Cycle évolutif du chromosome somatique. I.

Observations vitales sur les poils staminaux de *Tradescantia virginiana* L.

(Planches XXIV et XXV).

Par

H. TELEŻYNSKI.

L'opinion qu'il serait indispensable de compléter nos connaissances cytomorphologiques et de les soumettre à la revision à l'aide des recherches vitales et expérimentales, s'affermir depuis quelque temps toujours davantage. C'est dans ce sens qu'il faut, selon nous, déjà considérer le but des recherches de plusieurs cytologues éminents, publiées en ces dernières années, et notamment, — des travaux de Bělař, de Guilliermond et de son école, de Martens, Sakamura, Schaede, Wóycicki, Yamaha etc., de même que de ceux de Chambers et de son école, de Heilbrunn, Küster, Němec, Weber et de plusieurs autres. Animés d'intentions analogues, nous avons fait une série d'observations sur le processus de la caryocinèse chez le *Tradescantia*, objet devenu déjà classique, en tenant toujours compte, spécialement, de la structure des chromosomes.

La présente publication ne renferme que la première partie des résultats de nos recherches sur la caryocinèse et sur la structure des chromosomes chez les plantes supérieures. Nos recherches ont été faites à l'Institut de Botanique Générale de l'Université de Varsovie.

Nous tenons à remercier ici M. le Professeur Z. Wóycicki qui a bien voulu suivre ces recherches de près et qui a été pour nous le maître le meilleur et le plus bienveillant.

PREMIÈRE PARTIE.

Recherches personnelles.

I. Matériel et technique.

La partie supérieure d'un filament staminal de *Tradescantia virginiana*, de même que son anthère étant enlevés, la partie basale du

même filament, avec la petite touffe des poils y fixés, a été placée sur une lame dans l'huile de paraffine (laquelle a été déjà employée par Schae de '27) ou dans une solution de saccharose à 1% dans l'eau de robinet. Dans cette solution (que nous employions, du reste, assez rarement) toutes les cellules, non endommagées lors de la préparation, continuaient à vivre durant l'observation, soit pendant 4—5 heures; nous ne pouvions constater aucune transformation annonçant la mort et le cytoplasma, dans les cellules à l'état de repos, circulait normalement. Nous avons employé le plus souvent l'huile de paraffine, car celle-ci nous permet de prolonger sensiblement les temps d'observation sur une cellule choisie et ainsi de constater, par ex., si les structures des chromosomes, observées pendant la division de la cellule, n'étaient pas produites par une lente coagulation qui précède la mort. Grâce à ces observations, nous avons pu constater que les poils de *Tradescantia* peuvent vivre dans le dit milieu quelques jours (4 à 8) et qu'en outre aucunes transformations morphologiques n'ont pu être constatées dans le protoplasma, et le cytoplasma retient sa faculté de circuler pendant ce temps indiqué. Ce fait nous prouve donc, que les cellules en question absorbent durant toute leur vie l'oxygène de leur milieu et même en quantités suffisantes pour soutenir la circulation du cytoplasma. Selon les résultats obtenus par K u b i e ('27), la solubilité de l'oxygène dans l'huile de paraffine est intense, à peu près cinq fois plus intense que dans l'eau. Et c'est grâce, justement, à cette propriété que l'huile de paraffine, saturée d'air, ne présentait pas, dans nos expériences, des conditions anaérobiques, malgré la vitesse insignifiante de la diffusion. Du reste, il résulte des expériences de D e m o o r ('94) et de N a b o k i c h ('04) que le processus de la caryocinèse peut se réaliser normalement dans les poils de *Tradescantia* même dans une atmosphère dépourvue d'oxygène. L'huile de paraffine, indifférente dans le sens osmotique, représente un milieu commode pour des observations sur les parties constitutives du protoplasma, sensibles aux changements de pression osmotique, par ex., sur les chromoplastes filamenteux dans l'épiderme chez les tulipes. La même huile s'adapte, également bien, à des observations sur les cellules chez les plantes aquatiques: dans une culture des coupes de la feuille de *Vallisneria spiralis* circulaient durant trois jours non seulement le cytoplasma, mais aussi les chloroplastes et les noyaux.

Nous avons pu faire nos observations vitales, outre sur les poils staminaux de *Tradescantia*, également sur plusieurs autres ob-

jets¹⁾. Le processus de la caryocinèse a été suivi dans l'albumen chez l'*Haemanthus Katharinae*, dans les cellules génératives des tubes polliniques chez le *Tradescantia* et chez l'*Haemanthus*, dans le pollen uninucléaire chez l'*Allium stipitatum* et, enfin, dans les stigmates des Graminées: *Alopecurus pratensis*, *Arrhenatherum elatius* et *Holcus lanatus*. La structure des noyaux à l'état de repos a été observée par nous également chez les plantes suivantes: *Allium cepa* (épiderme des feuilles, écailles des bulbes, méristèmes des racines), *Clematis recta* (épiderme des pétales), *Clivia miniata* (épiderme des feuilles des inflorescences), *Convallaria majalis* (épiderme des feuilles), *Crepis setosa* (épiderme des sépales), *Helodea canadensis* (épiderme des feuilles), *Helleborus odoratus* (épiderme des pétales), *Galanthus nivalis* (épiderme des pétales), *Lilium martagon* (épiderme des anthères), *Narcissus poeticus* (épiderme des pétales), *Pisum sativum* (épiderme des pétales), *Podophyllum peltatum* (épiderme des pétales, pollen uninucléaire), *Rheo discolor* (poils, épiderme des pétales), *Scilla ciliatum* (épiderme des pétales), *Trillium grandiflorum* (épiderme des pétales), *Tulipa suaveolens* (épiderme des pétales), *Vallisneria spiralis* (épiderme des feuilles), *Vicia Faba* (épiderme des sépales, méristèmes des racines).

L'albumen de l'*Haemanthus* de même que les tubes polliniques ont été cultivées sur agar-agar dans les chambres humides, selon la méthode de Wóycicki ('26, p. 71). Tous les autres objets ont été observés dans l'huile de paraffine, parfois — dans une solution isotonique de saccharose dans l'eau de robinet ou dans l'eau de robinet seule.

Durant les recherches sur le noyau à l'état de repos, nous n'avons tenu compte que des observations, pendant lesquelles le cytoplasma circulait normalement²⁾. Nous nous servions, également, d'autres preuves de la vitalité des cellules, mais, tout en considérant de tels critères morphologiques, comme, par ex., le caractère du protoplasma ou la plasmolyse, comme moins sûrs.

Durant toutes nos observations, nous avons utilisé l'objectif apo-

¹⁾ Nous allons mentionner les résultats de ces recherches dans la deuxième partie de ce travail.

²⁾ ...tout en nous rendant, parfaitement, compte, que „leur existence n'est pas une preuve que la cellule est entièrement normale“. (Lapicque '29, p. 623). Nous devons, néanmoins, répéter ici, que la structure des noyaux, observée par nous dans les poils staminaux chez le *Tradescantia* et chez les autres objets d'expérience, n'était nullement un résultat de la coagulation irréversible qui précède la mort, ni un résultat des changements réversibles, car elle restait visible, sans en rien changer dans les cellules vivantes, pendant tout le temps des expériences qui duraient, souvent, 4—5 jours.

chromatique 1.5 mm de Zeiss, ouv. num. 1.30 et des oculaires compensateurs de la même fabrique. En outre, la structure des noyaux à l'état de repos a été examinée chez plusieurs objets à l'aide de l'objectif apochromatique 2 mm, ouv. num. 1.40, de Leitz.

Les photographies ont été exécutées sur les plaques ultrarapides „Alfa“ (Bydgoszcz, Pologne), aux grossissements: Objectif apochr. 1.5 mm, ocul. compens. $7\times$, — ce qui fait l'agrandissement de 650 fois. Les négatifs obtenus de cette manière ont été, encore, agrandis 2.4 fois.

II. Observations sur la structure du noyau à l'état de repos.

Le noyau interphasique dans les jeunes poils de *Tradescantia* fait — à première vue et à des grossissements moyens — l'impression d'une boule sphérique, remplie de menues granulations. Un examen minutieux de la structure du noyau à l'aide des grossissements forts (par ex., objectif 1.5 mm et oc.: $15\times$ ou $20\times$) et accompagné de la manipulation constante de la vis micrométrique nous permet de constater, que notre première impression a été fausse (phot. 2, pl. XXIV). On aperçoit par ces moyens ce qui suit: à la place des granules isolés, on voit des points de croisement des filaments, plus courts ou assez longs, souvent courbés dans différents sens. Les granules, visibles entre ces filaments, ne disparaissent pas subitement, lors de manipulation de la vis micrométrique, mais ils se déplacent, successivement, en lignes droites ou en lignes courbées en zigzags et en spirales; et le parcours de ces lignes ne dépend nullement de la direction de la lumière.

On peut généralement trouver, dans certaines parties du noyau, quelques fragments de filaments, placés parallèlement au plan optique. Dans ce cas-là, on peut facilement constater, que les filaments ne sont pas constitués des granules liés au moyen d'anastomoses, mais qu'ils sont homogènes, plus ou moins également épais et dépourvus de noeuds distincts. En certains cas, il est possible d'établir, grâce à la manipulation de la vis micrométrique, que les filaments se croisant ne sont pas unis entre eux aux points de croisements, mais qu'ils sont disposés les uns au-dessus des autres. On les voit le mieux aux points, où les filaments apparaissent enroulés l'un autour de l'autre.

Les fragments des filaments, disposés par paires, se rencontrent assez souvent; parfois, ils se croisent en certains endroits; ailleurs ils apparaissent distinctement enroulés, plusieurs fois, l'un autour de

l'autre; la distance entre ces filaments est différente. L'on voit, parfois, qu'en certains endroits les deux mêmes filaments sont disposés d'une manière peu serrée, l'un à côté de l'autre, et dans d'autres, ils apparaissent si serrés, l'un contre l'autre, qu'ils font l'impression d'être un seul, gros filament.

Nous ne sommes pas tout à fait sûrs qu'il y ait des jonctions quelconques entre les filaments, dont nous avons parlé jusqu'à présent, — jonctions dans le sens de fines anastomoses.

Il est très difficile de résoudre cette question, quand on a affaire à un enchevêtrement des filaments aussi compliqué que présente le noyau interphasique. Nous n'avons pu apercevoir que dans quelques cas des anastomoses droites, très fines, très difficiles à discerner, unissant les filaments voisins, — dans les cas, où la disposition des fragments des filaments était spécialement favorable à l'observation et où il n'avait pu être question d'un jeu d'ombres, jetées par des filaments, situés plus profondément. Les anastomoses se présentent, habituellement, comme simples; parfois, sortent d'un seul et même endroit deux anastomoses vers le filament le plus proche.

Le nucléole est facile à apercevoir. Il a l'aspect d'une boule ou d'un corps ovoïde; il n'est pas séparé du réseau du noyau par une zone périnucléaire, large, mais, néanmoins, il fait l'impression d'y être placé librement, sans être attaché aux filaments de ce réseau.

La membrane du noyau est perceptible, mais pas assez distinctement.

La structure du noyau à l'état de repos définitif, dans les poils provenant des fleurs épanouies, ne se distingue pas — en principe — de celle, décrite plus haut; seulement, les filaments sont ici plus minces et embrouillés d'avantage par suite de quoi, l'on peut observer leur parcours sur une distance moins étendue (fig. 1 et 2, pl. XXV).

III. Observations sur la caryocinèse.

Prophase.

1. Les premiers changements dans le sens morphologique, se produisant au début de la prophase, amènent la différenciation de toute une série de „bandes prophasiques“. On voit distinctement — dès le premier coup d'oeil — dans certaines parties de ces bandes, deux filaments en zigzags se croisant plusieurs fois, dans d'autres — plutôt une série de fragments de filaments transversaux ou obliques, formant un zigzag simple, rompu plusieurs fois, et, enfin, encore ailleurs, à côté des structures de ce genre-là, on aperçoit également des granules menus (phot. 3, pl. XXIV). Une observation attentive,

accompagnée de la manipulation constante de la vis micrométrique, nous démontre, que ces fragments constituent les parties de deux filaments en spirales, enroulés l'un autour de l'autre, et que les granules ne représentent que leurs coupes optiques (fig. 3, pl. XXV).

Les bandes chromosomiques se constituent — dans cette période — de deux filaments chromonématiques, enroulés l'un autour de l'autre, — filaments d'une forme irrégulière, en spirales ou en zigzags, de la même épaisseur que les filaments dans le noyau interphasique. Dans les espaces entre les bandes chromosomiques, on peut apercevoir les anastomoses qui les unissent.

2. Après quelques minutes, les bandes chromosomiques deviennent plus étroites et — observées dans un même plan optique — elles font l'impression des bandes granuleuses, striées dans le sens transversal ou oblique (phot. 4, pl. XXIV); mais une analyse plus minutieuse démontre que l'on a affaire — également ici — à des filaments enroulés étroitement l'un autour de l'autre (fig. 4, pl. XXV).

3. Durant les 15—20 minutes subséquentes, on pouvait observer — dans la suite — que les bandes prophasiques deviennent toujours plus étroites et le spirème entier — toujours moins serré. Les bandes chromosomiques se transforment maintenant en zigzags simples, courbés violemment et sans aucun ordre, apparaissant à notre première vue, principalement, comme homogènes; c'est à cause de cette manière d'être courbées qu'elles apparaissent, dans le même plan optique, comme si elles étaient constituées de gros granules. Dans certaines parties de ces zigzags, sont visibles des stries obliques, résultant du fait de l'entrelacement de deux filaments, visible parfois en certaines parties des chromosomes. Dans des cas rares, on y peut distinguer des extrémités libres de chromosomes. Nous avons pu observer une fois qu'un tel zigzag, apparemment indivis, était fendu à son extrémité en deux filaments (fig. 5, pl. XXV).

4. Bientôt, après 20 minutes environ, la duplicité des chromosomes commence à réapparaître de nouveau plus distinctement, — ce qui est en rapport avec le processus d'élargissement des bandes prophasiques. Ces bandes formant des zigzags sont constituées, chacune, de deux filaments se croisant l'un avec l'autre, par endroits, d'une manière nettement visible (fig. 6, pl. XXV); ailleurs on ne voit qu'une rangée de stries, transversales et obliques, formant — dans le même plan optique — un zigzag, plusieurs fois interrompu.

5. Durant 20—25 minutes qui suivent, on peut observer l'élargissement et le redressement, successifs, des chromosomes courbés, surtout dans la partie centrale du noyau, de même que le relâchement du spirème entier. La duplicité des chromosomes devient, maintenant, complètement nette et partout visible. Les enroulements des filaments apparaissent comme moins serrés, et de plus en plus rares, — ce qui nous prouve leur déroulement. Les anastomoses interchromosomiques qui étaient visibles pendant toute la prophase, apparaissent maintenant le mieux (phot. 5 et 6, pl. XXIV).

6. Pendant 20—30 minutes subséquentes, on peut observer les filaments chromonématiques se relâcher et se détortiller; en même temps ils commencent à s'épaissir de plus en plus.

La structure des chromosomes devient désormais de moins en moins perceptible. La cause juste du dernier phénomène est à chercher dans l'apparition de la *matrix* dans les chromosomes qui est plus réfringente que le suc nucléaire et fait la structure, elle même, difficilement perceptible.

Lors d'une observation très minutieuse, l'on a pu apercevoir que les filaments chromonématiques ne forment pas des cordons homogènes lisses, mais qu'ils ont, en ce stade, des renflements noueux. La photographie 7, pl. XXIV explique cette dernière observation. On y voit, dans la partie supérieure du noyau, deux épais filaments, enroulés lâchement l'un autour de l'autre; chacun d'eux se présente, dans sa partie supérieure, comme noueux et au milieu des noeuds est perceptible une partie plus claire. Cette image peut nous suggérer la pensée que l'on ait ici affaire à un commencement du dédoublement du chromonéma, — phénomène qui est difficile à observer chez cet objet, mais que l'on peut, néanmoins, apercevoir sur la photographie. Ensuite, les filaments chromonématiques deviennent sensiblement plus épais, en subissant, peu à peu, la transformation en chromosomes-fils qui restent plongés dans une *matrix* commune, comme on le voit dans ce stade-là sur les coupes optiques transversales.

À la fin de la prophase apparaissent les calottes polaires (fig. 12 et 13, pl. XXV). Leur substance est transparente et homogène, comme celle du suc nucléaire. L'apparition de ces calottes est provoqué par la contraction du spirème. Dans ce stade-là nous n'avons pu apercevoir la membrane nucléaire et, en conséquence, nous ne pouvons pas décider quels seraient les rapports entre elle et les calottes. Bientôt, après 5—7 minutes, les chromosomes couvrent le fuseau presque dans toute son étendue, — ce qui signifie la transition aux processus métaphasiques.

Métaphase.

