Étude Sur Les Phénomènes Morphologiques De La Fécondation

M. Léon Guignard

To cite this article: M. Léon Guignard (1889) Étude Sur Les Phénomènes Morphologiques De La Fécondation, Bulletin de la Société Botanique de France, 36:10, C-CXLVI, DOI: [10.1080/00378941.1889.10835892](https://doi.org/10.1080/00378941.1889.10835892)

To link to this article: <http://dx.doi.org/10.1080/00378941.1889.10835892>

Published online: 08 Jul 2014.

Submit your article to this journal [↗](#)

Article views: 66

View related articles [↗](#)

M. Bureau croit pouvoir conclure de la discussion à laquelle vient de donner lieu la seconde question proposée à l'examen du Congrès, que les caractères fournis par la structure ne sauraient être négligés dans la classification ; sur ce point tout le monde sera d'accord. Reste à faire un choix parmi les caractères : ce ne peut être qu'une question de patientes recherches et de temps. Le Congrès doit se féliciter d'avoir entendu M. Vesque dont l'exposé a vivement intéressé l'assemblée et donné lieu à une discussion des plus fructueuses.

25 AOÛT. — SÉANCE DU SOIR.

PRÉSIDENCE DE M. CH. DURAND, VICE-PRÉSIDENT.

M. Ed. André dépose sur le bureau du Congrès un exemplaire de son ouvrage, *Bromeliaceæ Andreanæ (Histoire et description des Broméliacées récoltées dans la Colombie, l'Ecuador et le Venezuela)*, enrichi de quarante planches dessinées par M. Bruno, et il donne un aperçu de la distribution géographique des plantes de cette famille dans ces régions, où il a pu les étudier lui-même sur place.

M. L. Guignard fait la communication suivante :

ÉTUDE SUR LES PHÉNOMÈNES MORPHOLOGIQUES DE LA FÉCONDATION ;
par **M. Léon GUIGNARD.**

INTRODUCTION.

Les travaux dont la fécondation a été l'objet dans ces dernières années soit en botanique, soit en zoologie, ont fait faire un progrès considérable à la connaissance des phénomènes morphologiques qui l'accompagnent. On avait cru d'abord qu'elle consiste dans la fusion et même dans la combinaison de deux cellules, fusion et combinaison portant séparément sur les protoplasmes et sur les noyaux ; puis on est arrivé à cette opi-

nion, que les noyaux seuls jouent le rôle essentiel. La réduction progressive du protoplasme de la cellule mâle, à partir des organismes inférieurs chez lesquels la sexualité est à peine ébauchée jusqu'à ceux dont les corps reproducteurs sont le plus différenciés, fit penser, en effet, que ce protoplasme ne doit remplir qu'un rôle accessoire, alors même qu'il accompagne le noyau mâle et pénètre avec lui dans la cellule femelle.

Dans les plantes, cette réduction du protoplasme de la cellule mâle, coïncidant avec la différenciation progressive des gamètes, se manifeste déjà d'une façon très marquée chez les Algues, quand on en compare à ce point de vue les divers groupes. Elle atteint son plus haut degré chez les Characées, les Muscinées et les Cryptogames vasculaires, où l'anthérozoïde, né par métamorphose spéciale du contenu de sa cellule-mère, peut être considéré comme entièrement formé, dans sa partie active, par de la substance nucléaire. De même, il semble établi que, chez les Phanérogames, le noyau mâle arrivé dans l'oosphère intervient seul dans la fécondation en s'unissant au noyau femelle.

Entrevue d'abord, en 1875, chez l'Oursin par O. Hertwig (1), la prépondérance du noyau dans l'acte de la fécondation s'affirma de plus en plus dans la suite, en même temps qu'à travers les différences secondaires présentées par les plantes et par les animaux se manifesta dans les deux règnes l'identité fondamentale de ce phénomène.

Mais cette idée si simple, que la fécondation consiste dans la fusion de deux noyaux, renfermait cependant quelque chose d'obscur. Le noyau contient, en effet, un certain nombre d'éléments différenciés, charpente chromatique et nucléoles : que deviennent ces éléments pendant la fécondation ?

A la suite de ses belles recherches sur les Phanérogames, M. Strasburger arrivait, en 1884 (2), aux conclusions suivantes.

