

I. — Morphologie de la fécondation

Le processus de la fécondation a été jusqu'ici étudié dans ses menus détails dans l'œuf des animaux, dans le sac embryonnaire des Phanérogames et chez les Infusoires. Bien que ces trois objets appartiennent aux différents règnes du monde organique, ils nous montrent une concordance remarquable dans tous les phénomènes de la fécondation. Il convient donc de commencer l'exposé de ce chapitre par l'étude de ces phénomènes. Nous aurons ensuite à nous occuper de questions plus générales de morphologie comparée :

1° Nous nous occuperons de la diversité de formes des cellules sexuelles, de l'équivalence des substances qui participent à l'acte de la reproduction, et de la définition de la cellule sexuelle mâle et de la cellule sexuelle femelle ;

2° Nous parlerons ensuite des formes primitives et fondamentales de la reproduction sexuelle et de l'origine des différences sexuelles dans le règne animal et dans le règne végétal.

1° Fécondation de l'œuf des animaux

Les objets classiques pour l'étude des phénomènes de la fécondation sont les œufs des Échinodermes (HERTWIG, VI, 30; FOL, VI, 19 et VII, 14) et les œufs de l'*Ascaris megaloccephala* (VAN BENEDEN, VI, 4 a et 4 b; BOVERI, VI, 6, etc.). Ces études se complètent mutuellement en ce sens que certaines phases du processus se saisissent plus facilement sur l'un de ces objets et certaines autres phases, sur l'autre objet.

a) OEUFS DE ÉCHINODERMES

Chez la plupart des *Échinodermes* les œufs, très petits et transparents sont pondus dans l'eau de la mer, lorsqu'ils sont à maturité complète, lorsqu'ils ont déjà formé les cellules polaires (p. 216) et qu'ils renferment un petit noyau ovulaire. Ils ne sont entourés alors que d'une mince enveloppe gélatineuse, molle, que peuvent aisément traverser les filaments spermatiques (Fig. 138, A).

Les filaments spermatiques sont extraordinairement petits et consistent comme chez la plupart des animaux : 1° en une tête ressemblant à une

sphère effilée ; 2° en une petite pièce intermédiaire ou col, sphérique, qui fait suite à la tête, et 3° en un fin filament contractile. La tête contient de la nucléine, la pièce intermédiaire, de la paranucléine, et le filament est du protoplasme transformé, comparable à un fouet vibratile.

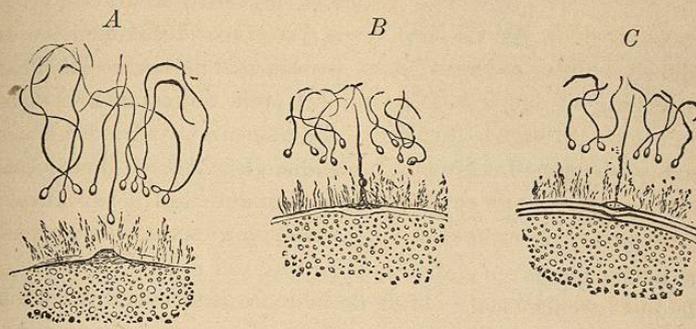


Fig. 138. — A, B, C. Fragments d'œufs d'*Asterias glacialis*, d'après FOL. Les spermatozoïdes sont déjà engagés dans l'enveloppe muqueuse qui revêt la surface de l'œuf. En A, l'œuf commence à émettre une saillie à la rencontre du spermatozoïde le plus profondément engagé. En B, cette saillie est au contact du spermatozoïde. En C, le spermatozoïde a pénétré dans l'œuf. Il s'est maintenant formé une membrane vitelline avec un orifice cratériforme.