Il s'écoule une demie heure, environ, depuis le moment du déplacement des chromosomes le long de l'axe de division jusqu'au commencement de l'anaphase. Dans ce stade, l'on ne peut pas distinguer grand' chose; pourtant, il nous a été possible de constater, que les chromosomes-fils continuent à s'épaissir et se déroulent successivement (fig. 7, pl. XXV). Ce processus s'achève par la libération complète des chromosomes-fils, auparavant enroulés l'un autour de l'autre, de même que par la division définitive de la *matrix*, jusqu'à présent commune; l'on voit le mieux cette division sur les coupes optiques transversales des chromosomes.

Anaphase.

1. Les premiers stades de l'écartement des chromosomes-fils ont un parcours rapide et il est difficile de suivre de près, dans tout embrouillement des chromosomes, la manière de s'écarter chez les deux moitiés du chromosome donné, de même que d'établir leur structure.

2. Au milieu de l'anaphase, les chromosomes peuvent être distingués bien plus nettement. Le plus souvent, leur structure est difficilement perceptible; l'on n'y voit que des stries transversales et obliques. Leurs contours sont rarement tout à fait lisses; ils sont, par endroits, rétrécis, renflés ou noueux. Parfois, après une observation attentive, l'on peut distinguer dans ces renflements certaines parties plus claires, n'étant probablement que des espaces libres entre les filaments enroulés l'un autour de l'autre. Dans les cas favorables, la structure des chromosomes apparaît bien nette. Dans ces cas-là nous avons pu constater que les chromosomes anaphasiques sont constitués de deux filaments chromonématiques spiralés, enroulés l'un autour de l'autre et plongés dans la *matrix*, moins réfringente qu'eux (fig. 8 et 9, pl. XXV).

3. Vers la fin de l'anaphase, l'on peut constater nettement un raccourcissement, de même qu'un épaississement des chromosomes, atteignant leurs maximum lors du „tassement polaire“. Les chromosomes, peu réfringents, se rangent, dans ce stade-là, l'un à côté de l'autre, tout en restant, quand-même, séparés par de petits espaces libres; puis, les extrémités libres des chromosomes vont se courber vers le centre, de manière que la totalité des chromosomes présente l'aspect d'une boule aplatie.

Les métamorphoses anaphasiques ont un parcours rapide. Depuis le commencement de l'écartement des chromosomes jusqu'au

stade du „tassement polaire“ ne s'écoulent pas plus de 15—20 minutes. Le stade de dyastroïde dure le plus longtemps.

Télophase.

1. Au début des transformations télophasiques, les espaces entre les chromosomes, remplis de la substance homogène et peu réfringente, comme celle du fuseau, s'élargissent peu sensiblement. Les chromosomes sont aussi peu réfringents, néanmoins, l'on y peut distinguer, à l'intérieur, certains points plus clairs qui pourraient être des alvéoles ou des espaces libres entre deux filaments, se croisant mutuellement. Cette structure devient, successivement, toujours mieux visible et, bientôt, apparaissent tout à fait distinctement, dans certains endroits, des stries obliques, de même que des fragments des filaments qui se croisent par paires. A ce moment-là, l'on peut apercevoir des anastomoses fines, peu nombreuses. La membrane nucléaire se forme, probablement, au début de la télophase, comme la forme régulière du noyau pourrait nous le suggérer; mais nous n'avons pu l'observer dans ce stade-là. Les nucléoles apparaissent plus tard. Depuis le moment du maximum de l'approchement entre les chromosomes lors du „tassement polaire“ jusqu'à l'apparition nette des structures, décrites plus haut, s'écoulent 10 minutes. Il faut ajouter que le „tassement polaire“, strictement conçu, dure le moins longtemps.

2. Les transformations ultérieures se déroulent bien plus lentement. Le noyau interphasique va se former seulement après 50—80 minutes. Dans cette période, la structure des chromosomes est le mieux visible; l'on y peut, également, suivre le rapport de cette structure à celle du noyau interphasique. On voit, habituellement, sur les coupes optiques des chromosomes télophasiques des stries transversales et des fragments courts, obliques, parfois, aussi des filaments qui se croisent, et quelques granulations (phot. 8, pl. XXIV). Et pourtant, un examen plus minutieux nous démontre, que les chromosomes se constituent à ce moment — également comme au début de la prophase — de deux filaments spiralés, enroulés l'un autour de l'autre (fig. 10 et 11, pl. XXV). Parfois, on peut, en effet, distinguer, au bout de l'extrémité d'un chromosome, deux extrémités libres venant de deux filaments et, dans la suite, entrelacées plusieurs fois (fig. 11 a, pl. XXV).

Les anastomoses, visibles entre les chromosomes, deviennent dès lors plus nombreuses. Elles ne s'épaississent pas et ne se transforment pas en filaments faisant partie du réseau du noyau interphasique, mais elles continuent à rester minces et difficilement perceptibles.

Vers la fin de la période de reconstruction, les noyaux-fils ne se distinguent presque en rien des noyaux interphasiques, seulement l'embrouillement des filaments est moins chaotique et on peut apercevoir nettement, par ci, par-là, des paires de filaments enroulés l'un autour de l'autre moins régulièrement et liés aux paires avoisinantes par de fines anastomoses (phot. 1, pl. XXIV).

Fuseau.

Dans les premiers stades de sa formation, le fuseau se présente sous la forme des calottes polaires. Ces dernières apparaissent peu à peu sur les deux pôles du noyau, au fur et à mesure que le spirème se contracte, et souvent prennent possession de considérables parties du territoire, occupé auparavant par le noyau (fig. 12 et 13, pl. XXV). Bientôt, le spirème commence à s'étendre de nouveau et les chromosomes prennent possession, presque entièrement, de l'espace du fuseau métaphasique. Les calottes polaires, aussi bien que le fuseau de la caryocinèse et celui de la cytokinèse, sont dépourvues d'une structure perceptible et se présentent homogènes, hyalins et nettement séparés du cytoplasma granuleux.

À l'anaphase, le territoire, occupé par le fuseau, s'étend en longueur et, en même temps, se rétrécit peu à peu. Le fuseau dans le stade du „tassement polaire“ se présente, habituellement, bien plus étroit que dans la métaphase. À ce moment-là, apparaît, dans la plupart des cas, la plaque cellulaire. Cette dernière se forme au fond de la substance du fuseau. Elle apparaît subitement sous la forme d'une rangée de granules menus qui se fondent bientôt en une lamelle fine, ondulée, dont les deux extrémités se présentent nettement granuleuses. Cette plaque augmente dans le sens centrifugal et, après quelques minutes, elle s'unit à des membranes latérales de la cellule. Parallèlement à l'accroissement de la plaque cellulaire, le fuseau occupe un espace de plus en plus étendu et, finalement, il remplit la cellule en toute sa largeur. Ce processus d'élargissement du territoire du fuseau dans la cytokinèse est en même temps accompagné de son raccourcissement. Les noyaux télophasiques qui touchent à ce moment ce fuseau, le suivent et s'approchent de la plaque, nouvellement formée. La formation de la plaque complètement achevée, la substance du fuseau de cytokinèse disparaît de plus en plus, cédant la place au cytoplasma granuleux, dans lequel apparaissent bientôt deux arcs des vacuoles, qui pénètrent entre la plaque et les noyaux et poussent ces derniers vers le centre de la cellule.

DEUXIÈME PARTIE.

Discussion.

I. Structure du noyau à l'état de repos.

1. Les noyau optiquement homogènes.

Personne ne partage plus, nous pensons, l'opinion de Della Valle ('13) sur la généralité de l'absence d'une structure quelconque dans les noyaux à l'état quiescent, quoiqu' elle ait été soutenue, en ces dernières années, par plusieurs zoologues, comme par ex., Chambers ('24), Combes ('27), Lewis and Lewis ('24) et quelques autres, car les résultats des observations vitales, faites sur les cellules indubitablement vivantes et non endommagées, — résultats, publiés en ces dernières années, ont prouvé avec toute évidence l'existence d'une structure dans les noyaux à l'état de repos, bien visible *in vivo* chez toute une série de plantes et d'animaux.

Cependant, on a démontré chez plusieurs espèces d'animaux et de plantes — dans les conditions également favorables à l'observation vitale — l'existence des noyaux qui ne manifestent, pour notre oeil, aucune structure. La question d'existence d'une structure, non perceptible pendant la vie de la cellule, reste à discuter.

Martens ('27 c, p. 98—105; '29, p. 188—190) a largement parlé — dans ses derniers travaux — de ces cas et a mis en parallèle bien des preuves militant en faveur de l'existence d'une structure non perceptible *in vivo* qui correspond à la structure des mêmes noyaux, visible sur les préparations après la fixation.

Bělař ('28 a, p. 10—16) a, également, étudié ce problème-là d'une manière très pénétrante et critique. Il souligne la fréquence d'apparition des noyaux optiquement homogènes et, en présence de ce fait, il constate: „...so erscheint die Annahme einer allgemeinen Verbreitung dieser Differenzierung vorläufig noch verfrüht“, quoique lui-même, il croit bien en existence d'une certaine „architecture“ dans chaque noyau. A ce point de vue, nous pouvons nous ranger parfaitement à l'avis de Bělař, car il est absolument nécessaire de discerner tout à fait distinctement les faits des suppositions vraisemblables. Nous sommes, également, d'accord avec l'opinion de Bělař ('28 a, p. 10), à laquelle Martens ('29, p. 188—190) s'est opposé si vivement, et notamment que: „Die Realität einer im Leben nicht sichtbaren Struktur des Karyoplasmas darf nur in den Fällen als sicher gestellt gelten, wo diese Struktur nicht den Charakter einer Koagulationsstruktur... trägt“. En effet, il ne s'ensuit nullement de cette

opinion, que les noyaux, se présentant à notre oeil homogènes, ne puissent avoir une structure dans le genre de „Koagulationsstrukturen“, par ex., dans celui d'un réseau, mais, seulement, qu'il ne nous soit pas possible de prouver son existence d'une manière absolument sûre par une méthode de fixation (coagulation), quoique toute une série de faits paraît indiquer la vraisemblance de son existence.

La question de l'existence d'une structure, dans les noyaux optiquement homogènes, peut être résolue jusqu'à un certain point sur la voie expérimentale. Les expériences de Scarth ('27) et surtout celles de Němec ('29) indiquent l'existence d'un caryoplasma différencié.

Němec a centrifugé les racines de *Zea Mays*, dont les noyaux, paraissant être dépourvus d'une structure visible tant qu'ils sont vivants, démontrent, après la fixation, l'existence d'un réseau filamenteux, où les filaments sont disposés, dans le sens centripète, tout au tour du nucléole. Le dit auteur a constaté sur les préparations des racines, centrifuguées et fixées, des déplacements excentriques du réseau dans la direction du nucléole, disloqué ou expulsé en dehors du noyau. Ensuite, l'auteur examine la possibilité de l'apparition de la „vitale Entmischung“ (Bělař '28) sous l'influence de la pression, venant de la part du nucléole, de même que la vraisemblance de la formation d'une structure radiaire tout autour du centre que forme le nucléole par suite d'une précipitation du contenu homogène sous l'influence d'un liquide fixateur (voir les expériences de Fischer '99).

Němec répond à ces objections par des observations, faites sur les coupes fraîches des racines centrifuguées, — observations servant de preuve que l'expulsion du nucléole n'a pas amené l'apparition de la structure en question et que la disposition excentrique du réseau, apparaissant après la fixation, peut être souvent perceptible dans les noyaux complètement dépourvus de nucléole. Puis, après avoir discuté la question de structures qui auraient pu se former, par suite de l'expulsion du nucléole, dans un noyau à l'état de gel et de sol, ou dans une structure alvéolaire, Němec ('29, p. 442) arrive à la conclusion que: „Obzwar bei *Zea Mays* ausser den Nukleolen keine Struktur mehr *in vivo* zu sehen ist, ist es doch sehr wahrscheinlich, dass auch hier ein Retikulum präformiert ist“.

Il manque, cependant, dans l'argumentation de cet auteur des preuves qui seraient en contradiction avec la possibilité d'existence d'une structure granuleuse et cette question ne peut être résolue,

si nous ne nous trompons pas, à l'aide de la méthode en question. Mais il suit, dans tous les cas, des expériences de Němec que les noyaux chez le *Zea Mays*, étant *in vivo* optiquement homogènes, renferment, assurément, une structure préformée (réticulée, filamenteuse ou granuleuse).

L'existence des noyaux, dépourvus *in vivo* d'une structure visible, — sans parler, évidemment, des nucléoles, habituellement visibles, et des caryosomes que l'on peut parfois faire ressortir — a été constatée, jusqu'à présent, chez les plantes supérieures, en peu des cas observés et notés par les auteurs suivants:

Schwarz ('87, méristèmes chez: l'*Allium cepa*, *Hyacinthus orientalis*, *Pisum sativum*, *Vicia Faba* et chez d'autres espèces); Lundegårdh ('12, racines de *Cucurbita pepo*); Schaede ('24, '27, méristèmes des racines chez l'*Allium cepa*, *Vicia Faba* et *Hyacinthus romanus*); Yamaha ('26, racines de *Glycine Soja*, *Isoetes japonica*, *Ricinus communis*, *Zea Mays*); Weber ('27, cellules stomatiques dans les feuilles de *Vicia Faba*); Scarth ('27, fruits de *Symphoricarpos*); Conard ('28, tissus cicatriciels des tiges chez le *Tradescantia*); Němec ('29, racines de *Zea Mays*) et, enfin, nous mêmes, nous avons pu constater l'absence d'une structure perceptible dans les noyaux pauvres en caryotine dans l'albumen de l'*Asparagus Springeri* et dans les poils de l'*Urtica urens*.

Le caryoplasma, optiquement non différencié, apparaît le plus souvent dans les noyaux pauvres en caryotine. Ce fait a été déjà noté par Yamaha ('26, p. 183, 184); il est, également, prouvé par les résultats — généralisés d'une manière un peu trop osée¹⁾ — des recherches sur la structure des noyaux dans les cultures des tissus d'animaux (Voir: Lewis and Lewis '24, Bisceglie und Juhasz-Schäffer '28).

L'absence d'une structure visible dans les noyaux riches en caryotine a été rarement notée (Conard, Schaede, Schwarz, Weber); habituellement, leur structure est bien visible²⁾.

¹⁾ Ce sont justement les tissus d'animaux, employés généralement pour les cultures *in vitro*, par ex., ceux du poulet, qui enferment des noyaux pauvres en caryotine.

²⁾ Martens ('27 c, p. 92) a observé, quelques fois, à côté des noyaux normaux, ayant une structure distincte, également, des noyaux complètement homogènes, où une structure quelconque n'apparaissait pas même sous l'influence d'un liquide fixateur. Martens admet la possibilité que ces noyaux auraient été „de

Selon Weber, les noyaux des cellules stomatiques fermées sont presque indiscernables, par contre, ceux des stomates ouverts apparaissent nettement bien visibles, fortement réfringents et complètement homogènes. L'auteur admet que cette coagulation réversible est provoquée par un accroissement de l'alcalinité dans les cellules stomatiques ouvertes¹). En présence de la divergence existant entre les données de cet auteur et celles de Linsbauer ('27), nous avons commencé, tout récemment, une série d'expériences sur le même matériel qu'avait utilisé Weber (feuilles de *Vicia*). Les résultats, obtenus par nous jusqu'à présent, semblent indiquer l'existence de la structure filamenteuse-réticulée, facilement perceptible, *in vivo*, aussi bien dans les noyaux de cellules de stomates fermés que dans ceux de stomates ouverts.

Il ne nous a été pas possible de prendre connaissance du travail de Conard (28). En conséquence, nous ignorons dans quelles conditions cet auteur a fait ses observations et à quelle influence faut-il attribuer la non-visibilité d'une structure des noyaux interphasiques dans les tissus, examinés par lui. Dans les conditions normales, les noyaux de *Tradescantia* présentent une structure facilement perceptible.

Les observations de Schwarz et de Schaede doivent être soumises à une analyse spéciale.

Les recherches de Schwarz ont été faites sur un matériel abondant. Malheureusement, l'auteur ne nous a pas fourni des données plus précises, en ce qui concerne les conditions d'observation vitale, ni ne nous a pas indiqué, chez quels objets de plusieurs dizaines, soumises à l'observation, les noyaux se présentaient, comme il dit: „Im Jugendzustande besitzen die Kerne ein hellglänzendes Aussehen, sie sind stark lichtbrechend und zeigen in der lebenden Zelle keinerlei Strukturen,...“ (Schwarz '87, p. 81). Cette description, aussi bien que la marche des changements morphologiques, apparaissant dans le noyau mourant des tissus de méristème sous l'influence d'eau, indique nettement une analogie entre les observations de Schwarz et les données de Schaede. Pour cette raison, nous allons trai-

noyaux anormaux ou morbides“. Cette supposition gagne de la vraisemblance à la lumière des expériences de Schwarz ('87, p. 88) qui obtenait des transformations de ce genre sous l'influence de l'eau sur les cellules endommagées.