Le noyau mâle seul, amené dans l'oosphère par le tube pollinique, se conjugue avec le noyau de cette cellule, sans que le protoplasme qui l'accompagne intervienne dans le phénomène de la fécondation. Rien ne prouve d'ailleurs que ce protoplasme de la cellule mâle pénètre dans l'oosphère. Les deux noyaux, mâle et femelle, s'aplatissent d'abord l'un au contact de l'autre, tout en restant pendant quelque temps séparés par leur membrane ; puis la double membrane disparaît et les deux cavités nucléaires se confondent en une seule. Les éléments chromatiques de chaque noyau, autrement dit les deux charpentes chromatiques, se trouvent ainsi en contact immédiat, sans toutefois se pénétrer ni se fusionner

(1) Oscar Hertwig, *Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies* (*Morph. Jahrb.*, t. 1, 1875).

(2) E. Strasburger, *Neue untersuch. über den Befruchtungsvorgang bei den Phanérogamen*, 1884.

mutuellement ; mais un mélange réel se produit entre les sucs nucléaires et souvent aussi les nucléoles eux-mêmes se fusionnent. Les éléments chromatiques qui proviennent du noyau mâle ne peuvent être distingués de ceux qui dérivent du noyau femelle. Quand la masse nucléaire unique ainsi formée entre ensuite en division, il apparaît des segments chromatiques libres, qui se dédoublent suivant leur longueur, comme dans toute division normale, et, au stade de la plaque nucléaire, les deux moitiés d'un même segment se séparent pour se rendre, en sens inverses, chacune à l'un des pôles du fuseau qui a pris naissance, pour y constituer les deux premiers noyaux embryonnaires, lesquels reçoivent par conséquent autant de segments chromatiques du père que de la mère.

A la date indiquée ci-dessus, M. Strasburger admettait que ces segments, dérivés des deux parents, se soudent ensemble dans chacun des noyaux de l'embryon, de façon à former un filament unique et continu. Dans son récent Mémoire (1), ce savant pense, au contraire, que dans tout noyau au repos, les segments chromatiques restent toujours distincts ; il confirme d'ailleurs, sur les autres points, ses résultats antérieurs.

Chez les animaux, où la différenciation des noyaux sexuels, pronucléus mâle et pronucléus femelle, s'accompagne de phénomènes en apparence plus compliqués que chez les végétaux, M. Flemming, un des premiers (2), émit l'opinion que la chromatine du pronucléus mâle se mélange avec celle du pronucléus femelle, augmentant ainsi la masse chromatique de ce dernier.

En étudiant l'*Ascaris megalocephala*, M. Ed. Van Beneden a été conduit à une interprétation toute spéciale du phénomène (3).

Tout d'abord, le pronucléus mâle et le pronucléus femelle ne seraient, d'après ses observations, que des demi-noyaux, formés d'une façon particulière, car, au moment où ils se différencient, le noyau du spermatozooïde, qu'il considère comme hermaphrodite, expulserait sa substance chromatique femelle, tandis que le noyau ovulaire rejetterait sa substance mâle, sous forme de globules polaires. Les deux pronucléus deviendraient ainsi unisexués. Dans chacun de ces pronucléus, alors que le mâle est encore éloigné du femelle dans le vitellus ovulaire, il se constitue un cordon chromatique, tout d'abord fin et sinueux, qui plus tard se raccourcit et s'épaissit, de sorte qu'il devient bientôt possible de constater que le cordon de chaque pronucléus est unique et continu et qu'il forme le plus souvent, sinon toujours, une courbe fermée. Le cor-

(1) *Ueber Kern- und Zelltheilung*, 1888.

(2) *Archiv. für mikrosk. Anat.*, t. XX.

(3) *Recherches sur la maturation de l'œuf et la fécondation* (Archives de biologie, 1884). — *Nouvelles recherches sur la fécondation*... (en collaboration avec M. Van Neyt, 1887).

don subit ensuite une segmentation transversale, qui donne naissance à deux anses chromatiques coudées vers le milieu de leur longueur. Il se fait ainsi deux anses dans le pronucléus mâle et deux anses dans le pronucléus femelle. Ces quatre anses chromatiques s'orientent peu à peu, sans que les pronucléus se confondent, de façon à former ensemble une étoile à huit branches, chaque anse tournant son angle vers le centre et ses deux branches vers la périphérie. A ce moment, les membranes nucléaires n'existant plus, les anses chromatiques semblent suspendues dans le protoplasme ovulaire. C'est alors que s'accomplit, dans chacune d'elles, le dédoublement longitudinal, qui distribuera à part égale, aux deux premiers noyaux de l'embryon, la substance chromatique du père et de la mère. Il n'y a jamais fusion des chromatines paternelle et maternelle dans les noyaux redevenus hermaphrodites, et, à tout nouveau stade de division, on voit réapparaître quatre anses chromatiques.

