spermatozoïde est entré au pôle opposé à l'endroit d'expulsion des globules polaires (fig. 25, 28, 29 et 31). Si le germe mâle a pénétré dans le vitellus au voisinage des corpuscules de rebut (fig. 21), il migre à peu près en ligne droite vers le pôle opposé, en passant par le centre de l'œuf (fig. 22 et 24). Quand le spermatozoïde est situé à la périphérie de l'œuf, sous la membrane vitelline (fig. 18 et 20), à un endroit intermédiaire entre les deux pôles, le pronucleus mâle longera la couche corticale du vitellus pour arriver dans le pôle plastique (fig. 23 et 27).

Le siège final des pronuclei est constant, au pôle de l'œuf opposé à l'endroit d'expulsion des corpuscules de rebut ; la migration du pronucleus femelle vers ce pôle est indiscutable, dans tous les cas : ce pronucleus, siégeant d'abord près du second globule polaire (fig. 20 et 21), s'en éloigne graduellement (fig. 22 et 27), passe par le centre (fig. 23 et 26) et gagne le pôle opposé de l'œuf (fig. 25, 28, 29 et 31), en parcourant un trajet presque rectiligne ; en même temps il devient de plus en plus volumineux.

Le pronucleus mâle rejoint et même devance le noyau ovulaire au cours de cette migration (fig. 25, 26, 27, 29, 30, 31) ; il entraîne avec lui la queue du spermatozoïde ; en outre il est situé plus à la périphérie de l'œuf, près de la membrane vitelline (à une exception près : fig. 24) ; enfin, il reste toujours plus grand que le pronucleus femelle (fig. 22 à 31).

Pendant toute cette période, la queue du spermatozoïde présente des particularités fort intéressantes. Elle constitue le protoplasme de la cellule mâle, aussi important que le vitellus de la cellule femelle, considéré comme le substratum de l'hérédité cytoplasmique. La queue pénètre entièrement dans l'œuf, à la suite de la tête ; elle se trouve dans un milieu semi-fluide, de nature colloïdale, qui paralyse à un moment donné ses énergiques mouvements ondulatoires : elle se fige dans une attitude qui peut être très variable, de par sa nature filamenteuse. Sa longueur n'est pas constante, sur des préparations fixées : ses multiples flexuosités et éventuellement une rétraction rendent

toute appréciation illusoire, à ce point de vue. La morphologie structurale de la queue spermatique intraovulaire mérite de fixer l'attention. Selon les fixateurs et les colorants employés, on voit un filament entièrement lisse (fig. 18, 20, 23, 27, 28, q), ou bien on distingue des granulations sur une partie de la longueur du segment intermédiaire de la queue (fig. 19 et 22), granulations qui correspondent à la gaine mitochondriale, homologue du filament spiral (DUESBERG, 1910). Nous signalons tout particulièrement le fait que souvent on observe la division longitudinale de la queue sur une partie plus ou moins grande de sa longueur. On a décrit la structure du filament axile de la queue du spermatozoïde de cobaye depuis longtemps, et tous les auteurs sont unanimes à lui assigner une structure fibrillaire. En réalité le filament axile se compose de deux faisceaux distincts de fibrilles qui peuvent s'écarter l'un de l'autre (fig. 24, 25, 26, 29 et 31). Il faut considérer cette scission — décrite ici pour la première fois —, probablement comme un début de désagrégation des parties constituantes du protoplasme mâle. Dans quelques cas, surtout au début de l'accroissement du pronucleus, la queue est adhérente à la membrane nucléaire (fig. 18, 20, 28). Le plus souvent elle s'arrête à une certaine distance de celle-ci et sa terminaison proximale siège dans un amas cytoplasmique plus dense, dans le voisinage immédiat du pronucleus (fig. 22 et 26).

On aperçoit parfois un corpuscule central au bout du filament axile et détaché de ce dernier (fig. 23, 25, 29); ce centriole peut être entouré d'une irradiation cytoplasmique légère (fig. 24) ou très prononcée (fig. 27 et 30), constituant un véritable spermaster dont les rayons traversent tout le vitellus. Ce spermaster semble transitoire : au moment de la constitution du fuseau de la première segmentation et même aux stades prophasiques de celle-ci, lorsque les pronuclei existent encore et contiennent les chromosomes du fuseau, on n'en découvre plus la moindre trace.

Dans le voisinage du pronucleus femelle on peut trouver un corpuscule central (fig. 29, a et 30), d'où partent quelques

rayons cytoplasmiques très délicats, formant un aster. S'agit-il d'un ovocentre (fig. 29) ou bien de l'un des futurs centres du fuseau de la première segmentation (fig. 30)? Nous ne pouvons pas trancher la question. Le spermocentre et l'ovocentre sont deux éléments très délicats que nos réactifs et nos moyens d'investigation actuels ne permettent pas de mettre en évidence avec toute la netteté désirable.

Depuis l'entrée du spermatozoïde jusqu'à la première segmentation, le vitellus ovulaire garde constamment la même structure et renferme les mêmes éléments deutoplasmiques (mitochondries, boules graisseuses, amas colorables rares), qu'aux stades antérieurs. Toutefois, en même temps que les pronuclei exécutent leurs migrations dans l'œuf, la polarité du vitellus se modifie, grâce à un déplacement des boules graisseuses. L'examen des coupes d'œufs à des stades de développement de plus en plus avancés, permet de conclure à une migration de ces éléments au pôle qui correspond à l'endroit d'expulsion des globules polaires. Il se produit de la sorte dans le protoplasme de l'œuf un double cheminement, l'un en sens inverse de l'autre : le deutoplasme, d'abord logé au pôle végétatif, se déplace vers le pôle animal primitif; les pronuclei, au contraire, s'éloignent de ce dernier et migrent au pôle opposé, l'ancien pôle végétatif qui devient le pôle plastique définitif de l'œuf, où s'organisera finalement le fuseau de la première segmentation.

Alors qu'il est relativement facile de suivre pas à pas la migration d'un seul ou des deux pronuclei, il n'en est pas de même quand il s'agit de se rendre compte du déplacement des éléments deutoplasmiques dans le vitellus. D'après la manière dont les coupes sont effectuées, entamant l'œuf parallèlement à son axe passant par les globules polaires ou parallèlement à l'équateur, ou dans une direction plus ou moins oblique, on obtient des images dont l'interprétation est souvent très délicate. Les figures que nous avons dessinées représentent une seule coupe du vitellus et ne reflètent souvent pas l'image de la polarité réelle du cytoplasme ovulaire. Pour chaque œuf étudié, nous avons dessiné toutes les coupes et nous en avons fait la

reconstruction graphique, de façon à pouvoir repérer exactement la position respective de tous les éléments constitutifs de l'œuf. De cette façon, nous sommes en mesure d'affirmer que la polarité primitive (fig. 15, 18, 19) s'intervertit complètement pendant la période d'accroissement des pronuclei. Ce changement ne s'effectue pas brusquement. Le pôle plastique primitif est peu à peu envahi par les boules graisseuses (fig. 20, 21, 27, 30), en même temps que le pôle deutoplasmique s'en dégarrit. A un moment donné, quand les pronuclei siègent à peu près au centre de l'œuf (fig. 22 et 24), les boules graisseuses semblent uniformément réparties dans toutes les profondeurs du vitellus, mais quand les noyaux mâle et femelle occupent leur position définitive, la polarité nouvelle de l'œuf est un fait évident : les pronuclei occupent le vitellus plastique dans l'hémisphère de l'œuf opposé au point d'expulsion des globules polaires : c'est le pôle animal définitif, tandis que la majorité des boules graisseuses sont tassées dans l'hémisphère adjacent aux globules polaires, dans le pôle végétatif définitif (fig. 28, 29 et 31).

REIN (1883) est le premier qui ait figuré les deux pronuclei dans un œuf de cobaye, recueilli 17 heures après le coït ; ses observations ont été faites sur des œufs étudiés d'abord à l'état frais, puis fixés et examinés *in toto* dans la glycérine. Dans un cas, les deux pronuclei occupent un siège central ; dans un autre, ils sont situés périphériquement dans l'œuf. REIN fait remarquer fort exactement que " das Zusammentreten beider Kerne geschieht gewöhnlich in einem excentrisch gelegenen Theile des Dotters. Bei Meerschweinchen ist dabei eine Spindelfigur erkennbar. „ Cette figure en fuseau que REIN suppose être un fuseau de segmentation, mais au sujet de laquelle il ne donne pas de renseignements bien explicites, est aussi située excentriquement.

RUBASCHKIN (1905) fait remarquer que dans la moitié des cas, on ne voit pas la queue du spermatozoïde dans le voisinage des jeunes pronuclei mâles. Dans les autres cas, on observe un filament colorable sur la nature duquel il laisse planer le doute et il conclut que la pénétration de la queue spermatique est

facultative. Il signale le siège périphérique des pronuclei ainsi que l'existence d'une polarité de l'œuf à ce stade.

Chez le rat, SOBOTTA et BURCKHARD (1910) ne constatent aucune polarité dans le cytoplasme ovulaire pendant tout le cours de la maturation et de la fécondation. Ils résument comme suit leurs observations (p. 492) : " Das Eierstocksei (Oocyte I. Ordnung) zeigt eine dunkle centrale Partie dichter Proto-plasmastruktur mit gröberen Mitochondrienhaufen, während das Eileiterei zur Zeit der Besamung und im Vorkernstadium eine ziemlich gleichmässige Verteilung aller Bestandteile des Ooplasma erkennen lässt. „ Le spermatozoïde du rat ne pénétrerait pas toujours entièrement dans l'œuf : la tête et la pièce intermédiaire très longue entreraient seuls, le plus souvent. Un spermocentre existe dans le voisinage de la tête avec ou sans radiation cytoplasmique. De même que chez la souris et le cobaye, comme nous l'avons établi, la queue du spermatozoïde du rat se colore plus intensément dans le cytoplasme de l'œuf qu'au dehors, dans la lumière de l'oviducte ; toutefois SOBOTTA et BURCKHARD croient que ce n'est que la pièce intermédiaire seule qui possède cette colorabilité intense. Tel n'est pas le cas chez le cobaye, où toutes les parties constituant de la queue ont la même affinité énergétique pour les substances colorantes. Les auteurs allemands supposent que la queue spermatique disparaît en se résolvant en mitochondries. Ils admettent une rotation de la tête du spermatozoïde et constatent que les deux pronuclei se rapprochent au milieu du vitellus ovulaire. Leur évolution ultérieure n'a pas été étudiée.

Les phénomènes décrits par O. VAN DER STRICHT (1909) dans l'œuf de chauve-souris s'écartent parfois assez notablement de ceux observés chez le cobaye : ainsi, chez *Vesperugo noctula*, le spermatozoïde pénètre dans le vitellus au stade du dyaster de la seconde mitose de direction, ou bien quand le second globule polaire est entièrement détaché. Tandis que chez le cobaye nous n'avons jamais observé de spermatozoïde dans l'espace périovarien, les germes mâles existent toujours en cet endroit, chez la noctule, et en grand nombre, au moment de

l'ovulation. Ce fait est d'ailleurs compréhensible, attendu que le coït a lieu longtemps avant la rupture folliculaire et que les spermatozoïdes restent vivants dans l'oviducte de la femelle jusqu'à la déhiscence ovulaire.

Un cône de conception existe chez la chauve-souris, au moment de la pénétration de la tête du spermatozoïde, mais le véritable cône d'imprégnation semble se produire à une seconde étape de la pénétration, quand toute la queue est entrée dans l'ovule. Cette queue persiste intégralement comme chez le cobaye jusqu'au stade de la division en deux blastomères; pendant la période de fécondation elle adhère toujours au pronucleus mâle. Il existe un spermocentre intervenant dans la genèse des sphères attractives définitives de l'œuf fécondé, mais certains ovules contiennent également un oocentre dont le sort ultérieur n'a pas été élucidé. Les modifications de la tête spermatique et de la chromatine ovulaire sont analogues à celles que subissent les mêmes éléments chez le cobaye au cours de leur transformation en pronuclei.

