

sionner l'union avec la cellule-œuf au repos. Elle s'est donc transformée, pour devenir motile, en un filament spermatique contractile et, en s'adaptant de plus en plus à son rôle, elle s'est débarrassée de plus en plus de toutes les substances qui, comme le vitellus ou le protoplasme lui-même, mettent obstacle à ce but principal. En même temps elle a pris une forme qui lui permet de traverser les enveloppes dont l'œuf s'entoure pour se protéger et de pénétrer dans le vitellus.

Nous pouvons appliquer les expressions « mâle et femelle » aux noyaux que contiennent les éléments cellulaires ainsi différenciés sexuellement, bien que ces noyaux soient équivalents par la masse et par la qualité de leur substance. Seulement les dénominations « noyau mâle » et « noyau femelle », nous ne devons les considérer que comme synonymes de « noyau provenant d'une cellule mâle » et de « noyau provenant d'une cellule femelle ». Chez les Infusoires aussi on peut appeler mâle le noyau migrateur, et femelle, le noyau stationnaire, dans le sens de la définition que nous venons de donner, c'est-à-dire que le premier va à la recherche du second pour s'unir avec lui.

L'antithèse qui s'est établie entre les cellules sexuelles par la division du travail et l'adaptation à des rôles opposés existe dans tout le règne organique partout où les individus dans lesquels se développent les cellules sexuelles mâles et les cellules sexuelles femelles, se distinguent par des caractères sexuels. Toutes les dispositions anatomiques qui concernent le sexe ne sont que des variations d'un seul et même thème : d'une part, permettre aux cellules sexuelles de se réunir et, d'autre part, permettre à l'œuf de se bien nourrir et de se protéger. Les dispositions anatomiques qui favorisent le premier de ces deux points, nous les appelons organisation mâle ou caractères sexuels mâles ; celles qui favorisent le second point, nous les appelons organisation femelle ou caractères sexuels femelles.

*La fécondation est l'union de deux cellules et, plus spécialement, le fusionnement de deux substances nucléaires équivalentes dérivant de deux cellules ; mais elle n'est nullement la neutralisation de deux antithèses sexuelles, car ses antithèses ne reposent que sur des caractères d'ordre secondaire.*

L'exactitude de ce principe se démontre mieux encore que nous ne l'avons fait jusqu'ici, si nous comparons les processus de la reproduction dans tout le règne organique et que nous cherchions alors à établir comment se sont progressivement développées les différences entre les cellules qui s'unissent lors de la fécondation. Le règne des protistes et le règne végétal nous fournissent de nombreux exemples intéressants des formes primordiales et fondamentales de la reproduction sexuelle ainsi que de l'origine des différences sexuelles dans le règne animal et le règne végétal.

5° *Formes primordiales et fondamentales de la reproduction sexuelle et première manifestation des différences sexuelles*

L'étude des organismes inférieurs, des Noctiluques, des Diatomées, des Grégarines, des Conjuguées et autres Algues inférieures nous apprend que chez une foule de ces organismes apparaissent, en cycles réguliers, des fusionnements de deux individus, que nous ne pouvons considérer autrement que comme un phénomène de fécondation.

Chez les *Noctiluques* la conjugaison débute de la manière suivante. Deux individus de même taille et ne se distinguant l'un de l'autre par aucun caractère s'unissent par leurs orifices buccaux et se fusionnent ensuite par résorption de leur membrane cellulaire. Il se forme entre eux un pont d'union qui s'élargit de plus en plus. Les masses protoplasmiques se confondent de toutes parts jusqu'à ce que les deux individus aient donné naissance à une grande vésicule cellulaire. Les deux noyaux, chacun accompagné d'un corpuscule central, se rapprochent et s'accolent, mais ne se fusionnent pas, ainsi que l'ont prouvé les études d'ISHIKAWA (VII, 25). Après un certain temps, le couple de *Noctiluques* conjugues se divise en deux cellules par suite de la formation d'une cloison intermédiaire. Au début de cette division, les deux noyaux accolés en un couple s'étirent, s'étranglent en leur milieu et se divisent en deux moitiés qui s'écartent l'une de l'autre, de telle sorte que des deux moitiés de chaque noyau l'une passe dans un des deux produits de division, et l'autre, dans l'autre produit. De ce processus de copulation naissent donc deux nouveaux individus, la substance nucléaire de chacun d'entre eux possédant une double origine. La fécondation est ensuite suivie, de plus ou moins près, d'une multiplication active par bourgeonnement et d'une formation de zoospores.

