Recherches sur les organismes inférieurs. VI. Considérations théoriques sur l'origine polyphylétique des modes d'alimentation, de la sexualité, et de la mortalité, chez les organismes inférieurs

Author(s): Jean Massart

Source: *Bulletin du Jardin botanique de l'État a Bruxelles*, Vol. 1, Fasc. 6 (May, 1905), pp. 325-354

Published by: [National Botanic Garden of Belgium](#)

Stable URL: <http://www.jstor.org/stable/3666510>

Accessed: 05/07/2014 08:12

Your use of the JSTOR archive indicates your acceptance of the Terms & Conditions of Use, available at <http://www.jstor.org/page/info/about/policies/terms.jsp>

JSTOR is a not-for-profit service that helps scholars, researchers, and students discover, use, and build upon a wide range of content in a trusted digital archive. We use information technology and tools to increase productivity and facilitate new forms of scholarship. For more information about JSTOR, please contact support@jstor.org.

National Botanic Garden of Belgium is collaborating with JSTOR to digitize, preserve and extend access to *Bulletin du Jardin botanique de l'État a Bruxelles*.

<http://www.jstor.org>

RECHERCHES SUR LES ORGANISMES INFÉRIEURS

VI

CONSIDÉRATIONS THÉORIQUES

SUR

L'ORIGINE POLYPHYLÉTIQUE

DES MODES D'ALIMENTATION,
DE LA SEXUALITÉ, ET DE LA MORTALITÉ,
CHEZ LES ORGANISMES INFÉRIEURS ⁽¹⁾

par JEAN MASSART,

professeur à l'Université de Bruxelles, conservateur au Jardin botanique.

Sommaire.

	Pages.
INTRODUCTION	326
I. — Modes d'alimentation	328
A. — Distinction des trois modes d'alimentation.	328
1. Alimentation autotrophe	328
2. Alimentation diffusive	328
3. Alimentation vacuolaire	328
B. — Alimentation des organismes primordiaux	329
C. — Genèse de l'alimentation vacuolaire et de l'alimentation diffusive	329
D. — Genèse de l'alimentation autotrophe.	331
E. — Perte de l'alimentation autotrophe, (Alimentation diffusive secondaire.)	332
II. — Sexualité	333
A. — Distinction des trois modes de procréation.	333
1. Propagation végétative.	333
2. Multiplication asexuelle	333
3. Reproduction sexuelle	333

⁽¹⁾ Cette note paraît aussi dans les *Annales de la Société royale des Sciences médicales et naturelles de Bruxelles*, t. XIII, fasc. 3.

	Pages.
B. — <i>Genèse de l'isogamie et de l'oogamie.</i>	333
C. — <i>Perte de la sexualité (apogamie).</i>	335
D. — <i>Sexualité supplémentaire.</i>	336
E. — <i>Perte de la sexualité supplémentaire</i>	339
III. — Mortalité	340
A. — <i>Considérations générales.</i>	340
B. — <i>Distinction des deux modes de mortalité</i>	341
1. Mortalité somatique	341
a) Mort par usure	341
b) Mort par suppression d'emploi.	342
c) Mort par raison phylogénique	342
d) Mort pour l'alimentation de cellules voisines.	342
e) Mort préparatoire au fonctionnement.	342
2. Mortalité réductionnelle	342
C. — <i>Genèse de la mortalité somatique</i>	343
D. — <i>Perte de la mortalité somatique.</i>	346
E. — <i>Genèse de la mortalité réductionnelle</i>	347
F. — <i>Perte de la mortalité réductionnelle.</i>	348
RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS	349
LISTE BIBLIOGRAPHIQUE.	351

Introduction.

Tous les naturalistes sont actuellement d'accord pour admettre que les organismes évoluent, que toutes les espèces qui vivent à présent dérivent d'espèces antérieures, provenant elles-mêmes d'autres encore plus anciennes. C'est la connaissance de cette filiation qui est la base de la systématique. Malheureusement, nous sommes loin de connaître complètement l'arbre généalogique des êtres vivants, car toutes ses portions anciennes ont disparu, laissant à peine quelques fossiles, fragmentaires et d'interprétation difficile. Nous sommes dans la situation d'un historien qui aurait à reconstituer toute la généalogie d'une famille fondée il y a de longs siècles, dont les archives ont été détruites et sur laquelle il n'existe plus d'autres documents que de mauvais portraits de famille, effacés par le temps, et dont l'attribution est d'ailleurs douteuse. Comment donc agira l'historien s'il a la chance d'être mis en présence des derniers survivants de la famille? Il n'aura guère d'autre ressource que de les étudier attentivement au point de vue de leurs particularités physiques, intellectuelles et morales, et de les grouper suivant l'affinité plus ou moins grande qu'ils paraissent avoir les uns avec les autres. Peut-être réussira-t-il à retrouver les grandes lignes de l'arbre généalogique. Mais combien nombreuses les causes d'erreur, et quelle incertitude dans le résultat final! Telle branche, dont le chef est connu, est complètement éteinte, sans qu'on sache à quelle époque remonte sa disparition; telle autre a donné des rejetons tout à fait aberrants, qui se sont exclus eux-

mêmes de la famille, tant certains traits de visage, certaines passions ou certains vices se trouvaient exagérés chez eux. A ces deux causes d'erreur, résultant de l'extinction ou de la variation excessive de certaines lignées, vient s'en joindre une troisième, qui tient à l'origine multiple de certains caractères. Supposons que l'historien sache avec certitude, par d'anciens portraits appartenant incontestablement à des membres de la famille, qu'à un moment donné une alliance introduisit dans une des branches un individu à cheveux roux et à nez aquilin, et que ces caractères ont été transmis aux descendants; le savant sera-t-il autorisé à réunir dans une même lignée tous les descendants qui présentent cette particularité? Une semblable façon d'opérer conduirait aux pires déductions, puisque nous apprenons par l'observation journalière que ces caractères peuvent fort bien s'effacer chez certains rejetons, dont la parenté réelle serait donc méconnue, — tandis que les cheveux roux et le nez aquilin ont pu apparaître aussi dans d'autres branches.

C'est cette origine multiple, « polyphylétique », d'un caractère ou d'un complexe de caractères, qui constitue la plus grosse des difficultés que le naturaliste doit surmonter, quand il s'occupe de reconstituer la phylogénie des organismes. La présente étude a pour objet de montrer que cet écueil existe déjà chez les organismes inférieurs, voisins de ceux qui ont donné naissance aux Animaux et aux Végétaux. Seulement cette démonstration ne peut être faite que sur un arbre généalogique dressé d'avance, puisque pour établir qu'un même caractère a surgi à différentes reprises, il est nécessaire de savoir — ou de croire qu'on sait — comment les diverses lignes de descendance se rattachent les unes aux autres. Chemin faisant, j'aurai aussi l'occasion de montrer que les caractères dont on constate la genèse dans des lignées distinctes se sont également effacés de nouveau dans des branches fort éloignées les unes des autres.

Pour faire cette double démonstration, je ferai appel à trois fonctions qui sont tellement complexes, et dont l'importance pour la conservation de l'individu et pour la perpétuation de l'espèce est à ce point prépondérante, qu'on serait tenté de croire qu'elles n'ont pu être réalisées qu'une seule fois dans le cours de l'évolution, et qu'elles constituent donc des caractères de premier ordre pour la systématique; — tout comme le généalogiste dont il était question plus haut, aurait pu s'imaginer que la présence de cheveux roux et d'un nez aquilin suffirait à établir le proche cousinage de certains des membres de la famille dont il avait à démêler les parentés. Les trois fonctions fondamentales dont je me propose d'étudier la genèse et l'effacement dans le cours de l'évolution sont l'alimentation, la sexualité et la mortalité.

I. — Modes d'alimentation.

A. DISTINCTION DES TROIS MODES D'ALIMENTATION. — Quand on étudie la façon dont les matières nutritives parviennent à l'intérieur des cellules, on arrive à cette conclusion que tous les procédés d'alimentation cellulaire se rangent en trois catégories.

1. *L'alimentation autotrophe*, par laquelle les cellules prennent au monde extérieur des matières exclusivement minérales, — anhydride carbonique, eau, sels dissous, etc., — et avec ces matières brutes réalisent la synthèse totale des substances organiques les plus complexes, les graisses, les hydrates de carbone, les ferments, les albuminoïdes. Le plus souvent, la force qui opère la synthèse est fournie par la lumière solaire, et les cellules contiennent un pigment assimilateur. C'est ainsi que se nourrissent les cellules vertes, ou brunes, ou rouges des Algues, les cellules vertes des Plantes supérieures, les cellules jaunes de certains Flagellates, etc. On connaît aussi, par les travaux de M. Winogradsky (1890-1891), des Bactéries qui opèrent la synthèse totale des matières organiques en utilisant d'autres forces que la lumière.

2. *L'alimentation diffusive*. — Les cellules qui possèdent ce mode de nutrition sont incapables de faire de la matière vivante avec des composés minéraux ; elles doivent donc se nourrir de substances organiques préformées, qu'elles font pénétrer dans leur corps par diffusion. Mais, d'ordinaire, l'aliment tel qu'il existe dans le monde extérieur n'est pas directement utilisable, puisqu'il ne peut pas traverser la couche périphérique du protoplasme. Aussi la cellule doit-elle lui faire subir tout d'abord une préparation, qui consiste le plus souvent à le solubiliser à l'aide de zymases, d'acides, etc. C'est le mode d'alimentation le plus répandu : on le trouve chez les Bactéries, les Champignons, les cellules profondes et non éclairées des Végétaux ; la plupart des cellules de l'économie animale, par exemple, les cellules musculaires et les cellules épidermiques se nourrissent aussi de cette façon. La nutrition parasitaire et la nutrition saprophytique, de la physiologie végétale, n'en sont que des cas particuliers.

3. *L'alimentation vacuolaire*. — Ici, les cellules, au lieu de répandre au loin les corps qui vont rendre solubles les aliments, englobent ceux-ci dans leur protoplasme et les enferment dans une petite vacuole où elles sécrètent les zymases nécessaires. Ce procédé est celui des Amibes, ainsi que des leucocytes et des autres phagocytes des Animaux, qui saisissent leur nourriture par tous les points de la périphérie du corps ; les Infusoires et beaucoup de Flagellates, chez lesquels un point déterminé de la surface est spécialisé en vue de la préhension, rentrent dans la même catégorie.