En résumé, M. Ed. Van Beneden voit dans la conjugaison des pronucléus un phénomène tout accidentel, car elle manque dans la très grande majorité des cas. La fécondation consiste essentiellement dans la substitution d'un demi-noyau, fourni par le mâle et introduit par le spermatozoïde, à un demi-noyau éliminé par l'œuf sous forme de globules polaires. Les deux pronucléus représentent ensemble un noyau complet, il est absolument indifférent qu'ils s'accolent ; leur présence seule, dans l'œuf, suffit pour que la fécondation soit accomplie. La première cellule embryonnaire, capable de division et représentant virtuellement l'individu futur, est donc constituée dès le moment où ces deux éléments nucléaires différenciés coexistent dans l'œuf.

La nécessité d'une copulation des noyaux a été, au contraire, soutenue par les frères O. et R. Hertwig, surtout à la suite de leurs recherches expérimentales touchant l'influence des agents extérieurs sur le processus de la fécondation et la division de l'œuf (1). Le contact seul des deux pronucléus ne suffirait en aucune façon pour que la fécondation fût accomplie et que le développement normal de l'œuf pût avoir lieu.

C'est aussi, comme on l'a vu, l'opinion de M. Strasburger. Pour lui, la copulation des noyaux est absolument nécessaire, et il considère comme telle la réunion des filaments nucléaires du noyau mâle et du noyau femelle dans le noyau de l'œuf.

Tel est, en quelques mots, l'état actuel de la question. Ayant suivi moi-même aussi attentivement que possible chez diverses plantes, d'une part le développement et la constitution des éléments sexuels mâle et femelle jusqu'au moment de leur union dans l'oosphère, d'autre part la

(1) *Ueber der Befruchtungs- und Theilungsvorgang des thierischen Eies und den Einfluss ausserer Agentien* (Jenaische Zeitsch. für Naturwiss., t. XX).

marche de cette union et ses conséquences, je pense qu'il n'est pas inutile, en présence des divergences d'opinion mentionnées plus haut, de faire connaître les résultats de mes observations. Le sujet a d'ailleurs une telle importance, au point de vue biologique, qu'on ne saurait rien négliger de ce qui peut contribuer à l'élucider et à soulever le voile épais qui nous cache encore la nature et la modalité du phénomène si complexe de la transmission des propriétés héréditaires.

EXPOSÉ DES OBSERVATIONS.

Les difficultés de ce genre de recherches chez les végétaux et la nécessité de s'adresser à des plantes pourvues de noyaux assez gros pour pouvoir être étudiés dans les détails, au cours des phénomènes qu'ils présentent avant, pendant et après la fécondation, restreignent forcément le nombre des objets favorables à cette étude. Il ne sera d'ailleurs question, dans ce travail, que des Phanérogames hermaphrodites, les recherches que j'ai entreprises sur les plantes unisexuées dioïques ayant encore besoin d'être poursuivies.

Mes observations ont porté surtout, parmi les Monocotylédones, sur diverses espèces de *Lilium*, *Fritillaria*, *Tulipa*, *Muscari*, *Agraphis*, *Iris*, *Alstræmeria*; parmi les Dicotylédones, sur les *Aconitum*, *Delphinium*, *Clematis*, *Viola*.

En présence des résultats que l'*Ascaris* a fournis à M. Ed. Van Beneden, et qui semblent assez différents de ceux qu'ont obtenus les autres observateurs, je décrirai avant tout ce qui se passe chez le *Lilium Martagon*, parce que, de toutes les plantes que j'ai examinées, c'est celle qui rappelle le plus, à certains égards, les faits signalés chez l'*Ascaris*. C'est aussi un des exemples les plus intéressants aux divers points de vue qu'il importe d'envisager dans le cas actuel.

Il permettra de suivre en détail : en premier lieu, le mode de développement et la constitution intime des éléments sexuels mâle et femelle qui doivent entrer en jeu dans la fécondation; en second lieu, la façon dont ils s'unissent dans l'oosphère et la division de l'œuf donnant naissance à l'embryon; en troisième lieu, les phénomènes accessoires qui se passent dans le sac embryonnaire.