Lorsque l'on mélange dans de l'eau de mer les deux produits sexuels, aussitôt une foule de spermatozoïdes se fixent sur l'enveloppe gélatineuse d'un même œuf. Parmi ces spermatozoïdes un seul normalement féconde l'œuf ; c'est celui qui est parvenu, grâce aux mouvements pendulaires de son filament, à se rapprocher le premier de la surface de l'œuf (Fig. 138, A à C). Là où il touche l'œuf avec l'extrémité de sa tête, le protoplasme hyalin qui forme la couche corticale de l'œuf se soulève en un petit mamelon, le *mamelon de conception* ou *cône d'attraction*. Là, poussée par les mouvements pendulaires du filament, la tête du spermatozoïde pénètre à l'intérieur de l'œuf, qui, en ce moment stimulé par cette excitation, sécrète à sa surface une fine membrane, la membrane vitelline (Fig. 138, C) et expulse ensuite un peu de liquide hors de son vitellus, probablement à la suite d'une contraction de son contenu. Il en résulte qu'il se forme, à partir du mamelon de conception, entre le vitellus et la membrane vitelline, un espace qui s'agrandit peu à peu. La pénétration d'un second spermatozoïde est par là rendue impossible.

La copulation externe des deux cellules est suivie de phénomènes qui s'accomplissent à l'intérieur du vitellus et que l'on peut appeler l'acte de fécondation interne.

Le filament cesse de se mouvoir et échappe bientôt à l'observation ; mais la tête du spermatozoïde pénètre lentement dans le vitellus (Fig. 139, A) et gonfle ensuite en absorbant un liquide (Fig. 139, B). Elle se transforme ainsi en une petite vésicule que l'on peut appeler *noyau sperma-*

tique, parce qu'elle est essentiellement formée par la nucléine de la tête du spermatozoïde. Le noyau spermatique prend une coloration intense dans le carmin, etc. Immédiatement

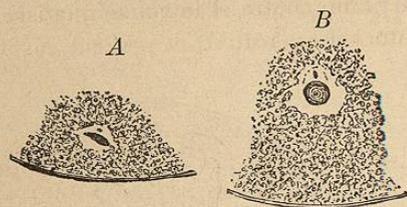


FIG. 139. — A et B. Fragments de coupes pratiquées à travers des œufs fécondés d'*Asteracanthion*. Le noyau spermatique est précédé d'un corpuscule central (spermocentre). D'après Fol.

en avant de lui, contre sa face dirigée vers le centre de l'œuf (Fig. 139, A et B), Fol a récemment observé la présence d'un corpuscule beaucoup plus petit, autour duquel le vitellus commence à prendre une disposition radiée (Fig. 140, A) pour former peu à peu une figure rayonnante (une étoile) qui devient de plus en plus nette en même temps qu'elle prend de plus en plus d'extension. Il est probable que ce corpuscule dérive de la pièce intermédiaire du filament spermatique. Fol lui a donné le nom de *spermocentre* (corpuscule central mâle). Un corpuscule semblable, l'*ovocentre* de Fol (corpuscule central femelle), se distingue aussi contre la surface du noyau ovulaire opposée au noyau spermatique.

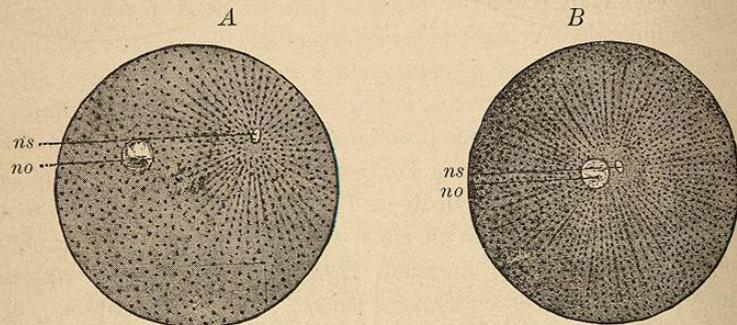


FIG. 140. — A. Œuf fécondé d'un *Echinoderme*. O. HERRWIG, Embryologie, fig. 18. La tête du spermatozoïde qui a pénétré dans l'œuf s'est transformée en un noyau spermatique (ns), autour duquel existe une radiation protoplasmique. Le noyau ovulaire se trouve encore à quelque distance du noyau ovulaire (no). B. Œuf fécondé d'un *Echinoderme*. O. HERRWIG, Embryologie, fig. 19. Le noyau spermatique (ns) et le noyau ovulaire (no) sont au voisinage l'un de l'autre et sont entourés d'une radiation protoplasmique.