Le vitellus présente une polarité qui rappelle celle de l'œuf de cobaye; il se différencie graduellement en une masse deutoplasmique rapprochée du pôle végétatif identifié avec le pôle d'expulsion des globules polaires. Le vitellus plastique, constituant le pôle animal opposé, affecte la forme d'un croissant dans la concavité duquel, au centre de l'œuf, se logent les deux pronuclei. Les parties latérales de ce croissant sont en continuité avec une couche mitochondriale exempte de deutoplasme et tendant à circonscrire ou à envelopper le vitellus nutritif excentrique.

HILL (1910) a observé chez *Dasyurus* que l'œuf fécondé passe rapidement par l'oviducte et arrive dans l'utérus, où on le trouve entouré de membranes diverses et au stade des deux pronuclei. La polarité que l'œuf présentait aux stades antérieurs s'est conservée: le pôle supérieur deutoplasmique est nettement séparé du pôle inférieur, constitué par une masse de vitellus plastique au centre de laquelle on distingue les deux pronuclei. Ce pôle inférieur est celui où se détachent les globules polaires.

HILL conclut en ces termes (p. 17) : " In *Dasyurus*... I am perfectly convinced... that the pole of the ripe ovum in relation to the mass of deutoplasmic cytoplasm is not the vegetative pole, but represents morphologically the upper or animal pole of the egg, the opposite pole in relation to which the formative cytoplasm is situated being the lower or vegetative. The deutoplasmic cytoplasm thus lies in the upper hemisphere, whilst the formative cytoplasm occupies the lower. „

Chez l'Armadillo à neuf bandes (NEWMAN, 1912), le second globule polaire est complètement expulsé lorsque l'oocyte se trouve encore à l'intérieur de l'ovaire ; et même, la chromatine femelle s'organise en un pronucleus avant la rupture folliculaire. L'auteur n'a pu étudier qu'un seul œuf contenant deux pronuclei : ceux-ci sont en contact, entourés d'une mince zone de vitellus plastique et siègent au pôle de l'œuf opposé au point d'expulsion des globules polaires. Comme il n'y a jamais chez ce mammifère qu'un seul œuf qui devient mûr et est fécondé et que cette cellule donne néanmoins naissance à quatre embryons de même sexe, l'auteur conclut que cette multiplication asexuée est un processus qui se produit tardivement, non dans l'œuf unicellulaire, mais dans la vésicule blastodermique. Faute de matériel, l'auteur n'a pas étudié la segmentation ovulaire ; il n'envisage pas l'hypothèse d'une fécondation de chacun des quatre premiers blastomères, ou encore l'existence possible d'un fuseau de segmentation quadripolaire, indiquant la genèse de quatre cellules d'égale valeur ; on pourrait supposer, enfin, que chacun des quatre premiers blastomères engendre un embryon complet. Des recherches ultérieures donneront vraisemblablement une solution satisfaisante à ces faits d'une si haute importance biologique.

Chez la chatte, d'après R. VANDER STRICHT (1911, p. 450) : " la polarité primitive, observée dans l'œuf ovarique à la fin du stade d'accroissement, se maintient à peu près intacte, pendant toute l'évolution de la maturation et le début de la fécondation et le deutoplasme ne subit aucun déplacement notable. „ L'étude de la polarité chez la Chatte se complique par le fait que

(p. 453) : “ les globules polaires... occupent tantôt le pôle deutoplasmique, tantôt le pôle plastique, tantôt siègent en un endroit de la périphérie intermédiaire entre les pôles plastique et deutoplasmique. Le rapprochement des deux pronucléus s'effectue dans la zone plastique de l'œuf, en dehors du plan de séparation des deux moitiés vitellines ; ils sont donc toujours plus rapprochés du pôle plastique, voisin des globules polaires, si ceux-ci siègent à ce pôle. „ L'auteur attire encore l'attention sur un changement qui s'opérerait dans la direction des axes de la cellule-œuf. Au moment de la maturation, l'axe de l'œuf passant par le premier fuseau de direction est appelé axe primitif ; le plan équatorial mené par cet axe divise l'œuf en une moitié plastique et une moitié deutoplasmique. Ce plan ne correspond pas au premier plan de segmentation : ce dernier lui est perpendiculaire et l'axe définitif de l'œuf, passant par ce plan, traverse les deux pronucléi. Ceux-ci sont disposés de façon que l'un soit périphérique et l'autre à peu près central dans l'œuf. Il en résulte que chaque blastomère contiendra une quantité égale de vitellus plastique et deutoplasmique.

CHAPITRE VI.

La segmentation de l'œuf.

Arrivés dans le pôle plastique définitif de l'œuf, à l'endroit opposé au point d'expulsion des globules polaires, les deux pronuclei, sans jamais se fusionner en un noyau unique, subissent les transformations préliminaires à l'édification du fuseau de la première segmentation. Il n'a pas été possible de poursuivre une à une les diverses modifications qui se passent dans les noyaux mâle et femelle : il est rare de rencontrer des œufs à ces différents stades et les fuseaux de segmentation eux-mêmes ne sont pas fréquents.

La figure 31 représente la coupe d'un œuf à la prophase de la mitose : les deux pronuclei restent séparés l'un de l'autre, entourés par leur membrane, le mâle plus périphérique que le femelle ; ils contiennent une charpente achromatique réticulée, des nucléoles plasmatiques, ainsi que des filaments encore relativement minces, mais très colorables, rectilignes ou flexueux, isolés ou formant réseau : ce sont ces éléments qui vont constituer les chromosomes (fig. 31, cr) du fuseau de segmentation. Exceptionnellement les chromosomes d'un des pronuclei se tassent en un amas très colorable (fig. 30, ♀), dans le voisinage duquel on peut apercevoir un aster minuscule, peut-être l'ovocentre ou un des centres du futur fuseau de segmentation.

Le pronucléus mâle (fig. 30, ♂), auquel adhère la queue, contient un reticulum dont certaines portions épaissies et plus colorables peuvent être considérées comme les ébauches des chromosomes.

La structure de l'œuf fécondé (fig. 31) est intéressante à plus d'un titre. Les pronuclei très volumineux sont disposés de telle sorte que le mâle, le plus grand, soit périphérique et le femelle, plus central. Tous deux siègent dans le vitellus plas-

tique, tandis que l'hémisphère deutoplasmique de l'œuf est adjacent au point d'expulsion des globules polaires. Or, l'axe de la sphère ovulaire passant par ce point, traverse également le centre des deux pronuclei. Un plan mené par cet axe divise l'œuf en deux moitiés contenant chacune une masse sensiblement égale de deutoplasme et de vitellus plastique. Il semblerait donc à première vue qu'il existe une symétrie bilatérale de l'œuf fécondé; mais la queue du spermatozoïde qui persiste intacte dans le vitellus détruit cette équivalence entre les deux moitiés de l'œuf et même plus tard entre les deux premiers blastomères.

La résolution de la membrane des pronuclei et la genèse de la figure achromatique du fuseau n'ont pas été observées.

Le premier fuseau de segmentation constitué se compose, au point de vue chromatique, de chromosomes dont il nous a été impossible de compter le nombre exact : ils sont tassés les uns contre les autres, enchevêtrés (fig. 32, 34, cr); ils affectent la forme d'anses plus épaisses et plus grandes que les segments chromatiques des fuseaux de maturation. Le plus souvent, la plaque équatoriale est un volumineux grumeau indéchiffrable (fig. 33, cr). La figure achromatique se compose de deux cônes filamenteux reposant sur la plaque équatoriale; les fibrilles (fig. 33 et 34, fs) se rejoignent au sommet des cônes sans qu'on puisse mettre en évidence un corpuscule central ou un centrosome. Des fibres entrecroisées et une irradiation cytoplasmique astrosphérique n'ont été observées dans aucun cas. Dans une seule préparation (fig. 34), nous avons constaté l'existence d'un corpuscule central à l'une des extrémités du fuseau, et c'est précisément à ce centriole qu'aboutit la queue du spermatozoïde. On peut conclure de ce fait que très probablement le germe mâle intervient dans la constitution du fuseau de la première segmentation, en fournissant un des centres de la figure achromatique. Dans l'œuf dont nous avons représenté une des coupes à la figure 32, la plaque équatoriale du fuseau est composée d'un enchevêtrement de chromosomes en forme d'anses (cr); dans leur voisinage, on trouve la queue du spermatozoïde (q).

D'après RUBASCHKIN (1905), on peut distinguer aux pôles du fuseau des rayons astéroïdes peu développés; il n'y aurait ni sphères ni centrosomes, mais une condensation du cytoplasme à ce niveau.

L'axe du fuseau est perpendiculaire au grand axe de l'œuf passant par le pôle d'expulsion des globules polaires; il occupe un siège excentrique dans l'œuf, au sein du vitellus plastique (fig. 32), dans le pôle animal définitif de l'œuf. On peut rencontrer dans cet hémisphère plastique quelques boules graisseuses (fig. 33 et 34); cependant la majorité de celles-ci est rassemblée dans la partie de l'œuf adjacente aux globules polaires et formant le pôle deutoplasmique ou végétatif secondaire.

Nous ne possédons pas d'œufs aux stades intermédiaires entre le premier fuseau de segmentation et la division complète en deux blastomères. En général, les deux premiers blastomères ne diffèrent guère l'un de l'autre au point de vue du volume et de la structure. Ils ont une forme plus ou moins hémisphérique et se touchent par leur surface plane, correspondant au premier plan de segmentation. La première mitose de segmentation une fois achevée, les deux cellules-filles, séparées l'une de l'autre, possèdent chacune au début un noyau arrondi de petit volume (fig. 35, n), contenant un ou plusieurs nucléoles plasmatiques et des filaments très colorables que l'on peut identifier avec les chromosomes qui ont constitué la partie chromatique du dyaster de la première division de segmentation. Les deux noyaux sont d'abord rapprochés du plan de segmentation (fig. 35); plus tard, ils s'en écartent, se déplacent jusqu'au centre du blastomère (fig. 37 à 40) et se trouvent même parfois près de la membrane vitelline extérieure, très éloignés l'un de l'autre. En même temps, ils acquièrent un volume plus considérable et la structure attribuée au noyau au stade de repos: charpente nucléaire achromatique (fig. 36 et 37, n), suc nucléaire incolore entre les mailles du caryomitome, deux ou trois nucléoles plasmatiques, devenant plus tard nucléiniens (fig. 40). Rarement le volume du noyau d'un des blastomères dépasse celui du noyau de l'autre (fig. 37).

Au bout d'un temps relativement court (quelques heures), le noyau subit des modifications dans sa structure : il apparaît dans le reticulum des filaments très colorables qui se disposent en un spirem, siégeant à la périphérie sous la membrane nucléaire. Ce spirem (fig. 38 et 39) est sur le point de paraître en même temps dans les deux noyaux ; il est extrêmement difficile de juger si l'un de ceux-ci se trouve à un stade plus avancé que l'autre. L'examen des figures 38 et 39, qui représentent deux coupes successives, ne permet pas de trancher nettement la question.

Chaque blastomère contient, semble-t-il, une égale quantité de vitellus plastique et de deutoplasme. Quant à la disposition des éléments deutoplasmiques, on reconnaît au début (fig. 35) que la majorité des boules graisseuses se trouve dans le voisinage des globules polaires. Chose curieuse, alors qu'on devrait s'attendre à trouver les noyaux au pôle opposé, dans la figure 35, ils sont rapprochés des corpuscules de rebut. Il est vrai que l'étude des stades intermédiaires entre l'existence du fuseau de segmentation et la reconstitution des noyaux-filles dans chaque blastomère pourrait expliquer cette anomalie, sans doute plus apparente que réelle. Ultérieurement, les boules graisseuses occupent toutes les profondeurs du vitellus (fig. 36), respectant parfois une zone périnucléaire et une mince couche de cytoplasme siégeant sous la membrane vitelline (fig. 35 et 37). A ce moment, on ne peut plus guère parler de polarité dans les blastomères.