B. ALIMENTATION DES ORGANISMES PRIMORDIAUX. — Dans les conditions actuelles d'existence, les cellules autotrophes peuvent seules se nourrir exclusivement de matières minérales et mener une vie indépendante. De là à imaginer que les premiers organismes qui ont peuplé notre planète menaient une vie analogue à celle des êtres autotrophes, il n'y a qu'un pas. Mais une pareille conclusion serait erronée. Avant que la vie apparût sur la terre, des substances organiques devaient nécessairement y exister déjà, puisque de telles substances sont indispensables pour servir de support à la Vie. Dès qu'un grumeau composé d'un mélange de ces matières eût acquis l'ensemble des propriétés qui caractérisent l'être vivant, il devint aussitôt le siège des modifications chimiques destinées à lui procurer de la force; il s'usa donc, et pour survivre à son usure, il fut forcé de réparer ses pertes; bref, il se nourrit. Mais de quelle façon? Cette première ébauche d'être vivant possédait-elle déjà les structures si délicates et si compliquées qui doivent intervenir pour permettre à l'organisme d'assimiler de toutes pièces des corps inorganiques? N'est-il pas plus logique de supposer, avec M. Bütschli (1890, p. 33), que les matières organiques qui avaient pris naissance n'avaient pas été employées intégralement à faire le premier organisme, et que celui-ci put se borner à incorporer à sa propre substance une partie de la matière préexistante qui était restée dans son voisinage? Dans cette hypothèse, les organismes contemporains de l'aurore de la vie sur notre globe, se seraient nourris de substances à peu près semblables à celles qui les constituaient eux-mêmes, et dont l'assimilation n'exigeait qu'un effort minime.

C. GENÈSE DE L'ALIMENTATION VACUOLAIRE ET DE L'ALIMENTATION DIFFUSIVE. — Nous ne connaissons pas, dans la nature présente, des organismes aussi rudimentaires que ceux que nous venons de décrire. Parmi ceux qui vivent maintenant, il en est pourtant beaucoup qui se rapprochent des êtres primitifs, en ce sens qu'ils se nourrissent également sans grands efforts, puisqu'ils n'absorbent que des substances organiques toutes formées. Mais, à la différence des premiers, ils doivent amener l'aliment à un état tel qu'il puisse pénétrer dans leur protoplasme et y être assimilé.

Les descendants immédiats des organismes primordiaux, avaient-ils l'alimentation diffusive ou bien l'alimentation vacuolaire? Il n'est pas possible de donner à cette question une réponse définitive, d'autant plus que beaucoup de cellules, peu spécialisées, possèdent à la fois les deux modes d'alimentation : ainsi les Mycétozoaires se nourrissent en saprophytes aux dépens des matières dissoutes dans le milieu, et, en même temps, ils englobent des aliments solides dans des vacuoles; de même, les leucocytes laissent diffuser à leur intérieur les substances sanguines, mais ils dévorent aussi les cellules vieilles et les microbes.

Toujours est-il que parmi les plus rudimentaires des organismes inférieurs, il en est qui se nourrissent par diffusion, tandis que d'autres font

pénétrer les aliments solides dans leur corps. Les premiers sont les Bactéries, êtres dont la couche périphérique du protoplasme est rigide et qui doivent donc dissoudre leurs aliments au loin. Si nous écartons les Schizophytes, auxquels leur structure protoplasmique, très différente de celle des autres êtres, assigne une place à part, et qui appartiennent sans doute à une autre souche que le restant des organismes (Massart, 1901), nous constatons que tous les groupes qui doivent être considérés comme occupant la base de leurs lignées respectives, possèdent l'alimentation vacuolaire, tandis que dans les groupes dérivés des premiers, l'alimentation diffusive fait son apparition. Ce fait ressort nettement du tableau I, à la fin de ce travail.

Les Rhizopodes ont tous, à une exception près, l'alimentation vacuolaire; leurs dérivés, les Champignons, se nourrissent par diffusion.

Les Sporozoaires, tous plus ou moins parasites, se nourrissent par diffusion; seulement, dans plusieurs groupes, chaque individu présente une phase transitoire d'amibe, ce qui semble indiquer qu'eux aussi dérivent d'espèces qui possédaient l'alimentation vacuolaire; la forme amiboïde est surtout nette chez les Myxosporidies et chez les Hémospories.

Les plus rudimentaires des Flagellates ⁽¹⁾, les Pantostomatines, ont l'alimentation vacuolaire. Chez les Protomastigines, une spécialisation s'est opérée, et les aliments ne sont plus ingérés que par un point déterminé du corps. Certaines Protomastigines, plus évoluées, telles que *Tetramitus rostratus*, ont acquis la faculté de se nourrir exclusivement par diffusion, dans les conditions ordinaires; à d'autres moments, ils perdent les fouets, assument la forme d'amibe, et saisissent les aliments par toute la surface du corps. Les Craspedomonadines ont également la propriété de se nourrir comme des amibes à certains moments de leur existence; mais quand ils ont le fouet et la collerette caractéristiques, ils n'ingèrent les aliments que par une portion localisée de leur surface (Francé, 1897). Chez d'autres Flagellates, il est fort difficile de décider si l'alimentation vacuolaire a passé directement à l'alimentation diffuse, ou si, au contraire, les espèces à alimentation diffusive dérivent d'ancêtres autotrophes, qui ont perdu la chromophylle. Il paraît fort probable que les Dinoflagellates ont commencé par avoir l'alimentation vacuolaire. A mon avis, l'ancêtre commun des Dinoflagellates et des Cystoflagellates était voisin d'*Oxyrrhis*, qui, tout comme les Dinoflagellates : a) porte deux fouets, dont l'un s'insère dans un sillon longitudinal; b) il nage en arrière; c) enfin, il se divise transversalement. Beaucoup de Gymnodi-

⁽¹⁾ Dans le tableau I, les Flagellates sont classés conformément au système de M. Senn (1900), sauf que j'y ai ajouté les Dinoflagellates et les Cystoflagellates, ainsi que les Phycoflagellates (Volvocinées), et que j'ai séparé les Craspedomonadines des Protomastigines.

niacées sont normalement dépourvues de plastides, et ingèrent des aliments solides par une bouche située près de la base des fouets.

D'autres Gymnodiniacées ont acquis une chromophylle et mènent une vie autotrophe. Toutefois, il n'est pas rare, surtout chez *Amphidinium operculatum*, vivant dans un milieu riche en matières organiques, de rencontrer au milieu des individus pigmentés, de nombreux individus qui ont perdu plus ou moins complètement la chromophylle, et qui se nourrissent par diffusion. Parmi les Euglénines, il semble également que l'on doive considérer comme primitives les formes à alimentation vacuolaire (Péranématacées); celles-ci auraient donné les Astasiacées, à alimentation diffuse. Il est bien vrai que certaines Péranématacées sont à divers points de vue (par exemple pour les fouets) plus spécialisées que les Astasiacées et surtout que les Euglénacées pr. d., qui sont autotrophes. Mais il paraît pourtant impossible d'admettre qu'une cellule à alimentation autotrophe, telle qu'une Euglénacée, ait pu reprendre l'alimentation vacuolaire; tout au moins peut-on assurer que nulle part, chez les Algues ou chez les Végétaux supérieurs, on n'assiste à une pareille transformation.

Les Infusoires Suceurs et les Infusoires Ciliés ont tous l'alimentation vacuolaire, à l'exception de quelques espèces vivant dans le tube digestif ou dans le sang des animaux, qui ont perdu la bouche, et se nourrissent par diffusion (*Anoplophrya*).

D. GENÈSE DE L'ALIMENTATION AUTOTROPHE. — Ce mode d'alimentation a apparu dans bon nombre de lignées.

Chez les Schizophycées il y a déjà deux lignes de descendance distinctes qui se nourrissent de matières minérales : 1° celle des Thiobactéries, qui ont une chromophylle rouge, la bactériopurpurine; 2° celle des Schizophycées, où la chromophylle est vert bleuâtre, parfois brunâtre ou violacée.

Le groupe des Rhizopodes ne contient qu'une seule espèce autotrophe : c'est *Paulinella chromatophora*, étudié par M. Lauterborn (1895); la chromophylle paraît être analogue à celle des Schizophycées.

Les Infusoires ne contiennent également qu'une espèce incontestablement autotrophe : c'est un *Vorticella* décrit et étudié en détail par M. Engelmann (1883).

Nous voici déjà en présence de quatre lignées d'organismes qui ont acquis la chromophylle d'une façon indépendante. Les Flagellates seuls ont donné naissance, à six reprises distinctes, à des espèces autotrophes : 1° les Dinoflagellates qui ont une chromophylle généralement jaune brunâtre, parfois vert bleuâtre; 2° les Chrysomonadines dont la chromophylle est jaune; les formes inférieures, *Chrysamoeba* et *Chromulina* (Klebs, 1892), ont conservé l'alimentation vacuolaire en même temps qu'elles acquéraient les chromoplastes; 3° les Chloromonadines, à chromophylle verte; 4° les Euglénines, également à chlorophylle; 5° les

Cryptomonadines, à chromophylle très variable : tantôt les chromoplastes sont vert bleuâtre (*Cryptomonas glauca*) : tantôt ils sont brunâtres (*C. erosa*) ; parfois certains individus, d'une espèce en général brune, sont verts ; il y a même parmi elles un organisme à pigment assimilateur rouge, *Rhodomonas baltica*, décrit par M. Karsten (1898). Il est difficile de décider si *Chilomonas*, qui est incolore, est le parent ou le descendant des formes autotrophes. Enfin, 6°, les Phycoflagellates, toujours colorés en vert, sauf les Polytomacées, probablement primitives, qui sont incolores (Francé, 1894).

C'est sans doute des Phycoflagellates que les Algues vertes, et par leur intermédiaire les Plantes supérieures, ont hérité leur chlorophylle.

Quant aux Algues brunes (Dictyotées et Phéophycées) et aux Floridées, leur origine est fort obscure ; elles ont peut-être acquis leurs chromophylles d'une façon indépendante.

Jetons maintenant un coup d'œil d'ensemble sur les organismes autotrophes. Nous constatons que ceux-ci dérivent parfois directement d'espèces à alimentation vacuolaire (Rhizopodes, Chrysomonadines, Infusoires). D'autres ont pour ancêtres immédiats des êtres qui se nourrissent par diffusion (Thiobactéries, Schizophycées). Dans les autres lignées, l'origine immédiate reste douteuse.