¹) Dans le présent travail, nous touchons uniquement la question de structure des noyaux dans les cellules vivantes et normales. L'examen de la question d'influence du pH, de même que d'autres facteurs physiques ou chimiques, doit être remis au plus tard.

ter les résultats, obtenus par Schwarz lors de ses observations vitales, simultanément avec l'analyse du travail de Schae de ('24). Cette analyse a été pour nous possible grâce à l'existence des données méthodiques concernant ses expériences.

En élaborant sa méthode, Schae de ('24, p. 233) s'efforçait de réaliser les conditions suivantes: 1^o — préparation de très minces coupes, ne renfermant que deux ou même une seule couche de cellules, 2^o — application d'un milieu correspondant (il considère comme tel la solution de saccharose à 2^o/₀ ou à 3^o/₀ dans l'eau distillée deux fois dans un appareil de verre) et, enfin, 3^o — obtention d'une intense coloration (du reste, pas toujours appliquée) du cytoplasma avec la chrysoïdine. Le résultat de l'application de cette méthode a été que les noyaux dans les cellules de la coiffe et des tissus, n'ayant pas la faculté de se diviser, démontraient nettement, selon Schae de, une structure granuleuse¹⁾, tandis que dans les tissus du méristème, il n'avait pu même pas distinguer des limites entre le noyau homogène et le cytoplasma qui l'entoure (l. c., p. 234). Le même auteur considère ce manque de structure comme une preuve de la vitalité du noyau et cela —, en tenant compte du fait qu'après une heure et demie les tractus cytoplasmiques ont été retirés à l'intérieur, les noyaux gonflaient, leur structure granuleuse devenait, en même temps, perceptible et le turgor cessait (l. c., p. 235, 237). Selon l'opinion de Schae de, toutes les cellules, ayant les noyaux homogènes, sont capables de subir la plasmolyse, et d'autres, renfermant des noyaux avec une structure visible, ne le sont qu'en partie. Schae de fait ressortir de cette observation la conclusion, que les cellules en état maladif, c'est-à-dire, ayant les noyaux munis d'une structure perceptible, peuvent exister, relativement assez longtemps, sans produire l'impression de mourir, et il va, pour finir, constater ce qui suit: „Nach meiner Überzeugung tritt im vorliegenden Falle der Tod des Kernes mit seiner Quellung und dem Sichtbarwerden der Struktur ein ...“ (l. c., p. 238).

En présence de la circonstance que les données de Yamaha ('26), de même que nos propres expériences, plus anciennes, nous permettent, déjà, d'adopter l'existence d'une structure perceptible dans les noyaux vivants des tissus de méristème dans les racines de l'oignon, nous avons entrepris, tout dernièrement, une nouvelle

¹⁾ L'auteur fait noter, dans son travail de 1929, p. 11, que les granules de caryotine, dans les noyaux dans la coiffe de l'oignon, sont liés par des anastomoses très fines.

série d'expériences dans le but de pouvoir résoudre la question de l'homogénéité du noyau, décrite par Schae de et par Schwarz.

Nous avons étudié, avant tout, l'influence de l'eau distillée, en employant la solution isotonique de saccharose, de même que l'eau distillée, seule. L'eau a été distillée dans un appareil de verre.

Les noyaux — dans presque toutes les cellules des tissus de méristème — présentent, immédiatement après la préparation des coupes, une structure filamenteuse-réticulée, très nette et tout à fait ressemblante à celle qu'on peut observer dans les noyaux des cellules de la coiffe. Mais bien vite, la différenciation du caryoplasma devient toujours moins perceptible, la limite entre le noyau et le cytoplasma commence à disparaître et, finalement, le noyau et le cytoplasma ne forment qu'une masse, pour notre oeil homogène, assez fortement réfringente, contenant, habituellement, plusieurs vacuoles, placées en bordure de la cellule. Cette homogénéisation se fait, dans les couches superficielles de la coupe, rapidement, mais, dans les couches plus profondes, seulement dans quelques minutes depuis le moment, où la coupe avait été préparée.

Toutes les expériences, exécutées dans l'eau distillée, ont donné les résultats identiques, et notamment: la structure du noyau, qui avait été nettement perceptible immédiatement après la préparation d'une coupe, s'effaçait après, peu à peu, de la manière décrite ci-dessus; mais, quand nous avions préparé une coupe à deux couches de cellules, comme le pratiquait Schae de, les noyaux allaient former immédiatement, à peine dans une minute, avec le cytoplasma une masse unie, sans aucune structure visible à l'exception des vacuoles¹⁾.

Dans les solutions isotoniques de saccharose dans l'eau de robinet ou dans l'eau de robinet, seule, les noyaux démontrent, dans toutes les cellules de méristème non endommagées, immédiatement après la préparation de la coupe, également l'existence du caryoplasma, nettement différencié. L'homogénéisation dans les cellules situées juste au-dessous de la couche extérieure, mourante, se produit assez rapidement, mais les noyaux, situés dans les couches plus profondes,

¹⁾ Les changements morphologiques, que l'on peut observer, ultérieurement, dans un tel protoplaste homogène, amènent, finalement, l'apparition d'une structure normale du noyau, filamenteuse-réticulée, et le dernier quand-même meurt ou aussitôt après, ou seulement après quelque temps plus prolongé. Nous sommes forcés de remettre au plus tard une analyse plus détaillée de ces processus. Il serait utile de comparer ce phénomène avec l'analyse, très intéressante et pénétrante, de Schwarz, concernant les processus de mort des noyaux sous l'influence de l'eau (Schwarz '87, p. 88—99).

conservent leur structure normale pendant un temps encore assez prolongé ¹⁾.

Les noyaux des cellules de méristème, placées dans l'huile de paraffine, démontrent, également, pendant un temps prolongé l'existence d'une structure, nettement visible.

En présence de ces données ²⁾, il nous paraît évident que Schae de n'aurait pas eu affaire à des noyaux normaux, mais à ceux ultérieurement homogénéisés, — ce qu'il serait parfaitement compréhensible, puisque cet auteur faisait des coupes très minces et les colorait, généralement, avant l'observation pendant un temps, complètement suffisant (8 minutes) à l'homogénéisation du protoplasma entier, et, enfin, par-ce-qu'il avait employé de l'eau distillée, dont l'action nuisible se fait sentir plus vite et dans toute profondeur, — en opposition à l'action moins nuisible, de l'eau de robinet ³⁾.

L'influence de l'eau distillée sur le noyau est le mieux illustrée par le comportement, dans cette eau, des cellules latérales de la coiffe qui sont si bien défensives vis-à-vis des toutes sortes d'influences venant de l'extérieur.

Comme le souligne Schae de ('24, p. 234), les noyaux dans les cellules vivantes de la coiffe présentent, dans une solution isotonique de saccharose dans l'eau distillée, une structure très nette. Puis, conformément à nos expériences, trois heures passées environ, cette structure commence, peu à peu, de devenir moins nette et, après 4—5 heures depuis le moment, où la coupe avait été faite, les noyaux se présentent tout à fait homogènes, troubles; ils ne se distinguent presque point par le degré de réfringence du cytoplasma qui les entoure et leurs limites ne sont perceptibles que grâce à l'existence des granulations qui s'amassent tout autour d'eux. Une heure plus tard, le caryoplasma se présente homogène, seulement on y aperçoit maintenant — et très distinctement — un nucléole, très fortement réfringent, de même qu'une membrane nucléaire, bien nette. Le cytoplasma est, à présent, plus transparent qu'avant et, malgré ces trans-

¹⁾ Lors d'une observation sur les coupes des racines de l'*Haemanthus* dans l'eau de robinet, les noyaux de certaines cellules du dermatogène et du périlème présentaient une structure normale, réticulée, et le cytoplasma continuait à circuler, encore deux heures après l'exécution de la préparation en question; puis, on a pu constater, sur la même préparation, la marche du processus de la caryocinèse.

²⁾ Données s'appuyant sur les résultats de la plasmolyse, maintes fois répétée, appliquée dans chaque série d'expériences.

³⁾ Cfr. Yamaha ('26, p. 175).

formations, il continue à circuler. Encore plus tard, apparaît, successivement, la structure du noyau et, en même temps, le degré de réfringence du nucléole diminue; finalement, le cytoplasma subit la vacuolisation qui précède la mort et la cellule meurt.

Les cellules de la coiffe de l'oignon placées dans l'eau de robinet, ne subissent pas les transformations, décrites tout à l'heure; sept — huit heures après le moment, où la préparation avait été faite, la structure des noyaux dans les cellules vivantes ne se distingue en rien de celle, que l'on a pu observer immédiatement après la préparation de la coupe.

Nous ne pouvons pas décider — sur la base des données actuellement connues — de la question de savoir, à quel point l'homogénéisation des noyaux dans l'eau distillée est liée aux processus qui précèdent la mort de la cellule¹⁾. Toute une série de faits nous prouve, que les cellules, renfermant des noyaux homogènes, peuvent vivre pendant un temps prolongé. Cette possibilité nous est déjà indiquée par l'exemple des cellules de la coiffe de l'oignon, dont nous avons parlé tout à l'heure. Dans une expérience suivante, nous avons pu constater, — après quatorze plasmolyses, provoquées par une forte solution de saccharose — le fait de circulation du cytoplasma dans quelques cellules du périlème, renfermant les noyaux complètement homogènes, — à tel point qu'il était impossible de les discerner du cytoplasma. Dans une autre série d'expériences et d'observations, faites sur les coupes de jeunes feuilles de l'oignon, placées dans l'eau distillée, notre attention a été attirée par des cellules en division lors de l'anaphase. Une heure après, les noyaux à l'état quiescent se présentaient complètement homogènes, les figures de division étant invisibles. Une heure plus tard, la structure de ces noyaux et les figures de division ont été redevenues visibles; les cellules en division se trouvaient, en ce moment-là, dans la télophase et les plaques

¹⁾ Nous ne savons pas, non plus, s'il y a un rapport quelconque entre les cas de l'homogénéisation, décrits par nous, et les processus analogues se produisant dans les oeufs d'oursin, — processus, décrits par Loeb comme „white cytolytic“ (Voir: Loeb '13, p. 91, 184—185 et Heilbrunn '28, p. 239—254). Le cas de l'homogénéisation des noyaux dans les oeufs des Najades sous l'influence de l'eau a été déjà décrit par Flemming en 1875. Ce dernier auteur donne, dans son travail de l'année 1878, une description détaillée de l'homogénéisation des noyaux de bronches de Salamandre. Après $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{2}$ heure de l'expérience, il constate ce qui suit: „Es werden... der Membrancontour schärfer, wie vorher. Das Netzwerk mit seinen Verdickungen wird immer blasser und statt dessen treten nun 1—5 Körperchen von verschiedener Grösse hervor... „Der ganze Kern wird dabei etwas aufgeschwellt“ (Flemming '78, p. 319).

cellulaires ont été, déjà, formées. Enfin, après les deux heures suivantes écoulées, la reconstruction télophasique s'est avancée si loin, que la structure des noyaux ne différait plus en rien de celle des noyaux à l'état de repos.

Sans vouloir décider, en attendant, de la question du rapport entre l'homogénéisation du noyau et les processus qui précèdent la mort, nous pouvons tout de même constater que l'homogénéisation des noyaux¹⁾, se produisant sous l'influence de l'eau distillée, consisterait dans une coagulation réversible du suc nucléaire et, en conséquence, dans un effacement de la visibilité de la structure et non dans un collage des filaments de caryotine qui apparaît, souvent, aux moments, où les noyaux subissent la mort définitive²⁾.

Schae de ('27, p. 148) fait remarquer, dans un de ses derniers travaux, ce qui suit: „Es kommt aber darauf an zu wissen, wie eine Zelle nebst ihrem gesamten Inhalt im natürlichen Zustand aussieht, und nicht, wie ihr Bild nach Anwendung von Kunstgriffen ist“; A cette question, on peut donner, actuellement, une réponse catégorique. Conformément à ce qu'ont démontré les recherches de Yamaha ('26, p. 184) et les nôtres qui ont été faites sur les cellules, indubitablement, vivantes et non endommagées, les noyaux se trouvant dans tous les tissus de méristème des racines chez les plantes: *Allium cepa*, *Vicia Faba*, *Pisum sativum* et *Haemanthus Katharinae*, présentent, en état normal, une structure nettement visible, et cela — en opposition à l'opinion soutenue par Schae de ('24, p. 234, 239. '26 p. 299; '27, p. 146; '29, p. 4): que les noyaux, se trouvant dans les tissus de méristème, sont dépourvus d'une structure perceptible.

Il résulte donc des observations, que nous venons d'exposer plus haut, sur l'homogénéité des noyaux riches en caryotine, que l'on aurait ici affaire à des cas *exceptionnels*, où la non perceptibilité de la structure aurait été provoquée par des conditions d'observation, artificielles, qui provoquaient une influence nuisible.

1) Nous avons pu observer une homogénéisation, réversible et analogue, du noyau pendant la plasmolyse des cellules de méristème, qui allaient déjà mourir, mais qui vivaient encore.

2) Le processus de cette coagulation, amenant la mort, est accompagné par une diminution du noyau en volume, — diminution résultant du collage des filaments du réseau que l'on peut suivre au microscope.

2. La structure des noyaux riches en caryotine.

Habituellement, les noyaux riches en caryotine présentent une structure facilement perceptible. On la décrit, le plus souvent, sous la forme de granulations amassées d'une manière serrée. Ces observations se rapportent, avant tout, aux poils staminaux de *Tradescantia*, où la *structure granuleuse* a été observée non seulement, déjà, par les auteurs qui se sont occupés, les premiers, de cet objet, comme: Nägeli ('44), Hofmeister ('49) et leurs successeurs, et plus tard: Lundström ('79), Strasburger ('79, 80) et d'autres, mais aussi, en ces dernières années, par les auteurs suivants: Schaeede ('24), Yamaha ('26) et Bělař ('28 a, b). La même structure a été observée également: dans les ovules d'*Orchis* et d'*Epipactis*, — par Treub ('79), dans les méristèmes des racines de l'*Allium*, de *Vicia* et de *Pisum*, — par Yamaha ('26) et dans les tissus différenciés des racines d'*Allium*, de *Vicia* et d'*Hyacinthus*, — par Schaeede ('24, '27); puis: — dans les écailles de l'oignon — par Lepeschkin ('24) et Bělař ('28 b), dans le même objet et dans les pétales de tulipe, — par Guilliermond ('18, 29 a, 29 b), dans les feuilles d'*Helodea*, — par Scarth ('27), de même que dans différents organes des Muscinées, — par Sapěhin ('15), Heitz ('28) et Höfer ('28), et, enfin, dans le noyau archégonial de *Larix*, — par Smólska ('27)¹). On pourrait, probablement, trouver encore bien plus des données, dispersées, sous forme d'observations spontanées, dans différents travaux.

La *structure réticulée* des noyaux vivants a été maintes fois observée²). Mais, nous allons mettre ici en parallèle uniquement ces observations, dont on peut être sûr, qu'elles ont été faites sur un matériel réellement vivant et non endommagé. Cette garantie nous donnent, avant tout, les observations, faites sur les poils staminaux de *Tradescantia*, où l'on a constaté la circulation du protoplasma et le processus de la caryocinèse. Strasburger a constaté, déjà en 1882, que le noyau à l'état de repos chez le *Tradescantia* „erscheint sehr dicht, netzförmig gebaut“ ('82, p. 519) et il a retenu

¹) Mlle Smólska ('27, p. 1017—1018) a pu distinguer dans la substance homogène, remplissant les noyaux, les structures suivantes: 1^o „unregelmässige, dunklere Flocken einer scheinbar dichteren Substanz“, 2^o une certaine quantité de gouttes, fortement réfringentes, dispersées dans l'espace du noyau entier. L'interprétation de ces structures, proposée par l'auteur, diffère de toutes les autres données sur la structure du noyau riche en caryotine à tel point, qu'il n'est pas possible d'entreprendre une discussion raisonnable à ce sujet, sans avoir pris connaissance du matériel d'expérience.

²) Cfr. Martens ('27 c, p. 71—73) et Flemming ('82, p. 178—190).

cette constatation dans la suite¹⁾. Kny ('86) confirme ces observations: „Bei genauerer Betrachtung überzeugt man sich, dass die scheinbaren Körnchen des Inhaltes die Durchschnittsbilder zarter, vielfach gewundener Fäden darstellen, zu welchen die dichtere Kernsubstanz geformt ist“. Une structure analogue, et chez le même objet, a été observé tout dernièrement par Martens ('25 et '29) et par Scarth ('27). Behrens ('90) a observé un réseau dans les noyaux interphasiques dans les jeunes feuilles chez *Rheo* (*Tradescantia*) *discolor*; des observations analogues ont été faites chez les autres espèces par les auteurs suivants: par de Litardière ('21) — dans les feuilles chez l'*Hymenophyllum* et chez le *Pteris*, par Chodat ('24) — dans les ovules de *Gymnadenia*, par Yamaha ('26) — dans les racines de *Sagittaria*, par Eichhorn ('28) — dans les filaments staminaux chez le *Hyacinthus* et le *Vicia* et, enfin, par Martens ('25, '27 a, '27 c) — dans les jeunes racines de *Listera*, *Solanum* et *Callitriche*, dans les feuilles d'*Helodea*, dans les ovules de *Listera* et d'*Orchis*, de même que dans les stigmates des Graminées: *Holcus*, *Lolium*, *Anthoxanthum*, *Dactylis*, *Cynosurus*, *Festuca*, *Glyceria* et *Arrhenatherum*. Nous-mêmes, nous avons pu constater l'existence d'une structure filamenteuse-réticulée chez plusieurs espèces citées à la page 383.