On lui comparera ensuite d'autres cas, afin de montrer les variations qui peuvent exister dans la marche de la fécondation, variations dont la connaissance est nécessaire pour arriver à une interprétation exacte du phénomène.

I. — DÉVELOPPEMENT ET STRUCTURE DES NOYAUX SEXUELS.

A. *Noyau mâle.*

Avant sa maturité, le grain de pollen des Angiospermes divise, comme on sait, son contenu en deux cellules de grosseur inégale, l'une petite, appelée cellule génératrice, l'autre grande, appelée cellule végétative. Les noyaux de ces deux cellules diffèrent également par leur forme, leur structure et leurs réactions. Dans la plupart des cas, la cellule génératrice devient libre dans le grain de pollen, à une période plus ou moins avancée du développement. Elle prend ordinairement la forme d'une lentille ou d'un croissant dont le centre est occupé par le noyau; son protoplasme se distingue facilement de celui de la cellule végétative. Tandis que le noyau végétatif ne se divise jamais, le noyau générateur présente, au contraire, ainsi que le protoplasme qui l'accompagne, une bipartition qui peut précéder la germination du grain de pollen, mais qui, le plus souvent, ne s'accomplit que dans le tube pollinique. Suivant les plantes, c'est tantôt le noyau végétatif, tantôt le noyau générateur qui s'introduit le premier dans le tube.

Ainsi que l'a montré M. Strasburger (1), la bipartition du noyau générateur a lieu par division indirecte, et tandis que le noyau végétatif disparaît plus ou moins rapidement dans le protoplasme du tube pollinique, en général au moment où ce dernier pénètre dans l'ovule, les deux nouveaux noyaux générateurs se retrouvent avec leurs caractères propres jusqu'au moment de la fécondation. Il résulte également des observations de ce savant que l'un d'eux seulement s'unit au noyau de l'oosphère; l'autre se désorganise et se résorbe. Quant au protoplasme qui les accompagnait dans le tube pollinique et qui provenait de la cellule génératrice, M. Strasburger ne l'a pas vu pénétrer dans l'oosphère; il pense qu'il disparaît avant la fécondation, sans indiquer toutefois par quels réactifs on peut le distinguer du protoplasme végétatif qui sert de véhicule aux éléments dérivés de la cellule génératrice.

Comme on le verra dans la suite, l'un des points les plus importants dans l'étude de la constitution des noyaux mâle et femelle est de connaître le nombre des anses ou segments chromatiques qu'ils renferment l'un et l'autre avant la fécondation. Il est nécessaire en même temps de rechercher si ce nombre subit ou non des variations dans les noyaux sexuels chez une espèce donnée : question qui a déjà plusieurs fois attiré l'attention de M. Strasburger et la mienne, et dont M. Ed. Van Beneden a également fait ressortir l'intérêt.

(1) *Neue Untersuch. über den Befruchtungsvorgang...*, p. 16, 82.

Si l'on examine les tubes polliniques du *Lilium Martagon* pendant leur marche dans le style, ou dans des cultures artificielles, on voit que le noyau végétatif est situé généralement vers l'extrémité du tube, dans lequel il est entré le premier; la cellule génératrice, avec son protoplasme et son noyau, se trouve à quelque distance en arrière (Planche II, fig. 4). Tandis que le premier noyau est pourvu d'un ou de plusieurs nucléoles assez gros et d'une charpente chromatique peu colorable par les réactifs de la nucléine, celui de la cellule génératrice n'offre pas de nucléoles nettement différenciés et sa charpente chromatique très dense se colore vivement par les mêmes réactifs. Avec un mélange approprié de vert de méthyle et de fuchsine, j'ai pu colorer en rose vif, et d'une façon tout à fait caractéristique, le protoplasme de la cellule génératrice, et le distinguer ainsi du protoplasme végétatif qui remplit plus ou moins complètement la région antérieure du tube pollinique. Cette réaction permet de suivre la destinée du premier de ces protoplasmes aux diverses phases du développement, et de savoir s'il intervient ou non dans la fécondation.