Il ne faut rien conclure du fait que nous avons dessiné dans le vitellus d'un des blastomères plus de boules graisseuses que dans celui de l'autre (fig. 37, 38, 39, 40) : le dessin d'une coupe ne peut représenter que très imparfaitement la disposition et la quantité du deutoplasme qui existe dans toute une cellule débitée en une demi-douzaine de sections. D'ailleurs, nos dessins ne sont pas des reconstructions : comme nous l'avons écrit plus haut, ces dernières ont été faites pour chaque œuf étudié et elles nous permettent de conclure qu'il n'existe aucune différence entre les blastomères au point de

vue de la quantité et de la répartition de leur deutoplasme. On peut les considérer comme sensiblement égaux en volume ; mais ils ne sont pas équivalents : en effet, la persistance de la queue du spermatozoïde dans le vitellus d'un des blastomères nous permet de considérer cette dernière cellule comme entièrement mâle et femelle, tandis que le cytoplasme de l'autre est resté exclusivement femelle.

Jusqu'ici, ce n'est que chez la chauve-Souris que O. VAN DER STRICHT est parvenu (en 1909) à constater le même phénomène. MEVES (1912) vient de le décrire chez *Parechinus miliaris*.

Nous avons observé que la queue du spermatozoïde a le même aspect dans le protoplasme du blastomère que dans le vitellus ovulaire : c'est un filament sinueux, très colorable, souvent un peu plus court qu'au stade des pronuclei, mais facilement reconnaissable (fig. 35 à 40) et présentant parfois des traces de scission (fig. 36, q).

Nous ne pouvons que répéter les arguments invoqués par O. VANDER STRICHT (1909) pour expliquer la présence de la queue du spermatozoïde dans un des deux blastomères ; l'hypothèse d'un spermatozoïde supplémentaire qui aurait pénétré dans le vitellus de l'œuf fécondé ou de l'un des blastomères, doit être écartée, attendu que la polyspermie n'existe point normalement chez le cobaye ; au surplus, on ne retrouve jamais la tête spermatique qui devrait accompagner cette queue.

Il paraît étrange à première vue que le cytoplasme du germe mâle ne se fusionne pas avec celui du germe femelle, à l'instar de ce qui se passe pour les éléments chromatiques de leurs noyaux : aussi pourrait-on considérer la présence de la queue dans le vitellus comme négligeable et n'attribuer aucun rôle biologique au cytoplasme du spermatozoïde. BRACHET et DUESBERG (*in* LAMS, 1910, p. 126) ont émis l'idée que la queue du spermatozoïde pourrait n'être qu'un squelette, un axe filamenteux sur lequel reposaient les mitochondries, ces dernières s'étant disséminées dans le cytoplasme de l'œuf avant la segmentation. Il est facile de répondre à cette objection :

en effet, la queue du spermatozoïde complètement développée présente le même aspect, qu'elle soit dans la trompe ou à l'intérieur du vitellus de l'œuf ou d'un blastomère ; la gaine mitochondriale, homologue du filament spiral, qui entoure le segment antérieur reste intacte ; aucune désagrégation des éléments constitutifs de la queue n'est visible.

Les conclusions qui se dégagent de ces observations sont fort intéressantes et seront exposées plus loin.

A quel moment et comment la queue disparaît-elle ? Nous n'avons aucune indication précise à ce sujet et le matériel nous fait défaut pour résoudre la question. Nous ne possédons pas d'œuf divisé en trois blastomères ; dans le vitellus des quatre premiers blastomères on ne découvre aucune trace du filament caudal : il disparaît probablement avant ce stade. Des recherches ultérieures pourront établir si la queue exerce par sa présence une influence quelconque sur la rapidité de division du blastomère qui la contient.

Chez le cobaye, le cytoplasme du blastomère mâle et femelle ne diffère pas sensiblement de celui du blastomère à vitellus exclusivement femelle. Dans certains cas cependant, d'après O. VANDER STRICHT, chez la chauve-Souris (1909, p. 125) : " la présence de cette queue imprime au cytoplasme d'un des deux blastomères un cachet spécial, une morphologie distincte qui, sous l'influence de certains liquides fixateurs, devient manifeste au microscope. „

Les œufs divisés en quatre blastomères se rencontrent dans le tiers utérin de la trompe. Chaque blastomère contient un noyau arrondi avec charpente chromatique réticulée et de nombreux nucléoles nucléiniens. Ce noyau, plus petit que celui des deux premiers blastomères, occupe le centre de la cellule (fig. 42 et 43) ou parfois un siège légèrement excentrique (fig. 44). Le cytoplasme est composé des mêmes éléments que dans l'œuf fécondé ; il est formé d'une partie plastique dans laquelle sont disséminées des boules graisseuses ; la disposition de ces dernières n'engendre plus aucune polarité.

Nous n'avons observé jusqu'ici aucun stade de mitose dans

les blastomères. Au niveau du débouché de l'oviducte dans l'utérus, nous avons trouvé un amas de blastomères (fig. 45), composé de 12 à 14 cellules, formant une morula. Les cellules polyédriques par pression réciproque contiennent un noyau rond ou ovalaire, situé au milieu d'un cytoplasme granuleux dans lequel on remarque de nombreuses boules graisseuses. La quantité de ces éléments deutoplasmiques dans la masse de 4 et de 14 blastomères est manifestement plus grande que celle contenue dans le cytoplasme de l'œuf indivis situé dans l'oviducte. Il faut donc admettre que l'œuf détaché de ses cellules folliculaires nourricières continue à assimiler des matériaux nutritifs aux dépens du milieu liquide embryotrophe au sein duquel il est plongé.

Nos recherches n'ont pas porté sur les stades ultérieurs de la segmentation ni sur ceux de la fixation de l'œuf dans l'utérus : cette dernière étude a d'ailleurs été faite par le Comte v. SPEE en 1901, ainsi que par EMRYS-ROBERTS, en 1910.

BISCHOFF (1852), décrit chez le cobaye des œufs divisés en 2, 4, 8 et 12 à 16 blastomères : il ne considère pas ces derniers comme des cellules.

REICHERT (1861, p. 122) signale la division du vitellus en 4, 5, 6 à 8 blastomères, au 2^e, 3^e et 4^e jour après le coït ; au 3^e jour il trouve 12 à 16 blastomères ; il reconnaît et proclame leur nature cellulaire.

REIN (1883, p. 265) a observé chez le cobaye une seule fois un fuseau périphérique parallèle à la surface du vitellus, au pôle opposé à l'endroit d'expulsion du globule polaire : il l'interprète comme un fuseau de segmentation.

La description du premier fuseau de segmentation par RUBASCHKIN (1905) concorde avec la mienne. Dans un autre travail (1910, p. 410), cet auteur signale l'existence de mitochondries dans les quatre premiers blastomères, mais ne figure pas les boules graisseuses qui existent cependant dans le cytoplasme à côté de ces microsomes.

Chez la chauve-souris, O. VANDER STRICHT (1909) décrit longuement le premier fuseau de segmentation ; celui-ci offre

des particularités très curieuses. Comme chez le cobaye, l'axe de la figure mitotique est perpendiculaire à l'axe de l'œuf ; il correspond au plus grand diamètre du segment plastique du vitellus. Il est donc excentrique, beaucoup plus rapproché du pôle plastique que du pôle deutoplasmique. A chaque pôle du fuseau, il existe une sphère attractive avec toutes ses parties constituantes et la queue entière du spermatozoïde peut adhérer à l'un des corpuscules centraux. Comme chez le cobaye, la queue peut persister intacte, sans se fusionner avec le cytoplasme, dans l'un des deux blastomères.

Chez la chatte, R. VANDER STRICHT (1911) constate que chacun des deux premiers blastomères possède une polarité manifeste : le noyau excentrique est plus rapproché du pôle plastique de l'ovule, quoique situé dans un vitellus contenant des boules graisseuses, moins nombreuses que dans le segment deutoplasmique opposé. Il existe une division de l'œuf en trois blastomères et même dans les œufs dont la segmentation est plus avancée, les blastomères montrent une polarité manifeste.

Chez *Dasyurus*, HILL (1910) décrit un processus de segmentation qui s'écarte notablement des faits observés chez les Mammifères Euthériens. L'œuf possède une polarité extrêmement nette : les deux tiers de son vitellus sont constitués par du cytoplasme formateur dense et finement granuleux, au sein duquel on trouve les pronuclei ; l'autre tiers consiste en une masse de deutoplasme fluide dont le sort est vraiment remarquable. Avant l'achèvement de la première mitose de segmentation, elle se sépare du reste du vitellus sous forme d'une boule sphérique. Ce corps deutoplasmique (yolk-body) ne prend pas directement part au développement embryonnaire, malgré qu'il soit à un moment donné inclus dans la cavité du blastocyste, où il disparaît par fonte progressive.

CHAPITRE VII.

A. Deutoplasmolyse et volume de l'œuf. — B. Espace vitellin et zone pellucide. — C. Globules polaires. — D. L'œuf non fécondé. — E. Anomalies.

A. — Deutoplasmolyse et volume de l'œuf.

Sous le nom de deutoplasmolyse, O. VANDER STRICHT (1909) décrit un processus d'élimination de vitellus nutritif, vacuolaire et gras, qu'il a observé dans l'œuf de chauve-souris. La deutoplasmolyse consiste (p. 93) " dans l'apparition de lobules vitellins multiples, en nombre très variable, à la surface du vitellus au niveau du pôle végétatif. Ces bourgeons, à peu près tous de même grandeur, les uns étant cependant un peu plus volumineux que les autres, apparaissent dans le voisinage des globules polaires et présentent la structure du deutoplasme. Ils sont formés de vacuoles claires, à l'intérieur desquelles on aperçoit parfois de petits grains vitellins... Plusieurs de ces bourgeons se détachent incontestablement de la surface ovulaire et deviennent libres dans l'espace périvitellin au pourtour des globules polaires... Ce processus de deutoplasmolyse devient manifeste surtout après l'expulsion du second globule polaire, pendant la période de la fécondation. Il peut être très accentué au stade du premier fuseau de segmentation et au début de la segmentation de l'œuf, notamment sur des ovules divisés en deux et en quatre... (p. 95). Cette élimination de deutoplasma n'est pas visible sur tous les œufs examinés... (p. 96). En tenant compte de la rapidité de ce processus de liquéfaction, de l'époque variable de sa production et de la quantité parfois minime de vitellus éliminé, on peut affirmer que la deutoplasmolyse s'opère pour la plupart des œufs de Chauve-souris. „

On ne peut manquer d'être frappé de la similitude du processus décrit par O. VANDER STRICHT (1909) chez la noctule et

celui que nous présente l'œuf de cobaye. Aussi longtemps que cette cellule est intraovarique ou dans la trompe et non fécondée, on n'aperçoit aucune trace de ce phénomène. Dès que les deux pronuclei existent, on voit apparaître dans quelques œufs, au voisinage des globules polaires, entre la zone pellucide et la membrane vitelline, des vésicules de forme, de volume et de nombre variables (fig. 21 et 26, dl). Elles sont constituées par un liquide clair qui se coagule sous l'influence des réactifs, d'une façon homogène ou finement granuleuse (fig. 24, dl). Ces vésicules sont bien des portions du cytoplasme de l'ovule, expulsées dans l'espace périvitellin, entre la zone pellucide et la membrane vitelline : on peut suivre toutes les phases de leur genèse, depuis la formation du bourgeon (fig. 22 et 35, dl) jusqu'à son détachement complet (fig. 24, 35, 36).

La deutoplasmolyse est un phénomène qui semble assez constant : tous les œufs le montrent, mais à une époque et à des degrés très variables. En général, plus l'œuf est volumineux, plus la deutoplasmolyse est prononcée ; c'est au stade de deux blastomères qu'on l'observe avec le plus de netteté.