L'ordre des *Conjuguées* (VII, 14) qui comprend trois familles, les *Desmidiacées*, les *Mésocarpées* et les *Zygnémacées*, est particulièrement important pour l'étude des formes fondamentales de la fécondation.

KLEBAHN (VII, 27) a étudié dans ses détails le phénomène de la fécondation chez deux espèces de *Desmidiacées*, *Closterium* et *Cosmarium*.

Deux cellules de *Closterium*, comparables dans leur forme à un fuseau recourbé, s'accolent suivant leur longueur, et sont ensuite réunies par une sécrétion gélatineuse. Elles émettent alors une saillie en leur milieu. Les deux saillies se juxtaposent sur une grande étendue et, à la suite de la résorption de la cloison qui les séparait, elles se fusionnent en un canal de copulation commun. Dans ce canal s'accumule peu à peu tout le proto-

plasme des deux cellules conjuguées : pour cela il se sépare de l'ancienne membrane cellulaire et se fusionne ensuite en un corps sphérique unique, qui finalement s'entoure lui-même d'une membrane propre.

La spore de copulation ou zygote provenant de ce fusionnement de deux individus équivalents reste plusieurs mois au stade de repos (Fig. 150). Elle possède deux noyaux, qui sont les noyaux des cellules conjuguées, mais qui restent séparés pendant toute la durée du stade de repos. Ce n'est qu'au printemps, lorsque recommence une nouvelle période de végétation, que les deux noyaux s'accolent intimement et se fusionnent complètement en un noyau unique, le noyau conjugué ou noyau de segmentation.

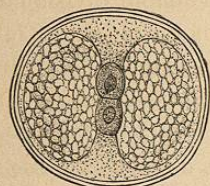


FIG. 150. — Zygote de *Closterium* peu de temps avant la germination. D'après KLEBAHN, pl. XIII, fig. 3.

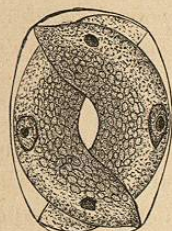
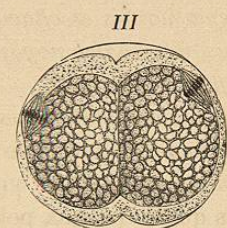
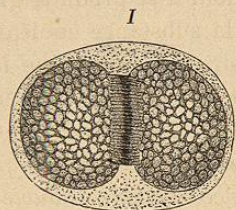


FIG. 151. — Différents stades de la germination du *Closterium*. D'après KLEBAHN, pl. XIII, fig. 6 b, 8, 9, 11 et 13.



A cette époque, la zygote, entourée d'une fine membrane, s'échappe de l'ancienne membrane cellulosique ; son noyau de segmentation se transforme en un grand fuseau d'un aspect un peu inusité (Fig. 151, I). Ce fuseau se divise ensuite en deux demi-fuseaux (Fig. 151, II), qui ne reviennent pas au stade de repos nucléaire, mais qui se préparent immédiatement à une seconde division (Fig. 151, III). Il se forme donc, aux dépens du noyau conjugué, quatre noyaux, par deux divisions consécutives sans phase de repos intermédiaire (Fig. 151, IV).