Pendant l'accroissement du tube pollinique, et peu de temps après la germination du grain de pollen, la cellule génératrice divise son noyau et son protoplasme chacun en deux moitiés égales, qu'on aperçoit d'abord très rapprochées l'une de l'autre, puis assez écartées et étirées dans le tube dont elles occupent tout le diamètre (fig. 6 et 7). Aux deux extrémités de chaque noyau, on peut toujours reconnaître, à l'aide du réactif indiqué, le protoplasme de la cellule génératrice.

Bien que, dans le cas actuel, la succession des stades qui caractérisent la division indirecte exige, pour être aperçue, des recherches souvent infructueuses, j'ai pu l'observer à plusieurs reprises. Il apparaît dans le noyau de la cellule génératrice en voie de bipartition douze segments ou bâtonnets chromatiques, faciles à compter quelque temps avant et surtout pendant le stade de la plaque nucléaire (fig. 3). Ces segments offrent de bonne heure les indices du dédoublement longitudinal. Autour du fuseau achromatique, mais surtout aux pôles, on retrouve le protoplasme de la cellule génératrice. Lorsque les deux moitiés de chacun de ces douze segments primaires se sont séparées, suivant le mode bien connu, pour se rendre en sens inverses vers les deux pôles du fuseau, chaque noyau reçoit par conséquent douze segments secondaires (fig. 4). A l'équateur des fils connectifs qui réunissent les deux groupes chromatiques, on remarque souvent un rudiment de plaque cellulaire très réfringente, mais qui ne vient pas rejoindre la paroi du tube pollinique et disparaît bientôt sans le cloisonner (fig. 5). Les deux noyaux générateurs ainsi formés et tout à fait semblables entre eux, s'écartent ensuite l'un de l'autre, comme on l'a vu, en conservant à leurs deux extrémités

chacun une part du protoplasme de la cellule génératrice primitive; on peut dire, par conséquent, qu'il existe alors deux cellules génératrices au lieu d'une seule.

Il est à remarquer que le noyau de la cellule génératrice, avant sa division, ainsi que les deux nouveaux noyaux qui résultent de cette bipartition, s'accroissent et grossissent sensiblement dans le tube pollinique, tandis que le noyau végétatif diminue de volume. Pendant que les deux noyaux générateurs continuent leur marche en avant, sans changer d'aspect ni rien perdre de leur aptitude à se colorer par les réactifs de la nucléine, le noyau végétatif, au contraire, ne tarde pas à présenter des symptômes de désorganisation; il devient granuleux et s'étire en perdant la netteté de son contour, pour disparaître presque complètement avant l'arrivée du tube pollinique sur le nucelle ovulaire (fig. 7).

Dans l'étude des noyaux du tube pollinique, il importait de compter avec certitude les segments chromatiques qui entrent dans la constitution de chacun d'eux et de s'assurer que leur nombre est le même dans les noyaux générateurs que celui qu'on observe dans les divisions successives qui s'opèrent dans les cellules mères du pollen. Ce qui doit surtout attirer l'attention, c'est la fixité de ce nombre; car, dans l'état actuel de nos connaissances, elle ne paraît exister que dans les noyaux sexuels. M. Strasburger a insisté avec raison, dans son récent Mémoire (1), sur ce fait intéressant, que j'avais remarqué dans mes recherches antérieures (2). De la connaissance du nombre des segments chromatiques dans les noyaux des cellules-mères de pollen en division on pouvait logiquement tirer cette conclusion, que les noyaux générateurs et végétatif doivent présenter le même nombre, puisque la division a toujours lieu avec dédoublement longitudinal des segments. Toutefois, la démonstration directe du fait est d'autant moins superflue, dans le cas actuel, qu'on verra plus loin le nombre des segments varier dans une même cellule, telle que le sac embryonnaire, suivant que l'on considère l'une ou l'autre des deux tétrades nucléaires qui s'y forment. En outre, il n'était pas inutile de fournir un nouvel argument à l'appui de ce fait, que la différenciation des noyaux générateurs ne s'accompagne pas d'un rejet d'une partie de la substance chromatique du noyau dont ils proviennent, comme M. Ed. Van Beneden l'admet pour la formation du pronucléus mâle et du pronucléus femelle chez l'*Ascaris*. Cette démonstration me paraît absolument faite pour les végétaux. On va pouvoir juger maintenant de l'analogie complète que le noyau femelle de l'oosphère présente, à cet égard, avec le noyau mâle du tube pollinique.

(1) *Ueber Kern- und Zelltheilung*, p. 238, 1888.