Si l'on compare entre eux nos dessins, les uns représentant la plus grande coupe d'un œuf, les autres la plus grande section de 2, 4 ou 12 blastomères, dessins tous faits à la même échelle, on ne peut manquer d'être frappé de la différence de volume entre les œufs ainsi qu'entre les œufs et les blastomères. Certains œufs non segmentés sont plus grands que les deux blastomères ensemble (cfr. fig. 24 et 38) et d'autre part, la plus grande coupe d'un œuf peut dépasser à peine le volume d'un seul blastomère (cfr. fig. 34 et 37). Il s'agit là vraisemblablement de différences individuelles, dépendant de l'âge de l'animal, de la race, de la multiparité, de la consanguinité, etc. En général, les petits œufs ne présentent de deutoplasmolyse que tardivement, au stade des blastomères (fig. 20, 23, 25, 27 à 30, 32, 34), tandis que les grands en montrent déjà à un stade précoce (stade des pronuclei) (fig. 22, 24, 26) et à des endroits variables, tout au pourtour du vitellus ovulaire. Si les deux premiers blastomères sont de petit volume (fig. 38 à 40), il y a une faible

élimination de deutoplasme ; s'ils sont gigantesques (fig. 35, 36, 37), la deutoplasmolyse peut être intense au point que de grandes portions de vitellus, contenant parfois des boules graisseuses en nombre considérable (fig. 35, 36, 37) sont détachées de la cellule. Le sort des vésicules et masses vitellines résultant de la deutoplasmolyse n'est pas encore élucidé ; il est probable qu'elles se désagrègent pour disparaître finalement par liquéfaction. On en constate cependant des vestiges au stade de quatre blastomères (fig. 42, 43, 44, dl) et même de douze (fig. 45, dl). On peut rapprocher de la deutoplasmolyse, observée chez la chauve-souris et le cobaye, un processus analogue signalé par HILL (1910) chez *Dasyurus*. Dans ce dernier cas, le deutoplasme superflu est toujours éliminé avant l'achèvement de la première segmentation et sous la forme d'une vésicule unique et sphérique relativement grande (yolk-body).

B. — Espace vitellin et zone pellucide.

Avant l'expulsion des corpuscules de rebut, la membrane vitelline est toujours exactement appliquée contre la zone pellucide et l'espace périvitellin est virtuel. Quand les deux globules polaires sont détachés de l'œuf, ils restent intimement accolés à ce dernier et à ce moment il existe un minime espace situé entre la zone pellucide, le vitellus ovulaire et les corpuscules de rebut : cet espace est rempli par un liquide que les réactifs coagulent sous forme de granulations amorphes à peine visibles ou faiblement colorées par les colorants cytoplasmiques. Dès que l'œuf est fécondé et que la deutoplasmolyse existe, ou qu'il est divisé en deux ou quatre blastomères, l'espace périvitellin devient plus appréciable (fig. 24, 26, 35, 38 à 41).

La zone pellucide enveloppe complètement l'œuf de cobaye : il n'y existe aucune ouverture (micropyle). Certains réactifs, entre autres les liquides de Zenker et de Hermann, la dissolvent parfois. Nous n'avons jamais pu y déceler la moindre structure : elle semble être constituée par une substance homogène. Elle se

conserve très longtemps : v. SPEE (1901) la figure encore autour de la morula, au moment de la fixation de l'embryon dans les parois utérines.

C. — Globules polaires.

Les globules polaires sont deux petites cellules atrophiques, bien délimitées par une membrane et de volume à peu près égal. Elles siègent l'une dans le voisinage de l'autre, dépriment la surface de l'œuf et conservent, par rapport à cette cellule, la même position, jusqu'au moment de la segmentation en deux blastomères.

La façon particulière dont les globules polaires se détachent du vitellus a été exposée précédemment.

Lorsque le premier globule polaire est encore relié aux segments chromatiques ovulaires, la masse protoplasmique dont il se compose est irrégulièrement lobée (fig. 9, 12, 13, 14) et présente la même structure que le vitellus plastique dont elle dérive. Elle contient en outre, au début, un faisceau puissant de filaments fusoriaux réunissants qui s'attachent aux amas chromatiques expulsés de l'œuf (fig. 9, 12, 13, 14, cr). Ces filaments se dispersent rapidement et irrégulièrement dans tout le cytoplasme du globule polaire (fig. 15, 16, 19) et se désagrègent. En même temps le globule polaire acquiert la forme arrondie ou ovoïde. Le corpuscule intermédiaire qui le rattache à l'œuf disparaît très vite (fig. 15). Les segments chromatiques éliminés de l'œuf et contenus dans cette cellule de rebut sont au nombre de huit : on peut les compter assez longtemps et facilement (fig. 9, 21, 22, 53, 54). Ils affectent une grande diversité de formes : anses, haltères, boules, blocs polymorphes, parfois divisés en deux. Plus on se rapproche du stade de segmentation de l'œuf, plus ces amas chromatiques se tassent en quelques grumeaux irréguliers (fig. 27, 29, 30, 32, 35) ou se fragmentent en une multitude de petites masses colorables (fig. 38, 41). A la fin, leur colorabilité diminue de plus en plus et la cellule entière présente les caractères d'une dégénérescence complète (fig. 36, 37, 42).

Le second globule polaire est toujours expulsé dans la trompe; il ressemble au premier au point de vue de la structure du cytoplasme; il subit des modifications comparables et a un sort analogue. Son volume est un peu moindre. Les segments chromatiques ne sont jamais aussi distincts que dans le premier globule polaire : ce sont des amas informes de grandeur très variable qui se concrètent parfois en une masse allongée qui a la forme d'un croissant ou d'une faucille : ce caractère est particulier au second globule polaire (fig. 19, 22, 23, 24, 26, 27, 32, 2^d gp) et peut parfois servir à différencier le second du premier.

Le protoplasme de ces deux cellules ne contient aucune trace de boules graisseuses. Leur chromatine ne s'organise jamais en un noyau. Nous n'avons observé la division d'aucun des globules polaires ni même la présence d'une figure mitotique à l'intérieur de leur cytoplasme. Après l'achèvement de la première mitose de segmentation, les deux blastomères hémisphériques sont accolés par leur surface plane et laissent, entre la zone pellucide et l'endroit où leurs membranes se touchent, un espace dans lequel sont logés les globules polaires et les amas vitellins résultant de la deutoplasmolyse. Les deux globules polaires peuvent rester l'un à côté de l'autre (fig. 35, 37, 41), mais parfois ils glissent dans la rainure qui entoure le plan de segmentation et on les retrouve à une distance assez notable l'un de l'autre (fig. 36 et 38). A des stades ultérieurs de la segmentation, ils n'occupent plus de position fixe.

D. — L'œuf non fécondé.

Dans les pages précédentes, nous avons exposé l'évolution de l'œuf fécondé. Il n'est pas moins intéressant de connaître les modifications que subit l'œuf dans la trompe quand la fécondation n'a pas eu lieu. Qu'il y ait eu ou non coït, le follicule mûr se rompt et l'œuf arrive dans la trompe, ayant expulsé un globule polaire et contenant le second fuseau de maturation. S'il n'est pas fécondé à temps, il présente rapidement une série de caractères spéciaux qui le distinguent de l'oocyte normal et

qu'on peut interpréter certainement comme des signes de dégénérescence. On remarque d'abord la répartition particulière du deutoplasme et la disposition du fuseau dans le vitellus (fig. 46 et 47). Il suffit de comparer la figure 18 aux figures 46 et 47 pour se rendre compte que dans l'œuf non fécondé les boules graisseuses se répandent au début dans tout le vitellus plastique, détruisant entièrement la polarité primitive ; en même temps, il apparaît dans le cytoplasme des boules relativement volumineuses et très colorables (fig. 46 à 49, b), probablement des produits de désassimilation, surtout dans le voisinage du fuseau. Celui-ci, qui était périphérique (fig. 46 et 47), gagne progressivement le centre de l'ovule (fig. 48 et 49). La figure achromatique se modifie : certains filaments du second fuseau conservent leur convergence primitive et il apparaît à l'extrémité du cône fusorial un corpuscule central entouré de quelques fibres astéroïdes (fig. 47, 48, 49, a) ; d'autres filaments s'écartent les uns des autres, divergent et ont un trajet irrégulier dans le protoplasme. La partie chromatique du fuseau est constituée par des grumeaux très colorables, tassés les uns contre les autres et formant au début un amas compact ; plus tard on reconnaît qu'il est composé d'une quantité innombrable de petites boules chromatiques (fig. 48, cr), qui restent groupées, ou de grumeaux irréguliers qui s'éparpillent entre les filaments dissociés du fuseau (fig. 49, cr). Ces images se rapprochent de celles décrites par SPULER (1900) et par RUBASCHKIN (1906) dans les œufs contenus dans les follicules de De Graaf atrophiques.

Lorsque le second fuseau de maturation occupe un siège central dans l'œuf non fécondé, il se trouve au sein du vitellus plastique ; toutes les boules graisseuses ont gagné la périphérie de la cellule et encadrent la masse centrale dépourvue de deutoplasme : l'œocyte de second ordre, en voie de dégénérescence par suite de non-fécondation, présente donc à un moment donné l'aspect d'un œuf centroplastique. Faute de matériel, nous n'avons pas pu poursuivre les étapes successives qui l'amèneront à la destruction totale.

Chez la souris blanche, SOBOTTA (1895, p. 86) décrit également l'œuf non fécondé dans la trompe : il constate que le fuseau achromatique se conserve fort bien et que les chromosomes, après quelques jours, se condensent en blocs chromatiques. Chose curieuse, — et en opposition complète avec les faits que nous observons chez le cobaye, — au centre de l'œuf non fécondé de souris blanche, on trouverait des plaquettes vitellines : "Man findet im Centrum desselben (Eies) unregelmässige Klumpen einer Substanz angehäuft, die sich etwas dunkler färbt als das übrige Protoplasma und wohl mit den oben bereits erwähnten Dotterschollen identisch ist. „

E. — Anomalies.

Il nous reste à signaler une anomalie très rare : c'est la transformation d'un follicule non rompu en corps jaune, l'ovule restant intrafolliculaire, malgré la mise-bas et un coït efficace, consécutif. Nous avons observé ce phénomène pour deux œufs un dans chaque ovaire du cobaye en question (fig. 58 et photographie 51).

Dans toute la littérature embryologique il n'existe qu'un seul cas analogue, publié par MULON en 1909-1910 : il se rapporte également au cobaye ; malheureusement cet auteur ne décrit point l'ovule renfermé dans le follicule. O. VANDER STRICHT a signalé, en 1901, chez une chauve-souris, une anomalie un peu différente, due à la rupture d'un follicule ovarique dont le contenu n'a pas été expulsé ; la preuve de la déhiscence est fournie par la présence d'un bouchon épithélial obturateur. La moitié de ce follicule est transformée en corps jaune, l'autre moitié montre des phénomènes d'atrésie. L'œuf non fécondé n'a expulsé qu'un seul globule polaire et est segmenté en deux cellules, renfermant chacune une étoile-mère. L'oviducte de la même chauve-souris contenait un œuf segmenté en quatre blastomères.

Chez le cobaye, objet de l'anomalie que nous décrivons, après la mise-bas et le coït, le follicule ovarique ne s'est pas rompu ; l'épithélium folliculaire s'est transformé en cellules du corps

jaune (phot. 51) et l'ovule resté *in situ* a subi une dégénérescence notable après avoir expulsé le premier globule polaire. On constate que le cytoplasme est grossièrement granuleux; les boules graisseuses, dont le contenu est probablement altéré, renferment des corps colorables en forme de croissant qui tapissent leur paroi interne; elles sont disposées en une couche sous la membrane vitelline, respectant un vitellus plastique central où l'on trouve les restes désorganisés du second fuseau de maturation : des grumeaux de nucléine, très irréguliers, entourés et reliés entre eux par des filaments achromatiques à trajet sinueux, confusément enchevêtrés. L'ovule tout entier avec son premier globule polaire est voué à la destruction complète.

Les conclusions que nous pouvons tirer de l'étude de cette anomalie sont les suivantes : 1° la mise-bas et le coït consécutif ne suffisent pas pour provoquer la rupture d'un follicule de De Graaf mûr; 2° qu'il y ait déhiscence ovulaire ou non, l'épithélium d'un follicule mûr peut exceptionnellement subir des transformations spéciales et l'ensemble peut s'organiser en corps jaune. Nous n'avons pas décrit ces modifications cellulaires pour ne pas sortir des limites de ce travail; qu'il nous suffise d'ajouter que ce corps jaune périodique présente la même structure que celui de la grossesse. Il en est de même quand il existe dans la trompe des ovules subissant la dégénérescence pour cause de non-fécondation : qu'il y ait coït ou non, il y a eu déhiscence ovulaire et transformation des restes du follicule rompu en corps jaune véritable.