Alors se manifeste un phénomène intéressant (Fig. 140, A et B). Le noyau ovulaire et le noyau spermatique s'approchent simultanément l'un de l'autre et cheminent l'un vers l'autre à travers le vitellus avec une rapidité croissante. Le noyau spermatique, toujours précédé de sa radiation dont le centre est occupé par le corpuscule central, change plus rapidement de place que le noyau ovulaire avec son ovocentre. Les deux noyaux se mettent en contact au centre de l'œuf, où ils sont immédiatement entourés par une auréole de protoplasme homogène, d'où partent les rayons d'une radiation commune (stade soleil et auréole de Fol).

Dans l'espace de vingt minutes le noyau ovulaire et le noyau spermatique se fusionnent ensuite en un *noyau de segmentation* unique (Fig. 141, I à IV). Ils s'appliquent d'abord étroitement l'un contre l'autre, s'aplatissent mutuellement selon leurs faces en contact (Fig. 141, II) et perdent ensuite

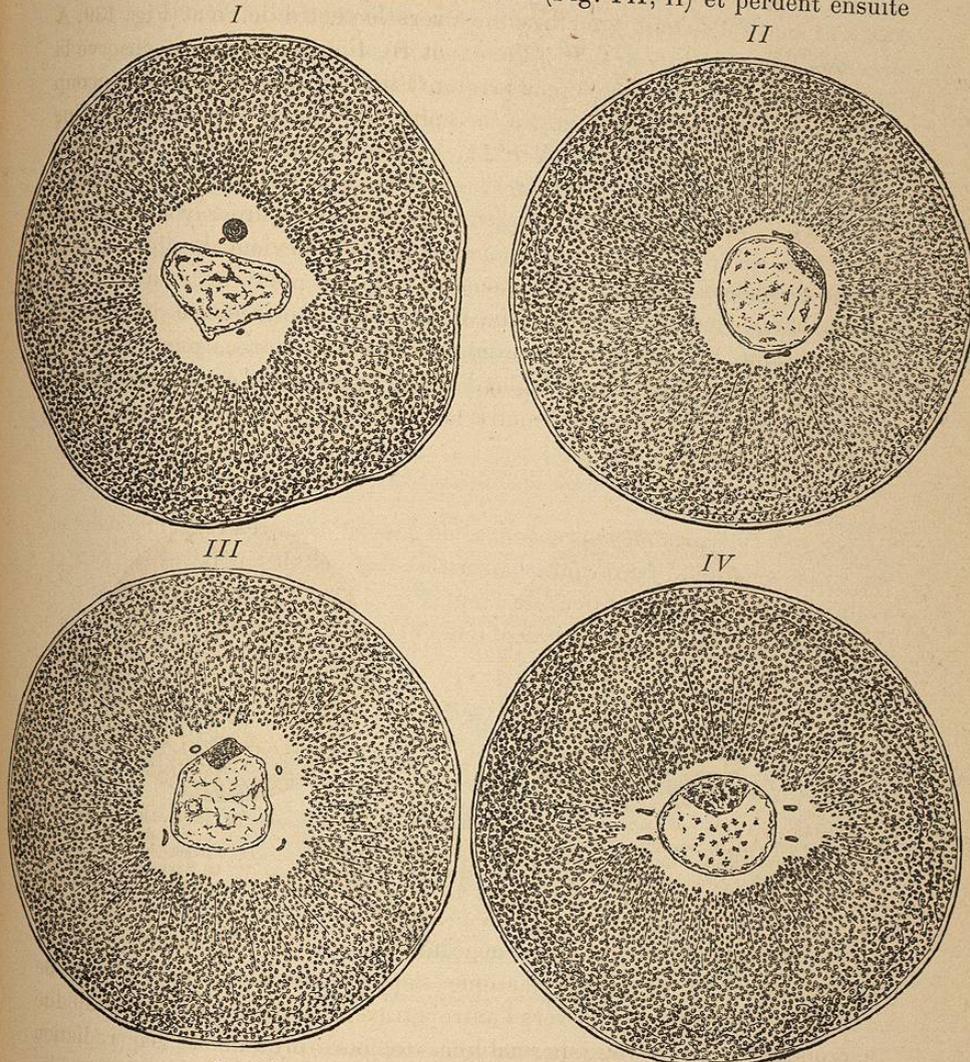


FIG. 141. — Le quadrille des centres, d'après Fol (VII, 14).

leur limite nette en formant un espace nucléaire commun. Dans cet espace la substance provenant du spermatozoïde se distingue longtemps encore sous la forme d'une masse granuleuse de nucléine, qui absorbe vivement les matières colorantes.

