Cycle évolutif du chromosome somatique. II. Observations sur le matériel fixé (racines d'*Haemanthus Katharinae* Back.)

Par

H. TELEŻYŃSKI.

(Planche V—VIII).

La plupart de nos connaissances sur les transformations de la structure des chromosomes, pendant la caryocinèse somatique, se rapportent aux plantes possédant de grands chromosomes et des noyaux riches en caryotine. A l'heure actuelle, grâce aux recherches de Grégoire et de ses élèves, nous savons tous quel est l'aspect des stades successifs de la différenciation des chromosomes, pendant la prophase, et leurs transformations télophasiques sur le matériel fixé des ces plantes. Nous n'avons point de doutes sur l'ordre dans lequel ces stades se suivent, car il nous a été possible d'examiner cette succession dans les cellules vivantes. Néanmoins, la structure des chromosomes mûrs, et ses transformations pendant la caryocinèse, n'est pas complètement éclaircie et reste toujours encore contestée.

La structure des chromosomes somatiques et ses transformations ont été expliquées de différentes manières. Il serait inutile de discuter toutes ces théories, quelquefois sans valeur et s'éloignant trop de la réalité dans leur interprétation. Il est indiqué cependant de se rendre compte des idées principales qui joignent, en deux groupes séparés, toutes les interprétations de la catachromase et de l'anachromase.

Le premier groupe comprend les auteurs d'après lesquels la *totalité de la substance chromosomique se transforme*, pendant la catachromase, *en un réseau de caryotine* de noyau au repos. Quelques-uns expliquent les transformations télophasiques des grands chromosomes par l'allogement des chromosomes entiers en fils qui s'arrangent

en zigzags ou en spirales (Strasburger 1882, Tamura 1923 etc.); d'autres — par le clivage longitudinal des chromosomes (Hof 1898, Lundegardh 1910, 1912, Fraser et Snell 1911, Granier et Boule 1911, Dehorne 1911, Digby 1910, 1912, 1919, Schustow 1913, Reed 1914, Carruthers 1923, Sarbadikhari 1928, Argyroudis 1929 etc.) ou par la dispersion de la substance chromosomique par la scission en granules (Merrimann 1904, Digby 1914, Schaede 1924, 1927, 1929, Yamaha 1926 etc.).

D'après la majorité des auteurs les transformations de la structure des chromosomes, pendant l'anaphase et pendant la télophase, consistent en l'alvéolisation des chromosomes, (Van Beneden 1883, Grégoire et Wygaerts 1904, Grégoire 1906, 1913, Němec 1910, Sharp 1914, 1920, Muller 1910, Overton 1922, de Litardière 1911 etc. et dernièrement Eichhorn 1927, 1928, 1929 et Conard 1929) qu'on expliquait autrefois par l'imbibition par le suc nucléaire de l'extérieur et dernièrement par la naissance du suc nucléaire à l'intérieur du chromosome sous forme de gouttes de sécrétion qui ne se mélangent pas avec la substance chromosomique.

D'après la plupart des auteurs, la substance chromosomique se condense pendant la prophase en chromosomes simples et indivis qui se clivent plus tard, ou bien, selon d'autres, en chromosomes dédoublés, clivés déjà pendant la télophase précédente.

Le second groupe d'auteurs se compose de ceux à l'avis desquels le *réseau de caryotine* du noyau au repos se forme, pendant la télophase, *d'une partie de la substance chromosomique, morphologiquement définie*. D'après ces auteurs, la catachromase consiste en une apparition et en une transformation du constituant chromonémique des chromosomes, dont le substratum achromatique ou autrement dit „matrix“ disparaît graduellement.

L'importance de ces deux constituants du chromosome a été considérée de différentes manières.

L'avis de quelques auteurs (Bonnievie 1908, 1911, 1913, Vejdovsky 1911/12, 1926/27, Kaufmann 1926 a, 1926 b) est que la „matrix“ se disperse dans la caryolymph et ne prend pas part dans la différenciation des chromosomes prophasiques, qui proviennent uniquement du constituant chromonémique, dans lequel se forme, avant (Vejdovsky) ou après (Bonnievie, Kaufmann), une nouvelle „matrix“.

La majorité des partisans de la théorie chromonémique, malgré les différences fondamentales dans leurs interprétations de l'évolution

de l'élément chromonémique, s'accorde à affirmer la continuité génétique des transformations du substratum achromatique (Schneider 1910, Martens 1922, 1925, 1928, Kuwada 1926, 1927, Szakien 1928, Sharp 1929, Bělař 1929, Koerperich 1930).

Il est évident que certaines différences entre les théories de ces deux principaux groupes d'auteurs ont leur origine surtout dans interprétation différente des images microscopiques. Mais c'est, peut être, la confiance optimiste, qu'ont les auteurs du premier groupe dans les méthodes de fixation, qui joue le rôle prépondérant. Les observations vitales, recommencées ces dernières années, et les méthodes améliorées de fixation, ont décidé cette question: la théorie chromonémique est la seule admissible aujourd'hui.

Passant à la discussion des interprétations actuelles de l'évolution de l'élément chromonémique et omettant à présent les considérations purement théoriques de Kuwada (1926, 1927) et de Sakamura (1927) qui, dans des parties principales, ne sont pas basées sur leurs propres observations, il faut se rendre compte des différences fondamentales entre les conceptions de Martens (1922, 1925, 1928) et de Koerperich (1930) d'un côté, et les résultats des recherches de Kaufmann (1925, 1926 a, 1926 b), de Sharp (1929) et ceux de mes propres observations vitales (Teleżyński (1930 a, 1930 b) de l'autre.

Kaufmann, Sharp et Teleżyński expliquent tout le cycle des transformations de l'élément chromonémique uniquement par les *changements dans l'arrangement* à l'intérieur du chromosome *des deux filaments chromonémiques*, se dédoublant longitudinalement à la fin de la prophase et conservant toujours leur continuité morphologique.

D'autre part, d'après Martens et Koerperich le cycle évolutif du chromonéma consiste, tout d'abord, en *transformations dans l'emplacement de la substance chromonémique*. Martens affirme que l'élément chromonémique des chromosomes, pendant la prophase, la métaphase et l'anaphase, a la forme d'un filament interrompu, disposé en zigzag. La substance de ce chromonéma, arrangé en zigzag, est divisée, pendant la prophase, entre deux chromosomes-fils par une „répartition bilatérale“, autrement dit, par plusieurs divisions transversales et accidentelles. Pendant la durée des transformations télophasiques, la substance d'un filament chromonémique simple se place le long des deux bords de la bande achromatique, sous forme de deux filaments joints en une échelle irrégulière par des tractus

transversaux, et au début de la prophase se concentre en un zigzag simple, irrégulier, accidentellement rompu.

D'après Koerperich, l'élément chromonémique des chromosomes, pendant la télophase et pendant l'interphase, a la forme d'un réseau placé principalement dans la région superficielle du substratum achromatique cylindrique. Au début de la prophase la substance de ce réseau et le substratum achromatique se concentre, d'une façon mal définie, en un filament simple. La substance chromonémique de ce filament se répartit, ensuite, le long de deux lignes latérales formant ainsi des chromonémas-fils qui, après la division du substratum achromatique, s'arrangent en zigzags irréguliers à l'intérieur des chromosomes-fils. L'auteur ne sait pas qu'elle est la structure des chromosomes mûrs, homogènes selon l'apparence, et il ne peut pas décider la question de quoi et de quelle manière se forme l'élément chromonémique des chromosomes télophasiques.