Allons donc comparer ces deux mises en parallèle. Tant que les données sur la structure granuleuse du noyau se rapportent à un matériel peu abondant en comparaison avec un nombre, relativement considérable, des espèces auxquelles on attribuait la structure réticulée, autant le nombre des auteurs qui constatent l'existence de la structure réticulée est beaucoup plus moindre que celui des observateurs qui décrivent la structure granuleuse.

Une grande partie de données, concernant la *structure granuleuse*, ne représente pas des résultats des recherches caryologiques détaillées, car ce sont les résultats des observations, faites à côté, pendant des observations physiologiques. Les résultats de ces observations, quittées et reprises, sont compréhensibles, par-ce-que la structure d'un noyau, lors d'une observation faite superficiellement, va se présenter toujours granuleuse; par contre, l'on peut discerner, le plus souvent, la structure filamenteuse-réticulée seulement après une analyse minutieuse d'une partie du noyau à l'aide de manipulation de la vis micrométrique et des grossissements suffisamment forts (à comp.,

¹⁾ A comparer avec les données de Strasburger ('84, p. 594), de même qu'avec celles, présentées dans les éditions ultérieures du „Botanisches Praktikum“.

par ex., avec les remarques de Strasburger '84, p. 594, de Kny '86, p. 337 et de Martens '27c, p. 84).

La meilleure preuve, à quel point un assortiment, bien adapté, de moyens optiques peut jouer un rôle décisif pour la distinction de la structure réticulée d'un noyau à première vue granuleux, se trouve enfermée dans les résultats des recherches de Schae de. Cet auteur, ayant à sa disposition, d'abord, une optique assez faible (obj. apochr. 3 mm, ouv. num. 1'30 de Zeiss), n'a pu apercevoir, dans les noyaux de la coiffe de l'oignon, qu'uniquement une structure granuleuse (Schae de '27, p. 234); et plus tard, en se servant, en ces dernières années, des grossissements plus forts (obj. apochr. 2 mm, ouv. num. 1'32 des Seibert), il a pu apercevoir dans le même objet l'existence de fines jonctions entre les granules, apparemment isolés (Schae de '29, p. 11).

Admettons, que les partisans de la structure granuleuse aient raison et que le noyau dans une cellule vivante soit rempli complètement des petites gouttelettes ou des petits granules, placés l'un à côté de l'autre d'une manière serrée, comme cela décrit Yamaha ('26, p. 184) ou Schae de ('29, p. 3), et délibérons, dans quelles conditions aurait pu se former une illusion d'une structure réticulée.

Cette illusion pourrait se créer, dans notre cas, quand on emploie des objectifs d'une trop petite ouverture numérique dont le pouvoir résolvant ne suffirait pas, afin d'être en mesure de distinguer l'espace vide entre plusieurs granules, situés horizontalement, l'un à côté de l'autre; par contre, l'on aurait pu constater à l'aide des objectifs le plus forts et les oculaires correspondants — c'est à dire, dans les conditions, dans lesquelles, par suite du peu de profondeur du foyer, les ombres venant des granules situés plus profondément, auraient joué un rôle insignifiant — qu'un noyau de ce genre est rempli de granules distincts. Cependant, dans ces conditions-là, la *structure filamenteuse-réticulée* apparaît, en réalité, le plus nettement, quoique elle soit, également, visible à l'objectif achrom. 2 mm, O.N. 1'25, si l'on emploie des oculaires suffisamment forts (15× ou 20×). L'illusion d'observer une structure granuleuse se produit, à cause de l'optique non suffisamment forte, par suite d'une grande profondeur du foyer, à laquelle l'on ne voit distinctement que certains points, où les filaments se croisent (des „noeuds“ d'un réseau) et leurs coupes optiques ¹⁾.

¹⁾même à l'aide des objectifs de l'ouverture numérique considérable, si l'on emploie, en même temps, des oculaires trop faibles.

Une autre objection à la théorie de la structure granuleuse du noyau est causée par les dessins et les descriptions de ses partisans. Allons comparer, par ex., les données, concernant les poils staminaux chez le *Tradescantia*.

Selon Yama ha ('26, p. 184), les gouttelettes de la caryotine, remplissent le noyau d'une manière tellement serrée que, par suite de la pression mutuelle, elles ne peuvent conserver leur forme sphérique.

Schae de a exprimé, en 1924, l'opinion, que l'on n'est pas en mesure de dire, au sujet de la structure du noyau, autre chose, qu'elle est granuleuse (l. c., p. 244); mais, plus tard, en 1929, il attire notre attention — en parlant des gouttelettes remplissant le noyau — sur ce que: „deren Lagerung ist so dicht und die Lichtbrechungsverhältnisse infolgedessen so ungünstig, dass sich näheres über Verteilung und Gestalt von Dispersens und Dispersum mit Bestimmtheit nicht aussagen lässt“ (l. c., p. 3).

Et pourtant, toutes ces données ne s'accordent pas avec les dessins et les photographies, présentés par les partisans de la structure granuleuse du noyau, sans parler, déjà, de nos propres photographies. On peut voir, par trop distinctement, sur les dessins: 1 et 5 e, pl. IV, de même que sur la photographie 1 c, pl. V¹⁾, joints au travail de Schae de ('24), aussi bien que sur la photographie, présentée par Bě la ř ('28 a, fig. 3 a), que les granulations ne forment pas là une „Berührung ohne Verschmelzung“, comme le prétend Yama ha ('26, p. 184), mais que les parties constitutives de cette structure se présentent disposées d'une manière à tel point peu serrée que, si nous y avons affaire, réellement, à des gouttelettes isolées, la définition de leur forme et de leur disposition ne ferait point de difficultés.

Les contradictions, notées brièvement tout à l'heure, entre les descriptions de certains auteurs, d'un côté, et les preuves justes, obtenues par la microphotographie, de l'autre, nous font sensiblement difficile l'interprétation des résultats des observations, obtenus par les dits auteurs. L'interprétation d'autres données concernant la structure granuleuse est très simple, et notamment: ce n'est que le manque de perception des jonctions entre les soit-disant granules, par suite d'une optique par trop faible ou d'une analyse non suffisante à l'aide de la vis micrométrique, qui provoque l'impression de l'existence d'une structure granuleuse.

¹⁾photographie considérée, actuellement, par l'auteur, comme la meilleure reproduction de la structure granuleuse du noyau (Schae de '29, p. 5).

En se basant sur les observations de *telle* sorte, les partisans de la théorie de la structure granuleuse du noyau forment des conclusions, allant très loin, au sujet des propriétés physico-colloïdales du caryoplasma (Yamaha '26, p. 184) et considèrent comme un fait prouvé, que la caryotine représente une phase dispersée du colloïde nucléaire (par ex.: Lepeschkin '24, p. 95, Schaeede '26; '27, p. 160; '29, p. 2).

D'autres auteurs considèrent le noyau, dans leurs réflexions théoriques, comme une émulsion, où la disposition des toutes les deux phases dépend de leurs rapports quantitatifs (par ex., Tischler '21/22, p. 4), tout en oubliant que la question de la *structure* du noyau présente un problème purement *morphologique* et que bien des faits ne peuvent nous permettre une telle simplification du problème.

Et les faits en question se multiplient toujours d'avantage. Il suffit de comparer les deux mises en parallèle (p. 400—401) pour arriver à la conviction, qu'on a pu démontrer l'existence d'une structure réticulée sur un matériel indubitablement vivant et à la suite des recherches caryologiques spéciales presque chez toutes les plantes, chez lesquelles on avait attribué, d'abord, aux noyaux une structure granuleuse ¹⁾, et qu'en outre on a constaté l'existence d'une structure filamenteuse-réticulée chez plusieurs autres espèces.

En présence de tous ces faits et conformément à nos observations personnelles sur plusieurs espèces de plantes, nous sommes amenés à la conclusion, qu'une *structure filamenteuse-réticulée* soit propre au caryoplasma de toutes les espèces qui renferment des noyaux *riches en caryotine*.

La structure des noyaux, chez toutes les espèces examinées par nous, est semblable à celle que nous avons décrite plus haut (p. 384—385) pour le *Tradescantia*. Ce n'est que les noyaux de *Vicia Faba* qui présentent une structure un peu différente.

Et en effet, nous avons pu distinguer chez cette plante des caryosomes, nettement visibles *in vivo*, dans les noyaux à l'état de repos définitif. Aux grossissements plus faibles, ces caryosomes font l'impression des corps d'une forme irrégulière, intensivement réfringents. A l'aide de la plus forte optique nous avons pu nous persuader que ce ne sont pas des corps homogènes, mais que ce sont,

¹⁾ Excepté les données, pas encore vérifiées, concernant les Muscinées.

en réalité, des extrémités épaissies de deux filaments, faisant parties constitutives de la structure filamenteuse-réticulée du noyau ¹⁾).

En ce qui concerne les recherches sur la structure du noyau à l'état de repos, Bělař ('28 a, p.15/16) souligne ce qui suit: „Fortschritte solcher Art sind aber nur möglich, wenn der Ballast von Angaben, den das allzugrosse Vertrauen in die Naturtreue des fixierten Präparates angehäuft hat, und an die oft ganz detaillierte Vorstellungen von der Art der Chromosomenbildung... geknüpft worden sind, beseitigt wird“. Nous pouvons être pleinement d'accord avec ce point de vue et nous nous efforçons, aussi bien lors de nos observations que dans la description de la structure du caryoplasma, de ne pas tenir compte des transformations télo-et prophasiques. En se basant sur ces observations, les plus objectives possibles, de même que sur les transformations morphologiques qui accompagnent la formation du noyau interphasique et des chromosomes prophasiques, nous allons *interpréter* la structure du noyau à l'état de repos et du noyau interphasique dans le sens d'un *enchevêtrement des filaments chromonématiques, disposés par paires, plus ou moins irrégulièrement ou spiralement enroulés l'un autour de l'autre, selon toute probabilité, liés par des anastomoses très fines et peu perceptibles*.

De Litardière et Martens ont donné les descriptions et les dessins, détaillés, concernant la structure filamenteuse-réticulée.

De Litardière ('21, p. 354—355) décrit dans les noyaux à l'état de repos, enfermés dans les feuilles d'*Hymenophyllum tunbridgense* „de nombreuses petites granulations“ qui „se montrent reliées entre elles par de minces tractus et disposées ainsi en des alignements plus ou moins nets“. La structure des noyaux dans les feuilles de *Pteris cretica* est également nette: „...on y remarque, en particulier, des alignements de filaments“. Sur le dessin 13, pl. I, joint au même travail, on peut voir dans le noyau des filaments en zigzags, granuleux, disposés, principalement, par paires. L'auteur dessine des renflements granuleux non seulement aux points du croisement des filaments, mais aussi là — et cela assez souvent — où les filaments ne se croisent pas. Dans certains endroits du noyau, les filaments, même assez longs, ne présentent aucuns renflements. Cette structure correspond parfaitement à nos observations au point principal, qu'est

¹⁾ Cette observation, comparée avec les données de Heitz ('28, '29), représente encore une preuve de plus, que le squelette d'un chromosome dans le noyau à l'état de repos est, en vérité, constitué de deux filaments chromonématiques.

l'apparition des filaments par paires ne formant aucun réseau régulier par des jonctions latérales.

Nous trouvons une pareille concordance entre nos observations et celles, décrites par Martens ('25, '27 a, '27 c, '29). Selon cet auteur, „dans son ensemble, le noyau vivant a donc un aspect filamenteux-réticulé, avec des épaississements granulaires aux mailles du réseau“. „Les traits passant d'un granule à l'autre forment ainsi des filaments orientés parallèlement ou irrégulièrement enchevêtrés; on peut suivre, en beaucoup d'endroits, leur tracé, toujours plus ou moins zigzagant“ et — comme le même auteur ensuite ajoute — „il paraît même parfois spiralé“. (Martens '27 c, p. 84). Le parcours des filaments, présenté par Martens sur le dessin 2, correspond, en plusieurs endroits, complètement à nos observations. Outre des fragments de filaments courts et des zigzags simples, formant un réseau continu, on y voit distinctement, dans la moitié gauche du noyau, un zigzag dédoublé, soit: deux filaments enroulés l'un autour de l'autre.

Mais il nous est difficile de nous mettre d'accord, en ce qui concerne les autres détails notés sur le même dessin, car nous n'avons pu jamais observer, aussi bien chez l'*Arrhenatherum* que chez les autres objets, les filaments aussi minces et pourvus des renflements aussi volumineux, comme les a présenté tout dernièrement Martens sur son dessin. (Dans son travail précédent, Martens ('25, fig. 46 et 47, pl. II) dessinait les filaments comme plus épais et il accentuait moins fortement les renflements noueux). Nous avons pu observer des images ressemblant à celles dans une seule et même coupe optique, mais nous avons pu toujours établir, à l'aide de la vis micrométrique, que c'étaient des ombres provenant des filaments situés plus en profondeur, ou des effets produits par des courbures des filaments dépourvus de renflements distincts.

Comme l'on peut voir de cet aperçu, les observations antérieures sur la structure filamenteuse-réticulée non seulement ne contredisent pas les nôtres, mais même les confirment. Les photographies, présentées par Schaeede et Bělař, en donnent des preuves en plus. On voit sur la photographie I c, pl. V de Schaeede ('24) au milieu du noyau, se trouvant dans la seconde cellule depuis le sommet, des paires des filaments, enroulés l'un autour de l'autre d'une manière peu serrée; l'on peut observer la même chose, quand-même moins distinctement, sur la photographie 3 b dans le traité de Bělař ('28 a, p. 11), dans un noyau pauvre en caryotine de *Bryonia alba*, où nous n'avons pu apercevoir les „feingranulierte Stränge“, mais où nous avons vu des paires de filaments enroulés l'un autour de l'autre.

II. Structure du chromosome en division.

Martens ('27 c, p. 105—126; '29, p. 198—205) nous a présenté une revue, très détaillée, des observations vitales sur le processus de la caryocinèse, chez les plantes et chez les animaux. Cela nous dispense de la discussion générale et nous permet de ne tenir compte que des travaux les plus importants. Nous n'allons, en outre, tenir compte que des observations faites sur le matériel *indubitablement vivant*, en mettant de côté les observations faites sur le matériel frais, comme par ex., celles de Lundegardh ('12), de Schaede ('24 méristèmes de racines), de Vejdovsky ('26/27) et de Robyns ('29). Nous considérons comme *matériel frais*, ceux des tissus et des cellules, chez lesquels on ne peut pas constater des preuves convaincantes — dans le sens morphologique aussi bien que physiologique — de la vitalité et de l'état normal, — telles, par ex., comme la marche de la caryocinèse, la circulation du cytoplasma, la faculté de passer la plasmolyse, quelques fois répétée. Les cellules considérées comme fraîches peuvent être vivantes et ne présenter aucuns signes morphologiques d'un endommagement, ou bien elles peuvent se trouver déjà dans un état anormal, précédant la mort, ou même elles peuvent être déjà mortes.

Robyns ('29, p. 90) vient de constater dans son dernier travail, que „dans les coupes d'organes on n'a jamais pu suivre, sur un même noyau en division, le passage d'un stade de division au stade suivant“. Sur la base de cette constatation, le même auteur forme la définition *morphologique* suivante: „on pourrait donner le nom de „matériel frais“ aux coupes d'organes vivants et réserver la dénomination de „matériel vivant“ aux organes entiers dans lesquels on peut suivre, dans une même cellule, les phases successives d'une même cinèse“. Et pourtant, il nous faut noter les faits suivants: 1) Personne n'a pu démontrer jusqu'à présent, que les coupes d'organes ne puissent constituer le matériel vivant. 2) Il y a déjà quarante ans que Behrens ('90, p. 83) avait pu suivre le processus de la caryocinèse, dans une seule et même cellule, sur les coupes de jeunes feuilles de *Rheo* (*Tradescantia discolor*; depuis, plusieurs autres auteurs ont pu faire des constatations analogues. Ces données, aussi bien que nos propres observations, décrites plus haut (p. 397, 398), nous fournissent la preuve, que le processus de la caryocinèse peut s'accomplir, dans certaines conditions, également sur les coupes d'organes. 3) Dans des conditions d'observation non favorables, les cellules des organes entiers ne peuvent, tout de même, nous fournir aucu-

nes preuves convaincantes de la vitalité, tout en présentant le matériel frais. Pour toutes ces raisons, il nous paraît plus prudent de garder la définition *physiologique*.