Si nous connaissions davantage la constitution chimique des pigments assimilateurs, nous verrions sans doute que chacun d'eux s'est constitué plusieurs fois dans le cours de l'évolution. Ainsi la chromophylle vert-bleuâtre, si caractéristique des Schizophycées (encore appelées Cyanophycées), a été réalisée aussi, probablement identique, chez *Paulinella* (Rhizopode), chez certains *Gymnodinium* (Dinoflagellates) et chez *Cryptomonas glauca* (Cryptomonadine).

E. PERTE DE L'ALIMENTATION AUTOTROPHE. (ALIMENTATION DIFFUSIVE SECONDAIRE.) — Dans beaucoup de lignées, la chromophylle peut disparaître ; les organismes reprennent alors l'alimentation diffusive. Certaines Schizophycées (Massart, 1901, p. 263) sont à peu près incolores. J'ai eu l'occasion d'étudier aussi une espèce d'*Oscillatoria* dont les individus sont les uns pigmentés, les autres tout à fait décolorés ; ces derniers ne sont plus phototaxiques. M. Zumstein (1900) a montré qu'*Euglena gracilis*, cultivé à l'obscurité, perd à la fois la chlorophylle et les plastides. Dans le bassin à *Victoria regia* du Jardin botanique de Bruxelles, on trouve des individus hyalins de *Dinobryum Sertularia* (Chrysomonadine). Des exemplaires décolorés de *Chlamydomonas* et de *Chlorogonium* (Phycoflagellates) ont été souvent signalés, notamment par M. Klebs (1883). On connaît diverses Diatomées, vivant au fond des eaux, qui ont perdu la chromophylle et ont dû adopter l'alimentation saprophytique secondaire (Benecke, 1900 ; Koorders, 1901). Enfin, une Floridée qui a adopté la vie parasitaire a également renoncé à la chromophylle : c'est le *Harveyella* décrit par M. Kuckuck (1894) et M. Sturch (1899).

Il est inutile de dire ici que beaucoup de Phanérogames ont perdu la chlorophylle, soit qu'elles aient trouvé le moyen de vivre en parasites (Balanophoracées, Orobanchacées, etc.), soit qu'elles exploitent, grâce à l'association avec des Champignons, un humus très riche en matières organiques (Orchidacées saprophytes, Gentianacées saprophytes, etc.). Les Phanérogames qui ont perdu la nutrition autotrophe, appartiennent au moins à une quinzaine de lignées différentes.

II. — Sexualité.

A. DISTINCTION DES TROIS MODES DE PROCRÉATION. — La procréation des organismes se fait de trois façons différentes :

1. *Propagation végétative.* — Dans les cas les plus simples, un organisme, généralement unicellulaire, se divise en deux moitiés équivalentes, qui s'isolent et vont vivre séparément. C'est ce qui se passe lors de la bipartition des Bactéries, des Desmidiacées, des Infusoires, etc. Ailleurs une portion plus ou moins spécialisée se sépare de l'individu initial; il se produit ainsi un véritable bouturage. Dans cette catégorie rentrent le bourgeonnement des *Saccharomyces*, la formation des hormogonies chez les Oscillatoriacées, celle des oïdies et des conidies chez beaucoup de Champignons, le bouturage ou le marcottage naturels des Siphonales, du Fraisier, le bourgeonnement des Hydres, etc.

2. *Multiplication asexuelle.* — Elle est caractérisée par une rénovation préalable de la cellule. Celle-ci a le plus souvent mené une vie végétative; tout à coup, elle se modifie profondément, perd certains caractères et en acquiert d'autres; bref, elle subit une transformation radicale, et devient une cellule vraiment nouvelle. C'est le cas pour les zoospores des Algues, qui sont pourvues de fouets, d'un stigma, de vacuoles contractiles, et d'autres organes que la cellule initiale ne possédait pas. Très souvent, une division plus ou moins répétée accompagne ou suit immédiatement la rénovation, de sorte que chaque cellule végétative, au lieu de se changer en une seule cellule procréatrice, en produit un nombre considérable. Ainsi, une cellule mère d'asque donne généralement huit spores; un zoosporange de *Laminaria* produit une multitude de zoospores.

3. *Reproduction sexuelle.* — Ici, les cellules rénovées ne sont pas capables, si elles restent isolées, de refaire un nouvel individu : elles doivent d'abord se fusionner deux à deux. Tantôt les cellules qui conjuguent, ou gamètes, sont égales (isogamie : formation de zygotes); tantôt elles sont de grosseur et de structure différentes (oogamie : formation d'œufs fécondés) : l'une est un spermatozoïde, l'autre un œuf.

B. GENÈSE DE L'ISOGAMIE ET DE L'OOGAMIE (voir tableau phylogénique II). — Les Schizophytes sont tous agames; la sexualité n'a jamais apparu chez eux.

Dans l'autre souche d'organismes, les groupes les moins évolués sont également agames : Amébiens, Protéomyxées. Mais chaque lignée a produit, à diverses reprises, des descendants isogames, puis des descendants oogames.

Les Rhizopodes nous présentent, au-dessus des Foraminifères et des Mycétozoaires, restés agames, les Héliozaïres, isogames : *Actinophrys* (Schaudinn, 1896), *Actinosphaerium* (R. Hertwig, 1899). Chez les Radiolaires, M. Brandt (1885, 1890) a décrit des phénomènes dont le détail n'est pas élucidé. Certaines espèces produisent des cellules flagellées, toutes petites et semblables; d'autres, des cellules flagellées de deux grosseurs. Les petites cellules égales sont peut-être des gamètes isogames, les autres, des œufs et des spermatozoïdes.

Les Champignons montrent toutes les transitions entre l'isogamie et l'oogamie. Les Chytridiées inférieures sont peut-être agames (*Olpidium*, *Sphaerita*). D'autres, également peu évoluées, sont certainement isogames (*Reessia*). Les plus élevées en organisation sont oogames (*Polyphagus*). C'est sans doute de Champignons non parasites, voisins des Chytridiées supérieures, que dérivent les Oomycètes, tous à oogamie bien nette. Quant aux Zygomycètes, ils proviennent probablement de Chytridiées inférieures. Les Zygomycètes sont isogames; parfois pourtant, par exemple chez *Syncephalis* et chez *Basidiobolus*, les deux gamètes sont de taille inégale, ou bien ils présentent des différences dans la façon de se comporter l'un vis-à-vis de l'autre : ils ne font pas chacun la moitié du chemin, comme chez *Mucor*; mais l'un des deux est immobile, et c'est l'autre, généralement plus petit, qui fait tout le trajet. Il y a donc chez eux une tentative d'oogamie. Les Ascomycètes descendent, selon toute vraisemblance, de Zygomycètes pleinement isogames : leurs représentants inférieurs (*Eremascus*) sont isogames; puis les deux gamètes se différencient un peu (*Dipodascus*); puis ils deviennent très nettement différents (*Pyronema*) (voir le tableau p. 337).

La reproduction sexuelle des Sporozoaires a été beaucoup étudiée dans ces dernières années, tout au moins chez les Télosporidies, car les Néosporidies (Sarcosporidies et Myxosporidies) doivent jusqu'à présent être considérées comme agames. Les Grégarines sont isogames (Siedlecki, 1899, Berndt, 1902); les Coccidies sont oogames (Schaudinn und Siedlecki, 1897, Siedlecki, 1898, 1899, Schaudinn, 1900); les Hémosporidies sont également oogames (Grassi, 1900).

Les Euflagellates sont-ils tous agames? M. Prowazek (1903) figure la conjugaison isogame de *Monas vivipara*; mais il est permis de se demander si c'est bien à un phénomène sexuel que l'auteur avait affaire. M. Schaudinn (1904) vient aussi de décrire l'oogamie chez *Trypanosoma*. Les Dinoflagellates sont sans doute isogames (Zederbauer, 1904), de même que les Cystoflagellates (Ischikawa, 1891). Quant aux Phycoflagellates, leurs représentants inférieurs sont isogames (*Chlamydomonas*, *Polytoma*); les supérieurs sont oogames (*Eudorina*, *Volvox*).

Les Algues montrent aussi l'apparition multiple de l'oogamie. Dans les Conjuguées, on assiste à la spécialisation progressive des gamètes : complètement équivalents chez les Desmidiées, les Diatomées, les Méso-carpacées, ils se distinguent déjà nettement par leurs mouvements chez les *Spirogyra*; chez les *Sirogonium*, leur taille et leur mode de production sont dissemblables. — Parmi les Protococcales inférieures, il en est beaucoup (*Pleurococcus*, *Sciadium*) dont on ne connaît que la propagation végétative ou la multiplication asexuelle; mais cette agamie est probablement apparente et ne tient qu'à l'insuffisance des observations; toujours est-il que les Protococcales les mieux étudiées sont isogames (*Physocytium*, *Hydrodictyon*). — Chacun des deux groupes dérivés, les Siphonales et les Confervales, a commencé par l'isogamie pour s'élever à l'oogamie. — Parmi les Phéophycées, il y a aussi beaucoup de groupes où la conjugaison n'a jamais été observée (*Laminaria*); ailleurs, les gamètes sont égaux (*Ectocarpus*), puis inégaux, mais tous deux mobiles (*Culleria*), enfin très inégaux : le spermatozoïde mobile, l'œuf inerte (*Fucus*). — Les Floridées sont fort mal définies. Si réellement les *Porphyridium* et d'autres formes très peu différenciées appartiennent à la même lignée que les Floridées typiques, ce groupe contient des formes agames. L'isogamie semble ne pas exister chez les Floridées actuelles : les moins spécialisées (*Bangia*, *Porphyra*) sont déjà nettement oogames.

Enfin, les Infusoires montrent nettement le passage de l'isogamie à l'oogamie : les Suceurs et la plupart des Ciliés sont isogames; les Vorticellines ont les gamètes complètement distincts.

En somme, l'oogamie a apparu au moins une dizaine de fois dans l'évolution du monde organique. Dans l'estimation que nous faisons ici, nous considérons que la différenciation des gamètes ne s'est produite qu'une fois dans chacun des groupes que nous venons de citer. Or, il est très vraisemblable que dans plusieurs d'entre eux, tous les représentants oogames n'ont pas hérité leur oogamie d'un ancêtre commun. Toutefois, comme il serait impossible d'établir l'arbre phylogénique de ces groupes sur des bases quelque peu solides, nous croyons utile de ne pas pousser plus loin l'analyse.

C. PERTE DE LA SEXUALITÉ (APOGAMIE). — Sous le terme « apogamie », nous réunissons tous les cas où la conjugaison des gamètes n'a plus lieu.