Comme il résulte de ce que je viens de dire, nous nous trouvons en face de deux interprétations fondamentalement différentes du caractère d'évolution de l'élément chromonémique. La décision de cette alternative est de grande importance non seulement pour la compréhensibilité du mécanisme des transformations de la structure des chromosomes, mais également pour la théorie chromosomique de l'hérédité (comparez Wilson 1925 p. 893 et suiv., Sharp 1926 p. 169). Les résultats de mes observations vitales sur les transformations de la structure des chromosomes somatiques décident cette question au profit de la première interprétation; car il en résulte que le cycle des transformations de l'élément chromonémique consiste en les transformations dans l'arrangement des deux filaments chromonémiques, se dédoublant en longueur à la fin de la prophase et conservant leur autonomie morphologique à l'état de repos.

L'objet des recherches, le matériel et la technique.

Les transformations de la structure des chromosomes, pendant la caryocinèse somatique, chez des plantes possédant des noyaux riches en caryotine sont l'objet des recherches de ce travail. Je ne touche pas ici questions qui ne sont pas directement liées avec mon sujet; je ne m'occupe donc pas de la naissance et du rôle des nucléoles, ni du cours de la caryocinèse et de la cytokinèse comme aussi des questions s'y rattachant.

L'objet principal de ces recherches était un méristème de racine d'*Haemanthus Katharinae* (*Amaryllidaceae*).

Les observations supplémentaires ont été faites sur un méristème radiculaire d'*Haemanthus albeflos* et de *Vicia Faba* (*Papilionaceae*). Comme matériel comparatif, sur lequel j'ai pu confirmer les résultats principaux de mes recherches, m'ont servi des racines d'*Allium cepa* (*Liliaceae*) et de *Fodophyllum peltatum* (*Berberidaceae*).

Je fixais le matériel avec différents liquides: le liquide fort de Flemming et ses modifications sans acide acétique, ou avec une quantité diminuée de cet acide, comme le liquide de Benda, d'après la prescription de Sharp (1914); les liquides de Němec (1929), Nawaschin, Bouin, Juel d'après les modifications de Schaeede (1927), Merkel et quelques autres.

J'observais avec précision l'influence de chaque fixateur et je la comparais à l'influence des autres. Me basant sur cette méthode comparative et analytique, j'ai pu déterminer, indépendamment des observations vitales faites en même temps, le cycle des transformations de la structure des chromosomes, se couvrant complètement avec les résultats des recherches sur le matériel vivant. Je dois souligner, toutefois, que je n'ai commencé les observations vitales sur la caryocinèse somatique que lorsque me basant sur l'analyse du matériel fixé, seulement commencée alors, je ne savais pas encore comment expliquer les transformations de la structure des chromosomes et que c'est seulement pendant ces recherches sur les cellules vivantes que j'ai pu observer les caractéristiques évidentes de la structure des chromosomes et de ses évolutions. Je trouve que parmi les fixateurs que j'ai essayés les meilleurs sont: le liquide de Němec et la modification du liquide de Flemming sans acide acétique avec une addition de l'urea.

Les préparations ont été colorées avec l'hématoxyline ferrique de Heidenhein selon la méthode ordinaire et abrégée (B. Lee 1920). J'ai fait grande attention à la différenciation avec l'alun, en comparant les préparations peu décolorées avec les préparations plus décolorées, pour me rendre compte des déformations des structures, provenant d'une accumulation excessive ou irrégulière du colorant.

Les dessins ont été exécutés à l'aide d'un prisme à dessiner de Zeiss, me servant de l'objectif apochromatique 1.5 mm de Zeiss, et de l'oculaire comp. 20 ×.

La majorité des dessins a été faite par agrandissement de 2.500 fois au niveau de la platine du microscope, et le reste des dessins — au niveau de la table à travail par agrandissement de 4.500 fois.

Les observations.

L'anaphase.

Les chromosomes qu'on voit sur les dessins 1—9, Pl. V, ne sont pas homogènes, mais composés du substratum achromatique moins coloré et des filaments chromonémiques plus colorés. Le substratum achromatique ou „matrix“ du chromosome est homogène et cylindrique et donne la forme à tout le chromosome. Dans sa partie extérieure sont enfoncés deux filaments chromonémiques spiralés, enroulés l'un autour de l'autre.

Le plus souvent, ces filaments sont entrelacés assez régulièrement (dess. 2, 3, 4, 6, Pl. V), parfois leurs replis sont moins réguliers — il sont en zigzags (dess. 7, Pl. V), et en une partie du chromosome ces filaments peuvent parcourir latéralement l'un tout près de l'autre (dess. 8, Pl. V). Vers la fin de l'anaphase, à mesure que les chromosomes se raccourcissent et s'épaississent, les replis des filaments chromonémiques se disposent d'une manière plus compacte et plus irrégulière (comparez les dessins 2 et 6 avec le dessin 8, Pl. V).

Il est évident que la structure, que je viens de décrire plus haut, n'est visible que sur des préparations bien fixées et convenablement colorées. Si la différenciation n'est pas suffisante les chromosomes sont colorés d'une façon égale, car la substratum achromatique des chromosomes anaphasiques retient le colorant assez bien pour rendre invisibles les chromonémas, dont la présence est indiquée par de petits rétrécissements du chromosome répondant aux points de croisement des filaments enroulés l'un autour de l'autre (dess. I, Pl. V). La décoloration trop forte ou irrégulière pendant la différenciation mène à une décoloration partielle des filaments chromonémiques, dont les parties colorées font alors l'impression de chromomères irrégulièrement placées ou de zigzags brisés, comme on le voit sur le dess. I et 5, Pl. V, aussi que sur le dess. B, C, et D, Pl. V, de Sharp (1914) ou bien sur des photographies et des dessins de Kuwada (1926).

Kuwada (1926, 1927) considère des aspects pareils comme la structure naturelle des chromosomes, et il trouve que les chromosomes anaphasiques de *Vicia Faba* comprennent une spirale chromonémique simple. Les aspects des deux spirales enroulées l'une autour de l'autre se forment, d'après lui, partiellement comme cause d'une mauvaise fixation et partiellement lorsque les replis de la spirale sont assez serrés — comme une illusion optique (Kuwada 1927 p. 104).

Mais les dessins et les photographies de cet auteur ainsi que ses arguments ne sont pas convaincants. Il est difficile d'attribuer à l'illusion optique la structure qu'ont les chromosomes que je présente sur les dessins 2, 3 et 4, Pl. V, où l'on voit nettement les extrémités libres des deux filaments chromonémiques et où les filaments qui se croisent se trouvent l'un au dessus de l'autre, ce que j'ai pu constater en maniant la vis micrométrique. Il est encore plus difficile de se rendre compte de quelle manière ces deux filaments mollement entrelacés pourraient se former d'une spirale simple sous l'influence d'un fixateur. D'ailleurs, les résultats de mes recherches vitales décident de cette question (Teleżyński 1930 a, p. 388, 418—419).

La télophase.

Les transformations de la structure des chromosomes pendant la télophase sont à voir sur les dess. 10—19, Pl. V, et dess. 20—24, Pl. VI.

A mesure que la reconstruction des noyaux progresse, le substratum achromatique se colore de moins en moins et semble se disperser dans la substance qui remplit les espaces interchromosomiques pendant le tassement polaire. Cette substance interchromosomique (substance „parachromosomique“ de Koerperich, ou „paragenoplastin“ de Bleier 1930 b) est probablement une partie de la substance du fuseau, comme l'a supposé de Litardière (1921) et comme l'ont généralisé récemment, se fondant sur les travaux de Dévisé (1922) et de Robyns (1924, 1926, 1929) et sur leur propres observations Martens (1929), Koerperich (1930) et Bleier (1930 a, 1930 b).