De l'ensemble de tous ces faits, nous pouvons conclure que la formation du corps jaune est indépendante du coït, de la rupture de l'ovisac mûr et de la fécondation de l'œuf.

Au cours de sa description, MULON (1909) écrit que " l'absence de coït pourrait être la cause indirecte qu'un corps jaune a pu se produire au niveau d'un ovisac non déhiscé. „ Cette hypothèse de MULON, légitime d'après son observation unique, n'est pas applicable au cas que nous signalons. Nous en proposons une autre, sous toutes réserves : le fait que la femelle qui

a présenté cette anomalie provenait de fréquents croisements consanguins peut avoir exercé une influence fâcheuse sur la physiologie sexuelle de cet animal. L'hypothèse de la consanguinité exagérée n'explique pas le phénomène, mais comme facteur prédisposant, cette cause peut avoir une certaine importance.

CHAPITRE VIII.

Conclusions générales.

Au cours de l'étude morphologique de l'œuf du cobaye, nous avons envisagé les modifications nucléaires et cytoplasmiques que cette cellule subit pendant les diverses phases de son évolution, à partir de la fin du stade d'accroissement jusqu'à la segmentation en une douzaine de blastomères. Nous discuterons brièvement les conclusions principales auxquelles nous sommes arrivés, en insistant sur leur portée générale.

Chez le cobaye, les phénomènes nucléaires propres à l'accroissement, la maturation, la fécondation et la segmentation de l'œuf sont analogues à ceux qu'on observe chez d'autres Mammifères. Avant la maturation, le noyau de l'oocyte est volumineux, entouré d'une membrane; sa chromatine est disposée en un reticulum. Elle se résout ensuite en quelques segments chromatiques qui se disposent à l'équateur du premier fuseau de maturation, au nombre de huit, moitié du nombre somatique des chromosomes. A ce moment, l'ovule atteint ses plus grandes dimensions. A un stade ultérieur, il élimine sous forme de premier globule polaire la moitié de sa substance nucléaire et une minime quantité de son cytoplasme. Sans période de repos entre cette division et la suivante, on observe l'apparition du second fuseau de maturation. Alors la déhiscence ovulaire se produit et l'oocyte de second ordre est fécondé. Ce n'est qu'après la fécondation que le second globule polaire est expulsé, entraînant encore un peu de vitellus, ainsi qu'une nouvelle moitié de la chromatine restant dans l'œuf.

A partir de ce moment, ce qui reste de segments chromatiques dans l'œuf s'organise par accroissement en pronucleus femelle, tandis que la tête du spermatozoïde devient le pronucleus mâle. La chromatine contenue dans ces deux pronuclei se groupe à l'équateur du premier fuseau de segmentation, et

quand la division de la première cellule de l'embryon est achevée, on se trouve en présence de deux blastomères, chacun avec son noyau. Ces deux cellules somatiques se multiplient ensuite par division mitotique ordinaire. Les deux globules polaires représentent des oocytes rudimentaires abortifs, comme nous l'avons démontré pour *Arion empiricorum* (LAMS, 1908). Pour que le second corpuscule de rebut soit expulsé, chez le cobaye, il est indispensable que le spermatozoïde ait pénétré dans l'ovule.

La signification qu'il convient de donner aux deux mitoses de maturation qui se succèdent sans stade de repos est toujours un sujet de controverse entre les savants qui s'occupent des premiers stades de l'embryogenèse. Faut-il envisager la première division de maturation comme équationnelle et la seconde comme réductionnelle, ou bien considérer les deux comme équationnelles? Pour trancher la question, l'œuf des Mammifères n'est pas un objet très favorable : les segments chromatiques y sont toujours très petits. Chez le cobaye, ce désavantage est compensé par leur nombre peu élevé, ce qui permet de les compter sans trop de difficulté et de se rendre compte de l'aspect qu'ils présentent. Dans tous les cas, un matériel très abondant et des coupes favorables sont indispensables. L'examen de nos préparations nous permet de conclure que la forme des segments chromatiques du premier fuseau, surtout aux stades de métacinèse et de dyaster plaide en faveur d'une division longitudinale de ces éléments; aux mêmes stades de la seconde mitose de maturation, on observe des amas chromatiques résultant vraisemblablement de la division transversale des segments situés à l'équateur de la figure de division. La maturation de l'œuf de cobaye aurait par conséquent pour résultat, outre l'expulsion d'une certaine masse de vitellus, d'opérer une réduction quantitative de la chromatine ovulaire, ainsi qu'une réduction qualitative, dans le sens que lui accorde WEISMANN.

On ne peut guère admettre la réduction qualitative telle que l'entendait VAN BENEDEN (1883). VAN BENEDEN considérait la

cellule somatique et la cellule-œuf comme hermaphrodites ; à la suite des deux divisions de maturation, la cellule-œuf éliminerait les trois quarts de sa chromatine (réduction quantitative) et ces segments chromatiques emporteraient en même temps la totalité des éléments mâles que contient la vésicule germinative (réduction qualitative) : l'œuf serait ainsi une cellule femelle à laquelle le spermatozoïde, ayant subi deux réductions analogues, apporterait les segments chromatiques mâles, de façon à reconstituer la première cellule hermaphrodite somatique de l'embryon.

Une objection fatale à cette théorie consiste dans le fait que la cellule-œuf transmet les qualités héréditaires mâles et femelles de la mère ; il en est d'ailleurs également ainsi pour le spermatozoïde. Si l'ovule rejette pendant sa maturation toute la chromatine mâle, on ne comprend pas comment il peut transmettre les caractères de ses ascendants mâles.

De leurs premières études sur la fécondation chez les animaux et chez les plantes, O. HERTWIG et STRASBURGER conclurent que le phénomène intime de la fécondation consiste essentiellement dans l'union des deux noyaux spermatique et ovulaire, et que par conséquent, c'est dans le noyau et spécialement dans la chromatine nucléaire que la substance héréditaire doit être contenue. Partant de cette affirmation, on a exagéré l'importance de la tête du spermatozoïde dans le phénomène de la fécondation ; on en a fait le substratum unique des qualités héréditaires transmises par le père au descendant. De même, on a passablement négligé jusque dans ces dernières années le rôle du vitellus au profit de la chromatine de l'œuf. Or, rien n'autorise à refuser à l'ensemble des cytoplasmas spermatique et ovulaire toute participation à l'hérédité. Il a fallu les recherches longues et patientes de O. VANDER STRICHT (1909) chez la chauve-souris pour démontrer que dans la fécondation, il intervient bien d'autres facteurs que les chromosomes mâles et femelles. À côté d'une hérédité nucléaire, il existe une hérédité cytoplasmique. Il faut tenir compte du vitellus ovulaire autant que du protoplasme mâle,

de la queue du spermatozoïde, organe qu'il est en général difficile à mettre en évidence.

Chez *Ascaris*, VAN BENEDEN (1883) a observé des faits de nature à mettre en doute le rôle essentiel dans la fécondation du corps protoplasmique du zoosperme, au point, dit-il, (p. 251) qu' "il y a des raisons de croire que, de toutes les parties constitutives du zoosperme, la seule qui joue un rôle actif dans la fécondation de l'œuf, c'est le petit noyau chromatique, entouré de sa couche claire périnucléaire. „ Les faits qu'il a observés grâce à des méthodes rudimentaires ont été récemment contrôlés par MEVES (1911): cet auteur a rectifié les données de VAN BENEDEN et a prouvé que le spermatozoïde d'*Ascaris* pénètre entièrement dans l'œuf, noyau et protoplasme avec ses mitochondries. VAN BENEDEN a eu, semble-t-il, l'intuition de ce que son affirmation présentait de trop exclusif, car dans ses conclusions générales (1883, p. 613), il fait les réserves les plus expresses. " Le fait qu'une partie du protoplasme ovulaire est expulsée, en même temps que les résidus nucléaires que nous appelons globules polaires, permet de supposer que le spermatozoïde fournit, lors de la fécondation de l'œuf, non seulement un élément nucléaire, le pronucleus mâle, mais aussi des éléments protoplasmiques destinés à remplacer les substances périvitellines. Il est certain que le zoosperme apporte dans le vitellus non seulement un noyau, mais aussi du protoplasme. Rien n'autorise à affirmer que le rôle du protoplasme spermatique est secondaire dans la fécondation; mais j'ai signalé quelques faits qui permettent de douter de l'importance de l'apport protoplasmique. Cette question reste entièrement ouverte. „

Dans cette voie, peu de recherches ont été faites et chez les Mammifères, O. VANDER STRICHT (1902) est le premier qui a démontré la présence de la queue du spermatozoïde dans le vitellus de l'œuf de *Vesp. noctula*. Nous l'avons démontrée en 1906 (LAMS, 1906) dans les œufs de souris blanche et de cobaye et nous pouvons affirmer derechef la constance de la pénétration du germe mâle tout entier ainsi que sa persistance dans le vitellus ovulaire. SOBOTTA et RUBASCHKIN l'ont signalée

chez le rat et le cobaye sans y attacher la moindre importance.

L'entrée de la queue du spermatozoïde est un fait gros de conséquences et le sort de cette minime quantité de cytoplasme condensé n'est pas encore complètement élucidé. C'est encore O. VANDER STRICHT (1909, p. 124) qui le premier a mis en lumière l'importance non soupçonnée de cette queue minuscule. " Si la queue représentait un organe inutile, on ne pourrait s'expliquer la constance de sa pénétration à l'intérieur du vitellus. Elle pénètre avec la tête dans tout œuf fécondé, conformément à la loi, énoncée déjà en 1879 par M. NUSSBAUM: " Die Befruchtung ist die Copula zweier homologen Zellen. „

Chez le cobaye comme chez la chauve-souris — et ce sont jusqu'ici les deux seuls mammifères où le fait a été péremptoirement démontré — la queue du spermatozoïde n'intervient pas dans la fécondation proprement dite, laquelle consiste dans une réunion des noyaux mâle et femelle. La première cellule de l'embryon, c'est-à-dire l'œuf fécondé, au moment où elle va se diviser, quand elle contient le premier fuseau de segmentation, est hermaphrodite : elle possède un cytoplasme femelle et la queue du spermatozoïde, donc un cytoplasme mâle, ainsi que des éléments nucléaires mâles et femelles. Mais les deux premiers blastomères, dont chaque noyau est aussi à la fois mâle et femelle, ont par contre un cytoplasme essentiellement différent : l'une des cellules a son vitellus constitué exclusivement de cytoplasme femelle, l'autre de cytoplasme à la fois femelle et mâle, puisque la queue entière se maintient intacte dans un des deux blastomères.

D'après O. VANDER STRICHT, la queue du spermatozoïde se fusionnerait probablement avec le cytoplasme d'un blastomère, car on ne le retrouve plus à des stades ultérieurs. Chez la chauve-souris, la présence de la queue, au moins dans quelques cas, imprime au cytoplasme du blastomère mâle et femelle " un cachet spécial, une morphologie distincte, qui, sous l'influence de certains liquides fixateurs, devient manifeste au microscope „. Chez le cobaye, nous n'avons pu mettre en évidence des

caractères particuliers suffisants pour établir des différences entre les deux blastomères et nous ignorons le moment précis de la disparition de la queue spermatique dans le cytoplasme.

Au point de vue de leurs conséquences, nos observations ont une portée considérable qui n'a pas échappé aux embryologistes auxquels nous en avons fait part. D'après HENNEGUY (in LAMS. 1910, p. 126) : " la persistance de la queue du spermatozoïde dans l'un des deux premiers blastomères paraît avoir une grande importance pour l'origine du trophoblaste. On peut se demander si ce n'est pas le blastomère ne contenant pas la queue du spermatozoïde qui donne en se divisant, ce trophoblaste, tandis que l'embryon proprement dit ne proviendrait que du blastomère contenant la queue du spermatozoïde, c'est-à-dire les mitochondries paternelles „. O. VANDER STRICHT est arrivé à une opinion identique à celle de M. HENNEGUY à la suite de ses recherches sur la fécondation et la segmentation de l'œuf de chauve-souris. Depuis deux ans (1908) il a exposé cette manière de voir dans ses leçons d'embryologie, sans avoir toutefois la preuve visible de cette assertion qui reste jusqu'ici une hypothèse vraisemblable. MEVES (1912, p. 116) est d'avis que dans la larve-pluteus d'Echinoderme, les parties qui disparaissent sont engendrées par les cellules ne contenant pas de cytoplasme spermatique, tandis que cette substance mâle serait réservée aux seuls blastomères destinés à l'édification du jeune Oursin.