L'union du noyau ovulaire et du noyau spermatique est bientôt suivie du *fusionnement des corpuscules centraux* (Fig. 141). Ces corpuscules sont logés dans l'auréole de protoplasme homogène, en des points de la surface du noyau de segmentation opposés l'un à l'autre (Fig. 141, II). Ils s'étirent aussitôt suivant une direction tangentielle à la surface du noyau, prennent l'un et l'autre la forme d'une haltère et finalement se divisent en deux moitiés qui s'écartent en sens inverse (Fig. 141, III) et contournent un quart de la circonférence du noyau de segmentation. En accomplissant ce mouvement (quadrille de FOL, VII, 14) les deux moitiés du spermocentre se rapprochent des deux moitiés correspondantes de l'ovocentre et les rencontrent suivant un plan du noyau coupant à angle droit le plan dans lequel elles se trouvaient primitivement (Fig. 141, IV). Là, *chaque moitié du spermocentre se fusionne avec une moitié de l'ovocentre : il en résulte la formation des deux corpuscules polaires de la première figure de division*. On peut alors considérer la fécondation comme achevée, car tous les changements ultérieurs sont en connexion immédiate avec la division nucléaire.

b) ASCARIS MEGALOCEPHALA

L'œuf de l'*Ascaris megalocephala* nous fournit d'autres renseignements sur la fécondation. Déjà avant la formation des cellules polaires le spermatozoïde pénètre à l'intérieur de l'œuf (Fig. 127 et texte p. 223) : il vient finalement se placer au centre de l'œuf (Fig. 142, I) pendant que la vési-

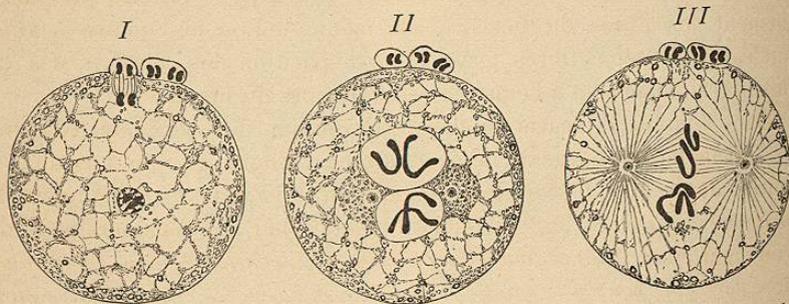


FIG. 142 (I à III). — Trois schémas destinés à faire comprendre le cours du processus de la fécondation chez *Ascaris megalocephala* bivalent.