C'est évident qu'il est impossible de tirer des conclusions de fait concernant la morphologie d'une cellule normale et vivante des observations faites *uniquement* sur un matériel frais. C'est pourquoi, nous nous sentons obligés de nous opposer à l'opinion de Robyns ('29, p. 91) qui — tout en se rendant compte du fait, que „les observations faites sur un tel matériel occupent, au point de vue de leur valeur objective, une place intermédiaire entre celles faites sur matériel vivant et celles des préparations fixées“ — achève la discussion par les paroles suivantes: „quoiqu'on en dise, ces observations ont donc une utilité incontestable“, et se sent autorisé de tirer les conclusions concernant la morphologie de la cellule vivante et normale de ses propres recherches, faites uniquement sur le matériel frais. Selon notre opinion, un essai de fournir une preuve de préexistence, *in vivo*, des structures, nettement visibles après la fixation, — preuve se basant uniquement sur de telles observations que celles faites par Lundegårdh, Robyns et Vejdovsky — ne peut être considéré que comme tout à fait erroné dans le sens méthodique et peut amener à des conclusions fausses (comme celle, par ex., au sujet du „tassement équatorial“, lequel selon Yamahara '26, p. 188 et Robyns '29, p. 88 doit apparaître *in vivo*; cfr. Martens '29, p. 174). Par contre, les recherches *comparatives* et *expérimentales* faites sur le matériel frais et sur le matériel vivant peuvent être, indubitablement, utiles pour la connaissance de la cellule au point de vue physiologique et morphologique.

1. La formation des chromosomes dans la prophase.

a) *Observations des auteurs.*

Les premières transformations morphologiques, apparaissant dans le caryoplasma au début de la prophase, consistent, selon l'opinion des partisans de la *structure granuleuse* du noyau, en ceci, que les granulations deviennent, d'abord, plus grosses. Puis, conformément à la première description de Strasburger ('79, p. 96), les granules se disposent en lignes courbées pour se fondre, ensuite, en filaments conservant un contour perlé. Ces filaments deviennent lisses seulement plus tard, vers la fin de la prophase (Strasburger '80, p. 112). Yamahara ('26, p. 187) décrit, d'abord, l'augmentation des gouttes de caryotine en leur volume, en s'expliquant ce phénomène

par la hydratation des gouttes et par une fusion partielle entre elles. Ensuite, le même auteur constate, que les gouttes renflées se fondent dans un ordre déterminé et que leur substance prend place à la surface des filaments du spirème.

La description donnée par Schae de ('24, p. 249—250) est plus détaillée. L'auteur constate, que la structure du noyau apparaît au début de la prophase plus „grosse“; cette impression peut être provoquée, selon lui, non seulement par l'augmentation des granules isolés en volume, mais aussi par une dislocation de ces derniers, de même que par des changements de place. Ensuite, le noyau perd sa structure granuleuse et on voit, selon Schae de ('24, p. 249), ce qui suit: „...dass der Kern ...einen dünnen wir verschlungenen Faden einschliesst, der in sich selbst wieder wellig gebogen ist“. Ce filament peut se former, d'après cet auteur, uniquement par une fusion des granules; mais il n'a pu suivre le processus de cette fusion. Dans la suite, l'auteur décrit la formation du spirème par le raccourcissement, par l'épaississement et par le redressement des courbes des filaments.

Schae de ('29, p. 14—15) fait ressortir, lors de ses réflexions colloïdo-chimiques, trois possibilités de la formation des bandes prophasiques: 1) L'augmentation des gouttes de caryotine en volume (gonflement, augmentation de la quantité de la substance, fusion) et, seulement après, la fusion de ces gouttes en un filament chromosomique; 2) la fusion immédiate des gouttes du noyau interphasique dans un ordre défini, analogue à l'arrangement linéaire de certains colloïdes artificiels; 3) formation des bandes chromosomiques de la substance chromosomique pas tout à fait dispersée, quand les divisions se suivent rapidement.

Nous devons les descriptions, concernant la formation des chromosomes prophasiques de la caryotine pas tout à fait dispersée, qui constitue le *réseau* du noyau interphasique, aux recherches ultérieures de Strasburger ('82, '84), de Kny ('86), de Behrens ('90) et, avant tout, aux observations de Martens ('27 b, 27 c, '29).

Strasburger ('82, p. 520) commence sa description de la prophase par le stade, où il avait décrit, précédemment, les grands granules disposés en rangées d'une manière peu serrée. Il constate actuellement, sur la base des recherches renouvelées sur le même matériel, que les prétendus granules sont des courbures des filaments qui se redressent pendant les métamorphoses ultérieures dans la prophase. Le dit auteur retourne, en partie, à sa conception précédente, aussi bien dans la première édition du „Botanisches Prac-

ticum“ que dans les éditions suivantes. Conformément à sa dernière conception, il se forme, d'abord, du réseau nucléaire un filament granuleux, puis, les granules, dans ce filament, deviennent peu distincts et le filament obtient l'aspect homogène:

Kny ('86, p. 337) attire notre attention uniquement sur ce détail que les filaments, au début de la prophase, sont plus épais et leur pelotonnements — plus lâches qu'à l'état de repos et, dans la suite, il décrit le processus d'épaississement du filament chromosomique.

Les données, présentées par Behrens ('90, p. 83), sont encore plus restreintes. L'auteur ne fait qu'une mention de ce que le réseau nucléaire dans la prophase devient, successivement, toujours plus gros et plus net.

Martens ('27 c) présente une description, bien plus exacte, des métamorphoses se produisant lors de la prophase. Il constate, que le réseau nucléaire au début de la prophase fait l'impression d'être moins serré et d'être formé des filaments plus épais. Grâce à un examen plus minutieux, il a pu constater que ces filaments sont formés de fils très minces, en zigzag. Une illusion d'un aspect segmentaire serait provoquée par de fréquentes courbures et coudures des filaments (l. c., p. 129). Puis, les filaments chromosomiques commencent à s'épaissir sensiblement „et on n'en distingue plus — ou très difficilement — l'allure finement zigzagante“. „L'intérieur en paraît hétérogène, mais il est impossible de préciser, l'aspect étant trop confus“ (l. c., p. 131). Dans le dernier travail de Martens ('29, p. 171) on ne trouve pas des données, plus précises, concernant la transformation de la structure du noyau interphasique en bandes prophasiques. Conformément à la description de cet auteur, „un certain nombre de tractus filamenteux, déjà discernables en interphase, s'épaississent et s'individualisent plus nettement, apparemment par disparition de certaines anastomoses intergranulaires. L'allure zigzagante, sinon spiralée, de ces filaments minces indivis est parfois des plus nettes“. „On assiste ensuite à l'épaississement et au raccourcissement graduel des filaments chromosomiques et à la disparition progressive des anastomoses entre eux, sans que rien ne trahisse — et cela jusqu'en métaphase inclusivement — le clivage longitudinal“.

b) Discussion.

Nous allons analyser ces descriptions de plus près, en les mettant en parallèle comparative l'une à côté de l'autre et en les confrontant avec les dessins et les photographies, jointes aux travaux des dits auteurs.

Strasburger commence la description des transformations propres à la prophase par un stade assez avancé. Il suffit de comparer les dessins 37 et 38, pl. VIII, joints à son travail de l'année 1880, avec la photographie 1 b, pl. V du travail de Schae de ('24), afin de se convaincre qu'on a ici affaire au stade plus ou moins le même, dans lequel Grégoire ('06, p. 330, fig. 14 et 15) avait distingué „les filaments minces en zigzags“. Que doit on penser de ces granules disposés lâchement en une rangée ou étant attachés au filament, comme une rangée de chromomères? A cette question Strasburger¹⁾ lui-même a déjà répondu par la phrase suivante: „Diese scheinbaren Körner sind scharfe, enge Biegungen, die der Faden in seinem Verlaufe zeigt“ (Strasburger '82, p. 520). A ce point de vue devrait être, également, bien appréciée l'opinion de Schae de ('24, p. 249), comme d'un partisan de la structure granuleuse du noyau, et notamment: „Da nun in den kurzen Wellenbiegungen und an den Überkreuzungen durch Lichtbrechung helle und dunkle Flecken entstehen, kann man den Eindruck erhalten, es läge eine Perlschnur vor“. Martens ('27 c, p. 129) interprète ces images d'une manière analogue.

Schae de ('24, p. 250) souligne distinctement qu'il ne lui était pas possible d'établir, de quelle façon se formeraient les filaments prophasiques. Le dessin (fig. 1, pl. IV) et la photographie (1 a, pl. V), présentés par lui, ne peuvent décider cette question, mais ce dessin et la photographie paraissent, pourtant, contredire, avant tout, la prétendue augmentation des „granules“ en volume, donnée, en attendant, comme une des possibilités d'expliquer la structure plus grosse du noyauet, ensuite, présentée par Schae de ('29, p. 14) tout à fait distinctement, comme un commencement le plus probable des transformations au début de la prophase (à comparer la grandeur des „granules“ sur la fig. 5 e, pl. IV et sur la phot. 6 f, pl. V, présentant la structure du noyau interphasique avec la structure, marquée sur la fig. 1, pl. IV, ou sur la phot. 1 a, pl. V, présentant le début de la prophase). Si l'on observe, de plus près, la photographie 1 a, pl. V, par exemple, à l'aide d'une faible loupe, l'on pourra apercevoir qu'à côté des points isolés que nous allons interpréter comme des coupes optiques des filaments, on peut distinguer de courts fragments des filaments, de même que plu-

¹⁾ Le noyau, visible sur le dessin 39, pl. VIII, dans le traité de Strasburger ('80), de même que sur le dessin 2, fig. 176 dans la première édition du „Botanisches Practicum“, représente, déjà, un stade de développement plus avancé. Les interprétations, citées plus haut, touchent également ce dernier stade.

sieurs filaments plus longs. Quelquesuns de ces filaments se croisent; dans la partie basse du noyau, un de ces filaments présente un parcours distinctement zigzagué et il est, dans sa partie haute, enroulé par un autre filament de la même façon, comme le présentent nos propres dessins et photographies (fig. 3, pl. XXIV). La dite photographie de Schaede se rapporte, probablement, à la prophase moins avancée que celle, visible sur la photographie faite par nous-mêmes et citée tout à l'heure. Le stade suivant que le dit auteur distingue nettement est illustré par la phot. 1 b, pl. V et par la fig. 2, pl. IV. Entre les deux stades cités existe un fort vide qui correspondrait aux stades, présentés par nous sur les photographies (fig. 3 et 4, pl. XXIV), de même que sur les dessins (fig. 3 et 4, pl. XXV). En voyant sur le dessin 2, pl. IV de Schaede bien plus de détails que n'en mentionne pas cet auteur¹⁾ et n'étant pas sûr, si cette notre impression n'est pas due à une exécution du dessin, peu réussie, nous ne voulons tenir compte que d'une preuve tout à fait objective que peut nous fournir la photographie. Le noyau, présenté sur la photographie 1 b, pl. V, se rapporte au stade, décrit par nous plus haut (p. 386). Les bandes chromosomiques, qui y sont visibles, se présentent à notre vue, presque partout, comme réellement simples. Et pourtant, Schaede a réussi à photographier un détail important. On y voit, dans la partie centrale du noyau, la bande prophasique se fendre, dans sa partie haute, — à l'instar d'une fourche — en deux filaments qui après s'enroulent l'un autour de l'autre.

De tout ce qu'il a été dit plus haut ressort une forte divergence entre les descriptions et les photographies, présentées par Schaede, ce qui peut s'expliquer, facilement, par la circonstance, que Schaede n'a utilisé pendant ces recherches que l'objectif apochr. 3 mm, ouv. num. 1'30, et n'a exécuté les photographies qu'à l'aide de l'objectif apochr. 2 mm, ouv. num. 1'40. Les photographies, exécutées par cet auteur, ne présentent pas des phases transitoires dans la différenciation des bandes prophasiques, mais, tout de même, elles représentent une vraie et excellente illustration de deux stades importants de la prophase. Nous regrettons de ne pouvoir dire la même chose au sujet des descriptions de Yamaha, quoiqu'elles traitent, entre autres, d'un objet aussi commode à l'observation vitale que l'est le poil de *Tradescantia*. Ces descriptions ne concordent pas avec celles d'autres auteurs et ne peuvent pas être

¹⁾ ...par exemple: les filaments sensiblement plus minces que ceux, présentés sur la photographie 1 b, pl. V, apparaissant, parfois, par paires, et dans quelques endroits, enroulés l'un autour de l'autre.

suffisamment appuyées par des preuves concrètes que peuvent fournir les microphotographies.

Martens ('27 c, p. 129) commence sa description de la prophase par le stade de „filaments minces zigzagants“. Le dessin 3, aussi bien que la description („filaments très minces“), nous montrent, que Martens avait affaire chez l'*Arrhenatherum* plutôt à un stade un peu plus précoce, présenté sur notre photographie 4, pl. XXIV, où l'on voit, en quelques endroits, des zigzags isolés, interrompus, constitués de stries obliques et transversales. À côté de ceux-ci l'on voit, même sur cette photographie, des filaments enroulés l'un autour de l'autre. Grâce à l'examen de la structure, dans le même stade, à l'aide de la manipulation de la vis micrométrique, l'on peut se convaincre que ces zigzags interrompus, apparemment simples, ne sont que des coupes optiques de deux filaments, étroitement enroulés l'un autour de l'autre. Le dessin 5 et sa description, donnés dans le même mémoire de Martens ('27) et, avant tout, la citation — dans sa dernière publication (Martens '29), — de la photographie 1 b, pl. V, présentée par Schaede ('24), peuvent servir de preuve que le stade le plus précoce, observé par cet auteur chez le *Listera* et chez le *Tradescantia* n'était que le stade d'un zigzag, apparemment, simple. Et pourtant, l'auteur donne une interprétation des transformations qui amènent la différenciation des bandes prophasiques, — interprétation, conformément à laquelle „un certain nombre de tractus filamenteux, déjà discernables dans l'interphase, s'épaississent et s'individualisent plus nettement, apparemment, par disparition de certaines anastomoses intergranulaires“ (Martens '29, p. 171). Cependant — comme l'on peut voir à la suite de l'examen comparatif de nos deux photographies d'une même cellule (fig. 3 et 4, pl. XXIV) — la question se présente tout à fait autrement.

Les filaments formant jusqu' alors le réseau nucléaire ne s'épaississent pas, mais, seulement, leur disposition change et ils deviennent, dans chaque bande, toujours plus étroitement enroulés l'un autour de l'autre (pour la description plus précise voir pp. 385—386).

Si l'on tient compte de la totalité de la bande chromosomique pendant les changements qui mènent à la formation du zigzag, apparemment simple, on sera frappé, avant tout, par un rétrécissement de la bande qui, seulement plus tard, s'élargira au fur et à mesure que des entrelacements des filaments chromonématiques vont se relâcher de nouveau.

Il est difficile, de comprendre, pourquoi personne, excepté Sakamura ('27, p. 551), n'avait pu, jusqu'à présent, apercevoir le dé-

doublement du chromosome dans la prophase — chez les plantes — pendant les observations vitales assez fréquentes, puisque Flemming l'avait pu voir, *in vivo*, déjà en 1878 (l. c., p. 380) dans l'épithel des larves de la Salamandre ¹⁾.

Nous-mêmes, nous avons eu la possibilité de nous convaincre que les chromosomes prophasiques sont dédoublés depuis les stades les plus précoces. Cette duplicité devient tout à fait nettement visible dans la prophase avancée, quand l'éclairage est réglé d'une manière correspondante.

c) Nos observations supplémentaires.

Nous avons pu observer, *in vivo*, des transformations prophasiques, analogues à celles constatées dans les poils de *Tradescantia*, et, avant tout, deux chromonémas spiralés, enroulés l'un autour de l'autre dans les bandes chromosomiques au début de la prophase, également, chez quelques autres objets, et notamment: dans les méristèmes des racines et dans l'épiderme des anthères chez le *Vicia Faba*, dans les stigmates chez l'*Holcus lanatus* et dans les pollens uninucléaires chez l'*Allium stipitatum*; mais on peut le mieux observer ces transformations dans la structure des chromosomes prophasiques dans l'albumen chez l'*Haemanthus Katharinae*. Nous devons remettre un examen plus détaillé des résultats de nos observations sur le même matériel à plus tard; ici nous allons uniquement démontrer qu'il nous a été possible de suivre, chez le même objet, tous les stades de développement des chromosomes prophasiques et, en outre, que certains détails apparaissaient d'une manière exceptionnellement distincte grâce, avant tout, aux dimensions très considérables des chromosomes.

2. La structure des chromosomes-fils.

a) Observations des auteurs.