Sur la bordure du cytoplasme et de la caryolimpe se forme une membrane nucléaire sous forme d'une fine membrane limitrophe qui est difficilement perceptible sur le matériel fixé avec le liquide de Benda (dess. 11, Pl. V, et dessin 23, Pl. VI), mais nettement visible après la fixation par le liquide de Němec (dess. 16 et 18, Pl. V). Il est probable que les chromosomes méta- et anaphasiques ont une membrane limitrophe pareille sur la surface du substratum achromatique ce que démontre le dess. 5, Pl. V, ainsi que les observations antérieures des auteurs (Janssens 1901, de Litardière 1921, Martens 1922, Kaufmann 1926 a, Clausen 1929) et les considérations théoriques de Bridges (Alexander 1928).

Grâce à ces transformations du substratum achromatique, dont je viens de parler, les filaments chromonémiques sont beaucoup mieux

visibles pendant la télophase que pendant l'anaphase. Immédiatement après le tassement polaire apparaissent parmi ces filaments de fines anastomoses, qui lient les chromosomes voisins à travers l'espace interchromosomique (dess. 11—15, Pl. V). Ensuite apparaissent des anastomoses intrachromosomiques parcourant parmi les filaments chromonémiques et reliant la membrane nucléaire avec ces filaments. (Kaufmann 1926 a, p. 66).

De quelle manière se forment ces anastomoses, — je ne le sais pas. Les observations que j'ai faites jusqu'à présent sur des cellules vivantes et sur du matériel fixé n'ont pas encore éclairci cette question. Il est certain que les anastomoses se forment de la substance chromonémique et qu'en reliant les filaments chromonémiques entre eux, ou en reliant la membrane nucléaire avec les filaments chromonémiques, ils ont toujours la forme de fils droits et minces. Je n'ai jamais vu d'anastomoses embranchées en réseau, comme les dessine Sharp dans son dernier mémoire (dess. 10 et 15, Pl. XXII et schema sur la p. 354). J'ai vu, cependant, des images semblables au dess. 15 de Sharp, sur mes propres préparations, après une différenciation trop forte avec l'alun, et je sais qu'ils apparaissent par suite d'une décoloration partielle des filaments chromonémiques.

Au début des transformations télophasiques les filaments chromonémiques sont entrelacés d'une manière assez serrée (dess. 10—13, Pl. V) comme pendant l'anaphase. Plus tard, leurs replis se redressent partiellement et les filaments s'arrangent plus lâchement et moins régulièrement (dess. 14—19, Pl. V et dess. 22—24, Pl. VI) ne perdant néanmoins pas le caractère cylindrique de leur structure, comme le démontrent les coupes transversales et obliques des „bandes chromosomiques“ (dess. 20 et 21, Pl. VI; comparez Kaufmann 1926 a, p. 67, et Koerperich 1930, p. 319). La dernière étape des transformations télophasiques est l'allongement et le rétrécissement des filaments chromonémiques qui continuent à être irrégulièrement entrelacés.

Je n'ai pu observer des écarts aussi grands et aussi fréquents que le mentionne Sharp (1929, p. 358—359) dans l'emplacement des deux filaments formant le squelette chromonémique du chromosome pendant la télophase, et je ne crois pas qu'il se forme fréquemment, pendant les transformations télophasiques, des zig-zags apparemment simples, malgré que les deux filaments chromonémiques peuvent se trouver à une certaine longueur l'un à côté de l'autre (dess. 18, Pl. V). Les filaments, posés de cette façon, peuvent se coller, sous l'influence du fixateur, en un filament qui

paraît simple, leur duplicité peut être aussi masquée par une accumulation excessive du colorant. Il se peut que les zigzags simples dans des chromosomes télophasiques de *Listera* dessinés par Martens (1925) sur la fig. 34, 36, 37 se sont formés de la même manière. Les autres figures des chromosomes télophasiques de *Listera* présentent, à mon avis, des filaments chromonémiques irrégulièrement décolorés et enroulés l'un autour de l'autre, ce qui est nettement perceptible sur le dess. 39, 40, 41 - D. J'ai rencontré fréquemment sur mes préparations des images pareilles aux dess. 37, 38 et 41 A, B, C, E de Martens (1925) et je suis convaincu qu'elles proviennent d'une décoloration irrégulière (comparez dess. 22, Pl. VI).

Pour me rendre compte des interprétations de Koerperich j'ai examiné avec soin les protubérances saillantes sur le contour des noyaux télophasiques, dont l'analyse est la base principale dans la conception de cet auteur. J'ai présenté avec précision la structure de ces protubérances sur le dess. 16—18, Pl. V, qui représentent leur vraie structure visible sur les préparations pendant la manipulation avec la vis micrométrique, et non leur coupe dans un plan optique. Comme on voit sur le dess. 16 et 17, Pl. V, l'élément chromonémique de ces protubérances se compose de deux filaments spiralés, entrelacés irrégulièrement. Les filaments chromonémiques sont placés sur le pourtour des protubérances et liés par de minces anastomoses. Le dessin 18 présente deux paires de filaments chromonémiques irrégulièrement entrelacés. Il est évident que les protubérances contenant deux filaments chromonémiques présentent une extrémité d'un chromosome, tandis que les protubérances telles qu'on les voit sur le dess. 18, Pl. V, devaient se former, sans doute, d'une transformation des parties extérieures des deux chromosomes intimement rapprochés. J'ai l'impression que Koerperich n'y a pas fait assez attention et que pendant ses recherches sur la structure des chromosomes pendant la télophase et au début de la prophase l'auteur ne s'est pas rendu compte des différences parmi les filaments chromonémiques et les anastomoses, qui chez les objets de ses recherches sont peut être plus nombreuses que sur mon matériel.

L'interphase.

Les dessins 25 et 26, Pl. VI, montrent la structure des noyaux interphasiques.

Les noyaux dont j'ai représenté une petite partie sur ces dessins se trouvaient dans l'interphase typique et possédaient, à première vue, un aspect filamenteux-réticulé. Une analyse détaillée démontre

qu'on n'a pas ici à faire à un réseau régulier mais à un pelotonnement de filaments chromonémiques entrelacés par paires et joints par de minces anastomoses, comme on le voit sur le dess. 25, Pl. VI, qui présente la structure d'une partie de la surface du noyau, après la fixation avec la modification du liquide fort de Flemming sans acide acétique, ou sur le dess. 26, Pl. VI, représentant une partie intérieure de la structure du noyau fixé avec le liquide de Němec. Les filaments chromonémiques sont souvent entrelacés d'une façon irrégulière (dess. 25 a, Pl. VI), et il en résulte que deux tractus voisins se collent quelquefois, sous l'influence du fixateur, en un filament simple (dess. 25 b, 26 a, Pl. VI). Les conglomérations dans des points de croisement des filaments sont beaucoup plus fréquents. Dans des noyaux bien fixés, on rencontre très peu de noeuds de ce genre; les filaments chromonémiques sont homogènes, sans empâtements granulaires et colorés également.

Les anastomoses sur du matériel bien fixé et bien coloré sont minces et diffèrent nettement des filaments chromonémiques. Les noyaux trop colorés ont une structure plus égale et il est parfois difficile d'en distinguer les filaments chromonémiques des anastomoses épaissies. Par suite d'une décoloration inégale du réseau nucléaire, pendant la différenciation, il se forme des images pareilles à celles présentées par exemple par Sharp (1929), dess. 15, ou par Martens (1925), dess. 43 et 44.