cule germinative se transforme en le fuseau polaire que nous avons décrit précédemment, gagne la surface du vitellus et donne naissance à plusieurs cellules polaires. Aux dépens de la substance du noyau du spermatozoïde, de même qu'aux dépens de la moitié interne du second fuseau polaire (Fig. 142, I) se développe un noyau vésiculeux. Ces deux noyaux, noyau spermatique et noyau ovulaire, cheminent ensuite l'un vers l'autre ; mais,

à l'inverse de ce qui se passe chez les Échinodermes, le noyau situé au centre de l'œuf est le noyau spermatique, tandis que le noyau ovulaire marche à sa rencontre en venant de la périphérie. Les deux noyaux sont sensiblement de même taille ; ils s'appliquent étroitement l'un contre l'autre, mais restent longtemps séparés et entrent en une courte phase de repos. Même lorsque plus tard ils se préparent à former le premier fuseau de segmentation, ils ne se fusionnent pas encore. De ce fait et de cette autre circonstance que chez *Ascaris megalocephala* il ne se forme pendant la segmentation du noyau qu'un très petit nombre de segments nucléaires très grands et faciles à compter, VAN BENEDEN (VI, 4 a et 4 b) a pu compléter nos données sur la fécondation par la découverte fondamentale suivante :

Pendant les phénomènes préparatoires à la formation du premier fuseau de segmentation, la nucléine, dans le noyau ovulaire et dans le noyau spermatique encore séparés l'un de l'autre, se transforme en un fin filament qui décrit plusieurs sinuosités dans l'espace nucléaire. Ce filament se divise ensuite en deux anses ou segments nucléaires, contournés et de même taille (Fig. 142, II). Aux deux côtés de cette paire de noyaux apparaissent deux corpuscules polaires, dont l'origine n'a pu encore être observée chez l'*Ascaris*. Alors les deux noyaux vésiculeux cessent d'être nettement séparés du vitellus ambiant.

Entre les deux corpuscules polaires (Fig. 142, III), qui sont entourés d'un système radié d'abord faible, mais qui devient ensuite plus net, se forment les fibres du fuseau ; en même temps les quatre segments nucléaires, devenus libres grâce à la disparition des contours des deux noyaux, se disposent à l'équateur et en dehors du fuseau.

Dans l'œuf de l'*Ascaris* du cheval, la réunion des deux noyaux sexuels, qui est le dernier terme de la fécondation, n'a donc lieu que lors de la formation du premier fuseau de segmentation, à laquelle ils contribuent dans la même mesure. La loi fondamentale établie par VAN BENEDEN peut donc s'énoncer ainsi : *Les segments nucléaires du premier fuseau de segmentation dérivent, pour une moitié, du noyau ovulaire et, pour l'autre moitié, du noyau spermatique. Ils peuvent donc être distingués en mâles et femelles. Or, comme, lors de la segmentation du noyau, les quatre segments nucléaires se scindent longitudinalement pour s'écarter ensuite vers les deux corpuscules polaires, il se forme deux groupes de quatre anses filles, dont deux sont d'origine mâle et deux d'origine femelle. Chaque groupe se transforme ensuite en le noyau au repos de la cellule fille. Ceci prouve d'une façon irréfutable que chacun des deux noyaux des deux premiers blastomères reçoit la même quantité de nucléine du noyau ovulaire que du noyau spermatique.*

2° Fécondation des Phanérogames

Les découvertes relatives au processus de la fécondation chez les Phanérogames, découvertes que nous devons en toute première ligne aux travaux de STRASBÜRGER (VII, 38) et de GUIGNARD (VII, 15), sont en parfaite harmonie avec les résultats obtenus dans le règne animal. Les objets les plus favorables à cette étude nous sont fournis par les Liliacées et, principalement, par *Lilium Martagon* et *Fritillaria imperialis*. Au filament spermatique correspond le grain de pollen chez les Phanérogames; à l'œuf des animaux correspond la cellule-œuf végétale qui est logée dans l'ovaire du pistil et qui constitue la partie la plus importante du sac embryonnaire.