L'apogamie existe déjà chez des organismes dont les gamètes sont tout à fait équivalents. Ainsi, chez diverses Mucorales et Zygomycées, de même que chez des Confervales (*Ulothrix*, *Cylindrocapsa*), on a constaté que des gamètes peuvent se développer en un nouvel individu sans avoir conjugué. Même, chez les Diatomées, il y a toutes les transitions imaginables, depuis la conjugaison vraie jusqu'à la production de gamètes qui ne conjuguent jamais, et même jusqu'aux cas où les gamètes ne se forment même plus et où ce sont des cellules végétatives quelconques qui, sans avoir passé par aucun simulateur de sexualité, se développent de la

même façon qu'une zygote ordinaire. On trouvera sur ce sujet un excellent résumé général de M. Klebahn (1902).

Voyons maintenant les organismes oogames. Il semble qu'il n'y ait pas d'apogamie chez les Zygomycètes dont les gamètes présentent déjà une ébauche de différenciation, mais il y a apogamie chez certaines Zygo-phycées dont les gamètes sont légèrement distincts (*Spirogyra*). Les êtres à cellules sexuelles nettement différenciées sont fréquemment apogames. Beaucoup d'Animaux sont parthénogénétiques (Rotifères, Nématodes, Pucerons), et il en est dont les mâles sont, jusqu'à présent, totalement inconnus (*Cryptococcus Fagi*). La parthénogenèse habituelle se rencontre aussi chez des Oomycètes (Saprologniacées), des Algues vertes (*Chara crinita*), des Floridées⁽¹⁾ (*Batrachospermum*, *Ptilota*), des Fougères (*Todea africana*), des Phanérogames (*Antennaria alpina*, *Taraxacum*). D'autres organismes semblent avoir renoncé complètement à former des organes reproducteurs, par exemple certaines Saprologniacées (*Leptomitus*), Algues (*Caulerpa*) et Fougères (*Nephrodium Filix-mas cristatum*).

Bref, l'apogamie est très fréquente et elle a été acquise par un grand nombre de lignées distinctes. Seulement, elle se restreint presque toujours à quelques espèces d'un groupe, et elle semble ne pas se léguer facilement aux descendants. Tout au moins pouvons-nous dire qu'en dehors des Champignons supérieurs dont il sera question dans le chapitre suivant, nous ne connaissons pas un seul grand groupe d'organismes où l'apogamie dérive d'un ancêtre éloigné et où tous les représentants actuels soient apogames.

D. SEXUALITÉ SUPPLÉMENTAIRE. — Le plus curieux exemple de perte de la sexualité est offert par les Champignons supérieurs (Ascomycètes et Basidiomycètes), où une sexualité nouvelle vient suppléer à la sexualité primitive, qui s'est perdue. Nous devons la connaissance de ces intéressants phénomènes aux travaux de M. Dangeard (1894-1903), de son élève, M. Sappin-Trouffy (1896), et de M. Harper (1895-1900). C'est principalement sur les observations de M. Dangeard que nous pouvons nous appuyer. Mon interprétation s'éloigne notablement de celle de ce botaniste, puisque celui-ci n'admet pas qu'il y ait de la sexualité primitive, perdue après coup, chez aucun des Ascomycètes qu'il a étudiés; pourtant il me semble que les observations de M. Harper ne laissent aucun doute à cet égard, quoiqu'elles viennent d'être contredites par M. Kuyper (1904). On comprend que dans le rapide coup d'œil général que je donne ici sur l'origine polyphylétique de quelques fonctions, il ne me soit pas possible de discuter en détail les idées contradictoires et les prétendues inexactitudes d'observation de M. Dangeard et de M. Harper. Je me contenterai donc de résumer les faits et de les interpréter de la façon qui me paraît

(¹) Chez d'autres Floridées il y a union des noyaux. (Wolfe, 1904.)

la plus rationnelle. On trouvera aussi un très bon résumé de l'état de la question dans Wager (1899).

Le tableau ci-joint résume schématiquement l'évolution de la sexualité supplémentaire.

Les Ascomycètes se rattachent directement aux Zygomycètes. Les plus

SEXUALITÉ DES ASCOMYCÈTES ET DES BASIDIOMYCÈTES.

Chaque schéma se lit dans le sens des aiguilles d'une montre.

Le trait gros représente la phase sexifère, c'est-à-dire celle qui se termine par une conjugaison. Le trait interrompu, la phase de multiplication asexuelle : formation d'ascospores ou de sporangiospores. Le trait fin, la phase de propagation végétative : formation de conidies, d'oïdies, de basidiospores, etc. (Ces mêmes spores, purement végétatives, peuvent aussi naître sur la phase sexifère.)

Les flèches indiquent les moments où se font les diverses disséminations.

L'isogamie, — l'oogamie, — l'apogamie sont indiquées respectivement par une petite ellipse (en haut du cercle), — par une ellipse dont l'une des branches porte un gros point, — par une demi-ellipse. L'isogamie supplémentaire est indiquée par une ligne qui coupe le cercle principal.

inférieurs (*Eremascus*, schéma 1) sont isogames : deux rameaux semblables conjuguent à leur extrémité libre, et la zygote ainsi produite germe directement en un asque. — Dans un genre un peu plus évolué (*Dipodascus*, schéma 2), les deux rameaux sont nettement dissemblables : l'isogamie d'*Eremascus* a fait place à l'oogamie de *Dipodascus*. Les observations de M. Juel (1902) montrent qu'une conjugaison des noyaux est incontestable ; mais des nombreux noyaux qui existent dans le rameau mâle et dans le rameau femelle, deux seulement conjuguent. — D'après M. Harper, une conjugaison nucléaire s'effectue aussi chez *Sphaerotheca* (schéma 3). La principale différence avec les formes précédentes consiste en ce que l'œuf fécondé, résultant de la conjugaison, ne donne pas immédiatement un asque : il produit d'abord un rameau ; une des cellules du rameau contient deux noyaux qui conjuguent, et c'est ce noyau qui devient le point de départ de l'asque. Après la conjugaison exocaryogamique primaire, héritée des Zygomycètes, s'intercale un acte sexuel nouveau, véritable isogamie supplémentaire, qui est endocaryogamique. M. Harper décrit les mêmes phénomènes de conjugaison, primaire et adventive, chez *Pyronema confluens* ; seulement, ici, l'œuf fécondé, au lieu de produire un seul rameau ascogone, en donne un grand nombre : chez *Pyronema* comme chez *Sphaerotheca*, le noyau de chaque jeune asque est formé par la fusion des deux noyaux qui se trouvaient dans une cellule. M. Dangeard conteste la réalité des conjugaisons primaires de *Sphaerotheca* et de *Pyronema*. D'après lui, il n'y aurait donc pas deux fusions nucléaires successives, mais une seule, qu'il compare, malgré son caractère endocaryogamique, à la fécondation primaire, exocaryogamique d'*Eremascus* et de *Dipodascus*. Cette idée ne me paraît pas acceptable. Rien ne s'oppose d'ailleurs à ce que certains organismes remplacent progressivement une sexualité par une autre et à ce que les deux sexualités coexistent à un certain moment. Nous connaissons, par les recherches de M^{lle} Nichols (1896), un Champignon où la fécondation primaire est en voie de disparition : chez *Cerastostoma brevirostre*, on observe tantôt que la fusion entre le rameau femelle et le rameau mâle s'effectue réellement, tantôt qu'elle néglige de se faire (schéma 4). D'autres Champignons ont encore fait un pas de plus : ils ne montrent plus aucun vestige de l'élément femelle, et leur apogamie est complète. La conjugaison supplémentaire, isogame, remplace ici entièrement la fécondation primaire : *Exoascus*, d'après M. Dangeard, *Saccharomyces* ⁽¹⁾, d'après MM. Janssens et Leblanc (1898) (schéma 5).

(1) Je crois qu'on doit séparer dans des lignées tout à fait distinctes, d'une part, les *Saccharomyces* vrais, qui ont perdu la sexualité primitive, et, d'autre part, les *Schizosaccharomyces*, qui, d'après les observations très précises de M. Guillermond (1902), sont des Ascomycètes inférieurs à isogamie primitive, exocaryogamique, ainsi que le *Zygosaccharomyces* de M. Barker (1901), dont des cellules distinctes conjuguent également.

E. PERTE DE LA SEXUALITÉ SUPPLÉMENTAIRE. — Chez aucun Basidiomycète on ne connaît de sexualité primaire. Mais les recherches de M. Dangeard et de M. Sappin-Trouffy ont démontré la présence d'un phénomène de conjugaison homologue de celui qui constitue le noyau de l'asque : il y a endocaryogamie dans toute baside.

Les Ustilaginées (schéma 6) présentent la conjugaison nucléaire dans les spores (qui correspondent aux téléutospores et aux basides septées ou simples des Basidiomycètes). Après dissémination, ces spores germent et donnent des sporidies, qui se détachent et germent à leur tour en produisant des conidies (ou formes-levures). Celles-ci infestent la plante nourricière et donnent un feutrage de filaments mycéliens, d'où naissent les spores.

Les Autobasidiomycètes et beaucoup de Protobasidiomycètes ont, dans les grands traits, le même cycle évolutif. Mais chez les Urédinées (schéma 7), le parasitisme a introduit diverses complications, qui sont maintenant bien étudiées. Rappelons brièvement que la conjugaison endocaryogamique a lieu dans les téléutospores. Celles-ci donnent des sporidies d'où naissent des individus ayant à la fois des écidiospores. Les dernières donnent naissance à des individus qui produisent d'abord des urédospores, puis des téléutospores. La phase qui se termine par les téléutospores est certainement l'homologue de la phase sexifère des Ustilaginées et des Ascomycètes, ainsi que le montre le moment de la conjugaison endocaryogamique; toutefois, il n'est pas possible de préciser le début de la phase sexifère. Or, M. Sappin-Trouffy (p. 185) a démontré que, dans *Endophyllum Euphorbiae sylvaticae*, les organes qui avaient toujours été décrits comme des téléutospores sont en réalité des écidiospores, puisque aucun phénomène de conjugaison nucléaire n'intervient dans ces cellules. Cette plante ne possède pas de téléutospores, donc pas de sexualité supplémentaire. Nous nous trouvons par conséquent en présence d'une nouvelle apogamie : celle qui correspond à la perte de la sexualité supplémentaire.

En résumé, les *Endophyllum* ont pour ancêtres lointains des organismes agames, devenus plus tard isogames, puis oogames, puis apogames. Plus tard, une sexualité nouvelle, isogamique et endocaryogamique, s'est substituée à la sexualité primitive. Enfin, dans le genre *Endophyllum*, cette seconde sexualité s'est effacée à son tour.