Sur ces entrefaites, le corps protoplasmique de la zygote s'est aussi divisé en deux hémisphères (Fig. 151, IV), contenant chacun deux noyaux issus de la division d'un fuseau. Ces deux noyaux acquièrent rapidement un aspect différent : l'un d'eux, que KLEBAHN appelle le grand noyau,

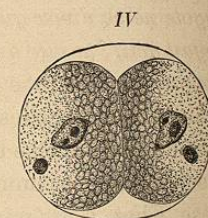
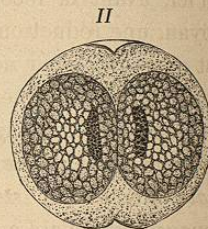


FIG. 152. — Deux *Closterium* nées d'une zygote et pas encore sorties de leur enveloppe commune.

devient volumineux et vésiculeux ; l'autre, le petit noyau, reste petit, se colore d'une façon très intense et disparaît plus tard sans laisser de trace. A ce qu'il me semble, le petit noyau disparaît à la façon des fragments du macronucléus et des fuseaux accessoires des Infusoires. Avant que cette disparition soit achevée, les deux moitiés de la zygote prennent peu à peu la forme d'une cellule habituelle de *Closterium* (Fig. 152).

Quelle est la signification des deux divisions consécutives du noyau conjugué sans phase de repos intermédiaire ? Il me semble qu'elle atteint au même but, mais d'une façon un peu différente, que la division de réduction lors de la maturation de l'œuf et de la cellule spermatique. Nous avons vu qu'ici, avant la fécondation, il se produit, grâce à la double division du noyau, une réduction de la substance nucléaire à la moitié de ce qu'elle est dans un noyau normal, ce qui empêche la substance nucléaire d'être doublée par fusionnement de deux noyaux à la suite de la fécondation. De même il me semble que chez les Desmidiacées il s'opère après la fécondation une réduction de la substance nucléaire, qui ramène à la quantité normale la masse de substance nucléaire doublée par la copulation de deux noyaux complets. Le noyau conjugué, au lieu de se diviser en deux noyaux filles égaux, se divise par deux divisions consécutives immédiatement en quatre noyaux petites-filles égaux ; mais le corps protoplasmique de la zygote ne se divise qu'en deux moitiés et chacune d'elles ne renferme qu'un noyau actif, tandis que deux des quatre noyaux petites-filles disparaissent comme étant devenus superflus.

Si l'on comptait les segments nucléaires aux différents stades de ce phénomène, l'hypothèse que je viens d'exposer deviendrait une certitude. Une observation fréquemment faite par KLEBAHN vient à l'appui de mon hypothèse. Chez *Cosmarium* les quatre noyaux petites-filles dérivant du noyau conjugué se répartissent inégalement sur les deux moitiés résultant de la division de la zygote : l'une de ces moitiés ne contient qu'un noyau, tandis que l'autre en possède trois, dont deux s'atrophient. Il est donc indifférent que les deux noyaux destinés à s'atrophier se répartissent, lors de la division de la zygote, sur les deux cellules ou sur l'une d'elles seulement. Ces noyaux se comportent donc comme des inclusions vitellines.

Tandis que chez les Desmidiacées on observe la copulation de cellules vivant isolément, les *Zygnémacées* nous apprennent que les phénomènes de copulation peuvent aussi s'accomplir dans des colonies cellulaires, chez lesquelles de nombreuses cellules distinctes sont réunies en une série sous la forme de filaments.

Lorsque dans le feutrage serré que l'Algue forme dans l'eau deux filaments se touchent sur une certaine étendue, il s'accomplit des conjugaisons entre les cellules voisines. D'habitude toutes les cellules se préparent

simultanément à entrer en reproduction : elles émettent les unes vers les autres des saillies latérales. Ces saillies se fusionnent en leurs points de contact : pour cela, la cloison qui les sépare se résout et il en résulte la formation de canaux transversaux qui unissent, comme les échelons d'une échelle, à des distances égales, les deux filaments en voie de conjugaison (Fig. 153). Les corps protoplasmiques se détachent ensuite de leur membrane cellulosique et se fusionnent après un certain temps.