La structure des noyaux interphasiques, décrite plus haut, fondée sur l'analyse du matériel fixé, correspond entièrement aux résultats de mes observations vitales, sur lesquelles me basant j'ai interprété la structure des noyaux au repos comme un „enchevêtrement des filaments chromonémiques 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“ (Teleżyński 1930 a, p. 405).

Dans mon mémoire précédent je traite avec plus de détails le cas de la structure des noyaux riches en caryotine, et je prouve que ces noyaux ont „in vivo“ une structure filamenteuse-réticulée, conformément aux résultats des observations de Strasburger (1882), Kny (1886), Behrens (1890), de Litardière (1921), Chodat (1924), Martens (1925, 1927, 1929), Scarth (1927), Eichhorn (1928). Les derniers travaux de Bělař (1929, 1930) et de Eichhorn (1930) nous en donnent de nouvelles preuves.

Mes dernières recherches expérimentales sur la structure des noyaux dans les poils staminaux de *Tradescantia virginiana* ont fourni

des preuves ultérieures. Il s'agissait de ce que — si mon avis sur la structure des noyaux est juste, si ce que nous appelons le réseau nucléaire se compose de filaments chromonémiques entrelacés deux par deux et reliés par de minces anastomoses — cette structure devrait se révéler alors beaucoup plus distinctement pendant le „reversible Entmischung“ que Bělař (1930) a provoqué sur le même matériel, sous l'influence des stimulants mécaniques et chimiques. Ces suppositions se sont confirmées entièrement: pendant la coagulation reversible des noyaux sous l'influence de l'acide acétique dilué, dans le réseau apparemment uniforme des noyaux interphasiques (de même que dans les noyaux à l'état de repos définitif), s'accroissent, de plus en plus nettement, des territoires chromosomiques, dont chacun se compose de deux filaments chromonémiques irrégulièrement entrelacés. Ce phénomène dépend probablement du resserrement des filaments chromonémiques par suite de l'„aktive Entquellung“ de la caryotine causé par l'action de l'acide acétique (comparez Bělař 1930, p. 23).

La prophase.

La différenciation des chromosomes au début des transformations prophasiques est sans doute liée avec le rétrécissement des filaments chromonémiques et avec le condensement des replis des spirales, ce qui mène à une séparation de vastes territoires chromosomiques, composés de deux filaments chromonémiques entrelacés irrégulièrement d'une manière serrée (dess. 27—35, Pl. VI). J'ai tâché de représenter sur ces dessins, aussi exactement que possible, la structure des chromosomes dans ce stade, car sa connaissance détaillée est essentielle pour la compréhension des stades ultérieurs des transformations de la structure des chromosomes.

L'analyse de la structure des chromosomes au début de la prophase est longue et difficile. Il est presque impossible d'éviter les „artefacts“ vitales et des altérations pendant la fixation; il n'est pas aisé d'examiner la structure des chromosomes, même sur du matériel bien fixé, car la densité des pelotes des spirales chromonémiques rend quelquefois difficile l'étude du cours du filament sur une trajet plus long. Ces dessins que j'ai choisis ici permettent néanmoins de s'orienter dans l'emplacement des filaments chromonémiques. Le plus fréquemment ces filaments chromonémiques ont la forme de larges spirales avec des replis serrés et ils sont lâchement entrelacés l'un autour de l'autre (dess. 28—30, 33—35, Pl. VI). Il arrive quelquefois que leur arrangement est moins régulier, les replis des filaments

sont plus brusques et certains tractus parcourent latéralement l'un à côté de l'autre se collant souvent pendant la fixation en un filament simple (dess. 27, 31, 32, 33, Pl. VI). Simultanément avec la différenciation des filaments chromonémiques, que je viens de décrire, se différencie de la caryolimpe la substance achromatique en formant des substratums faiblement colorés des chromosomes isolés.

Les anastomoses reliant les squelettes chromonémiques des chromosomes interphasiques en un réseau nucléaire se rompent partiellement au début des transformations prophasiques; mais une grande partie persiste et ne disparaît que vers la fin de la prophase.

Les vastes territoires chromosomiques isolés au début de la prophase se transforment ensuite en des chromosomes longs et minces, arrangés en spirales ou en zigzags irréguliers (dess. 39—49, Pl. VII). Vu la différence fondamentale des interprétations de Kaufmann (1926 a, 1926 b) et de Sharp (1929), d'un côté, et de Martens (1922, 1925, 1928) et de Koerperich (1930) de l'autre côté, j'ai apporté une attention spéciale à cette transformation. Mes recherches ont confirmé, ici encore, la justesse des interprétations des auteurs américains. L'évolution de l'élément chromonémique, pendant la différenciation de minces filaments chromonémiques zigzagés, ne consiste pas en la concentration de la substance chromonémique suivant une ligne maîtresse zigzagée; la fonte d'une partie de l'élément chromonémique dans le substratum achromatique que mentionne Koerperich (1930, p. 379) ne l'accompagne pas, non plus. Les chromosomes dans ce stade se composent, comme auparavant, de deux filaments chromonémiques entrelacés, parcourant très près l'un de l'autre, et enfoncés dans la „matrix“ qui se place le long des filaments chromonémiques. Il est évident que la duplicité des filaments chromonémiques dans ce stade peut être constatée seulement sur matériel très bien fixé. Une convenable différenciation des préparations, qu'il faut très fortement décolorer pour l'analyse du dolichonéma, joue aussi un rôle très important.

C'est ainsi que grâce à la constatation de Kaufmann (1926 a, 1926 b) et de Sharp (1929) sur le matériel fixé, de la duplicité du chromonéma dans ce stade, ce que j'ai confirmé ensuite sur le matériel vivant (Teleżyński 1930 a, p. 186, dess. 6, Pl. XXIV), toutes les données affirmant que les chromosomes dans le stade de filaments minces en zigzags sont simples et uniformes, ou qu'ils contiennent un chromonéma simple, perdent toute l'importance théorique qu'on leur attribue.

Pour se rendre compte de la manière dont les chromosomes

gros et cylindriques, isolés au début de la prophase, se transforment ensuite en chromosomes minces et arrangés en zigzags, comparons avec détails les dessins qui se rapportent à ces stades. La différence entre les chromosomes en spirales reproduits sur le dess. 46 et 47, Pl. VII, et les „bandes prophasiques“ présentées sur les dess. 27 et 28, Pl. VI, consiste premièrement en un différent arrangement des chromonémas enroulés l'un autour de l'autre. Tandis que sur les dess. 27 et 28, Pl. VI, les deux spirales chromonémiques sont arrangées aussi lâchement que possible, comme si elles se repoussaient réciproquement, ici, sur les dess. 46 et 47, Pl. VII, ces même spirales, conservant presque la même forme et la même densité des replis, sont placées tout près l'une de l'autre. Le dess. 37, Pl. VI, présente le stade intermédiaire de ce changement de l'arrangement des filaments chromonémiques spiralés. A côté des changements dans l'arrangement réciproque des filaments chromonémiques à l'intérieur du chromosome, il entre aussi dans le jeu le redressement des replis des spirales chromonémiques, qui commence quelquefois assez tôt (dess. 32 a, 33 a, 36 b, Pl. VI). A cause de ce redressement des filaments chromonémiques les chromosomes en spirales ou en zigzags se redressent graduellement et s'allongent (dess. 41 a, 45, 48, 49, Pl. VII). Le condensement et le changement d'emplacement de la substance achromatique qui se place le long du chromosome accompagne toutes ces transformations.