Il est même permis de se demander s'il n'y a pas parfois une troisième sexualité, remplaçant la deuxième ou se superposant à elle. M. Federley (1903-1904) vient de décrire la conjugaison cellulaire et la caryogamie dans les sporidies produites par les spores d'automne d'*Ustilago Tragonis pratensis*, tandis que les spores naissant en été donnent des sporidies qui ne conjuguent pas. Or, M. Dangeard (1894, n° 9) a décrit la fusion nucléaire (sexualité supplémentaire) dans les spores de cette espèce. M. Errera me faisait remarquer que, dans certaines spores de cette Ustilaginée, la conjugaison nucléaire des sporidies est peut-être

en train de se substituer au phénomène de la sexualité supplémentaire, qui s'accomplit normalement dans la spore de ces Champignons.

III. — Mortalité.

A. CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES. — Il y a déjà plus de vingt ans que M. Weismann insista sur le fait que les organismes les plus simples sont immortels. Quand une Bactérie se divise et donne deux Bactéries, sa « personnalité » s'est peut-être perdue, mais à coup sûr la Bactérie mère n'est pas morte, car où est son cadavre? De même pour une Amibe, pour une Euglène, pour une foule d'êtres qui se propagent par simple bipartition. Immortels sont aussi les organismes qui possèdent quelque procédé de multiplication asexuelle, par exemple des zoospores, et dont *toutes* les cellules deviennent à un moment donné des zoosporanges, tels que *Sciadium* (Protococcales), *Olpidium* (Chytridiées). Enfin, tout aussi immortels sont les êtres doués de reproduction sexuelle, soit isogame, soit oogame, mais dont *toutes* les cellules, sans exception, se transforment en gamètes, par exemple les Conjuguées, les Coccidies. On comprend, en effet, sans longues explications, qu'une cellule qui devient un gamète et qui, après avoir conjugué avec un autre gamète, est le point de départ d'un individu nouveau, est virtuellement immortelle, et qu'un individu dont toutes les cellules se transforment en gamètes est, lui aussi, doué de l'immortalité. Mais il n'en est plus de même si l'organisme contient à la fois des cellules procréatrices : conidies, spores, gamètes, etc., et des cellules végétatives : cellules assimilatrices, cellules musculaires, cellules nerveuses, etc. Les cellules procréatrices sont immortelles; quant aux cellules végétatives, leur activité les use et les encrasse : après avoir accompli leur tâche, elles devront inévitablement mourir. Dans l'édifice cellulaire d'un organisme supérieur, il faut donc distinguer : a) les cellules germinatives, qui sont immortelles par destination et ont pour mission d'assurer la conservation de l'espèce; b) les cellules corporelles ou somatiques, qui sont mortelles et ne travaillent qu'au maintien de l'individu. Nous verrons plus loin qu'il y a encore une seconde catégorie de cellules mortelles, dont la mort est directement liée au développement des cellules sexuelles.

*
* * *

Il est utile de rencontrer tout de suite trois objections qui risqueraient de nous gêner dans l'exposé de l'origine polyphylétique de la mortalité :

1° Ces cellules immortelles peuvent parfaitement mourir, dira-t-on. Ainsi, les Bactéries, malgré l'invulnérabilité que devrait leur conférer la propagation par bipartition, sont tuées par les antiseptiques; les spores des Champignons qui flottent dans l'air sont détruites par les rayons solaires, et même si elles échappent à ce danger, elles ne germeront que

si elles rencontrent un ensemble compliqué de conditions favorables ; les gamètes n'assureront leur survie que s'ils ont la chance de conjuguer avec le gamète correspondant ; or, cette chance est fort illusoire : il y a une infinité de spermatozoïdes qui sont condamnés à périr, puisque chaque espèce produit énormément moins d'œufs que de spermatozoïdes. — Il ne faut pas confondre la mort naturelle, la seule que nous envisagions, avec la mort violente, accidentelle. Sans doute, les cellules qui sont immortelles par essence peuvent néanmoins être tuées : elles périront si elles sont enlevées à leurs conditions d'existence ; si elles sont empoisonnées, écrasées, surchauffées ; si elles sont empêchées de suivre leur destinée. Mais il n'en est pas moins vrai que leur fonctionnement normal assure la continuité de leur vie, tandis que, pour les cellules végétatives, le fonctionnement normal entraîne fatalement la mort ;

2° L'immortalité ne s'étend pas au corps tout entier d'une Bactérie ou d'une Amibe. Sans cesse, l'activité vitale provoque des oxydations, des décompositions... qui font rentrer dans la nature inorganique la matière organisée constituant le protoplasme. — En effet, la cellule immortelle s'use sans répit ; seulement, elle a la faculté de réparer ses lacunes au fur et à mesure qu'elles se produisent. Les cellules somatiques, au contraire, s'usent plus vite qu'elles ne se reconstituent, et l'organisme doit se résoudre à sacrifier celles dont la caducité est irrémédiable ;

3° Les cellules immortelles laissent parfois périr brusquement une partie importante de leur corps. Quand une Bactérie donne une spore, toute la portion périphérique de la cellule meurt et se décompose ; quand une Amibe s'encyste, elle fait mourir la paroi cystique ; quand une Grégarine forme des gamètes, elle abandonne un résidu cytoplasmique relativement important. — Ces faits sont exacts ; seulement, il convient de faire remarquer que, dans tous ces exemples, la destruction ne frappe que le cytoplasme ou ses dérivés et que nulle part un noyau n'est atteint ; bref, il n'y a pas ici de mort de cellules.

B. DISTINCTION DES DEUX MODES DE MORTALITÉ. — Il importe de bien définir les diverses formes que la mortalité cellulaire peut revêtir. Pour n'être pas obligé d'entrer dans de longues explications, je ne citerai comme exemples que des faits connus de tous.

1. Mortalité somatique. — Dans le corps d'une Plante ou d'un Animal, le plus grand nombre des cellules sont vouées à une mort certaine ; il n'y a que les cellules sexuelles qui jouissent de l'immortalité, si elles réussissent à remplir leur destinée.

a) *Mort par usure.* — La majorité des cellules somatiques fonctionnent activement ; l'exercice de la vie sera la cause de leur mort. Dès qu'elles sont trop usées, la lutte pour l'existence entre les cellules les fait disparaître. Il en est ainsi pour les leucocytes, les cellules épithéliales, les cellules du parenchyme foliaire.

b) *Mort par suppression d'emploi.* — Ailleurs, les cellules meurent parce que les tissus dont elles font partie ont accompli leur mission; par exemple, les cellules qui forment les pétales des fleurs, celles de beaucoup d'organes larvaires.

c) *Mort par raison phylogénique.* — Souvent des cellules meurent sans avoir jamais joué un rôle actif : elles n'existaient que pour représenter un organe ancestral, et elles disparaissent dès que la phase évolutive dont elles font partie est dépassée. C'est le cas pour les cellules antipodes du sac embryonnaire des Angiospermes, pour les cellules du canal de Wolff chez le Mammifère femelle, et pour celles du canal de Müller chez le mâle.

d) *Mort pour l'alimentation de cellules voisines.* — Il y a des cellules qui meurent pour servir d'aliment à d'autres cellules; elles n'ont d'autre besoin que de se gorger de matières nutritives, puis, quand le moment de se rendre utiles est venu, elles se désorganisent au profit de leurs voisines. Dans cette catégorie rentrent les œufs nutritaires des Hydres et de beaucoup d'autres Animaux, les cellules de l'assise nourricière du sporange des Ptéridophytes et du sac pollinique des Phanérogames, etc.

e) *Mort préparatoire au fonctionnement.* — Il y a encore d'autres cellules qui ne sont utiles qu'après leur décès. Parfois leur mort est partielle : elles ne sacrifient que l'un de leurs constituants essentiels, le noyau; ainsi les globules rouges des Mammifères n'entrent en fonctions qu'après avoir perdu leur noyau; de même, les tubes criblés des Végétaux. Dans les vaisseaux (trachées et trachéides) des Plantes, le cytoplasme lui aussi s'efface, et de la cellule primitive la membrane seule persiste. Beaucoup de glandes animales, par exemple les glandes sébacées, ont comme unique sécrétion le produit de la désorganisation totale des cellules glandulaires.

2. Mortalité réductionnelle. — Alors que la mort somatique est absolument indépendante du mode de procréation de l'organisme, et peut tout aussi bien exister chez des êtres agames (par exemple beaucoup de Schizophycées) qu'elle peut manquer à des êtres doués de reproduction sexuelle (par exemple les Infusoires), il est un autre mode de mortalité qui est propre aux organismes possédant la sexualité et qui est déterminée par celle-ci.

Pour éviter le doublement du nombre des chromosomes à chaque génération, les êtres dont des cellules conjuguent sont obligés d'opérer à l'un ou l'autre moment de leur existence une réduction chromatique, qui ramène les chromosomes au nombre ancestral. Ainsi, chez les Animaux, cette réduction s'effectue lors de la formation des spermatozoïdes et lors de la « maturation » des œufs. Or, tandis que la réduction des chromosomes des spermatozoïdes se fait sans aucune destruction de cellules, puisque chaque cellule-mère donne quatre spermatozoïdes, la

réduction des chromosomes de l'œuf entraîne l'élimination des globules polaires, représentant, comme on le sait, trois cellules. On voit donc que la production d'un œuf fécondable exige le sacrifice de trois cellules. Nous verrons que des cas analogues de mortalité lors de la réduction chromatique (mort réductionnelle), se rencontrent aussi chez les organismes inférieurs.

C. GENÈSE DE LA MORTALITÉ SOMATIQUE (voir tableau II). — Voyons d'abord la lignée des Schizophytes. Les groupes les plus inférieurs (Bactéries, Thiobactéries, Chroococcacées, Oscillatoriacées) sont complètement immortels. Il n'y a pas chez eux la moindre différenciation des cellules : toutes sont également capables de se diviser sans relâche. Toutefois, beaucoup de Bactéries peuvent, quand les conditions de développement deviennent mauvaises, amener leur protoplasme en un point de la cellule et entourer d'une paroi très résistante la portion condensée, quittes à laisser périr les parties non utilisées pour la formation de la spore. Celle-ci passe à l'état de vie latente et supporte impunément beaucoup d'influences nocives auxquelles succomberait la cellule à l'état actif. Ces organismes, tout en étant immortels, ne sont donc pas obligés de vivre sans répit : quand il le faut, ils réduisent leur vitalité au strict minimum, et, après un engourdissement qui peut durer plusieurs années, reprennent leur activité complète aussitôt que les conditions redeviennent favorables.