(2) *Recherches sur la structure et la division du noyau cellulaire* (*Ann. des sc. nat., Bot.*, 6^e série, t. XVII, p. 40, 1884).

B. Noyau femelle.

J'ai déjà eu l'occasion, dans ces dernières années, d'étudier en détail (1) les phénomènes de la karyokinèse dans les noyaux du sac embryonnaire de plusieurs espèces de *Lis*. Je me contenterai donc de mentionner seulement ce qui concerne la différenciation de l'appareil sexuel femelle, qui présente un intérêt spécial, et de compléter sur divers points mes observations antérieures que j'ai tenu à vérifier à nouveau.

Pendant sa division, le gros noyau primaire du sac embryonnaire offre toujours, comme je l'ai montré jadis (2), douze segments chromatiques, qui se groupent très régulièrement pour former la plaque nucléaire (fig. 8). Après le dédoublement longitudinal de ces segments primaires et le transport des segments secondaires aux deux pôles du fuseau, les deux nouveaux noyaux, dans la constitution desquels entre le même nombre de segments chromatiques, se montrent tout d'abord entièrement semblables l'un à l'autre sous le rapport de la structure et des réactions (fig. 9). Quand ils s'éloignent du centre du sac embryonnaire en se dirigeant vers ses deux extrémités, le noyau inférieur commence à l'emporter, par son volume et sa masse chromatique, sur le noyau supérieur (fig. 10). Puis tous deux se divisent, tantôt dans deux plans différents, tantôt dans le même plan.

Alors on constate ce fait curieux, que j'ai signalé dans mes premières observations (3) et retrouvé depuis, non seulement dans le *Lilium Martagon*, mais aussi dans toutes les autres espèces de *Lis*, à savoir que le nombre des segments chromatiques n'est pas le même dans ces deux noyaux en division. On en compte toujours douze dans celui du haut, tandis que celui du bas en offre souvent seize, comme on peut s'en convaincre facilement par la figure 11, où la division des deux noyaux est parvenue au stade de la plaque nucléaire et se fait dans deux plans perpendiculaires. Le noyau inférieur peut même offrir un nombre de segments encore plus élevé, sans que le nombre de douze change dans le noyau supérieur ni dans ses dérivés (fig. 13).

Il apparaît ainsi, dès les premières divisions qui s'effectuent dans le sac embryonnaire, une différence caractéristique dans la constitution des noyaux, différence qui coïncide avec le rôle qu'ils auront à remplir.

La distance qui sépare les deux groupes nucléaires augmente peu à peu, par le fait même de l'accroissement du sac, dont le centre est généralement occupé par une ou deux vacuoles. L'inégalité des deux groupes

(1) *Nouvelles recherches sur le noyau cellulaire* (Ann. des sc. nat. Bot., 1885).

(2) *Ibid.*, p. 326, fig. 4 à 10.

(3) *Nouvelles recherches*, etc., p. 334, fig. 18.

s'accroît de plus en plus avant qu'une dernière bipartition fournisse les deux tétrades qui seront situées aux deux extrémités du sac. Les noyaux de la base deviennent une fois plus gros que ceux du sommet, et, quand ils se divisent, on compte en moyenne de vingt à vingt-quatre segments chromatiques dans chaque plaque nucléaire. Ces segments sont d'ailleurs aussi épais et aussi longs que ceux des noyaux du groupe supérieur, ce qui montre bien que l'augmentation de volume s'est accompagnée d'une augmentation de la masse chromatique. Quelle est la cause de cette singulière différence, se manifestant dans une même cellule? C'est une question sur laquelle on reviendra plus loin.

Dans un même sac embryonnaire, le nombre des segments chromatiques dans les gros noyaux de la base (fig. 12) peut aussi varier de l'un à l'autre dans certaines limites, de même qu'il varie, pour un même noyau, dans des sacs embryonnaires différents. Qu'il suffise, pour le moment, de remarquer le fait.

Par contre, les quatre noyaux du sommet comprennent chacun douze segments chromatiques, et dans les diverses figures de division qui ont passé sous mes yeux, je n'ai pas trouvé d'exception. Comme l'un de ces noyaux appartiendra à l'oosphère et sera par conséquent le noyau femelle qui s'unira au noyau mâle, il en résulte que cette union aura lieu à nombre égal de segments chromatiques, soit que l'on admette que ces derniers restent toujours distincts dans chaque noyau, soit qu'ils réapparaissent au moment de la fécondation. Je montrerai, en effet, un peu plus loin, qu'on retrouve vingt-quatre segments dans l'œuf. Mais il est nécessaire, auparavant, de suivre ce qui se passe dans le sac embryonnaire jusqu'à la constitution définitive de l'appareil sexuel.