Lorsque le grain de pollen est arrivé sur le stigmate, son contenu commence à sortir par un point ramolli de la membrane et à se développer en un long tube (Fig. 143), qui se fraye de haut en bas un chemin à travers le style jusqu'à ce qu'il ait atteint un sac embryonnaire. Là, il se rapproche encore de la cellule-œuf en passant

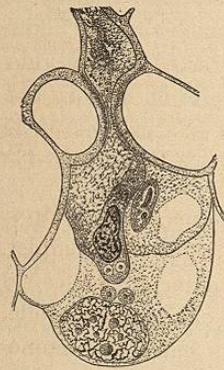


FIG. 143. — Coupe du sac embryonnaire de *Lilium Martagon*. D'après GUIGNARD, XV, fig. 75. A l'extrémité du tube pollinique, dont la paroi ramollie laisse sortir le contenu, on voit le noyau sexué mâle avec ses deux corpuscules centraux. Le noyau sexué femelle (noyau ovulaire) est également pourvu de ses deux corpuscules centraux. A droite, à l'extrémité du tube pollinique on remarque une synergide qui commence à se décomposer.

entre les deux synergides. Le grain de pollen et le tube pollinique renferment deux noyaux: un noyau végétatif, qui ne joue aucun rôle dans la fécondation, et un noyau sexué. Le noyau sexué mâle vient se placer à l'extrémité du tube pollinique, quand ce dernier a pénétré jusqu'à la cellule-œuf. De là il pénètre, à travers la membrane cellulosique ramollie, dans le protoplasme de l'œuf, précédé toujours par une paire de corpuscules centraux étroitement unis, dont la découverte a été faite par le botaniste français GUIGNARD (Fig. 143). Il rencontre bientôt le noyau ovulaire

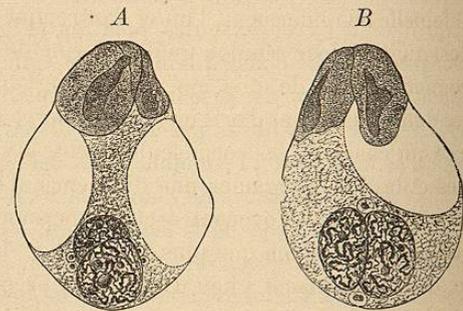


FIG. 144. — Œuf de *Lilium Martagon*. D'après GUIGNARD, XVI, fig. 80 et 81. A. Peu de temps après l'union du noyau sexué femelle et du noyau sexué mâle. B. Stade ultérieur. Le fusionnement des corpuscules centraux est à peu près complet.

ou noyau sexué femelle, à la surface duquel on distingue aussi une paire de corpuscules centraux.

Les deux noyaux sexués copulent ensuite (Fig. 144) de même que les quatre corpuscules centraux. La copulation des corpuscules centraux a lieu de telle sorte qu'il se forme à leurs dépens deux nouvelles paires de corpuscules, dont chacun se compose d'un élément d'origine mâle et d'un élément d'origine femelle. Les nouvelles paires de corpuscules se placent aux faces opposées du noyau de copulation ou de segmentation et deviennent aussitôt les deux corpuscules polaires du premier fuseau nucléaire (Fig. 145).

Comme dans les cellules sexuelles des animaux, lors de la formation du pollen et de la cellule-œuf des Phanérogames, la nucléine et le nombre des segments nucléaires qui en dérivent se réduisent à la moitié de ce qu'ils sont dans un noyau normal. Ainsi, tandis que chez *Lilium Martagon* les noyaux ordinaires forment, lors de la division, vingt-quatre segments nucléaires qui se scindent longitudinalement en deux groupes de vingt-quatre segments nucléaires filles, le noyau sexué mâle et le noyau sexué femelle ne renferment, l'un et l'autre, que douze segments nucléaires. Ce n'est que par leur réunion qu'il se forme de nouveau un noyau complet, le premier fuseau de division, avec vingt-quatre segments nucléaires mères, dont douze sont d'origine paternelle et douze d'origine maternelle.