Il n'en est pas ainsi pour les Thiobactéries, les Chroococcacées et les Oscillatoriacées. Celles-ci ne forment pas de spores et ne peuvent donc pas passer à l'état de vie latente; elles ne sont immortelles qu'à la condition de vivre toujours activement et de ne jamais s'assoupir. Tout au plus peuvent-elles supporter une légère dessiccation.

Les Chamésiphonacées ne forment pas non plus de spores durables, mais elles donnent des « conidies » qui servent à la propagation. Tantôt toutes les cellules forment des conidies et sont immortelles (*Pleurocapsa*), tantôt une partie seulement peuvent se reproduire (*Hyella*). Un cas fort intéressant est celui de *Chamaesiphon*. Le corps, en forme de filament fixé, n'est pas cloisonné en cellules isolées; sa portion distale se découpe en conidies, tandis que la portion proximale est vouée à la mort. Les conidies sont sphériques et tout à fait passives, et ce sont les hasards des courants qui déterminent par quel pôle la conidie touche un corps résistant et s'y attache pour germer. Or, comme c'est la direction de la germination qui décide où seront le sommet immortel et la base mortelle du futur filament, on voit que les positions respectives de la portion immortelle et de la portion mortelle ne sont pas héréditaires chez le *Chamaesiphon*, mais dépendent uniquement des facteurs externes.

Dans les autres familles de Schizophycées, les représentants inférieurs de chaque groupe sont privés de spores; chez les formes plus spécialisées, les spores se forment, mais pas dans toutes les cellules indistinctement :

dans chaque filament, il y a un nombre variable de cellules qui sont végétatives et mortelles. Les spores sont nombreuses et irrégulièrement disposées dans les filaments de *Tolypothrix* et d'*Anabaena* ; leur nombre est réduit, et elles occupent des parties nettement localisées chez *Nostoc* ; souvent la spore est unique dans chaque filament (*Rivularia*, *Aphanizomenon*). Outre les cellules qui restent végétatives et qui meurent par usure, la plupart des Schizophycées supérieures ont aussi, dans chaque filament, une ou plusieurs cellules très spécialisées, les hétérocystes, dont le corps central disparaît très tôt et qui ne sont même plus capables de se diviser. Les hétérocystes sont, jusqu'à un certain point, comparables aux globules rouges et aux autres cellules des organismes supérieurs, qui meurent partiellement pour devenir fonctionnelles.

Les Rhizopodes sont presque tous immortels. La mort somatique n'a été observée que chez *Actinosphaerium* (Héliozoaire) et chez les Dictyostéliacées (Mycétozoaires). M. Hertwig (1899) a observé que chez *Actinosphaerium*, lors de l'encystement préparatoire à la conjugaison, le nombre des noyaux diminue fortement et qu'il n'en reste finalement qu'environ cinq sur cent ; la substance des noyaux qui se désorganisent sert sans doute à l'alimentation des noyaux restés vivants. Chez les Dictyostéliacées (Brefeld, 1884), certaines cellules meurent aussi, mais pour d'autres raisons : chez eux, l'amas de spores est soutenu par une pédicelle formé de cellules sacrifiées. Alors que chez les autres Mycétozoaires, même chez les Guttulinacées qui sont voisines des Dictyostéliacées, toutes les cellules du plasmode ou du pseudoplasmode deviennent des spores, certaines cellules des Dictyostéliacées meurent pour faciliter la dissémination des spores par le vent.

Parmi les Champignons, les Chytridiées sont immortelles, de même que les Oomycètes inférieurs (Ancylistales). Tous les autres ont acquis la mortalité. Celle-ci se présente de façons très diverses. Dans la majorité des cas, elle a pour cause l'usure ou l'encrassement des cellules. Parfois les cellules meurent parce que leur besogne est accomplie et qu'elles n'ont plus de raison d'être : pédicelle des sporanges, des appareils conidifères, etc. Ou bien leur disparition tient à des raisons phylogéniques et elles n'ont jamais joué de rôle : le petit rameau mâle, non fonctionnel, des Saprolegniacées parthénogénétiques. Ailleurs les cellules meurent pour être aussitôt mangées par celles qui restent et qui sont généralement sexuelles : les nombreux noyaux de *Dipodascus* qui se détruisent lors de la fécondation (voir p. 338). Enfin, il est probable que les cellules intercalaires qui séparent les écidiospores n'ont d'autre fonction que de faciliter, par leur désorganisation, le détachement et la dissémination des écidiospores. On voit donc que dans le seul groupe des Champignons, nous rencontrons tous les modes de mortalité somatique.

Dans le groupe si complexe des Flagellates, la mortalité n'apparaît que dans les deux genres les plus spécialisés des Phycoflagellates. Les *Pleodorina* (Kofoid, 1898) ont un petit nombre de cellules mortelles : quatre

chez *P. illinoisensis*; une soixantaine, au plus, chez *P. californica*. Les *Volvox* en ont d'ordinaire plusieurs milliers.

Parmi les Algues vertes, tous les groupes, sauf les Charaphycées, commencent par des organismes dont toutes les cellules indistinctement peuvent se transformer en gamètes ou en zoospores. Chez les Conjuguées, la mortalité est inconnue; mais on peut se demander si les Diatomées ont également toutes leurs cellules immortelles. Il est certain que les cellules ne sont pas aptes à se diviser indéfiniment, puisqu'elles deviennent plus petites à chaque bipartition, et qu'après un nombre, à la vérité considérable, de divisions, elles ont atteint une petitesse qui est incompatible avec la vie. C'est alors qu'apparaissent les auxospores. Celles-ci peuvent-elles naître de toutes les cellules? Cela paraît fort douteux, quand on considère combien les auxospores sont peu fréquentes; d'ailleurs chez les Diatomées filamenteuses où les auxospores se forment sans aucun simulacre de conjugaison, par exemple *Melosira*, il est certain qu'il n'y a qu'un nombre très restreint de cellules dans chaque filament qui deviennent des auxospores. Sont-ce précisément les cellules qui ont atteint la taille minimale, ou bien sont-ce des cellules quelconques? Dans le premier cas, on pourrait supposer que les cellules restées végétatives vont continuer à se diviser jusqu'à ce qu'elles soient à leur tour arrivées à la taille minimale; sinon, ces cellules sont vouées à la mort.

Les Protococcales sont immortelles, tout comme les Conjuguées. De même aussi, les Siphonales inférieures (*Botrydium*) et les Confervales inférieures (*Ulothrix*). Dans chacun de ces deux ordres, les représentants supérieurs ont le corps différencié : *Acetabularia* (Siphonale), *Coleochaete* (Confervale).

Nous ne connaissons pas d'Algues brunes dont toutes les cellules soient aptes à donner des gamètes ou des zoospores.

Mais, parmi les Floridées, les Bangiacées ont peut-être les cellules assez peu différenciées pour que toutes produisent des spores. Si les *Porphyridium* sont en réalité des Floridées, il y a parmi elles des organismes certainement immortels. Toutes les Floridées supérieures ont des cellules végétatives nettement spécialisées.

Certaines Algues, par exemple *Laminaria*, laissent mourir, une fois par an, tous les organes végétatifs, en ne conservant qu'un petit groupe de cellules, qui suffit à régénérer le corps. Ce phénomène est comparable à ce qui se passe chez les plantes vivaces, qui sacrifient avant l'hiver tout leur appareil végétatif, sauf le rhizome ou les tubercules (Pomme de terre); beaucoup d'Animaux se conduisent de même, par exemple les Spongilles et les Bryozoaires d'eau douce.

En résumé, la mort somatique a été acquise environ quatre fois par les Schizophytes, et environ huit fois par les organismes inférieurs appartenant à l'autre grande souche. Toutes les diverses modalités de la mort somatique se retrouvent chez les êtres inférieurs.

D. PERTE DE LA MORTALITÉ SOMATIQUE ⁽¹⁾. — Le privilège de se débarrasser, par la mort, des cellules et des tissus trop usés ou trop encrassés, pour ne laisser subsister que les cellules germinatrices, réalise incontestablement un progrès notable dans la constitution et le fonctionnement de l'organisme. Eh bien ! de même que des êtres ont renoncé à la faculté de se nourrir de matières minérales et à celle de se reproduire par voie sexuelle, il en est qui se sont dépouillés du droit de mourir ; ils ont complètement perdu la différenciation cellulaire par laquelle leurs ancêtres échappaient à l'immortalité : toutes leurs cellules sont de nouveau immortelles, puisque toutes peuvent devenir procréatrices.

Nous avons vu précédemment (p. 338, en note) que les *Schizosaccharomyces* et les *Zygosaccharomyces* ont probablement pour ancêtres des Ascomycètes inférieurs qui possédaient une portion somatique. Mais dans les genres que nous venons de citer, tout vestige d'appareil végétatif a disparu : leurs cellules peuvent toutes conjuguer et devenir le point de départ d'asques.

Les Exoascales dérivent sans doute d'Ascomycètes plus perfectionnés, dans lesquels les tissus prédestinés à la mort étaient beaucoup plus variés et plus abondants que chez les ancêtres des *Schizosaccharomyces*. On assiste chez les Exoascales à la dégradation progressive de l'appareil somatique. Les *Ascocorticium* forment un tissu mycélien dense, tapissé d'asques. Le corps d'*Exoascus Pruni* se compose de nombreuses hyphes qui s'engagent entre les cellules de l'hôte, et les asques ne se forment qu'aux dépens des cellules superficielles. Chez *Taphria Sadebecki*, la partie mortelle ne se compose plus que des cellules basales des asques. Enfin, chez *Taphria aurea*, il n'y a plus une seule cellule qui ne contienne deux noyaux et qui, après leur conjugaison, ne devienne un asque.

Quant aux *Saccharomyces* vrais, qui ont subi la même évolution régressive que les Exoascales, ils n'ont pas non plus d'éléments mortels : à aucun moment de l'existence, les cellules ne montrent les moindres différences et toutes, sans exception, peuvent donner soit des conidies (levures bourgeonnantes), soit des ascospores. Toutefois, on constate généralement dans les cultures vieillissantes que les cellules qui ont déjà donné un grand nombre de bourgeons semblent épuisées, usées, et qu'elles finissent par succomber si la culture se continue dans des conditions défavorables. Les cellules qui périssent représentent-elles une portion somatique héritée des ancêtres ? Non, sans doute, car, dans ce cas, on devrait apercevoir une différence permanente entre les cellules, ce qui n'est pas. Un fait qui montre bien qu'il ne s'agit pas ici d'une survivance ancestrale, c'est que les cellules qui périssent ne sont pas du tout prédestinées à la mort : toutes atteignent à tour de rôle l'âge périlleux où la prolongation de leur existence dépend de la pauvreté ou de la richesse du

(1) On pourrait appeler la suppression de la mort *apothanasie*, par analogie avec *apogamie*.

milieu de culture. Ce cas rappelle un peu la coutume établie chez certaines peuplades sauvages qui tuent leurs vieillards pendant les périodes de disette.