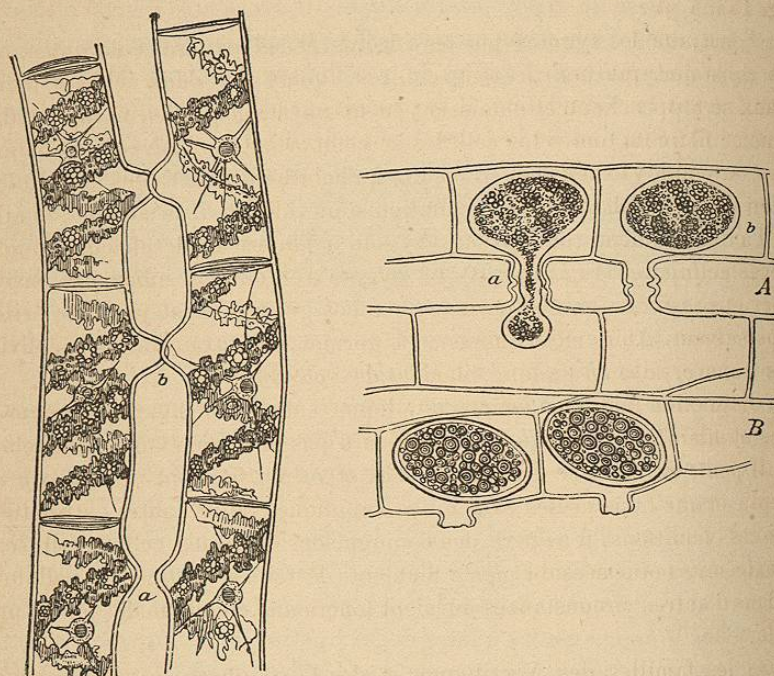


FIG. 153. — *Spirogyra longata*. D'après SACHS, fig. 410. A gauche, quelques cellules des deux filaments qui se préparent à la conjugaison ; elles montrent les rubans de chlorophylle enroulés en spirale et dans lesquels sont plongés des grains d'amidon disposés en cercles ; on y voit aussi disséminées de petites gouttes d'huile. Dans chaque cellule, le noyau est entouré d'une couche de protoplasme, de laquelle partent des filaments protoplasmiques qui se rendent à la paroi cellulaire. En *a* et *b*, les protubérances qui se forment avant la copulation. En *A*, la conjugaison est en voie d'accomplissement : en *a*, le corps protoplasmique d'une cellule pénètre dans l'autre cellule ; en *b*, les deux cellules sont déjà fusionnées ; en *B*, les jeunes zygotes sont déjà revêtus d'une membrane.

Chez les diverses espèces de Zygnémacées se montre alors une différence, peu importante en elle-même, mais qui est très intéressante et très remarquable parce qu'elle nous apprend de quelle façon peuvent commencer à s'établir des différences sexuelles.

Chez *Monjeotia* par exemple, les deux corps protoplasmiques entrent dans le canal de copulation d'une façon semblable à ce qui se passe chez les Desmidiacées ; là, ils se fusionnent en une zygote, qui devient sphérique, expulse un liquide et s'entoure d'une membrane. Dans ce cas, les

deux cellules se comportent de la même manière ; on ne peut désigner ni l'une ni l'autre sous le nom de mâle ou de femelle.

Chez d'autres espèces, comme *Spirogyra* (Fig. 153), l'une des deux cellules reste passive dans sa membrane, tandis que l'autre cellule, que l'on peut appeler mâle, cherche à l'atteindre. Elle s'engage dans le canal de copulation et le traverse pour arriver à la cellule femelle, comme si elle était attirée par elle. Finalement elle se fusionne avec elle en une zygote (Fig. 153, A, *a*).