Sur la base des données, que nous avons pu trouver dans la littérature correspondante, on n'est que peu renseigné à ce sujet, surtout en ce qui concerne la structure des chromosomes-fils dans

¹⁾ Donc, simultanément avec la constatation de l'existence du clivage longitudinal, — constatation faite pour la première fois à l'aide des préparations obtenues après la fixation, quatre ans avant la dernière polémique avec Strasburger, lors de laquelle Flemming voulait persuader le premier que le clivage longitudinal n'avait pu être un *artefactum* et que les chromosomes ne se divisent pas dans le sens transversal, et notamment: „Solches (Fädenspaltung) findet man... so klar und häufig an lebenden Sternfiguren, dass ein Zweifel an der Vitalität der Erscheinung gar nicht aufkommen kann“ (Flemming '82, p. 216).

la prophase, qui ont été observés uniquement par Sakamura. Cet auteur a pu, notamment, constater une structure spiralée des chromosomes-fils dans le pollen uninucléaire chez le *Tradescantia*.

On trouve beaucoup plus de données en ce qui concerne les chromosomes anaphasiques. Strasburger ('84, p. 595) a fait remarquer, il y a déjà bien longtemps, que: „Die Segmente erscheinen fast homogen, doch kann man bei starker Vergrößerung schwache Einschürung an ihrer Oberfläche erkennen...“

L'existence d'une structure analogue a été constaté par Martens ('27 c, p. 139) dans les chromosomes anaphasiques chez l'*Arrhenatherum*: „leur tracé est parfois faiblement sinueux. Parfois aussi, ils paraissent noueux, avec des renflements et des retrécissements successifs peu accentués“; par contre, pour le *Tradescantia*, le même auteur note ce qui suit: „à aucun moment de l'anaphase on ne discerne de structures intra-chromosomiques: vacuoles, alveoles, chromomères ou chromonéma“ (Martens '29, p. 175).

Schaede ('24, p. 251; '27, p. 170, 173, 174; '29, p. 18, 19) arrive à une conclusion analogue. Il constate, que les chromosomes sont homogènes, cylindriques et sans aucune structure. Contrairement aux données citées tout à l'heure, Sakamura ('27, p. 543, 553) a pu observer, *in vivo*, une structure spiralée non seulement dans les chromosomes hétérotypiques (laquelle nous n'allons pas analyser ici), mais aussi dans les chromosomes homoeotypiques et somatiques. Le même auteur a constaté, à la métaphase et à l'anaphase homoeotypiques, l'existence des spirales ou des stries transversales dans les chromosomes chez les plantes: *Fritilaria*, *Lilium*, *Paris* et *Secale*, et les stries obliques. — dans les pollens uninucléaires, pendant la division générative, chez les plantes: *Secale*, *Vicia* et *Tradescantia*, et, enfin, — les stries transversales dans les chromosomes anaphasiques de poils staminaux chez le *Tradescantia*.

Selon Yamaha ('26, p. 189), cette question se présente comme suit: „Im Leben sind das ausgebildete Spirem und Chromosom innen ganz homogen (optisch leer) strukturiert, und aussen mit einer mässig dicken im Dunkelfelde etwa körnig erscheinenden Membran bekleidet“.

b) Discussion.

En procédant à l'analyse des données, mises en parallèle ci-dessus, il nous faut, tout d'abord, nous rendre compte de ce que l'impossibilité d'apercevoir une structure ne peut servir de preuve qu'il n'en existe, en réalité, aucune.

Une description précise de la structure des chromosomes *prophasiques* est à rencontrer uniquement dans le travail de Sakamura ('27). Il y a, selon notre impression, une forte affinité entre les résultats des observations de Sakamura et ceux de nos propres recherches, car, aussi bien Sakamura que nous-même, nous avons, tous, démontré que les chromosomes-fils présentent dans la prophase avancée et dans les stades suivants une structure spiralee et qu'ils sont formés de deux parties constitutives distinctes: de la *matrix* et du chromonéma.

Il est vrai, que Sakamura a examiné la structure des chromosomes somatiques seulement en passant. En résumant, il constate, qu'il est difficile de discerner cette structure et il exprime la supposition que cette difficulté peut être amenée par la circonstance suivante: „dass die Spiralen zahlreicher sind und darum dichter aufeinander liegen“ (l. c., p. 555). Nous avons eu l'occasion de nous convaincre, à la suite de nos observations consacrées spécialement à l'étude de la structure des chromosomes somatiques, que ces chromosomes renferment non pas une seule spirale, mais deux chromonémas spirales, enroulés l'un autour de l'autre.

En ce qui concerne l'analyse de la structure des chromosomes *anaphasiques*, nous allons la commencer par l'examen de la question d'absence d'une structure dans les chromosomes, — absence prouvée, apparemment, par Schaede.

Schaede ('27, p. 173—174) n'a pas réussi à discerner la structure des chromosomes hétérotypiques durant le processus de la division des cellules-mères de pollens chez le *Tradescantia*, — cellules, placées dans l'huile de paraffine — mais il l'a pu observer dans les cellules mourantes, laissées dans l'eau de robinet. En se basant sur ce résultat négatif, l'auteur en tire la conclusion suivante: „Nach diesen Untersuchungen kann ich nicht anders, als Kernfaden und Chromosomen im natürlichen Zustand für strukturlos zu halten, wenigstens besitzen sie keine unseren optischen Hilfsmitteln zugängliche Struktur, und ich muss die Fixierung für gut ansehen, wenn sie Kernfaden und Chromosomen im Präparat so zeigt“ (Schaede '27, p. 174). Mais le même auteur a oublié une autre possibilité, également, plausible, celle d'interpréter les résultats obtenus par Sakamura et ceux obtenus par lui-même, et notamment: la possibilité d'existence d'une structure non-visible en certaines conditions, mais apparaissant dans d'autres (par ex., en présence d'une certaine acidité du milieu donné, comme c'est le cas dans les expériences de Sakamura). Ce n'est pas tout. Schaede affirme que les chromo-

somes sont, à l'état naturel, depourvus de structure. D'ailleurs, il est difficile de parler des conditions assurément naturelles pendant les observations *in vivo*. On peut réaliser les conditions les plus proches des conditions naturelles de la manière, comme le faisaient Lundegårdh ('12, p. 262) et Martens ('25, p. 185).

Dans la plupart des cas, très considérables, l'on est obligé de faire ses observations ou sur les coupes, ou sur les organes et les cellules artificiellement isolés. Outre un contrôle directe de l'état normal de la cellule (la marche de la caryocinèse, la circulation du cytoplasme, la plasmolyse quelques fois répétée etc.), un rôle important, dans ce cas-là, revient à la méthode comparative, que représente l'étude d'un objet donné dans différentes conditions. Cette même méthode a été appliquée, justement, par Sakamura. Ce dernier auteur a pu constater l'existence de la structure spiralée ou d'une striation des chromosomes, chez quelques plantes, seulement sous l'influence de CO_2 . Sans cette influence il l'a pu, quand même, observer dans plusieurs cas, dont nous allons parler plus bas, et que Schaeede paraît ignorer: 1° dans les cellules-mères du pollen de *Lilium*, *Paris* et *Tradescantia*, plongées dans le liquide des sacs polliniques (Sakamura '27, pp. 543, 549, 551—553); 2° dans les pollens de *Secale*, *Vicia* et *Tradescantia*, placés dans les solutions isotoniques de saccharose (l. c., pp. 546, 547, 551); 3° dans les cellules-mères du pollen, dans un pollen uninucléaire, dans les poils staminaux de *Tradescantia*, de même que dans les cellules-mères du pollen chez le *Lilium* — tout placé dans l'huile (l. c., pp. 548, 551—553).

Le même auteur a pu suivre, également sans l'influence de CO_2 , le processus de la caryocinèse chez le *Lilium*, pendant lequel il a pu nettement observer des spirales et faire les photographies: 2, 3, 6, 7, 8, pl. XI, où la structure spiralée apparaît donc par trop nettement. De plus, Sakamura fait remarquer distinctement dans sa description des cellules-mères du pollen de *Tradescantia* placées dans l'huile, que la structure des chromosomes est le mieux visible immédiatement après l'exécution de la préparation, car, plus tard, les chromosomes subissent un gonflement et, déjà 5 minutes après, leur structure disparaît: „Die so umgestalteten Chromosomen erscheinen jetzt homogen“ (l. c., p. 548).

Il résulte donc de cette dernière observation de Sakamura, que Schaeede aurait vu sur ses préparations, justement, ces chromosomes homogénéisés¹⁾ et, puis, que l'absence d'une structure visible

¹⁾ L'homogénéisation n'arrête pas le processus de la caryocinèse (voir plus haut p. 398—399).

aurait pu être provoquée, seulement, par le genre du milieu donné, — ce que Schaeede avait objecté, inutilement, aux résultats des expériences de Sakamura.

Nous ne savons pas, sur la base de quelles images, Yamahara ('26, p. 189) est arrivé à la conception d'une „enveloppe extérieure“ des chromosomes („die Aussenhülle der Chromosomen“). Nos propres observations, aussi bien que celles des auteurs qui nous ont précédés, ne fournissent aucunes preuves pouvant appuyer la dite conception.

Les descriptions de la forme des chromosomes anaphasiques données par Strasburger ('84) et par Martens ('27 c) correspondent complètement aux images observées par nous chez les plantes à l'étude, et notamment: dans ce stade-là, les chromosomes ne se présentent pas en forme de cylindres lisses, et, d'habitude, réguliers, comme le pensait Schaeede, mais ils sont souvent renflés d'une façon noueuse et irrégulièrement rétrécis. Dans des cas favorables, nous avons pu distinctement constater, que les rétrécissements ne sont que les points de croisements de deux filaments enroulés l'un autour de l'autre.

c) *Nos observations supplémentaires.*

Nous avons pu observer le mieux la structure dualiste du chromosome-fils et la duplicité de l'élément chromonématique dans l'albumen chez l'*Haemanthus*. On peut s'apercevoir, déjà au milieu de la prophase, que les moitiés de chromosomes, liées entre elles par de fines anastomoses, ne sont pas homogènes et qu'elles montrent une certaine structure. Cette structure devient plus distincte dans la prophase avancée à ce point, qu'il nous a été possible d'apercevoir, dans quelques cas, deux filaments enroulés l'un autour de l'autre en spirale et assez étroitement. Ces images correspondent complètement à celles de duplicité des chromosomes-fils chez le *Tradescantia*.

A la métaphase et à l'anaphase, la structure des chromosomes est beaucoup mieux visible: les filaments sont maintenant enroulés plus lâchement; par endroits, ils sont parallèles sur une distance plus longue. Des structures analogues ont pu être observées chez la même plante, lors de division de la cellule générative dans les tubes polliniques, et notamment: deux chromonémas spiralés, enroulés étroitement l'un autour de l'autre et faisant l'impression des stries obliques dans les chromosomes métaphasiques et puis, — les chromonémas plus lâchement enroulés dans les chromosomes anaphasiques.

La duplicité des chromosomes anaphasiques est bien visible dans le pollen uninucléaire chez l'*Allium stipitatum*. Elle est particulièrement

distincte aux extrémités des chromosomes où l'on aperçoit, assez souvent, des extrémités libres de deux chromonémas enroulés l'un autour de l'autre; par contre, dans les stigmates de Graminées, nous n'avons pu observer aucune duplicité dans la structure ni durant la métaphase, pas plus qu'à l'anaphase; néanmoins les chromosomes n'y sont pas homogènes; ils présentent des renflements nouveaux distincts, de même que des rétrécissements qui pourraient servir de preuve de l'existence de deux filaments enroulés l'un autour de l'autre, ne devenant bien visibles chez ces plantes qu'à la télophase.

Il ne nous a pas été possible jusqu'à présent d'établir, par les observations *in vivo*, de quelle manière se produit le dédoublement des chromonémas. Une chose est certaine, et notamment: que les chromosomes-fils sont constitués, dans la prophase avancée, de deux filaments chromonématiques spirales, enroulés étroitement l'un autour de l'autre et plongés dans la *matrix* peu réfringente ¹⁾.

3. Les transformations se produisant lors de la télophase.

a) Observations des auteurs.

Strasburger ('79, p. 99; '80, p. 115) a donné, le premier, une description, de quelle façon se disperse la substance de chromosomes dans le noyau télophasique, en formant la *structure granuleuse* dans le noyau interphasique. Conformément à ces données, après le stade de „tassement polaire“, apparaissent, dans le noyau télophasique, des rangées des stries qui correspondent par leur situation au chromosomes anaphasiques. Cette striation est ensuite toujours plus difficile à apercevoir; sa disparation devenue complète, les noyaux présentent pendant quelque temps, selon Strasburger, l'aspect suivant: „ein fleckiges Aussehen“, — ce qui est le résultat de la dispersion, pas encore égale, des substances nucléaires, et, en définitive, ils présentent une structure granuleuse.

Schae de (24, p. 253) donne davantage de détails. Selon lui, les chromosomes, d'abord, palissent et, puis, ils subissent des transformations suivantes: „...bewahren... nicht mehr ihre strenge Ordnung und sehen feinblasig aus, als ob sie einem langsamen Abbau unterlägen. Mitunter sieht man auch nur einen dichten, wirren Knäuel, über dessen Konstruktion sich nichts rechtes ermitteln lässt. Die Chromosomen verschwinden nun vollständig, und die Tochterkerne

¹⁾ ...tout au moins, chez l'*Haemanthus* et *Tradescantia* et, probablement, également, chez d'autres plantes, pourvues de noyaux riches en caryotine et de grands chromosomes.

bestehen aus einem Haufen feinsten Körnchen...“ L'auteur n'a pas pu établir, de quelle façon se produit cette dernière transformation: „Gewiss liegt eine Vacuolisierung der Chromosomen und eine Verteilung ihrer Substanz vor“. Ces granules doivent agrandir vers la fin des transformations télophasiques. Dans son dernier travail, Schae de ('29, p. 16) vient de compléter sa description précédante par la remarque, qu'il est possible d'observer la disposition des chromosomes dans les noyaux-fils — „an dichteren Zügen von Karyotin“ — encore pendant un temps plus prolongé.

Ces données de Schae de ne s'accordent pas avec la description, présentée par Yamaha ('26, p. 191). Le dernier auteur affirme, que les chromosomes, dans la télophase, ne subissent pas une vacuolisation: „Es hat vielmehr den Anschein, dass die Karyotinelemente durch die tropfige Entmischung (?) aus Chromosomensubstanz, deutlich in der äusseren Partie (Aussenhülle) jedes Chromosoms wiederhergestellt werden...“

On ne trouvera pas de telles divergences de vues entre les descriptions traitant les transformations des chromosomes télophasiques en un *réseau* interphasique.

D'après Strasburger ('84, p. 597), le filament chromosomique devient à la télophase apparemment granuleux, sauf la réserve suivante: „man bemerkt bei starker Vergrösserung, dass er sich in einen dünnen zigzackförmig hin und her gebogenen Faden zu verwandeln beginnt. Die Windungen dieses Fadens werden länger, erzeugen immer zahlreichere Schleifen, diese anastomosieren schliesslich miteinander“. C'est de cette manière que se forme, successivement, le réseau de noyau interphasique. Une description plus précise est celle présentée par Martens ('27, p. 146). Au début des transformations dans la télophase, „on se rend compte qu'il se passe „quelque chose“ à l'intérieur du chromosome, sans qu'on puisse préciser. Peu après, on discerne que l'anse s'amincit en certains points et qu'il persiste là un tracé très mince, d'abord indistinct et qui, se précisant, s'avère plus ou moins filamenteux-zigzagant. Puis, le même auteur constate, que „les anses, antérieurement assez larges et homogènes, sont comme transparentes et que leur largeur inclut un tracé très mince, finement et vaguement zigzagant“. Plus tard, se forment de nou-

¹⁾ Koernicke présente une autre description des transformations télophasiques dans les dernières éditions du „Botanisches Praktikum“ et notamment: „Hierauf beginnen die Chromosomen wieder wabig zu werden und stellen das zarte, feinkörnige Gerüst des ruhenden Kernes wieder her“ (Strasburger & Koernicke '13, p. 660).

velles anastomoses et „il devient bientôt très difficile — et un peu plus tard, impossible — de distinguer, sur le vivant, les filaments d'anastomose d'avec les mailles ou tractus filamenteux appartenant en propre aux bandes chromosomiques“ (l. c., p. 148).

La description moins étendue des transformations se produisant pendant la télophase dans les poils de *Tradescantia*, présentée par Martens ('29, p. 176—177), n'apporte point de nouveaux détails.

b) Discussion.

Nous nous trouvons donc en présence des descriptions des trois types des transformations:

1) transformation directe des chromosomes en granulations (Yamaha)¹⁾;

2) vacuolisation des chromosomes homogènes, et ensuite:

a) transformation en un réseau (Koernicke);

b) fragmentation en granulations (Schaeede);

3) apparition de la structure zigzagüée qui forme, en communauté avec les anastomoses, un réseau dans le noyau à l'état de repos (Strasburger '84, Martens).

Yamaha ne présente pas, malheureusement, ni une description détaillée, ni des dessins; ainsi, nous ne pouvons savoir, sur la base de quelles images, on devrait appuyer sa théorie de la „tropfige Entmischung“. Et les observations de tous les autres auteurs, ainsi que de telles preuves objectives, comme le sont les photographies (par ex., celles, présentées par Schaeede '24, fig. 4 b—4 e, pl. V, et celles, présentées par nous) paraissent ne confirmer en rien les conclusions de cet auteur.