Je verrais donc plutôt dans l'affaiblissement et la susceptibilité plus grande des cellules vieilles, une ébauche, encore bien imparfaite, d'une mortalité nouvelle que les *Saccharomyces* seraient en voie d'acquérir et qui ne se manifeste encore que lorsqu'il y a pénurie de nourriture. Ces organismes attendent, de la part de facteurs extérieurs, le signal du sacrifice cellulaire, signal que les autres Ascomycètes trouvent en eux-mêmes; mais on conçoit aisément que la sélection naturelle puisse rendre héréditaire et normal ce qui n'est encore qu'accidentel.

Il y a encore d'autres organismes où la mortalité a peut-être disparu au cours de l'évolution. Ce sont : *Sphaeroplea* (Confervale), *Vaucheria* et *Caulerpa* (Siphonales). D'après l'esquisse phylogénique donnée par M. Wille (1897, p. 26), ces trois genres dérivent d'ancêtres qui jouissaient de la mort somatique. Les cellules de *Sphaeroplea* deviennent toutes des gamètes. Chez *Vaucheria*, le protoplasme peut être employé intégralement à former des zoospores. Enfin, *Caulerpa* ne possède aucun mode de multiplication asexuelle ni de reproduction sexuelle; il se propage exclusivement par voie végétative. Or, il ne semble pas qu'à aucun moment de la vie la moindre parcelle de protoplasme soit sacrifiée : lui aussi est donc immortel, quoique d'une autre façon que *Vaucheria* et *Sphaeroplea*.

E. GENÈSE DE LA MORTALITÉ RÉDUCTIONNELLE. — Il nous reste à résumer l'état de nos connaissances sur la mortalité qui frappe des cellules déterminées, lors de la réduction chromatique. Elle n'existe naturellement que dans les organismes possédant la reproduction sexuelle, puisque ce sont les seuls où la réduction du nombre des chromosomes ait à s'effectuer. Encore la mort n'accompagne-t-elle pas nécessairement la réduction; ainsi, la formation des spermatozoïdes des Métazoaires n'entraîne aucune destruction de cellules. De même, il est fort probable que la réduction chromatique de la plupart des organismes inférieurs s'opère sans que des cellules soient condamnées à périr. Le sacrifice de cellules ne peut d'ailleurs avoir ici d'autre utilité pour les gamètes que de les enrichir en cytoplasme, puisque les cellules qui meurent ne possèdent jamais autour du noyau qu'une quantité minime de cytoplasme.

La réduction chromatique des êtres que nous étudions ici s'opère soit avant la fécondation, c'est-à-dire pendant la formation des cellules sexuelles, soit après la fécondation, dans la zygote.

Le premier cas se retrouve dans plusieurs lignées indépendantes : celle des Héliozoaires : *Actinophrys* (Schaudinn, 1896), *Actinosphaerium* (Hertwig, 1893); celle des Sporozoaires : *Gregarina ovata* (Paehler, 1904); celle des Diatomées : *Rhopalodia* (Klebahn, 1896), *Navicula*, *Brebissonia* (Karsten, 1896), qui sont figurées dans Klebahn (1902); celle des Infusoires,

d'après les recherches classiques de M. Maupas. A côté de ces organismes isogames, il y a aussi des organismes à gamètes plus ou moins différenciés, qui montrent la mort réductionnelle. Ce sont des Infusoires Péritriches (Maupas), des Zygomycètes : *Basidiobolus* (Fairchild, 1897), et des Flagellates : *Trypanosoma* et *Spirochaete* (Schaudinn, 1904). Il faut sans doute classer ici les *Sirogonium* (Conjuguées), qui ont les gamètes nettement inégaux : la cellule végétative qui va devenir un gamète femelle se divise et sépare une petite cellule qui reste stérile et meurt; celle qui devient un gamète mâle sépare une cellule beaucoup plus grande; souvent même, elle se divise une nouvelle fois et abandonne une seconde cellule prédestinée à la mort. Dans le filament femelle, il y a donc la moitié des cellules qui meurent; dans le filament mâle, la moitié ou les deux tiers. Est-ce lors de ces divisions préparatoires à la sexualité que s'opère la réduction? La comparaison avec les exemples précédents tendrait à le faire admettre. Pourtant ce n'est pas certain, ainsi que le montrent des observations faites chez d'autres Conjuguées.

Diverses espèces de ce groupe opèrent la réduction après la conjugaison, soit immédiatement, comme *Spirogyra* (Chmielewsky, 1890), soit seulement lors de la germination, comme *Cosmarium* et *Desmidiium* (Klebahn, 1891). Chez ces diverses Algues, le noyau de la zygote se divise deux fois de suite et, des quatre noyaux ainsi produits, deux se désorganisent aussitôt.

En résumé, la mort réductionnelle a été acquise une huitaine de fois par les organismes inférieurs. Ajoutons que la mort réductionnelle que présentent les Animaux, lors de l'expulsion des globules polaires, n'a pu être héritée par eux d'aucun des organismes que nous venons de passer en revue.

On voit par le tableau phylogénique II que la mort réductionnelle et la mort somatique sont des phénomènes tout à fait distincts et qui ont été acquis de façon indépendante dans l'évolution : la mort somatique existe seule chez les Champignons supérieurs, les Charaphycées, etc., qui possèdent pourtant la reproduction sexuelle; ailleurs, c'est la mort réductionnelle qui a été acquise à l'exclusion de la mort somatique, comme chez les Grégarines, les Infusoires, etc.; enfin, les *Actinosphaerium*, les *Basidiobolus*, les Animaux, jouissent à la fois de la mortalité somatique et de la mortalité réductionnelle.

F. PERTE DE LA MORTALITÉ RÉDUCTIONNELLE. — Les organismes inférieurs peuvent-ils perdre la mort réductionnelle? Oui, sans doute. Quand un *Spirogyra* forme des azygotes, c'est-à-dire lorsqu'il produit des organes ayant toutes les apparences de zygotes, mais provenant de gamètes qui n'ont pas conjugué, ces azygotes ne contiennent évidemment pas le nombre double de chromosomes et ne doivent donc pas subir de réduction chromatique. De même, les Diatomées apogames ne subissent naturellement pas de réduction. Il y aurait, dans ces cas, suppression indirecte

de la mortalité réductionnelle. Disons toutefois que, ni chez *Spirogyra* ni chez aucun autre organisme inférieur, ce phénomène n'a été étudié au point de vue cytologique.

Par contre, nous connaissons plusieurs exemples d'Animaux qui ont perdu directement la mortalité d'une partie des globules polaires. En effet, dans la parthénogenèse habituelle (Rotifères, Crustacés, etc.) on constate, soit que le second globule polaire néglige de se produire, soit qu'après avoir été expulsé, il rentre dans l'œuf, que dans l'un et dans l'autre cas il échappe à la mort. — M. Francotte (1897) a vu que, dans des cas exceptionnels, le premier globule polaire de *Prostheceraeus* est très gros ; il peut être fécondé par un spermatozoïde et se développer en gastrula. Cet exemple montre qu'il n'y aurait rien d'impossible à ce que les deux globules polaires de certains Animaux soient fécondables, tout aussi bien que l'œuf. Ces êtres, encore hypothétiques, auraient perdu complètement la mortalité réductionnelle.

Résumé et conclusions.

Chemin faisant, nous avons déjà résumé chaque chapitre. Il suffira donc ici de jeter un très rapide coup d'œil sur les phénomènes que nous venons d'étudier.

Les tableaux phylogéniques montrent que les pigments assimilateurs permettant l'alimentation autotrophe ont apparu un grand nombre de fois dans l'évolution. De même, la sexualité, isogame et oogame, a été acquise par plusieurs lignées indépendantes d'organismes inférieurs, et il est probable que les Animaux et les Végétaux n'ont pas pu hériter leur sexualité d'un ancêtre commun. La mortalité somatique s'est aussi installée dans le cycle évolutif de beaucoup d'organismes appartenant à des groupes distincts. Enfin, il en est de même de la mortalité qui survient parfois lors de la réduction du nombre des chromosomes.

Non seulement chacune de ces fonctions a pris naissance un grand nombre de fois, mais leur disparition peut également se faire dans des lignées qui ne sont nullement apparentées. On voit donc que ni la présence, ni l'effacement de ces fonctions, pourtant essentielles, ne peut fournir la moindre notion sur la phylogénie des organismes inférieurs.

Il est vraiment étonnant de constater que des acquisitions aussi compliquées que la sexualité ou la nutrition autotrophe, et qui exigent le concours d'un si grand nombre de structures extrêmement délicates et spécialisées, aient pu être effectuées par tant d'organismes différents. Et ce qui est plus étrange encore, c'est que l'assimilation se fasse dans des lignées distinctes par des procédés absolument identiques. Pourtant, les faits sont là. Quelles que soient les lacunes et les incertitudes de nos connaissances phylogéniques, personne ne peut admettre qu'un Rhizopode, une Cryptomonadine et un Dinoflagellate aient hérité leur chromo-

phylle bleu verdâtre de la même souche que les Schizophycées. De même, quand on retrouve la mort réductionnelle, se faisant à des moments correspondants, chez des Héliozaïres, des Zygomycètes, des Grégarines. des Flagellates, des Diatomées, des Infusoires, des Animaux, on doit nécessairement arriver à cette conclusion, que ces divers êtres ont acquis séparément la faculté d'enrichir le cytoplasme des gamètes en faisant mourir les cellules sœurs des cellules reproductrices.

BIBLIOGRAPHIE.

La liste bibliographique ne comprend que les ouvrages cités dans le texte; elle n'a donc pas la prétention d'être complète. Elle ne renseigne d'ailleurs que les ouvrages fondamentaux, et ceux dans lesquels on trouvera des indications précises sur des points assez récents pour ne pas encore avoir passé dans les ouvrages généraux.