Si l'on traite les zygotes par les réactifs et les matières colorantes, on peut constater que peu de temps après l'union des deux cellules leurs noyaux se rapprochent et s'unissent en un noyau conjugué. Comme dans un même filament toutes les cellules se comportent exclusivement comme mâles ou comme femelles, il en résulte qu'habituellement toutes les cellules de l'un des deux filaments en copulation sont vides de leur contenu, tandis que l'autre filament contient une zygote à l'intérieur de chacun de ses espaces cellulaires (Fig. 153, B). La zygote s'entoure de plusieurs enveloppes et passe une longue période de repos généralement jusqu'au printemps suivant. Alors elle commence à germer et se transforme par divisions transversales en un long filament de *Spirogyra*.

La distinction que nous venons d'indiquer entre filaments de *Spirogyra* mâles et filaments femelles n'est d'ailleurs pas absolue, mais plutôt relative. Il peut, en effet, se faire qu'un seul et même filament de *Spirogyra* se replie et que l'une de ses extrémités s'applique contre l'autre extrémité. Dans ces conditions, il s'opère des conjugaisons entre les cellules situées aux extrémités opposées du même filament, de telle sorte que des cellules qui dans d'autres circonstances auraient fonctionné comme mâles jouent un rôle femelle.

Dans les familles des Noctiluques et des Conjuguées, que nous avons examinées jusqu'ici et auxquelles il faut ajouter les Diatomées, les Grégarines, etc., ce sont de grandes cellules délimitées par des membranes qui s'accouplent, après avoir traversé une période de multiplication végétative par simple division. Des végétaux inférieurs appartenant à la classe des Algues nous fournissent une seconde série de formes primordiales de la reproduction sexuelle. En vue de la reproduction, ces végétaux produisent des cellules spéciales, les zoospores, qui se distinguent des cellules végétatives par leur taille moindre, par l'absence de membrane cellulaire et par la présence de deux fouets ou de nombreux cils vibratiles, à l'aide desquels elles se meuvent spontanément dans l'eau. Ces éléments ont un intérêt spécial parce qu'ils nous montrent comment se sont développées, par différenciation progressive et par division du travail, des cellules de sexualité contraire très accentuée, des œufs typiques et des filaments spermatiques typiques.

Les zoospores sont de petites cellules mobiles, sans membrane et généralement piriformes (Fig. 154, 155, 157 et 158). Leur extrémité effilée, le rostre, est antérieure et précède la zoospore qui se meut dans l'eau; elle consiste en un protoplasme hyalin, renfermant souvent une tache pigmentée rouge ou brune (tache oculiforme). Le reste du corps de la zoospore est, selon les espèces, hyalin ou coloré en vert, en rouge ou en brun: il renferme une ou deux vacuoles contractiles (Fig. 154). La locomotion s'effectue par les fouets vibratiles qui naissent de l'extrémité antérieure, hyaline. Il en existe habituellement deux (Fig. 154), plus rarement un seul ou quatre ou plus encore (Fig. 14).



FIG. 154. — Zoospore de *Microgromia socialis*. D'après R. HERTWIG.

Les zoospores se forment à certaines époques soit par bipartition répétée, soit par formation multiple (p. 219), aux dépens du contenu d'une cellule mère. Quand elles naissent par bipartition, leur nombre est minime et se monte à 2, 4, 8 ou 16. Quand elles naissent par formation multiple, au contraire, leur nombre peut être extrêmement considérable, parce qu'alors aussi les cellules mères possèdent un volume important; il peut s'en former jusqu'à 7,000 ou même 20,000 aux dépens d'une seule cellule mère. La membrane de la cellule mère se rompt en un point quelconque et les zoospores s'échappent au dehors.

Il existe deux espèces de zoospores, qui se forment à des époques différentes: des zoospores qui se multiplient par voie asexuelle et donnent naissance à de nouvelles petites Algues, et des zoospores qui doivent être fécondées. Les cellules mères qui donnent naissance aux premières, les botanistes les appellent des *sporangies*; celles qui engendrent les dernières, ils les appellent des *gamétanges*.

Nous ne nous occuperons ici que des spores sexuées ou gamètes.