Parmi les quatre noyaux occupant le sommet du sac, il en est deux qui appartiendront, comme on sait, aux synergides, et qui sont frères; des deux autres situés un peu au-dessous, l'un deviendra le noyau de l'oosphère, tandis que son congénère, restant libre, concourra à former le noyau secondaire du sac embryonnaire. Dès que les synergides et l'oosphère se sont entourées d'une membrane d'enveloppe très délicate, ce noyau demeuré libre, que j'ai désigné jadis, ainsi que son homologue inférieur, sous le nom de noyau polaire, à cause de leur situation dans le sac embryonnaire, commence à grossir et à devenir plus chromatique que le noyau de l'oosphère dont il est pourtant le frère (fig. 14 à 16).

Pendant ce temps, une différence très marquée se manifeste également entre le noyau polaire de la tétrade inférieure et les trois noyaux des antipodes. Ces derniers sont même déjà en voie de désorganisation et de résorption avant la différenciation complète de l'appareil sexuel et la fusion des deux noyaux polaires.

Quand l'appareil sexuel est parvenu à l'état adulte, le noyau de l'oo-

sphère est un peu plus gros et plus chromatique que ceux des deux synergides; il possède un ou plusieurs nucléoles inégaux.

Le noyau polaire supérieur reste au voisinage de l'oosphère; ordinairement une grosse vacuole le sépare du noyau polaire inférieur (fig. 14). Ce dernier fait la plus grande partie, parfois même la totalité du chemin nécessaire pour venir le rejoindre (1). Arrivés au contact l'un de l'autre, les deux noyaux, toujours inégaux, restent d'abord accolés en conservant chacun leur membrane propre; ils descendent ensemble vers la partie centrale du sac embryonnaire (fig. 16). A la place de la vacuole primitive, on voit alors deux ou plusieurs vacuoles entre lesquelles les deux noyaux polaires soudés s'aplatissent de plus en plus au contact l'un de l'autre, sans que la ligne de démarcation formée par leurs membranes cesse d'être visible, dans la plupart des cas, même au moment de la fécondation.

Il n'y a donc pas pénétration des deux noyaux polaires l'un par l'autre, et j'ai tout lieu de croire, pour des raisons qui seront indiquées ultérieurement, que la membrane nucléaire commune peut persister jusqu'aux premiers symptômes de l'entrée en division. L'origine double du noyau secondaire du sac embryonnaire reste donc, dans le cas actuel, très longtemps visible; aucun changement interne, soit dans le nombre et la grosseur des nucléoles, soit dans la structure de la charpente chromatique des deux masses plus ou moins soudées l'une à l'autre, ne paraît se manifester avant le moment où la division va commencer. Remarquons, toutefois, que si l'union des noyaux polaires est peu prononcée dans le *Lis*, il n'en est pas de même dans beaucoup d'autres plantes, chez lesquelles le noyau secondaire du sac embryonnaire forme une masse globuleuse, où les éléments chromatiques paraissent confondus et où les nucléoles eux-mêmes se fusionnent.

II. — FÉCONDATION ET DIVISION DE L'ŒUF.

Les faits observés au moment de la pénétration du tube pollinique à travers le micropyle de l'ovule et l'épiderme du nucelle, jusqu'au sommet du sac embryonnaire, me permettent de confirmer les données essentielles fournies à cet égard par M. Strasburger et en même temps de préciser plusieurs points intéressants.

On a vu que le noyau végétatif, qui précède ordinairement, dans le cas actuel, les deux noyaux générateurs, a disparu lorsque le tube polli-

(1) Dans un travail sur le sac embryonnaire des Angiospermes, j'ai fait connaître, chez un assez grand nombre de plantes, les différences qu'on observe dans la façon dont les deux noyaux polaires se rapprochent pour s'unir et former le noyau secondaire du sac embryonnaire (*Ann. des sc. nat.*, Bot., 6^e série, 1882).

nique est parvenu au contact du nucelle ovulaire. Le tube, qui s'était rétréci pour franchir le micropyle, continue son chemin en s'insinuant entre les cellules épidermiques du nucelle, qui recouvrent directement le sac embryonnaire dans sa partie supérieure (Planche III, fig. 17 à 21).