Mais bientôt les chromosomes entrent dans une longue phase de raccourcissement qui dure à travers la prophase, la métaphase et l'anaphase jusqu'au début des transformations télophasiques. Pendant la première phase, le raccourcissement des chromosomes ne cause pas de changements importants dans leur structure, car il consiste probablement en un raccourcissement des filaments chromonémiques et en une concentration de la „matrix“. En même temps le procès de redressement des replis spiralés et des courbes zigzagantes des chromosomes progresse (dess. 50—57, Pl. VII). Les filaments chromonémiques s'arrangent plus lâchement dans le substratum achromatique et graduellement se détressent (dess. 58—60, Pl. VII, et dess. 61, 62, Pl. VIII). Le procès de dénouement des filaments chromonémiques entrelacés, qui commence maintenant, durera jusqu'à la fin de la métaphase et conduira à une isolation complète des chromosomes-fils.

Après le relâchement des filaments chromonémiques, on voit dans les espaces intrachromosomiques des anastomoses minces, reliant les chromonémas enroulés l'un autour de l'autre (dess. 56, 58, 59, Pl. VII, dess. 62—80, Pl. VIII). Ces anastomoses sont d'habi-

tude minces, et ne diffèrent en rien des anastomoses interchromosomiques. La majorité disparaît pendant la prophase avancée, mais une partie persiste d'habitude jusqu'à la fin de la métaphase (dess. 78—80, Pl. VIII). Je ne peux rien dire de certain sur la manière dont se forment ces anastomoses intra- et interchromosomiques. Il en résulte quand même de mes recherches, que sur du matériel bien fixé il y a plus d'anastomoses intrachromosomiques et des filaments d'unions interchromosomiques que sur des préparations moins bien fixées; et dans des cellules vivantes il y en a bien plus que sur les préparations les mieux fixées, particulièrement au milieu de la prophase, ce que j'ai observé pendant mes dernières recherches vitales, non encore publiées, sur l'albumen d'*Haemanthus Katharinae*. Ces faits semblent parler au profit des interprétations de Kaufmann (1926 a, p. 75, 1926 b, p. 362) qui explique la formation des anastomoses par un relâchement de protubérances filamenteux, par des chromonémas, conformément aux résultats des observations vitales de Lewis et Levis (1924) et avec les suppositions de Boveri (1887, p. 819), Němec (1899, p. 330) et d'autres. Cette question est encore loin d'une solution définitive et elle ne peut être résolue que par des recherches sur des cellules vivantes.

A mesure du progrès du raccourcissement des chromosomes au milieu et à la fin de la prophase, les filaments chromonémiques commencent à se rouler en zigzags (dess. 63—67, Pl. VIII) et, en même temps, les deux filaments chromonémiques se plient de la même façon en accordéon (dess. 67 et 68), pareillement aux descriptions de Martens (1922, p. 352, 1925, p. 134) et Koerperich (1930, p. 322, 348—349). Il se peut que l'enroulement des filaments chromonémiques est causé par le raccourcissement de la „matrix“ par suite de la condensation de la substance achromatique. Les grandes difficultés liées avec les observations de l'élément achromatique pendant la prophase font obstacle à l'éclaircissement de cette question. Le substratum achromatique, au début et au milieu de la prophase, se fixe mal, irrégulièrement, il se colore faiblement et „in vivo“ est difficilement perceptible, ce qui rend difficile l'examen exact de son emplacement. Il est pourtant certain, qu'au milieu de la prophase les deux chromonémas sont enfoncés dans un substratum commun et homogène (dess. 64—67, Pl. VIII). Les observations sur le matériel vivant indiquent que la „matrix“, pendant les transformations prophasiques, a une forme cylindrique et qu'elle ne se divise définitivement que pendant la métaphase (Bělař 1929, Teleżyński 1930). On peut observer sur le matériel fixé que pendant la prophase

tardive le substratum achromatique commence à s'accumuler le long des deux filaments chromonémiques (dess. 68—71, Pl. VIII), et que vers la fin de la prophase il est d'habitude sujet à une division longitudinale définitive (dess. 76, 77, Pl. VIII); mais il arrive quelquefois encore que, pendant la métaphase, les chromosomes-fils sont liés par la substance de substratum achromatique (dess. 79—80, Pl. VIII).

Pendant la prophase avancée, les filaments chromonémiques, pliés en zigzags, s'entortillent en spirales irrégulières, enfoncées dans le substratum achromatique des chromosomes-fils (dess. 68, 69, Pl. VIII). Pendant l'entortillement consécutif des chromonémas apparaît leur duplicité: chaque filament chromonémique est nettement dédoublé en deux chromonémas-fils, entrelacés spiralement l'un autour de l'autre (dess. 70—77, Pl. VIII).

Les filaments chromonémiques se dédoublent probablement beaucoup avant leur entortillement en spirales, mais ce dédoublement n'est visible sur des préparations que pendant la prophase avancée. La duplicité du chromonéma est quelquefois très nette (dess. 71 a, 74, 75, 76 a, 77, Pl. VIII). Habituellement, elle est masquée par une forte coloration de la „matrix“, par suite de quoi il se forme quelquefois une sorte de structure chromomérique (dess. 76 a, 80, Pl. VIII). Les retrécissements entre ces chromomères se forment sur des points de croisement des chromonémas entrelacés. La structure des chromosomes est visible, le plus nettement, dans ce stade, sur le matériel fixé avec le liquide de Němec. Sur des préparations fixées avec le liquide de Benda, elle est moins visible à cause d'une décoloration irrégulière des chromosomes en premier lieu (dess. 72, 78, 80, Pl. VIII). On peut la voir quelquefois même après la fixation avec le liquide de Flemming (dess. 73 et 74, Pl. VIII), après quoi les chromosomes-fils ont, d'habitude, la forme de cylindres homogènes et régulièrement colorés.

Vers la fin de la prophase, la „matrix“ se divise définitivement entre deux chromosomes-fils, dont chacun se compose dès lors de son propre substratum achromatique et de deux filaments chromonémiques spiralés, entrelacés l'un autour de l'autre et enfoncés dans la substance achromatique (dess. 76, 77, Pl. VIII).

La métaphase.

Pendant les transformations métaphasiques les chromosomes-fils continuent à se raccourcir et à grossir, ce qui cause que les replis des spirales chromonémiques deviennent de plus en plus serrés (dess.

78—81), Pl. VIII). On ne voit cette structure que sur des préparations assez différenciées, après une décoloration de la „matrix“ fortement chromatophile. Chez toutes les plantes examinées pendant mes recherches, les chromosomes-fils ont, à la métaphase et à l'anaphase, une forme cylindrique, ce qui est difficile de concorder avec l'arrangement des chromonémas tel que le cite et que le dessine Sharp chez le *Trillium* (Sharp 1929, p. 356, 374—375, dess. 3, Pl. XXII et dess. 52—54, Pl. XXIV). Si l'interprétation de l'auteur est juste, et nous n'avons pas ici à faire à des chromosomes altérés pendant la fixation, aplatis et repliés, ayant après cette altération une écorce se colorant plus sensiblement et une moëlle moins colorée — ce que je crois le plus probable, — ce serait un cas exceptionnel, qu'il ne faut pas généraliser.

Vers la fin des transformations métaphasiques les chromosomes-fils, jusqu'à ce moment enroulés l'un autour de l'autre, se détressent définitivement. Le détressement des chromosomes-fils à la fin de la prophase et pendant la métaphase est la continuation du détressement des filaments chromonémiques qui a son début dans la prophase précoce.