Chez beaucoup d'algues inférieures les spores qui s'accouplent (Fig. 155, a, b, c, d) ne se distinguent nullement les unes des autres, ni par leur taille, ni par leurs mouvements, ni par aucun caractère quelconque (*Ulothrix*, *Bryopsis*, *Botrydium*, *Acetabularia*, etc.).

Chez d'autres espèces, au contraire, il se manifeste des différences sexuelles qui nous permettent de distinguer des gamètes mâles et des gamètes femelles.

Dans le premier cas, on dit que la fécondation est *isogame*; dans le second cas, qu'elle est *oogame*.

*Botrydium* ou *Ulothrix* peuvent nous servir d'exemple de la fécondation *isogame* (Fig. 155). Si l'on réunit dans une goutte d'eau de petites gamètes provenant de cultures différentes et qu'on les observe en s'aidant d'un fort grossissement, on peut aisément constater qu'aussitôt il en est qui se

rapprochent par leurs extrémités antérieures hyalines (b), se mettent au contact et commencent, peu de temps après, à se fusionner. D'abord elles s'appliquent latéralement l'une contre l'autre (c); puis elles se fusionnent progressivement d'avant en arrière.

Les couples (d) tournoient encore pendant un certain temps dans l'eau. Leur mouvement est irrégulièrement intermittent et prend un caractère chancelant. Après un certain temps, le fusionnement est tel que les deux gamètes accouplés forment un corps unique, ovale, plus épais, dans lequel l'accouplement de deux individus ne se trahit que par la présence de deux taches oculiformes et de quatre fouets vibratiles (e, d). Alors le produit du fusionnement des deux gamètes, la zygote, ralentit peu à peu ses mouvements, finit par se mettre complètement en repos, perd ses fouets vibratiles, soit qu'ils se rétractent, soit qu'ils se détachent. La zygote s'arrondit et s'entoure d'une membrane propre.

Souvent le stade de repos se manifeste déjà quelques minutes après le début de l'accouplement; mais, dans d'autres cas, la zygote, encore dépourvue de membrane et pourvue des quatre cils, peut tournoyer dans l'eau pendant trois heures avant que ses cils disparaissent et qu'elle ne tombe au fond de la préparation.

L'apparition progressive de la différenciation sexuelle peut se poursuivre, mieux encore que chez les Conjugues, chez les nombreuses espèces d'Algues inférieures à fécondation gamétique.

De même que chez *Spirogyra* (Fig. 153), l'une des deux cellules conjuguées, absolument équivalentes, peut être considérée comme femelle parce qu'elle reste au repos et doit être recherchée par l'autre cellule pour entrer en conjugaison, de même une relation analogue se manifeste chez les *Phæosporées* et les *Cullériacées*.

Chez certaines espèces de *Phæosporées*, les cellules mobiles ou gamètes mâles et femelles ne peuvent se distinguer les unes des autres lorsqu'elles sortent de leurs cellules mères: elles ont la même taille et sont pourvues,

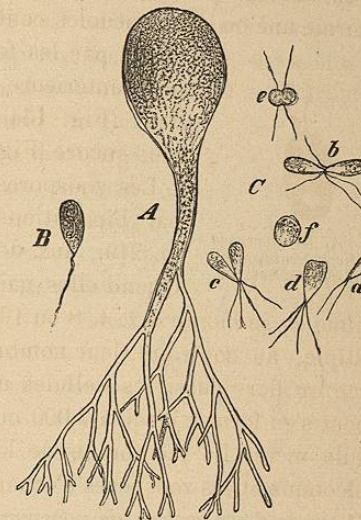


FIG. 155. — *Botrydium granulatum*. D'après STRASBÜRGER, fig. 139. A. Une petite plante de taille moyenne; Grossissement: 28 diamètres. B. zoospore fixée par l'iode; Grossissement: 540 diamètres. C. Isogamètes: a, une isogamète isolée; b, deux isogamètes au moment où elles se mettent en contact; c, d, e, deux isogamètes en voie de fusionnement; f, zygote résultant du fusionnement complet de deux isogamètes. Grossissement: 540 diamètres.