Un autre fait, qui n'a pas encore été signalé jusqu'à présent, c'est la scission longitudinale de la queue spermatique au sein du vitellus. Nous ignorons la signification qu'il convient de lui attribuer.

La présence d'un spermaster dans quelques œufs pendant la période d'accroissement des pronuclei, ainsi que la présence de la queue à l'un des pôles du fuseau de la première segmentation permet de conclure que vraisemblablement le germe mâle fournit au moins un des centres de cette figure mitotique. L'irradiation astrosphérique du spermocentre est transitoire ; celle qu'on remarque autour de l'ovocentre a le même

caractère : elle correspond à une phase d'accroissement des pronuclei et disparaît avant l'édification du fuseau.

Parmi les nombreux faits que nous avons mis en lumière, nous signalons particulièrement le volume du pronucleus mâle, toujours plus grand que le femelle ; son siège, presque constamment excentrique, plus rapproché de la membrane vitelline, ainsi que la disposition finale des pronuclei, dont l'axe traversant les deux centres, passe par le point d'expulsion des globules polaires : le plan mené par cet axe correspond au premier plan de segmentation de l'œuf.

Après avoir fait ressortir l'importance du protoplasme mâle au cours de la fécondation, il n'est pas moins intéressant de poursuivre les modifications que subit le vitellus ovulaire pendant les périodes de maturation et de fécondation.

L'oocyte de cobaye, riche en vitellus de nature grasseuse, noirissable par l'acide osmique et qu'on peut donc aisément mettre en évidence moyennant quelques précautions, se prête fort bien à cette étude. Les anciens embryologistes ayant observé cet œuf à l'état frais, *in toto*, ont à peine soupçonné l'existence de ces éléments deutoplasmiques et n'ont rien vu de leur disposition dans le vitellus. RUBASCHKIN (1905 et 1910) n'a pas reconnu leur composition et n'y attache qu'une importance secondaire. Et cependant, le fait de l'existence d'une polarité manifeste dans l'œuf d'un mammifère et du cobaye en particulier mérite bien qu'on s'y arrête, d'autant plus qu'au cours des phénomènes initiaux de l'embryogenèse, on constate le renversement de la polarité primitive de l'œuf. Or, ce renversement est un acte de fécondation, une manifestation dynamique du spermatozoïde : l'étude comparative des œufs fécondés et non fécondés le prouve.

Les éléments deutoplasmiques contenus dans le vitellus de l'œuf de cobaye sont de trois espèces : des mitochondries, uniformément disséminées sous forme de grains dans toutes les profondeurs du cytoplasme ; des corpuscules arrondis, très colorables, présentant une autre réaction chimique que les mitochondries : ils sont fort peu nombreux et irrégulièrement

dispersés dans le vitellus ; enfin les boules graisseuses, de volume variable, présentant les réactions caractéristiques de la graisse. La disposition de ces boules, dont nous estimons la masse à plus d'un tiers du volume total de l'œuf, engendre la polarité de l'œuf de cobaye. A la fin de l'accroissement de l'oocyte, ces boules s'accumulent en un endroit déterminé du vitellus ; elles respectent de cette façon une zone de cytoplasme qui en est quasi dépourvue et qu'on peut nommer le vitellus plastique, constituant le pôle animal, par opposition au vitellus deutoplasmique formant le pôle végétatif de l'œuf. C'est dans cette zone plastique primitive que siègent les fuseaux de maturation ; c'est à ce niveau que les deux globules polaires sont expulsés. Dès que le spermatozoïde est entré dans le cytoplasme, la seconde mitose de maturation peut s'achever ; le second globule polaire se détache de l'œuf et l'hémisphère plastique est graduellement envahi par les boules graisseuses ; en même temps les pronuclei cheminent en sens inverse et, lorsque le premier fuseau de segmentation s'ébauche, on le trouve au pôle opposé à l'endroit d'expulsion des globules polaires, au sein d'un vitellus plastique de nouvelle formation : le pôle animal définitif de l'œuf. L'hémisphère où prédominent maintenant les boules graisseuses correspond au pôle végétatif définitif de l'œuf.

Ce renversement de la polarité est bien dû à la présence du spermatozoïde. En effet, si l'on observe ce qui se passe dans l'ovule non fécondé, situé dans la trompe, on se rend compte que cette cellule devient graduellement centroplastique : les boules graisseuses forment une couche deutoplasmique corticale, circonscrivant de toutes parts le vitellus central plastique qui renferme la figure de division, c'est-à-dire le second fuseau de maturation en dégénérescence. Il s'est créé par conséquent dans l'œuf une polarité anormale, effet de la dégénérescence dont la seule cause réside dans la non-fécondation : c'est en effet le seul facteur que l'on puisse invoquer dans ce cas.

D'après M. BRACHET (*in* LAMS, 1910, p. 126), le renversement normal de la polarité " a une importance considérable puisqu'elle va diriger toute l'ontogenèse „. Il nous est impossible, à l'heure

actuelle, de préciser comment et jusqu'à quel point cette dernière se trouve influencée.

La deutoplasmolyse que nous avons décrite chez le cobaye est plus prononcée dans les grands œufs que dans les petits. Elle semble devoir être interprétée comme une expulsion de matériel deutoplasmique, produit en surabondance au cours de l'accroissement de l'œuf et qui n'est pas directement utilisé pour le développement de l'embryon. On peut rapprocher ce fait de ce qui se passe chez les Marsupiaux où, d'après HILL, l'œuf expulse un volumineux globule de deutoplasme avant de se segmenter.

La cause de la deutoplasmolyse réside probablement dans une adaptation graduelle de l'œuf et de l'embryon à la vie intra-utérine. Il y a lieu d'admettre que les ancêtres des Mammifères pondaient des œufs qui se développaient en dehors du corps de la mère et pour cette raison contenaient une quantité considérable de matériaux de réserve. A mesure que le séjour intramaternel de l'embryon s'est prolongé, l'œuf s'est de plus en plus appauvri en éléments deutoplasmiques, les matières nutritives étant désormais fournies par la mère au cours du développement de l'embryon. La deutoplasmolyse constituerait un dernier vestige de cette élimination de substances nourricières qui a dû s'effectuer progressivement au cours des siècles. Son existence fournirait un argument aux partisans de l'opinion de VAN BENEDEN, qui, en 1899 (p. 332), écrivait : " Je suis de ceux qui pensent que toute l'embryologie des Mammifères placentaires témoigne qu'ils dérivent d'animaux qui, comme les Sauropsides et les Monotrèmes, produiraient des œufs méroblastiques. „

Nous avons encore porté notre attention sur la quantité des boules graisseuses contenues dans le vitellus ; chez certains mammifères, leur abondance dans certains œufs, leur pénurie dans d'autres a suggéré l'idée de deux catégories d'œufs. Tout récemment, Russo (1907 et 1909) a constaté chez la lapine l'existence d'œufs à deutoplasme abondant, à côté d'autres à vitellus nutritif très rare : les premiers donneraient naissance

à une surabondance de femelles ; les seconds engendreraient surtout des mâles. En injectant de la lécithine à des lapines, Russo est parvenu à enrichir leurs œufs en deutoplasme, et du même coup il a augmenté dans une notable proportion le pourcentage des femelles qui en provenaient. Ces expériences n'ont pas été répétées chez le cobaye : il n'existe pas deux catégories d'œufs chez ce mammifère et ce fait est fâcheux pour l'étude de l'origine des sexes.

Les expériences de Russo semblent démontrer que le sexe est prédestiné dans l'œuf et dépend dans une grande mesure de la richesse de ce dernier en éléments deutoplasmiques. L'auteur a complètement négligé le rôle peut-être très important du spermatozoïde.

MONTGOMERY (1911, p. 184) remarque à ce sujet que le spermatozoïde est un facteur changeant le sexe plutôt que le produisant et il estime que le germe mâle exerce une action pareille en modifiant le métabolisme de l'œuf. Pour COHN (1898, p. 27), le sexe est prédestiné dans l'œuf, mais il peut être modifié par la fécondation : l'œuf n'est ni hermaphrodite ni indifférent au point de vue de la sexualité. Cette opinion ne concorde guère avec celle de VON LENHOSSEK (1903, p. 99), pour lequel la détermination du sexe est le privilège de l'organisme maternel et est un fait accompli dans l'œuf avant la fécondation. C'est refuser au germe mâle toute influence au point de vue de la sexualité.

Le problème des causes de l'origine des sexes est d'ailleurs encore loin d'être résolu, malgré les efforts séculaires que l'on a consacrés à son étude : il a gardé tout son intérêt et toute son actualité.

En terminant ce travail, nous adressons nos plus vifs remerciements à M. le Professeur O. VANDER STRICHT, dont les conseils éclairés nous ont jusqu'à présent guidé dans notre carrière scientifique. Qu'il reçoive ici l'hommage de notre affectueuse reconnaissance.

Gand, le 2 décembre 1912.

AUTEURS CITÉS.

1908. ANCEL et BOUIN. — Rut et corps jaune chez la Chienne.
(*Comp.-rend. des séances de la Soc. de Biol.*)
1910. ATHIAS. — Sôbre as divisôes de muturaçao do ovulo dos Mammiferos. (*Arch. de l'Inst. de Bactér. Cam. Pest.*)
1898. BEARD. — The rythm of reproduction in Mammalia. (*Anat. Anz.* 27. Dez.)
1845. BISCHOFF. — Entwicklungsgeschichte des Hunde-Eies.
(*Braunschweig.*)
1852. ID. — Entwicklungsgeschichte des Meerschweinchens.
(*Giessen.*)
1910. BOUIN et ANCEL. — Recherches sur les fonctions du corps jaune gestatif. (*Journ. de phys. et de path. génér.*)
1911. ID. — Glande mammaire et corps jaune. (*Presse méd.*, n° 55.)
1911. CHIRIÉ. — Le corps jaune. (*L'obstétrique*, n° 5.)
1898. COHN. — Die willkürliche Bestimmung des Geschlechts.
(*Würzburg.*)
1910. DUESBERG. — Nouvelles recherches sur l'appareil mitochondrial des cellules séminales. (*Arch. f. Zellforschung*, Bd. 6.)
1908. DUBREUIL et REGAUD. — Influence du mâle sur les fonctions ovariennes. (*Lyon médical.*)
1910. EMRYS-ROBERTS. — The embedding of the embryo guinea-pig in the uterine wall and its nutrition at that stage.
(*Journ. of Anat. and. Phys.* Vol. 44, janvier.)
1906. GERLACH. — Ueber die Bildung der Richtungskörper bei Mus musculus. (*Festschrift für Rosenthal. Wiesbaden.*)
1905. HEAPE. — Ovulation and Degeneration of Ova in the Rabbit.
(*Proc. of the R. Soc. London.* Vol. 76 B.)
1910. HILL. — The early development of the Marsupialia, with spécial reference to the native cat (*Dasyurus viverrinus*). (*Quart. Jour. of microsc. Sc.* Vol. 56.)