Les conclusions.

I.

Il résulte de mes recherches sur la structure des chromosomes somatiques chez les plantes possédant des noyaux riches en caryotine, que les chromosomes se composent de deux éléments morphologiquement distincts, notamment: d'un substratum achromatique homogène et de deux filaments chromonémiques enfoncés dans la „matrix“ achromatique et entrelacés l'un autour de l'autre. Sur des schémas ci-inclus, je présente le cycle des transformations de ces deux constituants pendant la caryocinèse.

L'évolution de l'élément chromonémique consiste principalement en des transformations de l'arrangement de ces deux filaments chromonémiques qui conservent leur autonomie morphologique et leur continuité génétique pendant tout le cycle évolutif, et qui se divisent longitudinalement au milieu de la prophase.

Les filaments chromonémiques sont homogènes et rien n'indique qu'ils aient une structure chromomérique que leur attribuent Kuwada (1926, 1927) et Belling (1928 a, 1928 b). Ils peuvent quand même être différenciés en „euchromatine“ et „hétérochromatine“ dans le sens que Heitz (1928) attribue à ce terme, relativement à toute la substance chromosomique. Je n'ai pas fait de recherches spéciales

à ce sujet. Les conclusions des observations vitales sur la structure des noyaux au repos définitif, chez le *Vicia Faba*, et des observations isolées sur la structure des chromosomes de cette même plante sur du matériel fixé (dess. 19, Tabl. V, dess. 46, Tabl. VII) semblent confirmer la théorie de Heitz.

Les transformations de l'élément achromatique se manifestent, tout d'abord, par la dispersion de sa substance pendant la télophase et dans sa concentration pendant la prophase, à la fin de laquelle la „matrix“ subit à une division longitudinale entre deux chromosomes-fils. Les résultats de mes recherches faites jusqu'à présent ne me permettent pas de décider si l'élément achromatique des chromosomes conserve son autonomie dans les noyaux au repos.

Fig. 34. Cycle évolutif du chromosome somatique. Fig. 1—6: prophase, Fig. 7: métaphase, Fig. 8: anaphase, Fig. 9: télophase, Fig. 10: interphase.

Il est probable que le raccourcissement et le grossissement des chromosomes, pendant la prophase, la métaphase et l'anaphase, sont causés par le raccourcissement du substratum achromatique du chromosome, qui se condense. Ce raccourcissement a comme conséquence l'enroulement en spirales des filaments chromonémiques élastiques, enfermés dans la „matrix“ achromatique (comparez Bridges: Alexander 1928, Belling 1928, p. 341, Kuwada 1926, p. 5, 1927, p. 105, Sharp 1929, p. 371, Maeda 1930, p. 97, Sax 1930, p. 199—201). La justesse de cette hypothèse semble être confirmée par le fait qu'en se basant sur elle on peut expliquer la cause de l'entrelacement, apparemment mystérieux, des deux chromonémas dans le chromosome.

Tout semble indiquer que les chromonémas se dédoublent au milieu de la prophase avant l'entortillement en spirales (comparez

Kaufmann 1926 b, p. 360, Sharp 1929, p. 372—373), malgré que ce dédoublement soit invisible sur des préparations dans ce stade, et qu'il ne soit visible que dans la prophase avancée. Ces chromonémas-fils sont au début arrangés latéralement l'un tout près de l'autre en une spirale apparemment simple (dess. 44, 45, 47, Pl. XXIV, de Sharp 1929) et ensuite ils sont spiralement entrelacés (dess. 28 de Kaufmann 1926 b et mes dess. 70 et 71, Pl. VIII).

Posons latéralement très près, l'un de l'autre, deux fils de fer représentant les chromonémas-fils au milieu de la prophase, et tortillons les en une spirale irrégulière en faisant attention qu'ils ne changent pas leur arrangement parallèle — nous verrons alors, après le relâchement des fils de fer, qu'il s'est formé de cette manière deux spirales entrelacées de la même façon que les filaments chromonémiques dans des chromosomes-fils à la fin de la prophase et dans les stades suivants (comparez Grégoire 1899, pp. 249, 250 et Kuwada 1927, p. 102, expérience I). Cette expérience prouve que l'entrelacement des chromonémas-fils peut être le résultat de l'entortillement en spirale des chromonémas primaires, fendus longitudinalement.

Les résultats de l'entrelacement des chromonémas dans les chromosomes-fils qui peut sembler insignifiant, sont très importants. Les filaments chromonémiques enroulés l'un autour de l'autre à la fin de la prophase (dess. 75—77, Pl. VIII), demeurent dans le même état pendant la métaphase (dess. 81, Pl. VIII), l'anaphase (dess. 2—4, Pl. V) et la télophase (dess. 13—15, 19, Pl. V); ils sont entrelacés d'une pareille manière pendant l'interphase, au début des transformations prophasiques (dess. 27—29, 33—36, Pl. VI) et dans le zigzag apparemment simple (dess. 41—49, Pl. VII). Le détressement des filaments chromonémiques commence seulement au milieu de la prophase (dess. 56—60, Pl. VII, et 61—66, Pl. VIII), il continue pendant la transformation des filaments chromonémiques en élément chromonémique des chromosomes-fils (dess. 68—77, Pl. VIII) et finit définitivement par la libération des chromosomes-fils à la fin de la métaphase. Comme il en résulte, le mécanisme qui libère les chromosomes-fils, pendant la métaphase, consiste en leur dénouement, qui est la suite du relâchement des filaments chromonémiques dédoublés et entrelacés à la prophase de la division précédente. Ce qu'on appelle le clivage des chromosomes n'existe point: l'élément chromonémique des chromosomes se dédouble longitudinalement pendant la prophase

de la mitose précédente, et la „matrix“ se divise à la fin de la prophase suivante, immédiatement avant le détressement définitif et avant l'écartement des chromosomes-fils.

II.

La théorie de la structure des chromosomes, basée exclusivement sur l'analyse des chromosomes somatiques, n'aurait pas de fondements solides. On ne peut pas dire de même de la théorie chromonémique, ayant ses origines dans les observations de Baranetzky (1880), sur la structure des chromosomes hétérotypiques. Les données de Baranetzky ont été confirmées et complétées par de nombreux observateurs (Van Herverden 1910, Kaufmann 1925, 1926a, Kuwada et Sugimoto 1926, Kuwada et Sakamura 1926, Fujii 1926, Kuwada 1927, Sakamura 1927a, 1927b, Belling 1928, Inariyama 1928, Maeda 1928, 1930, Martens 1929, Babcock et Clausen 1929, Darlington 1929, Sax 1930, Shinke 1930, Kato 1930 etc.).

La structure „spirale“ des chromosomes hétérotypiques a été constatée sur du matériel fixé chez quelques dizaines de plantes monocotylédones et dicotylédones, et les recherches vitales et expérimentales de Sakamura (1927a) et de Martens (1929) ont prouvé la réalité de cette structure. A l'heure actuelle il est certain que les chromosomes somatiques ainsi que les chromosomes méiotiques chez des plantes ayant des noyaux riches en caryotine se composent du substratum achromatique et de l'élément chromonémique.