On ne peut pas dire le même en ce qui concerne les descriptions traitant la vacuolisation des chromosomes lors de la télophase. Nous avons ici affaire à une interprétation de la structure réelle dont l'existence est bien constatée par les microphotographies, présentées par Schaeede ('24, fig. 4 b—4 d, 6 b, 6 d—6 f, pl. V) et par nous-mêmes.

Tout de même, nous n'avons pas l'impression que les chromosomes seraient vacuolisés („wabig“ — Strasburger et Koernicke, '13, p. 660, ou „feinblassig“ — Schaeede '24, p. 253), car nous n'avons jamais pu constater, qu'ils renfermassent des fines vésicules, suspen-

¹⁾ Nous n'allons pas citer ici les premiers travaux de Strasburger ('79, '80), car le même auteur présente, dans ses travaux ultérieurs, les descriptions plus précises, où il traite les transformations lors de la télophase d'une manière différente.

dues dans la substance homogène des chromosomes en une seule ou en plusieurs rangées, comme l'on peut observer cela sur les dessins classiques pour la théorie d'alvéolisation, présentés par Sharp ('26, fig. 49 E). Les chromosomes télophasiques renferment toujours une rangée seule, centrale, de „vacuoles“ de différentes formes, entaillées par des rétrécissements très nets. Grâce à la manipulation de la vis micrométrique et à l'aide de la plus forte optique, il nous a été possible de constater, que les lignes se croisant et apparaissant entre les „vacuoles“ ne sont pas situées dans un seul et même plan optique, mais l'une au-dessus de l'autre. En tournant la vis micrométrique, nous avons pu voir que ces lignes disparaissaient subitement, — ce qu'il doit témoigner contre l'existence de parois des „vacuoles“. Et, enfin, nous avons pu souvent observer, aux extrémités des chromosomes, les bouts libres de deux filaments. Ces faits ne nous permettent pas d'interpréter la structure en question comme un résultat de l'alvéolisation ou de la vacuolisation du chromosome, d'abord homogène; par contre, les même faits paraissent, nettement, indiquer, que le squelette du chromosome télophasique est constitué de deux filaments chromonématiques, enroulés l'un autour de l'autre.

Selon Schae de, la vacuolisation du chromosome amène une dispersion en granules de la substance du chromosome; et, en effet, on peut toujours distinguer sur l'un et même plan optique — donc, également, sur une photographie — beaucoup de granules, apparemment isolés, — et cela aussi bien dans la télophase que dans le noyau à l'état de repos; mais on peut établir, après une observation plus précise, que ce ne sont que des coupes optiques des filaments (voir la phot 6 f, pl. V de Schae de '24 et nos propres photographies). Il ne faut pas, non plus, oublier l'existence des anastomoses dans la télophase, — existence constatée déjà par Strasburger en 1884 (p. 597). Ce ne sont pas des formations transitoires, comme l'admet Schae de ('29, p. 16), ni — encore moins — les *artefacta*, comme le pense Yamaha ('26, p. 197). — (Cfr. Martens '27 c, p. 143—148).

Selon les auteurs, cités comme appartenant à la dernière catégorie, — catégorie présentée par nous lors de la mise en parallèle des descriptions des transformations propres à la télophase (voir plut haut, p. 421), les chromosomes se transforment, pendant les processus télophasiques, en filaments zigzagüés.

Strasburger (84') ne présente pas des données plus détaillées en ce qui concerne la façon par laquelle s'opèrent ces transformations; néanmoins, les dessins, présentes par lui, peuvent éclairer

un peu cette question. Les chromosomes anaphasiques montrent, selon lui, de faibles rétrécissements (p. 595). Au début de la télophase, ainsi que l'indique le dessin 8, fig. 176, les chromosomes apparaissent striés obliquement. Dans la télophase avancée (les dessins: 1, 9 et 10, fig. 176), on voit dessinées des rangées de stries obliques et transversales, — rangées correspondant, chacune, à un chromosome isolé. Allons comparer ces données avec les images, représentées par nous sur la phot. 8, pl. XXIV, de même que sur les dessins: 8—11, pl. XXV, et nous allons retrouver des rétrécissements et des stries, aussi bien dans l'anaphase que dans la télophase. La différence consiste, seulement, en ceci, que Strasburger n'avait pas interprété ces images-là comme le résultat d'entortillement de deux filaments, la différenciation desquels nous a été facilitée par le développement de la technique microscopique durant cinquante dernières années.

En ce qui concerne la question des transformations se produisant à la télophase, nous ne trouvons — à vrai dire — dans le dernier travail de Martens ('29) que peu de nouvelles données en comparaison avec celles dans les travaux de Strasburger. Dans son mémoire antérieur renfermant les résultats des recherches, faites, du reste, sur un matériel moins favorable, Martens ('27 c) présente une description plus détaillée des dites transformations que dans son dernier travail. Nous n'allons nous arrêter ici que sur certaines des questions, touchées par l'auteur.

Avant tout, nous voudrions attirer l'attention sur la manière, par laquelle le même auteur s'explique l'apparition de la structure télophasique du chromosome, et notamment: „On a l'impression que, du complexe chromosomique, une substance se dissocie ou se dissout, ne laissant qu'une sorte de squelette filamenteux“ (Martens '27, p. 146). Cette interprétation nous paraît complètement juste, et cela surtout par rapport aux Graminées, de même qu'à certains cas, chez d'autres plantes, où — lors du „tassement polaire“ — la structure, visible auparavant, devient indiscernable et n'apparaît que seulement pendant les transformations lors de la télophase.

En ce qui concerne les points contestables dans les opinions de Martens, c'est la question de l'existence du „zigzag simple“ qui nous frappe en premier lieu. Au cours de nos observations vitales, nous avons toujours dirigé notre attention spéciale sur la question de savoir, si les chromosomes renferment réellement, dans toutes les phases de la caryocinèse, deux chromonémas enroulés l'un autour de l'autre, — tout en nous rendant parfaitement compte jusqu'à quel haut degré les résultats de nos observations s'écartent de données, connues jusqu'à

présent sur la structure des chromosomes somatiques. Et pourtant, chaque analyse plus approfondie nous apportait de nouvelles preuves de la duplicité de la structure des chromosomes, en confirmant et en complétant les résultats des recherches précédentes.

Nous connaissons bien le matériel sur lequel Martens a fait ses recherches (les stigmates des Graminées) et c'est pourquoi nous savons bien que l'on peut observer dans les noyaux télophasiques — sur une coupe optique — des zigzags simples à côté des filaments dédoublés, entrelacés l'un autour de l'autre et que nous avons même réussi à photographier. Tout de même — nous devons souligner cela encore une fois — il est possible, grâce à la manipulation de la vis micrométrique, de découvrir, maintes fois, l'existence de deux filaments spiralés, enroulés l'un autour de l'autre, — là, où auparavant on ne voyait qu'un zigzag simple. Du reste, l'on trouvera des mentions — même dans les travaux de Martens — sur l'existence des filaments dédoublés. Cet auteur fait observer à ce sujet ce qui suit: „En d'autres points, l'anse, restée plus large, suggère l'idée d'un ruban bordé de deux traits parallèles; mais cette dualité est beaucoup plus confuse et discutable“. (Martens '27 c, p. 146). Puis, dans son article, publié dans le Bulletin d'Histologie appliquée, en décrivant les transformations se produisant dans la télophase, observées *in vivo*, Martens ('28, p. 248) dit, que les chromosomes „paraissent... ne laisser discernable qu'une sorte de squelette filamenteux, plus ou moins en zigzag (parfois double?) et de plus en plus net“.

Un autre point à discuter, c'est la question de la formation du réseau, visible dans le noyau interphasique. Selon Martens ('27 c, p. 148; '28, p. 248; '29, p. 177), ce processus consiste en un épaissement successif des anastomoses que l'on ne peut, ensuite, plus distinguer des filaments chromonématiques. Cependant, nous sommes arrivés, en nous basant sur les observations faites jusqu'à présent, à la conclusion, que les anastomoses ne s'épaississent pas durant les dernières transformations lors de la télophase avancée et que le réseau facilement perceptible dans le noyau interphasique n'est que le résultat d'un embrouillement des filaments chromonématiques, liés entre eux par de minces anastomoses, très difficilement perceptibles. Dans tous les cas, cette question ne fait que ressortir, encore mieux, la nécessité de nouvelles recherches, quoique bien des faits observés puissent nous permettre de proposer, dès maintenant, une solution plus définitive; il s'agit, notamment, des faits suivants: 1) les filaments chromonématiques, se croisant dans le noyau télophasique et interphasique, ne sont pas unis, l'un avec l'autre, mais ils sont disposés,

les uns au-dessus des autres; 2) dans des cas favorables, aussi bien dans la télophase avancée que dans l'interphase, on peut observer un squelette du chromosome, formé par deux chromonémas enroulés l'un autour de l'autre et liés aux filaments avoisinants par de très fines anastomoses, à peine perceptibles (phot. 9, pl. XXIV); 3) la différenciation de bandes chromosomiques au début de la prophase (voir pp. 385—386, phot.: 3 et 4, pl. XXIV; fig. 3, pl. XXV).

Tous ces faits ne peuvent être accordés avec la dite interprétation, proposée par Martens.

c) Nos observations supplémentaires.

Nous avons pu apercevoir des transformations propres à la télophase, analogues à celles constatées dans les poils staminaux chez le *Tradescantia*, également, durant nos observations sur l'albumen chez l'*Haemanthus*, dans le pollen chez l'*Allium stipitatum*, où les chromonémas, enroulés l'un autour de l'autre, sont exceptionnellement bien visibles, de même que dans les stigmates chez les Graminées (spécialement chez l'*Holcus lanatus*). La présence de deux chromonémas, chez les dernières plantes, n'apparaît pas trop distinctement au début de la télophase, mais elle devient toujours plus nette pendant les transformations qui suivent, et on peut constater d'une manière tout à fait sûre, que la structure des chromosomes est formée dans la télophase avancée par deux filaments, enroulés lâchement l'un autour de l'autre.

CONCLUSIONS.

1. Il s'ensuit de nos recherches que le chromosome somatique mûr est composé de deux parties constitutives distinctes, et notamment: — 1^o d'une substance homogène formant le corps cylindrique, la partie fondamentale du chromosome entier, soit la *matrix*, et — 2^o de deux filaments chromonématiques, spiralés, enroulés l'un autour de l'autre et situés à la périphérie de la *matrix*.

Nous présentons sur les dessins ci-joints le schéma du cycle de transformations morphologiques se produisant dans la structure du chromosome, transformations perceptibles *in vivo*, chez les plantes étudiées par nous, au cours de la caryocinèse somatique. Il y a tout lieu de croire que le cycle évolutif du chromosome somatique, établi par nos recherches vitales, soit propre à toutes les plantes ayant les noyaux riches en caryotine et de grands chromosomes.

Le dit schéma présente un cycle des transformations, achevé, que subit une des parties constitutives de chromosomes: le chromo-

néma. Le cycle évolutif du chromonéma n'est donc qu'une réalisation complète de la tendance dualiste dans la répartition de la caryotine (Lundegårdh, '12) et, grâce à la continuité de ces transformations dans le sens morphologique et génétique, il n'est qu'encore une confirmation de plus de la théorie de Rabl et de Boveri. Mais nous ne trouvons pas sur le même schéma une image de l'évolution tout entière du chromosome, car il ne nous a pas été possible d'établir, *in vivo*, le cycle d'évolution achevé de l'autre partie constitutive du chromosome: — de la *matrix*.

De nos observations, faites jusqu'à présent, il résulterait, que: 1^o la *matrix*, au cours des transformations lors de la télophase, devient de plus en plus moins réfringente et quelle paraît se disperser dans la

Fig. 70. Cycle évolutif du chromosome somatique d'après nos observations vitales, 1—6: prophase, 7: métaphase, 8: anaphase, 9, 10: télophase, 11: interphase.

caryolympe; 2^o la caryolympe, à l'interphase et dans le noyaux à l'état de repos, se présente complètement homogène; 3^o depuis le milieu de la prophase et, peut être, même plus tôt, la *matrix* réapparaît de nouveau, devient de plus en plus réfringente et voile presque complètement la structure des chromosomes dans la métaphase et dans l'anaphase. Mais cette question est encore bien loin d'être définitivement élucidée et elle doit être encore étudiée sur un matériel plus favorable que ne l'est pas le *Tradescantia*.

Les changements en longueur se produisant dans les chromosomes présentés sur le schéma ci-joint ne sont pas des résultats des mesurages systématiquement exécutés. Nous y les avons quand même marqué, parce que nous avons eu, justement, l'impression, au cours de nos nombreuses observations, d'une telle successivité des changements s'effectuant en longueur dans les chromosomes.

2. En présence des résultats de nos observations vitales, la plupart des structures du chromosome somatique, décrites auparavant sur la base des observations faites sur le matériel fixé, doit être considérée comme *artefacta*, qui se sont formés à la suite de la fixation et de la coloration. Cependant ce n'est pas le cas pour toutes les structures. Les recherches comparatives, sur l'influence de nombreux liquides-fixateurs, ont permis à B. P. Kaufmann ('26 a, '26 b) d'établir un cycle de transformations que subissent les chromosomes somatiques, — cycle presque identique, en principe, aux résultats de nos observations vitales¹⁾).

3. Les résultats de nos observations ne sont pas, évidemment, contradictoires à ce que nous savons au sujet de propriétés physico-colloïdales des parties constitutives du noyaux; néanmoins, ils ne peuvent s'accorder avec certaines conceptions par lesquelles certains auteurs essayent d'expliquer la structure du noyau à l'état de repos et les transformations se produisant à son intérieur au cours de la caryocinèse. Cependant, il nous semble qu'il est encore trop tôt pour entreprendre une analyse chimico-colloïdale des processus de la formation des chromosomes au début de la prophase et de leur transformation en noyau interphasique pendant la télophase. Actuellement, il serait, avant tout, nécessaire d'arriver, enfin, à l'établissement définitif des faits nettement morphologiques.

¹⁾ La présence de deux spirales dans les chromosomes à la télophase et au début de la prophase a été déjà noté par Bonnevie ('08), von Schustow ('13) et par Bolles Lee ('20). Une description plus précise de ces structures et plus rapprochée de la notre a été présentée par Schneider ('10) pour les larves de la *Salamandra*. Il y constate l'existence d'une continuité morphologique entre les deux filaments spiralés, enroulés l'un autour de l'autre dans les chromosomes télophasiques, et ceux lâchement enroulés dans les bandes chromosomiques au début de la prophase. Selon Schneider, ces filaments lâchement enroulés l'un autour de l'autre („die Mitte“ dans la terminologie de l'auteur) s'unissent dans la suite en une seule spirale („Konjugation oder Junktion“) pour se disjoindre après de nouveau dans la prophase plus avancée. Le chromosome métaphasique serait constitué, selon cet auteur, d'une spirale simple qui devient dédoublée vers la fin de l'anaphase.

Dans ces derniers jours, seulement, nous avons pu entrer dans la connaissance du travail, publié par Sharp en décembre 1929, où il confirme et complète les descriptions de Kaufmann. Nos observations vitales confirment entièrement les résultats essentiels de recherches de cet auteur et fournissent une preuve indispensable du fait, que le cycle évolutif du chromosome somatique, établi par Kaufmann et Sharp, est proche de la réalité.

Bibliographie ¹⁾.

Baranetzky, J. 1880. Die Kernteilung in den Pollenmutterzellen einiger Tradescantien. Bot. Zeit. **38**, 241.

Behrens, J. 1890. Zur Kenntniss einiger Wachstums- und Gestaltungsvorgänge in der vegetabilischen Zelle. Bot. Zeit. **48**, 81.

Bělař, K. 1927. Beiträge zur Kenntnis des Mechanismus der indirekten Kernteilung. Naturwiss. **15**, 725—734.

— 1928 a. Die zytologische Grundlagen der Vererbung. Berlin.

— 1928 b. Die Technik der deskriptiven Cytologie. in: Peterfi T.: Methodik der wissenschaftlichen Biologie. **1**, 638—735. Berlin.

Bisceglie, V. und Juhasz-Schäffer, A. 1928. Die Gewebezüchtung in vitro. Berlin.

Bolles-Lee, A. 1920. The structure of certain chromosomes and the mechanism of their division. Quart. Journ. micr. Sci. **65**, 1—32.

Bonnevie, K. 1908. Chromosomenstudien. I. Chromosomen von *Ascaris*, *Allium* und *Amphiuma*. Ein Beitrag zur Lehre der Chromosomenindividualität. Archiv. f. Zellforschung. **1**, 450—514.

Chambers, R. 1924. The physical structure of protoplasm as determined by microdissection and injection. in: Cowdry, E. V.: General Cytology. **5**, 235—309. Chicago.