En ce qui concerne les corpuscules centraux il existe entre les Échinodermes et les Phanérogames une différence d'ordre secondaire. Chez les premiers, au début l'ovocentre et le spermocentre sont simples et ne se dédoublent par division que plus tard; chez les Phanérogames, au contraire, ce dédoublement a lieu d'une façon précoce dans le tube pollinique et dans la cellule-œuf.

Si maintenant nous comparons les résultats que nous venons de faire connaître (p. 240 à 247), nous pouvons établir les lois fondamentales suivantes, en ce qui concerne le processus de la fécondation chez les animaux et les plantes phanérogames:

Lors de la fécondation s'accomplissent des phénomènes morphologiques manifestes. Parmi ces phénomènes, l'essentiel, le plus important, est l'union de deux noyaux de cellules provenant de deux cellules sexuelles différentes:

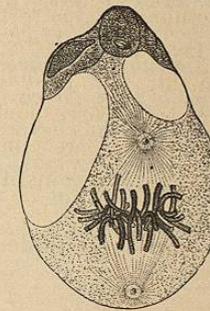


FIG. 145. — Œuf du sac embryonnaire de *Lilium Martagon* avec son noyau en division. La plaque nucléaire se compose de vingt-quatre segments nucléaires. D'après GUIGNARD, XVI, fig. 83.

l'un est le noyau ovulaire ou noyau sexué femelle ; l'autre, le noyau spermatique ou noyau sexué mâle.

Pendant l'acte de la fécondation se fusionnent :

1° *Des quantités équivalentes de substance nucléaire colorable (nucléine) mâle et femelle ;*

2° *Les deux moitiés d'un corpuscule central mâle avec les moitiés correspondantes d'un corpuscule central femelle. De ce fusionnement naissent les deux corpuscules polaires de la première figure de division nucléaire.*

La substance nucléaire colorable mâle et la substance nucléaire colorable femelle sont, en ce qui concerne leur masse et le nombre des segments nucléaires qu'elles engendrent, réduites à la moitié de ce qu'elles sont dans un noyau normal. Ce n'est que par suite de leur fusionnement que se reconstituent et la masse complète de substance nucléaire et le nombre complet des segments nucléaires d'un noyau normal.

3° Fécondation des Infusoires

Les Infusoires constituent un objet extraordinairement important pour l'étude générale de la fécondation. Les phénomènes de reproduction sexuelle ont été découverts chez eux grâce aux recherches intéressantes de BALBIANI et de BÜTSCHLI (VII, 6). Les travaux classiques récents de MAUPAS (VII, 30) et de R. HERTWIG (VII, 21) nous ont fourni sur ce sujet les données les plus complètes.

On sait que les Infusoires se distinguent des autres organismes inférieurs par ce caractère très curieux, que leur appareil nucléaire s'est différencié en deux noyaux de valeur physiologique inégale : un macronucléus ou noyau principal (Fig. 146 *k*) et un ou plusieurs micronucléus encore appelés noyaux accessoires ou sexuels (*nk*). Quand ils sont bien nourris, les Infusoires (que l'on peut élever dans une goutte d'eau pour les étudier) se multiplient par division transversale (Fig. 147). Lors de la division, le macronucléus et le ou les micronucléus s'allongent simultanément et se divisent en deux.

Lorsque les conditions sont favorables, la multiplication agame est si active qu'un même individu peut se diviser environ 13 fois dans l'espace de six jours et produire, par conséquent, 7,000 à 8,000 rejetons, dans ce laps de temps.