Le cycle des transformations de la structure des chromosomes pendant la „meiosis“ n'est quand même pas éclairci et il pourrait sembler qu'il est impossible de concorder la paraconjugation des chromosomes avec la duplicité de l'élément chromonémique dans les chromosomes, comme semble le croire Kuwada (1927, p. 105). Rien de tel. C'est grâce à la constatation de la duplicité de l'élément chromonémique dans chacun des chromosomes arrangés par paires, pendant la leptophase, la zygothase et la pachyphase, la paraconjugation a été définitivement prouvée (Robertson 1916, Kaufmann 1925, 1926b, McClung 1927, 1928, Belling 1928a et b, Bělaiř 1928, Newton et Darlington 1929, Darlington 1929, Maeda 1930).

Les résultats, non encore publiés, de mes recherches sur le cycle évolutif des chromosomes méiotiques chez le *Fritillaria lutea* démontrent la conformité complète entre la structure des chromosomes hétérotypiques, homéotypiques et somatiques.

III.

Le cycle des transformations de la structure des chromosomes, présenté dans ce travail, s'accorde non seulement avec les résultats des observations sur du matériel vivant, mais aussi il satisfait à toutes les exigences de la théorie chromosomique de l'hérédité, si on suppose que les filaments chromonémiques sont la base matérielle des gènes. Si cette supposition est juste et si l'élément chromonémique des chromosomes est composé de deux chromonémas identiques, comme l'ont constaté les recherches de Kaufmann (1925, 1926 a, 1926 b), Earl (1927), Sharp (1929) aussi bien que mes propres observations sur du matériel vivant (Teleżyński 1930 a et b) et les résultats de ce travail, — il s'ensuit que dans les noyaux au repos chaque gène devrait être dédoublé en deux gènes identiques, mais indépendants. Ce fait fût constaté par Muller (1927).

Ce travail a été accompli à l'Institut de Botanique Générale de l'Université de Varsovie, sous la direction de M. le Professeur Zygmunt Wóycicki, à qui je dois une profonde reconnaissance, non seulement pour le vif intérêt qu'il portait au cours de mes recherches et pour ses conseils et indications qui s'ensuivaient, mais aussi pour les nombreuses preuves de sa grande bienveillance à mon égard.

Varsovie, Mai 1931.

Bibliographie.

- Alexander, J. 1928. Colloid Chemistry, vol II. New. York.
 Argyroudis, D. 1929. C. R. Soc. Biol. 102, p. 67.
 Babcock, E. B., and Clausen, J. 1929. Univ. Cal. Publ. Agr. Sci. 2, p. 401.
 Baranetzky, J. 1880. Bot. Zeitg. 38, p. 241.
 Behrens, J. 1890. Bot. Zeitg. 48, p. 81.
 Bělař, K. 1928. Die cytologischen Grundlagen der Vererbung. Berlin.
 — 1929. Z. Zellfsg. mikr. Anat. 10, p. 73.
 — 1930. Protoplasma 9, p. 209.
 Belling, J. 1928 a. Univ. Cal. Publ. Bot. 14, p. 335.
 — 1928 b. id., p. 307.
 van Beneden. 1883. Arch. Biol. 4, p. 265.
 Bleier, H. 1930 a. Z. Zellfsg. mikr. Anat. II, p. 218.
 — 1930 b. Cellule 40, p. 83.
 Bolles-Lee, A. 1920. Quart. J. micr. Sci. 65, p. 1.
 Bonnevie, K. 1908. Arch. Zellfsg. I, p. 450.
 — 1911. id. 6, p. 190.
 — 1913. id. 9, p. 433.
 Boveri, Th. 1888. Zellenstudien II. Jena.

- Carruthers, D. 1921. Arch. Zellfischg. 15, p. 370.
- Chodat, R. 1924. C. R. Soc. Phys. Hist. Nat. Geneve 41, p. 96.
- Clausen, J. 1929. In Report of the 18 Scandinavian Naturalist Congress in Copenhagen, 26—31 Aug. 1929.
- Conard, A. 1926. C. R. Soc. Biol. 94, p. 411.
- Darlington, C. D. 1929a. Journ. Gen. 21, p. 207.
- 1929b. id., p. 17.
- Dehorne, A. 1911. Arch. Zellfischg. 6, p. 613.
- Devise, R. 1921. Cellule 32, p. 247.
- Digby. 1910. Ann. Bot. 24, p. 727.
- 1912. id. 26, p. 357.
- 1914. Arch. Zellfischg. 12, p. 97.
- 1919. Ann. Bot. 33, p. 135.
- Earl, R. O. 1927. Bot. Gaz. 84, p. 58.
- Eichhorn, A. 1927. C. R. Soc. Biol. 97, p. 333.
- 1928. C. R. Ac. Sci. Paris 186, p. 778.
- 1929. Arch. Anat. micr. 25, p. 489.
- 1930. Rev. gen. Bot. 42, p. 449.
- Fraser, H. C. I., and Snell, J. 1911. Ann. Bot. 25, p. 845.
- Fujii K. 1926. Report of Japan. Sci. Congr. 2.
- Granier, J., et Boule, L. 1911. C. R. Ac. Sci. Paris 151, p. 153.
- Grégoire, V. 1899. Cellule 16, p. 233.
- 1906. Cellule 23, p. 309.
- 1913. C. R. Ac. Sci. Paris 156, p. 631.
- Grégoire, V., et Wygaerts, A. 1904. Cellule 21, p. 5.
- Heitz, E. 1928. Jahrb. wiss. Bot. 69, p. 762.
- 1929. Ber. d. d. bot. Ges. 47, p. 274.
- van Herwerden, M. A. 1910. Anat. Anz. 36, p. 193.
- Hof, C. 1898. Bot. Centralbl. 76, p. 65.
- Inariyama, S. 1928. Bot. Mag. 42, p. 486.
- Janssens, F. A. 1901. Cellule 19, p. 5.
- Kato, K. 1930. Mem. Coll. Sci. Kyoto Imp. Univ. 5, p. 139.
- Kaufmann, B. P. 1925. Amer. Nat. 59, p. 190.
- 1926a. Amer. J. Bot. 13, p. 59.
- 1926b. id., p. 355.
- Kny, L. 1886. Botanische Wandtafeln, Text p. 337. Berlin.
- Koerperich, J. 1930. Cellule 39, p. 307.
- Kuwada, Y. 1921. Bot. Mag. 35, p. 99.
- 1926. Mem. Coll. Sci. Kyoto Imp. Univ. B. 2, p. 1.
- 1927. Bot. Mag. 41, p. 100.
- Kuwada, Y., and Sakamura, T. 1926. Protoplasma 1, p. 239.
- Kuwada, Y., and Sugimoto, T. 1926. Bot. Mag. 40, p. 19.
- Lewis, W. H., and Lewis, M. R. 1924. In Cowdry, E. V. General Cytology, p. 383. Chicago.
- de Litardière, R. 1921. Cellule 31, p. 253.
- Lundegardh, H. 1910. Svensk Bot. Tidskr. 4, p. 174.
- 1912a. Jahrb. wiss. Bot. 51, p. 236.
- 1912b. Arch. Zellfischg. 9, p. 205.
- Mc Clung, C. E. 1927. Journ. Morph. Physiol. 43, p. 181.