1. BARKER, A conjugating Yeast. (*Proc. Roy. Soc.*, 1901, vol. LXVIII, p. 346.)
2. BENECKE (W.), Ueber farblose Diatomeen der Kieler Föhrde. (*Jahrb. für wiss. Bot.*, 1900, Bd. XXXV, S. 535.)
3. BERNDT (A.), Beitrag zur Kenntniss der im Därme von Tenebrio Molitor lebenden Gregarinen. (*Arch. für Protistk.*, Bd I, S. 375.)
4. BRANDT (K.), Die Coloniebildenden Radiolarien (Sphärozoöen). (*Fauna und Flora des Golfes von Neapel*, 1885, Bd. XIII.)
5. BRANDT (K.), Neue Radiolarienstudien. (*Mitth. Verein Schlesw.-Holst. Aerzte*, 1900, Heft 12.)
6. BREFELD (O.), Polysphondylium violaceum und Dictyostelium mucoroides. (*Unters. aus dem Gesamtgeb. der Mykologie*, 1884, Heft 6, S. 1.)
7. BÜTSCHLI (O.), Ueber den Bau der Bacterien und verwandter Organismen. Leipzig, 1890.
8. CHMIELEWSKY (V.), cité d'après Strasburger : Ueber Befruchtung. (*Jahrb. für wiss. Bot.*, Bd. XXX, S. 409.)
9. DANGEARD (P.-A.), Recherches sur la reproduction sexuelle des Champignons. (*Le Botaniste* [3], 1894, p. 221 [*Ustilaginées*].)
10. DANGEARD (P.-A.), La reproduction sexuelle des Ascomycètes. (*Ibid.* [4], 1894, p. 21.)
11. DANGEARD (P.-A.), Mémoire sur la reproduction sexuelle des Basidiomycètes. (*Ibid.* [4], 1895, p. 119.)
12. DANGEARD (P.-A.), Second mémoire sur la reproduction sexuelle des Ascomycètes. (*Ibid.* [5], 1896, p. 245.)
13. DANGEARD (P.-A.), La reproduction sexuelle des Champignons. Étude critique. (*Ibid.* [7], 1900, p. 89.)
14. DANGEARD (P.-A.), Nouvelles considérations sur la reproduction sexuelle des Champignons supérieurs. (*Ibid.* [9], 1903, p. 35.)
15. ENGELMANN (TH.-W.), Chlorophylle animale. (*Arch. néerland. des sc. ex. et nat.*, 1883, t. VIII, p. 279.)
16. FAIRCHILD (D.-G.), Ueber Kerntheilung und Befruchtung bei Basidiobolus Ranarum Eidam. (*Jahrb. für wiss. Bot.*, 1897, Bd. XXX, S. 285.)

17. FEDERLEY (H.), Die Copulation der Conidien bei *Ustilago Tragopogonis pratensis*. (*Finska Vetensk. Soc. Förhandl.*, 1903-1904, Bd. XLVI. Résumé dans *Bot. Zeit.*, 1. Juni 1904.)
18. FRANCÉ (R.), Die Polytomeen. (*Jahrb. für wiss. Bot.*, 1894, Bd. XXVI, S. 295.)
19. FRANCÉ (R.), Der Organismus der Craspedomonaden. Budapest, 1897.
20. FRANCOTTE (P.), Recherches sur la maturation, la fécondation et la segmentation chez les Polyclades. (*Mém. couron. de l'Acad. roy. de Belgique*, 1897, t. LV, p. 73.)
21. GRASSI (B.), Studi di uno zoologo sulla malaria. (*Mem. R. Acad. Lincei. Cl. Sci. fis. ec.*, 1900, vol. III.)
22. GUILLERMOND (A.), Recherches cytologiques sur les levures. Lyon et Paris, 1902.
23. HARPER (R.-A.), Die Entwicklung des Peritheciums bei *Sphaerotheca Castagnei* Lev. (*Ber. d. d. bot. Ges.*, 1895, Bd. III, S. 475.)
24. HARPER (R.-A.), Ueber das Verhalten der Kerne bei der Fruchtentwicklung einiger Ascomyceten. (*Jahrb. für wiss. Bot.*, 1896, Bd. XXIX, S. 655.)
25. HARPER (R.-A.), Sexual Reproduction in *Pyronema confluens*, and the Morphology of the Ascocarp. (*Ann. of Bot.*, 1900, vol. XIV, p. 325.)
26. HERTWIG (R.), Ueber Kerntheilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung von *Actinosphaerium Eichhorni*. (*Abh. der Kgl. bayr. Akad. der wiss. Math.-phys. Klasse*, 1899, Bd. XIX.)
27. ISCHIKAWA (C.), Vorläufige Mittheilungen über die Conjugations-Erscheinungen bei den Noctiluceen. (*Zool. Anz.*, Jahrg. 20, 1891.)
28. JANSSENS et LEBLANC, Recherches cytologiques sur la cellule de levure. (*La Cellule*, 1898, t. XIV, p. 203.)
29. JUEL (H.-O.), Ueber Zellinhalt, Befruchtung und Sporenbildung bei *Dipodascus*. (*Flora*, 1902, Bd. XCI, S. 47.)
30. KARSTEN (G.), *Rhodomonas baltica*. (*Wiss. Meeresuntersuchungen*, N. F., 1898, Bd. III.)
31. KLEBAHN (H.), Studien über Zygoten, I. Die Keimung von *Closterium* und *Cosmarium*. (*Jahrb. für wiss. Bot.*, 1891, Bd. XXII, S. 415.)
32. KLEBAHN (H.), Ein Ueberblick über die neuere Diatomeenlitteratur. (*Arch. für Protisth.*, 1902, Bd. I, S. 421.)
33. KLEBS (G.), Ueber die Organisation einiger Flagellaten-Gruppen. (*Unters. aus dem bot. Inst. zu Tübingen*, 1883, Bd. I, S. 233.)
34. KLEBS (G.), Flagellatenstudien, II. (*Zeits. für wiss. Zoologie*, 1892, Bd. LV, S. 353.)
35. KOFOID (C.-A.), Plankton-studies, II. On *Pleodorina illinoisensis*. (*Bull. Illin. State Labor. Nat. Hist. Urbana*, 1898, vol. V.)
36. KOORDERS (S.-H.), Notiz über die dysphotische Flora eines Süßwassersees in Java. (*Nat. Tijdschr. voor Ned. Indië*, 1901, deel LXI, afl. 3, blz. 119.)

37. KUCKUCK (P.), *Choreocolax albus*. (*Sitzb. kön. Preuss. Akad. der Wiss.*, Berlin, 1894, Bd. XXXVIII.)
38. KUYPER (H.-P.), De perithecium-ontwikkeling van *Monascus purpureus* Went en *Monascus Barkeri* Dangeard in verband met de phylogenie der Ascomyceten. Amsterdam, 1904.)
39. LAUTERBORN (R.), Protozoenstudien, II. (*Zeits. für wiss. Zool.*, 1895, Bd. LIX.)
40. MASSART (J.), Sur le protoplasme des Schizophytes. (*Rec. de l'Inst. bot.*, Bruxelles, 1901, t. V, p. 252, et *Mém. cour. in-8° de l'Ac. roy. des Sc. de Belg.*, 1901, t. LXI.)
41. NICHOLS (M.-A.), The Morphology and Development of certain Pyrenomycetous Fungi. (*Bot. Gaz.*, 1896, vol. XXII, p. 301.)
42. PAEHLER (FR.), Ueber die Morphologie, Fortpflanzung und Entwicklung von *Gregarina ovata*. (*Arch. für Protistk.*, 1904, Bd. IV, S. 64.)
43. PROWAZEK (S.), Flagellatenstudien. (*Arch. für Protistk.*, 1903, Bd. II, S. 195.)
44. SAPPIN-THOUFFY (M.), Recherches histologiques sur la famille des Urédinées. (*Le Botaniste*, 1896, [5], p. 59.)
45. SCHAUDINN (FR.), Ueber die Copulation von *Actinophrys* Sol. (*Sitzb. der Kgl. preuss. Akad. d. Wiss.*, Berlin, 1896.)
46. SCHAUDINN (FR.), Untersuchungen über die Generationswechsel bei Coccidien. (*Zool. Jahrb.*, 1900, Bd. XIII, Abth. für Anatomie.)
47. SCHAUDINN (FR.), Generations- und Wirthswechsel bei *Trypanosoma* und *Spirochaete* (*Arb. aus dem kais. Gesundheitsamte*, Berlin, 1904, Bd. XX, S. 387.)
48. SCHAUDINN und SIEDLECKI, Beiträge zur Kenntniss des Coccidien. (*Sitz. d. d. zool. Gesells.*, 1897.)
49. SENN (G.), Flagellata. (*Engler und Prantl's Nat. Pflanzenfam.*, 1900, I. Theil, Abt. 1a.)
50. SIEDLECKI (M.), Étude cytologique et cycle évolutif de la Coccidie de la Seiche. (*Ann. de l'Inst. Pasteur*, 1898, vol. XII, p. 799.)
51. SIEDLECKI (M.), Étude cytologique et cycle évolutif de l'*Adelea ovata*. (*Ann. de l'Inst. Pasteur*, 1899, vol. XIII, p. 169.)
52. SIEDLECKI (M.), Ueber die geschlechtliche Vermehrung der *Monocystis ascidia*. (*Bull. intern. Ac. Cracovie*, 1899.)
53. STURCH (H.-H.), *Harveyella mirabilis*. (*Ann. of Bot.*, 1899, vol. XIII, p. 83.)
54. WAGER (H.), The Sexuality of the Fungi. (*Ann. of Bot.*, 1899, vol. XIII, p. 575.)
55. WILLE (N.), *Chlorophyceæ*. (*Engler und Prantl's Nat. Pflanzenfam.*, 1897⁽¹⁾, I Theil, Abt. 2.)

(1) 1897 est la date de publication de la fin du volume, mais le travail de M. Wille a paru beaucoup plus tôt.

56. WINOGRADSKY (S.), Recherches sur les organismes de la nitrification. (*Ann. de l'Inst. Pasteur*, 1890, t. IV; 1891, t. V.)
57. WOLFE (J.-J.), Cytological Studies on Nematode. (*Ann. of Bot.*, 1904, vol. XVIII, p. 607.)
58. ZEDERBAUER (E.), Geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung von *Ceratium hirundinella*. (*Ber. d. d. bot. Ges.*, 1904, Bd. XXII, S. 1.)
59. ZUMSTEIN (H.), Zur Morphologie und Physiologie der *Euglena gracilis* Klebs. (*Jahrb. f. wiss. Botan.*, 1900, Bd. XXXIV, p. 149.)