1907. KIRKAM. — Maturation of the egg of the white mouse. (*Publ. of Yale University.*)
1910. ID. — Ovulation in mammals, with special reference to the mouse and rat. (*Biol. Bull.* Vol. 18.)
1911. LAFAIX. — Contribution à l'étude de la fécondation chez les Mammifères. (*Thèse de Paris*, n° 314.)
1906. LAMS. — Démonstration concernant quelques-unes des premières phases du développement de l'œuf chez la Souris blanche et le Cobaye. (*Comp.-rend. de l'Ass. des Anat. Bordeaux.*)
1908. ID. — Recherches sur l'œuf d'*Arion empiricorum* (Fér). (Accroissement, maturation, fécondation, segmentation.) (*Mém. publ. par la Classe des Sc. de l'Acad. roy. de Belg.*, t. 2.)
1910. ID. — Recherches sur l'œuf de Cobaye (*Cavia cobaya*). Maturation, fécondation, segmentation. (*Comp.-rend. Ass. des Anat. Bruxelles.*)
1907. LAMS et DOORME. — Nouvelles recherches sur la maturation et la fécondation de l'œuf des Mammifères. (*Arch. de Biol.*, t. 23.)
1906. LOEB. — The formation of the corpus luteum in the Guinea-pig. (*The Journ. Am. med. Assoc.*, XVI.)
1908. ID. — The production of deciduomata. (*The Journ. Am. med. Assoc.* L.)
1911. ID. — Ueber die Bedeutung des Corpus luteum für die Periodizität des sexuellen Zyklus beim weiblichen Säugetierorganismus. (*Deutsche mediz. Wochenschr.*, n° 1.)
1911. LONG and MARK. — The maturation of the egg of the mouse. (*Publ. of the Carnegie Inst. of Washington*, n° 142.)
1911. LONGLEY. — The maturation of the egg and ovulation in the domestic cat. (*The Amer. Journ. of Anat.*, vol. 12, n° 2.)
1909. LOYEZ. — Les premiers stades de la vitellogenèse chez quelques Tuniciers. (*Comp.-rend. Assoc. des Anat.*)
1904. MARSHALL. — The œstrous cycle in the common Ferret. (*Quart. Journ. of micr. Sc.*, vol. 48.)
1905. MARSHALL and JOLLY. — Contribution to the Physiol. of Mammalian Reproduction. (*Phil. Trans. of the R. Soc. of London.*)

1097. MELISSINOS. — Die Entwicklung des Eies der Mäuse. (*Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. 70.)
1899. MEVES. — Ueber Struktur und Histogenese der Samenfaden des Meerschweinchens. (*Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. 54.)
1911. ID. — Ueber die Beteiligung der Plastochondrien an der Befruchtung des Eies von *Ascaris megalocephala*. (*Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. 76.)
1912. ID. — Verfolgung des sogenannten Mittelstückes des Echinidenspermiums im befruchteten Ei bis zum Ende der ersten Furchungsteilung. (*Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. 80.)
1911. MONTGOMERY. — The cellular basis of the determination of Sex. (*Intern. clinics*, vol. 1, ser. 21.)
1908. MULON. — A propos de la fonction du corps jaune chez le Cobaye. (*Comp.-rend. de la Soc. de Biol.*, n° 6.)
1909. ID. — Sur un corps jaune kystique formé aux dépens d'un ovisac non déhiscé. (*Arch. d'Anat. microsc.*, t. XI.)
1912. NEWMAN. — The ovum of the nine-banded Armadillo. Growth of the ovocytes, maturation and fertilization. (*Biol. Bull. of the Mar. Biol. Labor. Woods Hole. Mass. July.*)
1861. REICHERT. — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Meerschweinchens. (*Abh. der kön. Akad. der Wiss. zu Berlin.*)
1883. REIN. — Beiträge zur Kenntniss der Reifungserscheinungen und Befruchtungsvorgänge am Säugethiere. (*Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. 22.)
1905. RUBASHKIN. — Ueber die Reifungs und Befruchtungsprozesse des Meerschweincheneies. (*Anat. Hefte*, H. 89.)
1906. ID. — Ueber die Veränderungen der Eier in den zugrunde gehenden Graafschen Follikeln. (*Anat. Hefte*, H. 97.)
1910. ID. — Chondriosomen und Differenzierungsprozesse bei Säugetierembryonen. (*Anat. Hefte*, H. 125, Bd. 41.)
1907. RUSSO. — Metodi adoperati per aumentare artificialmente la produzione del sesso femminile dei conigli (*R.-C. della R. Acad. dei Lincei*, vol 16.)
1909. ID. — Le modificazioni sperimentali dell'ovaia nei

Mammiferi e le cause della differenziazione del sesso.
(*Natura*, vol. I.)

1909. ID. — I mitochondri ed i globuli vitellini dell'oocite di Coniglia allo stato normale ed in condizioni sperimentali. Nota 1^a. (*Atti dell'Accad. Gioenia di Sc. nat. in Catania*, vol. II.)
1909. ID. — Sulla cromolisi delle cellule della granulosa durante il digiuno e sul suo significato della differenziazione sessuale delle ova dei Mammiferi. Nota 2^a. (*Atti dell'Acad. Goenia di Sc. nat. in Catania*, vol. II.)
1908. SALVIN MOORE and TOZER. — On the maturation of the ovum in the Guinea-pig. (*Proc. of the R. Soc. London*, Ser. B. vol. 80.)
1895. SOBOTTA. — Die Befruchtung und Furchung des Eies der Maus. (*Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. 45.)
1906. ID. — Ueber die Bildung des Corpus luteum beim Meerschweinchen. (*Anat. Anz.*)
1907. ID. — Die Bildung der Richtungskörper bei der Maus. (*Anat. Hefte*, H. 106.)
1908. ID. — Ueber die Richtungsteilungen des Säugetiereies. (*Verh. der phys.-med. Gesellsch. zu Würzburg*, Bd. 39.)
1910. SOBOTTA und BURKHARD. — Reifung und Befruchtung des Eies der weissen Ratte. (*Anat. Hefte*, H. 127, Bd. 42.)
1900. SPULER. — Ueber die Theilungserscheinungen der Eizellen in degenerierenden Follikeln des Säugerovariums. (*An. Hefte*, H. 50.)
1889. TAFANI. — La fécondation et la segmentation étudiée dans les œufs des Rats. (*Arch. ital. de Biol.*, t. 11.)
1909. TOURNEUX. — Précis d'Embryologie humaine.
1883. VAN BENEDEN. — Recherches sur la maturation de l'œuf et la fécondation. (*Arch. de Biol.*, t. 4.)
1899. ID. — Recherches sur les premiers stades du développement du Murin (*Vespertilio murinus*). (*Anat. Anz.*, Bd. 16.)
1901. O. VAN DER STRICHT. — Une anomalie intéressante de formation de corps jaune. (*Ann. de la Soc. méd. Gand.*)
1902. ID. — Le spermatozoïde dans l'œuf de Chauve-souris (*V. noctula*). (*Verh. der Anat. Gesellsch.*)

1908. ID. — La structure de l'œuf de Chienne et la genèse du corps jaune. (*Comp.-rend. de l'Ass. des Anat. Marseille.*)
1909. ID. — La structure de l'œuf des Mammifères (Chauve-souris, *Vesperugo noctula*). 3^e partie. (*Mém. de l'Acad. R. des Sc. de Belg.*, t. II.)
1911. R. VAN DER STRICHT. — Vitellogénèse dans l'ovule de Chatte. (*Arch. de Biol.*, t. 26.)
1903. VON LENHOSSEK. — Das Problem der geschlechtsbestimmenden Ursachen. Jena.
1901. VON SPEE. — Die Implantation des Meerschweincheneies in die Uteruswand. (*Zeitschr. für Morph. und Anthropol.*, Bd., III, H. 1.)
1912. VON WINIWARTER. — Etudes sur la spermatogénèse humaine. (*Arch. de Biol.*, t. 27.)
1908. VON WINIWARTER et SAINMONT. — Nouvelles recherches sur l'ovogénèse et l'organogénèse de l'ovaire des Mammifères (Chat). Ch. III. Xanthosomes (corps jaunes) partiels. (*Arch. de Biol.*, t. 24.)
1911. WEYMEERSCH. — Etude sur le mécanisme de l'avortement. (*Journ. de l'Anat. et de la Phys.* Thèse de Bruxelles.)
1906. WILSON. — The Cell in Development and Inheritance. (N.-Y. *Columb. Univ. Biol. Ser.*)
-

EXPLICATION DES PLANCHES.

Les figures ont été dessinées à l'aide d'une chambre claire Abbe, à un grossissement de 900 diamètres ; les figures 52 et 56, à 2700 diamètres. La microphotographie 51 représente la coupe amplifiée 6 fois.

EXPLICATION DES LETTRES.

<i>a</i>	=	aster
<i>b</i>	=	boule colorable
<i>bl</i>	=	blastomère
<i>cr</i>	=	chromosomes
<i>d</i>	=	pôle deutoplasmique
<i>dl</i>	=	deutoplasmolyse
<i>e</i>	=	espace périvitellin
<i>fm</i>	=	fuseau de maturation (premier et second)
<i>fr</i>	=	filaments réunissants
<i>fs</i>	=	fuseau de segmentation
<i>g</i>	=	boule graisseuse
<i>gp</i>	=	globule polaire (premier et second)
<i>m</i>	=	membrane cellulaire ou vitelline
<i>mn</i>	=	membrane nucléaire
<i>n</i>	=	noyau
<i>p</i>	=	pôle plastique
<i>q</i>	=	queue du spermatozoïde
<i>s</i>	=	spermatozoïde
<i>t</i>	=	tête du spermatozoïde
<i>v</i>	=	vacuole
<i>vs</i>	=	vésicule germinative
<i>z</i>	=	zone pellucide
♀	=	pronucleus femelle
♂	=	pronucleus mâle
?	=	corps chromatique de signification douteuse

PLANCHE XI.

- FIG. 1. — Cobaye sacrifié 1 heure après le coït. Fixation par le sublimé en solution aqueuse saturée. Coloration par l'hématoxyline ferrique. Fragment d'un ovule contenu dans un follicule près de la rupture ; la vésicule germinative excentrique a conservé sa membrane.
- FIG. 2. — Cobaye sacrifié 2 heures après le coït. Fixation par le sublimé en solution aqueuse saturée. Coloration par l'hématoxyline ferrique. Fragment d'un ovule contenu dans un follicule près de la rupture. La membrane de la vésicule germinative a partiellement disparu.
- FIG. 3. — Cobaye sacrifié 5 1/4 heures après le coït. Fixation par le sublimé en solution aqueuse saturée. Coloration par l'hématoxyline ferrique. Ebauche du premier fuseau de maturation ; les amas chromatiques sont encore irrégulièrement disposés dans l'aire fusoriale.
- FIG. 4. — Cobaye sacrifié 5 heures après le coït. Fixation par le liquide de Bouin. Coloration par l'hématoxyline ferrique. Premier fuseau de maturation intraovarique.
- FIG. 5. — Cobaye sacrifié 5 heures après le coït. Fixation par le sublimé en solution aqueuse saturée. Coloration par l'hématoxyline ferrique. A l'équateur du premier fuseau on peut, grâce à la légère obliquité de la coupe, compter huit segments chromatiques.
- FIG. 6. — Voir figure 5. Premier fuseau de maturation coupé parallèlement à son grand axe.
- FIG. 7. — Voir figure 4. Fragment d'un ovule intraovarique contenant un dyaster du premier fuseau de maturation.
- FIG. 8. — Voir figure 4. On remarque l'incisure du vitellus, début de la formation du premier globule polaire, ainsi que le nombre des chromosomes : huit, à chaque pôle du fuseau. Le corpuscule intermédiaire est ébauché.
- FIG. 9. — Cobaye sacrifié 6 heures après le coït. Fixation par le sublimé en solution aqueuse saturée. Coloration par l'hématoxyline ferrique. Ovule ayant expulsé le premier globule polaire. On peut aisément compter huit segments chromatiques dans le globule polaire ainsi que dans le vitellus ovulaire.
- FIG. 10, 11, 12. — Voir figure 4. Trois coupes successives montrant

l'amas chromatique ovulaire, le corpuscule intermédiaire (filaments réunissants épaissis) et le premier globule polaire.

FIG. 13. — Voir figure 4. Expulsion du premier globule polaire.

FIG. 14. — Cobaye sacrifié 6 heures après le coït. Fixation par le sublimé en solution aqueuse saturée. Coloration par l'hématoxyline ferrique. Expulsion du premier globule polaire.

FIG. 15. — Cobaye sacrifié 11 1/2 heures après le coït. Fixation par le sublimé acétique. Coloration par l'hématoxyline ferrique. Ovule intraovarique ayant expulsé le premier globule polaire et contenant le second fuseau de maturation.