- Mc Clung, C. E. 1928. Z. Zellforsch. 7, p. 756.
- Maeda, T. 1928. Bot. Mag. 42, p. 191.
- 1930. Mem. Coll. Sci. Kyoto Imp. Univ. B. 5, p. 89.
- Martens, P. 1922. Cellule 32, p. 331.
- 1925. Cellule 36, p. 125.
- 1927. Cellule 38, p. 67.
- 1928. Bull. Histol. appl. 5, p. 229.
- 1929 a. Cellule 39, p. 167.
- 1929 b. Bull. Ac. Roy. Belgique, cl. d. Sci., 5 ser. 25, p. 160.
- Merrimann, M. L. 1904. Bot. Gaz. 37, p. 178.
- Müller, Cl. 1912. Arch. Zellforsch. 8, p. 1.
- Muller, H. J. 1927. Verh. V. Intern. Kongr. Vererbwiss. Berlin 1927, I, p. 234.
- Němec, B. 1899. Jahrb. wiss. Bot. 32, p. 313.
- 1910. Das Problem der Befruchtungsvorgänge und andere cytologische Fragen. Berlin.
- 1929. Protoplasma 7, p. 423.
- Newton, W. C. F., and Darlington C. D. 1929. Journ. Gen. 21, p. 1.
- Overton, J. B., 1922. Trans. Wisc. Ac. Sci. 20.
- Reed, T. 1914. Ann. Bot. 28, p. 271.
- Robertson, W. R. B. 1920. Anat. Rec. 17, p. 329.
- Robyns, W. 1924. Cellule 34.
- Robyns, W. 1926. Cellule 37.
- 1929. id. 39, p. 83.
- Sakamura, T. 1927 a. Protoplasma 1, p. 537.
- 1927 b. Bot. Mag. 41, p. 59.
- Sarbadhikari, P. C. 1927. Ann. Bot. 41, p. 1.
- Sax, K. 1930. Journ. Arnold Arboretum II, p. 193.
- Scarth, G. W. 1927. Protoplasma 2, p. 189.
- Schaeede, R. 1924. Beitr. Biol. Pfl. 14, p. 231.
- 1927. Protoplasma 3, p. 145.
- 1929. Erg. Biol. 5, p. 1.
- Schneider, K. C. 1910. Festschr. f. R. Hertwig I. Jena.
- von Schustow, L. 1913. Arch. Zellforsch. II, p. 340.
- Sharp, L. W. 1914. Cellule 29, p. 297.
- 1920. Amer. J. Bot. 7, p. 341.
- 1926. An introduction to cytology. 2 ed. New. York.
- Sharp, L. W. 1929. Bot. Gaz. 88, p. 349.
- Shinke, N. 1930. Mem. Coll. Sci. Kyoto Imp. Univ. B. 5. p. 239.
- Strasburger, E. 1882. Arch. mikr. Anat. 21, p. 476.
- Szakien, Br. 1927. Cellule 37, p. 369.
- Tamura, O. 1923. Arch. Zellforsch. 17, p. 131.
- Teleżyński, H. 1930 a. Acta Soc. Bot. Pol. 7, p. 381.
- 1930 b. C. R. Soc. Biol. 104, p. 167.
- 1930 c. Spraw. z pos. Tow. Nauk. Warsz. IV. 23, p. 115.
- Vejdovsky, F. 1911/1912. Zum Problem der Vererbungsträger. Prag.
- 1926/1927. Structure and developpment of the „living matter“. Prague.
- Wassermann, F. 1929. Wachstum und Vermehrung der lebendigen Masse. Handbuch d. mikr. Anat. d. Menschen I. 2. Berlin.
- Wilson, E. B. 1925. The cell in developpment and heredity. 3 ed. New York.
- Yamaha, G. 1926. Bot. Mag. 40, p. 172.

Explication des planches.

Tous les dessins ont été exécutés à l'aide d'un appareil à prisme (de Zeiss), d'un objectif apochromatique 1.5 mm dont l'aperture est 1.30 (de Zeiss) et d'un oculaire compensateur $\times 20$ (également de Zeiss). La majorité de dessins a été dessinée au niveau de la platine du microscope, à un grossissement de 2500 fois environ; les autres dessins ont été exécutés à niveau de la table de travail à un grossissement de 4500 fois environ. Dans l'explication des planches j'emploie des abréviations suivantes: *B* — Benda (le Flemming fort, avec la quantité réduite d'acide acétique) *Bsa* — Benda sans acide acétique, *N* — liqueur de Némec.

Planche V.

- 1—3. *H. albiflos*, l'anaphase, *Bsa*, $\times 2500$.
4. *Vicia*, id., *B*, $\times 4500$.
5. *H. albiflos*, id., *Bsa*, 2500.
- 6—8. *H. Katharinae*, id., *Bsa*, $\times 4500$.
9. id., tassement polaire, Flemming fort, $\times 2500$.
10. id., le commencement de la télophase, Flemming fort, $\times 2500$.
- 11—12. *H. albiflos*, la télophase précoce, *Bsa*, $\times 2500$.
13. *H. Katharinae*, id., *Bsa*, $\times 4500$.
14. id., id., Bouin, $\times 2500$.
15. *Vicia*, le stade moyen de la télophase, *B*, $\times 4500$.
- 16—18. *H. Katharinae*, id., *N*, $\times 4500$.
19. *Vicia*, id., *B*, $\times 4500$.

Planche VI.

20. *H. Katharinae*, le stade moyen de la télophase, Flemming fort, $\times 2500$.
21. *H. albiflos*, la télophase tardive, *Bsa*, $\times 2500$.
- 22—23.
24. *H. albiflos*, le passage à l'interphase, *Bsa*, $\times 2500$.
25. *H. Katharinae*, l'interphase, *Bsa*, $\times 4500$.
26. id., id., *N*, $\times 4500$.
- 27—29. id., le commencement de la prophase, *N*, $\times 4500$.
- 30—31. *H. albiflos*, id., *Bsa*, $\times 2500$.
32. *H. Katharinae*, id., Flemming fort, $\times 2500$.
33. *Vicia*, id., *B*, $\times 4500$.
34. *H. Katharinae*, id., Bouin, $\times 2500$.
- 35—36. *Vicia*, id., *B*, $\times 4500$.
37. *H. Katharinae*, le passage à la spirale apparemment simple, *N*, $\times 4500$.
38. id., id., Flemming fort, $\times 2500$.

Planche VII.

- 39—40. *H. albiflos*, la spirale apparemment simple, *Bsa*, $\times 2500$.
- 41—42. *Vicia*, id., *B*, $\times 4500$.
43. *H. Katharinae*, id., Flemming fort, $\times 2500$.
44. id., id., *Bsa*, $\times 4500$.
45. id., id., Flemming fort, $\times 2500$.
46. *Vicia*, id., *B*, $\times 4500$.
- 47—48. *H. Katharinae*, id., *N*, $\times 4500$.
49. *H. albiflos*, id., *Bsa*, $\times 2500$.

- 50—52. *H. Katharinae*, le stade moyen de la prophase, N, $\times$ 4500.
53—56. *H. albiflos*, id., Bsa, $\times$ 2500.
57. *Vicia*, id., B, $\times$ 4500.
58. *H. Katharinae*, id., Bsa, $\times$ 4500.
59. id., id., Flemming fort, $\times$ 2500.
60. *Vicia*, id., B, $\times$ 4500.

Planche VIII.

- 61—62. *Vicia*, le stade moyen de la prophase, B, $\times$ 4500.
63. *H. albiflos*, id., Bsa, $\times$ 2500.
64—65. *Vicia*, id., B, $\times$ 4500.
66—67. *H. Katharinae*, id., N, $\times$ 4500.
68—71. id., la prophase tardive, N, $\times$ 4500.
72. *H. albiflos*, id., Bsa, $\times$ 2500.
73—74. *H. Katharinae*, id., Flemming fort, $\times$ 2500.
75—77. id., id., N, $\times$ 4500.
78—80. *H. albiflos*, métaphase, Bsa, $\times$ 2500.
81. *H. Katharinae*, id., N, $\times$ 4500.
-