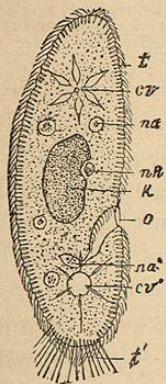


FIG. 146. — *Paramæcium caudatum*. Figure schématisée. Empruntée à R. HERTWIG, Zool., fig. 139. *k*, macronucleus; *nk*, micronucleus; *o*, orifice buccal (cytostome); *na'*, vacuole nutritive en voie de formation; *na*, vacuole nutritive; *cv'*, vacuole contractile à l'état de réplétion; *cv*, vacuole contractile à l'état de contraction; *t*, trichocystes qui en *t'* sont projetés au dehors.

Les essais de culture de MAUPAS et de R. HERTWIG semblent établir que les Infusoires ne peuvent perpétuer longtemps leur espèce par la seule nutrition et la multiplication par division. Dans ces conditions, après un certain nombre de générations agames, il se produit des transformations de l'appareil nucléaire, qui peuvent aller jusqu'à sa disparition complète ; la multiplication devient alors impossible. Ce sont ces modifications que MAUPAS a appelées la *dégénérescence sénile* et qui déterminent la mort de ces organismes. Pour que l'espèce se conserve, il semble absolument nécessaire qu'après un nombre déterminé de multiplications par division deux individus s'unissent en un acte sexuel, entrent en conjugaison. Chez les individus appartenant à une même culture les conjugaisons ont lieu presque simultanément : c'est ce phénomène que l'on connaît sous le nom d'*épidémie de conjugaisons*.

Pendant une épidémie de conjugaisons, qui dure plusieurs jours, on constate, dans le cristalliseur où on les cultive, que les Infusoires, au lieu d'être isolés, sont presque tous accouplés. MAUPAS a observé que *Leucophrys patula* entre en conjugaison après 300 générations agames environ, tandis que *Onychodromus* le fait après 140 générations agames, et *Stylo-nichia*, après 120 générations seulement. On peut provoquer, dans une culture, une épidémie de conjugaisons en affamant les Infusoires, comme on peut la retarder en fournissant à ces organismes une nourriture abondante. On peut même, dans ce dernier cas, empêcher complètement la conjugaison et alors les individus meurent par dégénérescence sénile.

Ces considérations générales étant connues, occupons-nous du processus de la fécondation lui-même et étudions les transformations qui s'accomplissent chez les Infusoires conjugués, transformations qui s'effectuent dans l'espace de plusieurs jours. Nous prendrons comme base de notre description *Paramæcium caudatum*, parce que cette espèce nous offre les caractères les plus simples, son appareil nucléaire ne consistant qu'en un macronucléus et un seul micronucléus (Fig. 148).

Lorsque se manifeste la tendance à la copulation, on voit « deux Paramécies s'accoler d'abord par leurs extrémités antérieures, puis par toute l'étendue de leur face ventrale, de telle sorte que l'orifice buccal de l'une

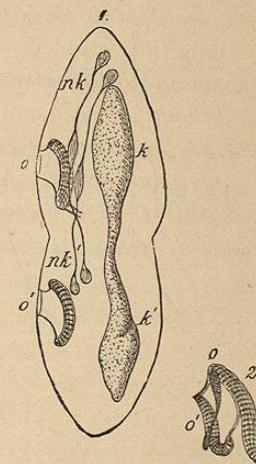


FIG. 147. — *Paramæcium aurelia* en voie de division fissipare. La figure 2 montre la façon dont se forme, à un stade précédent, le cytostome de l'animal postérieur, par étranglement du cytostome de l'animal antérieur. R. HERTWIG, Zool., fig. 140. *k*, macronucleus; *nk*, micronucleus; *o*, orifice buccal du futur animal antérieur; *nk'*, *k'*, *o'*, mêmes éléments du futur animal postérieur.