FIG. 16. — Cobaye sacrifié 10 1/2 heures après le coït. Fixation par le sublimé en solution aqueuse saturée. Coloration par l'hématoxyline ferrique. Ovule au même stade que celui de la figure 15, mais l'ovule est dans l'oviducte et n'est pas encore fécondé.

FIG. 17. — Cobaye sacrifié 15 heures après le coït. Fixation par le sublimé en solution aqueuse saturée. Coloration par l'hématoxyline ferrique. Ovule contenant le second fuseau de maturation ; le spermatozoïde n'a pas encore pénétré dans le vitellus.

FIG. 18. — Cobaye sacrifié 10 heures après le coït. Fixation par le liquide de Bouin. Coloration par l'hématoxyline ferrique. Le premier globule polaire ne s'est pas détaché de l'ovule ; celui-ci contient un second fuseau de maturation et un spermatozoïde dont la queue est encore partiellement extravitelline.

FIG. 19. — Cobaye sacrifié 13 1/2 heures après le coït. Fixation par le sublimé en solution aqueuse saturée. Coloration par l'hématoxyline ferrique. Les deux globules polaires sont détachés de l'œuf ; celui-ci contient l'ébauche du pronucleus femelle, un spermatozoïde entier et un amas chromatique auquel s'attache un faisceau conique de filaments terminé par un petit aster. La signification de ce corps n'est pas élucidée.

PLANCHE XII.

- FIG. 20. — Cobaye sacrifié 12 heures après le coït. Fixation par le liquide de Flemming. Coloration par la safranine. Le pronucleus femelle est au début de sa période d'accroissement. La tête du spermatozoïde est légèrement gonflée.
- FIG. 21. — Cobaye sacrifié 27 heures après le coït. Fixation par le liquide de Hermann. Coloration par la safranine. Les boules graisseuses ont été dissoutes par l'essence de térébenthine. Le pronucleus femelle est une petite vésicule ; le pronucleus mâle a conservé la forme générale d'une tête de spermatozoïde.
- FIG. 22. — Cobaye sacrifié 19 heures après le coït. Fixation par le sublimé en solution aqueuse saturée. Coloration par l'hématoxyline ferrique. Les deux pronuclei de volume différent se sont rapprochés ; la queue du spermatozoïde est attachée au pronucleus mâle.
- FIG. 23. — Cobaye sacrifié 25 heures après le coït. Fixation par le liquide de Bouin. Coloration par l'hématoxyline ferrique. Près de la membrane du pronucleus mâle, en rapport avec l'extrémité proximale de la queue spermatique, on aperçoit un granule très colorable (corpuscule central?), situé au sein d'un amas cytoplasmique dense.
- FIG. 24. — Cobaye sacrifié 19 heures après le coït. Fixation par le sublimé en solution aqueuse saturée. Coloration par l'hématoxyline ferrique. Le centriole spermatique est entouré par une faible irradiation cytoplasmique. Remarquez le dédoublement du filament axile de la queue du spermatozoïde.
- FIG. 25. — Cobaye sacrifié 23 heures après le coït. Fixation par le liquide de Zenker. Coloration par l'hématoxyline ferrique. Au pronucleus mâle est attachée la queue spermatique, dédoublée sur une grande partie de sa longueur.
- FIG. 26. — Cobaye sacrifié 13 heures après le coït. Fixation par le liquide de Flemming. Coloration par la safranine. Le vitellus contient deux pronuclei de volume différent ; la queue spermatique est partiellement dédoublée ; des

amas deutoplasmolytiques se trouvent sous la zone pellucide (cfr. fig. 24).

FIG. 27. — Cobaye sacrifié 13 heures après le coït. Fixation par le liquide de Flemming. Coloration par la safranine. De l'extrémité de la queue spermatique, adjacente au pronucleus mâle, partent des rayons qui traversent tout le vitellus de l'œuf; ils réalisent un puissant spermaster.

FIG. 28. — Cobaye sacrifié 24 heures après le coït. Fixation par le liquide de Flemming. Coloration par la safranine. On remarque surtout la polarité de l'œuf par rapport au siège des globules polaires et des pronuclei; ces derniers, de taille différente, occupent le pôle plastique.

FIG. 29. — Cobaye sacrifié 24 heures après le coït. Fixation par le liquide de Bouin. Coloration par l'hématoxyline ferrique. Des deux pronuclei, le mâle est périphérique et le plus volumineux des deux. La queue est en partie dédoublée; elle se termine par un centriole proximal, siégeant dans une masse de cytoplasme dense. Dans le voisinage des pronuclei, on remarque encore un granule très colorable entouré d'un aster à peu de rayons (ovocentre?).

FIG. 30. — Cobaye sacrifié 13 heures après le coït. Fixation par le liquide de Flemming. Coloration par la safranine. Il existe un grand spermaster; le pronucleus mâle contient un réseau très colorable, où l'on aperçoit l'ébauche des chromosomes; ceux-ci sont déjà tassés dans un petit espace clair qui représente le pronucleus femelle; dans le voisinage de ce dernier se trouve un très petit aster.

FIG. 31. — Cobaye sacrifié 31 1/2 heures après le coït. Fixation par le liquide de Bouin. Coloration par l'hématoxyline ferrique. Les deux pronuclei renferment les chromosomes de la première mitose de segmentation; le pronucleus mâle est périphérique et le plus volumineux; le pronucleus femelle est plus central; la queue spermatique est dédoublée en partie; la polarité du vitellus est manifeste (cfr. avec fig. 19 et 20).

PLANCHE XIII.

FIG. 32. — Cobaye sacrifié 31 1/2 heures après le coït. Fixation par le liquide de Flemming. Coloration par la safranine. Vue polaire du premier fuseau de segmentation ; la queue du spermatozoïde est conservée.

FIG. 33. — Cobaye sacrifié 32 heures après le coït. Fixation par le liquide de Hermann. Coloration par la safranine. Premier fuseau de segmentation siégeant au pôle plastique définitif de l'œuf, opposé à l'endroit d'expulsion des globules polaires.

FIG. 34. — Cobaye sacrifié 28 heures après le coït. Fixation par le liquide de Benda. Coloration par l'hématoxyline ferrique. Premier fuseau de segmentation à l'une des extrémités duquel est attenante la queue du spermatozoïde.

FIG. 35. — Cobaye sacrifié 48 heures après le coït. Fixation par le liquide de Bouin. Coloration par l'hématoxyline ferrique. Deux blastomères dont l'un contient la queue du spermatozoïde et le reste des filaments, réunissant le second globule polaire à l'œuf. Dans le voisinage des globules polaires, on remarque la présence de boules et d'amas deutoplasmolytiques.

FIG. 36. — Cobaye sacrifié 33 heures après le coït. Fixation par le liquide de Zenker. Coloration par l'hématoxyline ferrique.

FIG. 37. — Cobaye sacrifié 33 heures après le coït. Fixation par le liquide de Bouin osmié. Coloration par la safranine. Deux blastomères dont se sont détachés de nombreux fragments dénotant une deutoplasmolyse intense. La queue du spermatozoïde persiste dans un des blastomères (fig. 36 et 37).

FIG. 38 et 39. { Deux coupes successives.
FIG. 40 et 41. {

Cobaye sacrifié 28 heures après le coït. Fixation par le Subtriessig. Coloration par l'hématoxyline ferrique. Deux blastomères avec amas deutoplasmolytiques ; la queue du spermatozoïde persiste dans un des blastomères. On aperçoit d'autres spermatozoïdes dans leur voisinage, dans l'oviducte ; il y en a même qui sont

entrés partiellement dans la zone pellucide (cfr. fig. 25).

FIG. 52. — Agrandissement à 2700 diamètres d'une partie de la zone pellucide dans laquelle s'est engagée la tête d'un spermatozoïde (cfr. fig. 25).

PLANCHE XIV.

FIG. 42. — Cobaye sacrifié 45 1/2 heures après le coït. Fixation par le liquide de Benda. Coloration par la safranine. Quatre blastomères à côté desquels existent des amas deutoplasmolytiques.

FIG. 43. — Cobaye sacrifié 64 heures après le coït. Fixation par le sublimé en solution aqueuse saturée. Coloration par l'hématoxyline ferrique. Quatre blastomères et grandes masses deutoplasmolytiques ; un spermatozoïde supplémentaire a partiellement traversé la zone pellucide.

FIG. 44. — Cobaye sacrifié 39 1/2 heures après le coït. Fixation par le sublimé en solution aqueuse saturée. Coloration par l'hématoxyline ferrique. Quatre blastomères (une seule coupe).

FIG. 45. — Cobaye sacrifié 107 heures après le coït. Fixation par le liquide de Hermann. Coloration par la safranine. Douze à quatorze blastomères.

FIG. 46. — Cobaye sacrifié plus de 48 heures après le coït. Fixation par le Subtriessig. Coloration par l'hématoxyline ferrique.

FIG. 47. — Cobaye sacrifié 34 heures après le coït. Fixation par le liquide de Bouin. Coloration par l'hématoxyline ferrique. (Œufs dans la trompe, au stade de second fuseau de maturation. Ces œufs n'ayant pas été fécondés, les fuseaux qu'ils contiennent montrent des traces manifestes de dégénérescence (fig. 46 et 47).

FIG. 48. — Cobaye sacrifié 36 à 40 heures après la mise-bas ; pas de coït. Fixation par le liquide de Flemming. Coloration par la safranine.

FIG. 49. — Cobaye sacrifié 36 à 40 heures après la mise-bas ; pas de coït. Fixation par le liquide de Bouin. Coloration par l'hématoxyline ferrique.

Les follicules ovariens se sont rompus ; les œufs

arrivés dans la trompe au stade de second fuseau de maturation montrent une polarité anormale, centroplastique. A ce signe de dégénérescence s'ajoutent ceux que l'on observe dans les parties chromatique et achromatique du fuseau (fig. 48 et 49).

FIG. 50. — Cobaye sacrifié 24 à 30 heures après le coït. Fixation par le Substriessig. Coloration par l'hématyline ferrique. Œuf dégénéré, contenant un second fuseau de maturation dont les éléments sont dissociés et en voie de destruction. Cet œuf est renfermé dans un follicule de De Graaf qui ne s'est pas rompu, après mis-bas et coït, et qui a subi néanmoins la transformation en corps jaune.

PHOTOGRAPHIE 51. — Coupe de ce follicule-corps jaune, avec l'ovule (voir fig. 50). Grossissement : 6 diamètres.

FIG. 53. — Cobaye sacrifié 18 heures après le coït. Fixation par le liquide de Flemming. Coloration par la safranine. Deux coupes successives d'un premier globule polaire et reconstitution de la masse des huit amas chromatiques doubles qu'il contient (œuf dans la trompe).

FIG. 54. — Cobaye sacrifié 19 heures après le coït. Fixation par le sublimé en solution aqueuse saturée. Coloration par l'hématoxyline ferrique. Premier globule polaire contenant huit amas chromatiques (œuf dans la trompe).

FIG. 55. — Cobaye sacrifié 19 heures après le coït. Fixation par le sublimé en solution aqueuse saturée. Coloration par le le picro-carmin. Vue polaire de seize amas chromatiques, siégeant à l'équateur du premier fuseau de maturation intraovarique, au stade de métacinèse.

FIG. 56. — Cobaye sacrifié 15 heures après le coït. Fixation par le sublimé en solution aqueuse saturée. Coloration par l'hématoxyline ferrique. Grossissement : 2700 diamètres. Deux coupes successives montrant seize amas chromatiques siégeant à l'équateur du second fuseau de maturation au stade de métacinèse (œuf dans la trompe).

TABLE DES MATIÈRES

	Pages
Introduction	229
Matériel et Technique	231
CHAPITRE I. Physiologie sexuelle du cobaye	233
» II. L'oocyte à la fin de sa période d'accroissement	244
» III. La première mitose de maturation	252
» IV. La seconde mitose de maturation	263
» V. La fécondation de l'œuf	270
» VI. La segmentation de l'œuf	283
» VII. A. Deutoplasmolyse et volume de l'œuf . .	291
B. Espace vitellin et zone pellucide. . . .	293
C. Globules polaires	294
D. L'œuf non fécondé	295
E. Anomalies	297
Conclusions générales	300
Auteurs cités	310
Explication des planches	315

3 0112 072828475