* Chodat, R. 1924. La caryocinèse et la réduction chromatique observées sur le vivant. C. R. Soc. Phys. Hist. nat. Genève. **41**, p. 96.

Combes, R. 1927. La vie de la cellule végétale. I. La matière vivante. Paris.

* Conard, A. 1928. Sur la structure et l'origine des noyaux polymorphes et fragmentés de la tige de *Tradescantia virginica* L., ainsi que sur leur division mitotique dans les tissus cicatriciels. Mem. Acad. Roy. Belgique. **9**, 1—66.

Demoor, J. 1894. Contribution à l'étude de la physiologie de la cellule. Arch. Biol. **13**, 163.

Eichhorn, A. 1928. Sur divers stades de la mitose de l'*Hyacinthus orientalis* et, comparativement, de l'*Allium cepa*. C. R. Ac. Sci. Paris. **186**, 778—781.

Fischer, A. 1899. Fixierung, Färbung und Bau des Protoplasmas. Jena.

* Flemming, W. 1875. Studien in der Entwicklungsgeschichte der Najaden. Wien. Acad. Sitzungsber. **71**, 3 Abt.

— 1878. Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen. Archiv. mikr. Anat. **16**, 302—436. 1879.

— 1882. Zellsubstanz, Kern und Zelltheilung. Leipzig.

Grégoire, V. 1906. La structure de l'élément chromosomique au repos et en division dans les cellules végétales (racines d'*Allium*). Cellule **23**, 309—357.

Guilliermond, A. 1919. Observations vitales sur le chondriome des végétaux et recherches sur l'origine des chromoplastides. Rev. Gen. Bot. **36**, 372.

— 1929 a. Observations des cellules végétales au fond noir. C. R. Soc. Biol. Paris. **100**, 1180—1185.

— 1929 b. Nouvelles observations ultramicroscopiques sur les cellules végétales et quelques vues sur la constitution physique du protoplasma. C. R. Soc. Biol. 1928. Paris. **101**, 619—622.

¹⁾ Les ouvrages dont la citation est précédée d'un * ne nous sont connus que de seconde main.

- Heilbrunn, L. V. 1928. The colloid chemistry of protoplasm. Protoplasma-Monographien. 1. Berlin.
- Heitz, E. 1928. Das Heterochromatin der Moose. I. Jahrb. wiss. Bot. **69**, 762.
- Heitz, E. 1929. Heterochromatin, Chromocentren, Chromomeren. Ber. d. d. bot. Ges. **47**, 274.
- Hertwig, G. 1929. Allgemeine mikroskopische Anatomie der lebenden Masse. in: Möllendorff, W., von: Handb. d. mikr. Anat. d. Menschen. Bd. 1, Teil I. Berlin.
- Hofmeister, W. 1849. Die Entstehung des Embryo der Phanerogamen. Leipzig.
- Höfer, K. 1928. Beiträge zur Karyologie der Moose. Jahrb. wiss. Bot. **69**, 687-761.
- Kaufmann, B. P. 1926 a. Chromosome structure and its relation to the chromosome cycle. I. Somatic mitoses in *Tradescantia pilosa*. Amer. J. Bot. **13**, 59-80.
- 1926 b. Chromosome structure and its relation to the chromosome cycle II. *Podophyllum peltatum*. Amer. J. Bot. **13**, 355-363.
- Kny, L. 1886. Botanische Wandtafeln. Taf. 78. Text. 337-338. Berlin.
- Kubie, L. S. 1927. The solubility of O_2 , CO_2 and N_2 in mineral oil and the transfer of carbon dioxide from oil to air. Journ. biol. chem. **72**, 545-548.
- Lapicque, L. 1929. Sur l'état physique des constituants cellulaires. C. R. Soc. Biol. Paris. **101**, 623-625.
- Lepeschkin, W. 1924. Kolloidchemie des Protoplasmas. Berlin.
- Lewis, W. H. and Lewis, M. R. 1924. Behavior of cells in tissue cultures. in: Cowdry, E. V.: General Cytology **7**, 383-447. Chicago.
- Linsbauer, K. 1927. Weitere Beobachtungen an Spaltöffnungen. Planta. **3**, 527-561.
- Litardière, R., de. 1921. Recherches sur l'élément chromosomique dans la caryocinèse somatique des Filicinées. Cellule **31**, 253-475.
- Loeb, J. 1913. Artificial parthenogenesis and fertilization. Chicago.
- Lundegårdh, H. 1912 a. Die Kernteilung bei höheren Organismen nach Untersuchungen an lebendem Material. Jahrb. wiss. Bot. **51**, 236-292.
- 1912 b. Das Caryotin im Ruhekern und sein Verhalten bei der Bildung und Auflösung der Chromosomen. Archiv f. Zellforschung **9**, 205-330.
- *Lundström, A. N. 1879. Jakttagelser af celldelning på levande materiel. Bot. Not. p. 113.
- Martens, P. 1925. Le cycle du chromosome somatique dans les phanérogames. II. *Listera ovata*. Cellule. **36**, 125-214.
- 1927 a. La structure vitale du noyau et l'action des fixateurs. C. R. Ac. Sci. Paris. **184**, 615.
- 1927 b. Observation vitale de la caryocinèse. C. R. Ac. Sci. Paris. **184**, 758-760.
- 1927 c. Le cycle du chromosome somatique dans les phanérogames. III. Recherches expérimentales sur la cinèse dans la cellule vivante. Cellule. **38**, 67-174.
- 1928. Les structures nucléaires et chromosomiques dans la cellule vivante et dans la cellule fixée. Bull. Histol. appl. **5**, 229-253.
- 1929. Nouvelles recherches expérimentales sur la cinèse dans la cellule vivante. Cellule. **39**, 167-216.
- *Nägeli. 1844. Zellkern, Zellbildung und Zellenwachstum bei den Pflanzen. Zeitschr. f. wiss. Bot. **2**.
- Nabokich, O. 1904. Über anaerobe Zellteilung. Ber. d. d. bot. Ges. **22**, 62-64.
- Němec, B. 1929. Über Struktur und Aggregatzustand des Zellkernes. Protoplasma. **7**, 423-443.

Robyns, W. 1929. La figure achromatique, sur materiel frais, dans les divisions somatiques des Phanérogames. *Cellule*. **39**, 83.

Sakamura, T. 1927. Chromosomenforschung an frischem Material. *Protoplasma* **1**, 537—565.

Sapěhin, A. A. 1915. Untersuchungen über die Individualität der Plastiden. *Archiv. f. Zellf.* **13**, p. 319.

Schaeede, R. 1924. Untersuchungen über Zelle, Kern und ihre Teilung am lebenden Objekt. *Beitr. Biol. Pfl.* **14**, 231—232.

— 1926. Über die Struktur des Ruhekernes. *Ber. d. d. bot. Ges.* **44**, 298—300.

— 1927. Vergleichende Untersuchungen über Cytoplasma, Kern und Kernteilung im lebenden und im fixierten Zustand. *Protoplasma* **3**, 145—190.

— 1929. Die Kolloidchemie des pflanzlichen Zellkernes in der Ruhe und in der Teilung. *Erg. d. Biologie*. **5**, 1—28.

Schneider, K. C. 1910. Histologische Mitteilungen. III. Chromosomen-genese. *Festschrift für R. Hertwigs*, Bd. **1**. Jena.

Schustow, L., von. 1913. Über Kernteilungen in der Wurzelspitze von *Allium cepa*. *Archiv f. Zellforsch.* **11**, 340—388.

Schwarz, F. 1887. Die morphologische und chemische Zusammensetzung des Protoplasmas. *Beitr. Biol. Pfl.* **5**, 1—244.

Scarth, G. W. 1927. The structural organisation of plant protoplasm in the light of micrurgy. *Protoplasma* **2**, 189—205.

Sharp, L. W. 1926. An introduction to cytology. 2 ed. New York.

— 1929. Structure of large somatic chromosomes. *Bot. Gaz.* **88**, 349—382.

Smólska, A. 1927. Die Entwicklung des Archegoniums und der Befruchtungsprozess bei *Larix europaea* D. C. *Bull. Ac. Polon. Sci. et L., cl. sci. mat. et nat. série B.* 993—1035.

Strasburger, E. 1879. Über ein zu Demonstrationen geeignetes Zellteilungs-Objekt. *Sitzungsber. Jen. Ges. f. Med. u. Naturwiss.* **93**—104.

— 1880. Zellbildung und Zelltheilung. Jena.

— 1882. Über den Theilungsvorgang der Zellkerne und das Verhältniss der Kerntheilung zur Zellteilung. *Archiv mikr. Anat.* **21**, 476—590.

— 1884. Das Botanische Practicum. Jena.

Strasburger, E., und M. Koernicke. 1913. Das Botanische Praktikum. 5 Aufl. Jena.

*Treub, M. 1879. Quelques recherches sur le rôle du noyau dans la division des cellules vegetales. *Nat. Verh. Kon. Acad. Amsterdam*. **19**, p. 1.

Vejdovsky, F. 1911/1912. Zum Problem der Vererbungsträger. *Prag*.

* — 1926/1927. Structure and developpement of the „living matter“. *Prague. Roy. Bohem. Soc. Sci.*

Weber, F. 1927. Cytoplasma- und Kernzustandsänderungen bei Schliesszellen. *Protoplasma*. **2**, 305—311.

Wildeman, E., de. 1891. Recherches au sujet de l'influence de la temperature sur la marche, la durée et la fréquence de la caryocinèse dans le regne végétaux. *Ann. Soc. Belge Micr.* **15**, 5—58.

Wóycicki, Z. 1926. O ziarnach pyłkowych, łagiewkach i spermatogenezie u *Haemanthus Katharinae*. Część I. *Rozpr. Wyd. mat.-przyr. Polskiej Akad. Um.* **65/66**, 71—92.

Yamaha, G. 1926. Über die Lebendbeobachtung der Zellstrukturen, nebst dem Artefaktproblem in Pflanzenzytologie. *Bot. Mag. Tokyo*. **40**, 172—197.

Explication des planches.

Planche XXIV. Microphotographies.

Les photographies représentent les cellules vivantes, dans lesquelles nous avons pu suivre la marche de la caryocinèse.

La cellule, présentée sur la phot. 1, a été observée dans l'eau de robinet; celles, présentées sur les phot.: 2, 3, 4, ont été étudiées dans une solution de saccharose à 10% et, enfin, la cellule, dont on peut voir la division sur les photographies: 5, 6, 7, 8 et 9, a été observée dans l'huile de paraffine.

L'agrandissement des photographies: — 1500 fois environ.

Fig. 1. Reconstruction du noyau interphasique vers la fin de la télophase.

Fig. 2. Noyau interphasique.

Fig. 3 et 4. Le début de la prophase. La même cellule.

Fig. 3. 12^h 55'.

Fig. 4. 13^h 03'.

Fig. 5—9. Une seule et même cellule à différents stades de division.

Fig. 5. 10^h 34'. Le milieu de la prophase.

Fig. 6. 10^h 39' Idem.

Fig. 7. 10^h 58'. La fin de la prophase. Dédoublement du chromonéma dans les chromosomes-fils.

Fig. 8. 13^h 28'. La fin de la télophase.

Fig. 9. Interphase. Les même cellules qui sont présentées sur la fig. 8, mais photographiées le lendemain, 17 heures après. On y voit, dans le noyau situé plus haut, le squelette du chromosome.

Planche XXV. Dessins.

Les dessins: 1 et 2, ont été exécutés à l'aide de la chambre claire d'Abbé (obj. apochr. 2 mm. O. N. 1'40 de Leitz, ocul. comp. 20×); tous les autres ont été faits sans cet appareil; donc l'échelle n'est pas la même: objectif apochromatique 2 mm. O. N. 1'40, de Zeiss, pour les fig.: 3, 8, 9 et 11; objectif apochr. 1'5 mm. O. N. 1'30, de Zeiss, pour toutes les autres.

Tous les dessins se rapportent à des cellules vivantes et non endommagées, à l'exception du dessin 3, où — dix minutes après l'exécution du dessin — le noyau avait subi une coagulation irréversible et la cellule est morte.

Fig. 1. Une partie du noyau à l'état de repos définitif, observée sur l'un et même plan optique dans une cellule épidermique de l'écaille chez l'*Allium cepa*.

Fig. 2. Une partie du noyau à l'état de repos définitif, choisie dans une cellule de l'épiderme des feuilles chez l'*Haemanthus Katharinae*. Il faut tenir compte d'une mince anastomose.

Fig. 3—13. Les poils staminaux de *Tradescantia virginiana*.

Fig. 3. Le début de la prophase.

Fig. 4—6. Trois phases successives des transformations dans la structure des chromosomes dès le début jusqu'au milieu de la prophase, suivies sur une seule et même cellule.

Fig. 4. 12^h 18'. Une partie du chromosome, observée au début de la prophase. Deux filaments spiralés, enroulés l'un autour de l'autre.

Fig. 5. 12^h 30'. Parties de deux chromosomes dans le stade de zigzag apparemment simple. A remarquer les extrémités de deux filaments chromonématiques, visibles à l'extrémité du chromosome gauche.

Fig. 6. 12^h 48'. Une partie du chromosome, observée au milieu de la prophase.

Fig. 7. Parties de deux chromosomes-fils à la fin de la métaphase. Les extrémités libres des chromosomes sont représentés au bas du dessin.

Fig. 8. Une partie du chromosome anaphasique. L'extrémité libre — au bas du dessin. A remarquer les deux chromonémas et la *matrix*.

Fig. 9. Une partie du chromosome à la fin de l'anaphase.

Fig. 10 et 11. Parties des chromosomes télophasiques. A remarquer l'extrémité libre du chromosome, fig. 11 a.

Fig. 12 et 13. Croquis schématiques de deux cellules à la fin de la prophase; grandeur maximale des calottes polaires dans les cellules vivantes dont la division nous avons pu observer jusque'à la fin.

Appendice.

Après avoir écrit le présent travail, nous avons pu prendre connaissance de l'importante publication de Bělař, parue en décembre dernier ¹⁾.

Ce mémoire renferme bien des données touchant les questions dont nous nous sommes également occupé durant nos recherches. Nous sommes forcés de remettre à plus tard une discussion plus étendue sur ces observations; aujourd'hui nous n'allons regarder de plus près que seulement quelques résultats les plus importants.

La constatation de l'existence d'une structure *filamenteuse* dans les noyaux interphasiques chez le *Tradescantia* et chez plusieurs autres plantes, présente pour nous un fait de la plus haute importance, surtout — parce que le même auteur a décrit auparavant une structure *granuleuse*, observée chez les mêmes plantes.

Nous aurions à tenir compte, également, d'un second fait d'une importance capitale, et notamment: de la constatation, *in vivo*, d'une structure spiralée dans les chromosomes au début de la prophase et dans la télophase.

Non moins important pour la caryologie est la constatation, que les chromosomes somatiques sont constitués dans les dites phases de deux différentes parties constitutives, soit: — d'un filament spiralé et de la *matrix*.

De là, il s'ensuit donc, que les résultats des observations de Bělař ne sont contradictoires en rien à ceux de nos recherches. Les photographies — parfaitement réussies — nous disent davantage et confirment complètement nos observations. On y peut retrouver,

¹⁾ Bělař, K. 1929. Beiträge zur Kausalanalyse der Mitose. III. Untersuchungen an den Staubfadenhaarzellen und Blattmeristemzellen von *Tradescantia virginica*. Zeitschrift f. Zellforschung u. mikr. Anat. 10, 73—134.

l'un apres l'autre, presque tous les résultats de nos recherches, et notamment:

1) que la structure des noyaux interphasiques représente un embrouillement des filaments enroulés par paires l'un autour de l'autre (phot. 21 et 26, pl. IV);

2) que les bandes chromosomiques sont dédoublées au début de la prophase (phot. 3, pl. III);

3) que cette duplicité des chromosomes est bien visible dans la prophase avancée sous la forme d'un entrelacement serré de deux filaments chromonématiques (phot. 6, pl. III);

4) que l'on peut observer, vers la fin de la prophase, non seulement le dédoublement des chromosomes, mais aussi une striation transversale, nettement visible dans les moitiés de chromosomes lâchement enroulés l'une autour de l'autre, — ce qui représente, selon nous, la meilleure preuve de l'existence d'une structure dualiste dans les moitiés des chromosomes (phot. 7, pl. III);

5) que presque tous les chromosomes anaphasiques représentés sur les photographies 13, 14, 15 et 16, pl. III, sont transversalement ou obliquement striés et qu'à l'intérieur de quelquesuns d'entre eux on peut apercevoir deux chromonémas enroulés l'un autour de l'autre, — tout comme sur notre dessin 8, pl. XXIV;

6) qu' enfin, les chromosomes télophasiques, visibles sur les photographies 18, pl. III, 19 et 20, pl. IV, présentent la structure dédoublée, formée de deux filaments chromonématiques enroulés l'un autour de l'autre.

Institut de Botanique Générale de l'Université de Varsovie,
mars 1930.

Trad. par M. A. P.

1

2

3

4

5

6

7

8

9