Une fois arrivé sur le sommet du sac, il renfle son extrémité en massue ou en ampoule et refoule la membrane de ce dernier, en s'avancant vers l'intérieur soit en droite ligne, soit obliquement, sans s'étaler à la surface, comme chez l'*Orchis latifolia* et le *Monotropa Hypopitys* figurés par M. Strasburger (1). Dès lors, il est impossible de distinguer la membrane du sac de celle de l'extrémité renflée du tube pollinique.

La pénétration du tube a souvent lieu à côté ou entre les deux synergides (fig. 19, 21); mais elle peut se faire directement dans l'une des synergides, dont le contenu se désorganise et prend un aspect particulier. Ce second cas, considéré d'abord comme général par M. Strasburger, qui pensait que le rôle des synergides était de transmettre à l'oosphère le contenu du tube pollinique, se conçoit d'autant plus facilement que la membrane non cellulosique des synergides ne peut offrir d'obstacle à la pénétration. Que cette dernière ait lieu d'une façon ou de l'autre, le tube n'en envoie pas moins directement dans l'oosphère, sans temps d'arrêt, celui des deux noyaux générateurs qui doit opérer la fécondation, et qu'on peut désigner, pour le distinguer de son congénère, sous le nom de noyau mâle.

Aussitôt que l'extrémité du tube se renfle en arrivant au contact du sac embryonnaire, le noyau mâle qui y parvient le premier sous la forme d'une petite masse chromatique, auparavant très étirée pendant son passage dans le micropyle, traverse la membrane et va si rapidement s'accoler au noyau de l'oosphère, qu'il est très rare de le trouver encore à quelque distance de ce dernier (fig. 17). Le ramollissement de la membrane est d'ailleurs tel que ce passage direct ne peut souffrir aucune difficulté, sous l'influence de la poussée qui continue à s'exercer à l'intérieur du tube pollinique. On pourrait croire, au premier abord, à une attraction réciproque du noyau mâle et du noyau femelle déterminée par une influence d'ordre chimique, analogue à celle qui paraît guider les anthérozoïdes des Cryptogames vers l'archégone (2); mais, en présence de cette circonstance, que, dans l'œuf de l'*Ascaris*, les deux noyaux

(1) *Neue Untersuch.*, etc., pl. II, fig. 67, 69, 87.

(2) M. Pfeffer a montré (*) que, chez les Fougères, le col de l'archégone laisse échapper un mucilage qui renferme une substance agissant sur les anthérozoïdes et les dirigeant vers l'intérieur. Ce serait, dans ce cas particulier, de l'acide malique. On obtient le même résultat en expérimentant avec des tubes capillaires renfermant une solution

(*) W. Pfeffer, *Locomotorische Richtungsbewegungen durch chemische Reize* (Unters. a. der Bot. Inst. zu Tübingen, 1884).

sexuels ne s'accolent pas dans la plupart des cas, il y a lieu de ne pas conclure sans plus ample informé. D'ailleurs, cette attraction n'est peut-être exercée que par le protoplasme de la cellule femelle.

La petite quantité de protoplasme, qui provenait de la cellule génératrice et accompagnait le noyau mâle, ne se retrouve pas dans l'oosphère. Difficile à mettre en évidence, dans la plupart des cas, lorsqu'il est arrivé avec le noyau mâle vers l'extrémité du tube, ce protoplasme disparaît alors et ne peut être distingué à l'aide du mélange de fuchsine et du vert de méthyle. Il me semble certain qu'il ne joue aucun rôle dans la fécondation.

Le second noyau générateur parvient, comme le premier, tout au moins dans la plupart des cas, à l'extrémité du tube pollinique. Tantôt il en traverse la membrane, tantôt il reste dans le renflement où il perd rapidement son aptitude à la coloration par les réactifs de la nucléine; son contour s'efface dans la substance protoplasmique du tube devenue à ce moment très réfringente. Souvent on l'aperçoit comme à moitié sorti du tube pollinique, ou même à l'extérieur, quoique en contact avec lui (fig. 17, 19).

Au moment où il vient s'unir au noyau de l'oosphère, le noyau mâle n'offre pas de structure différenciée; sa forme est plus ou moins irrégulière. La figure 17 le représente à quelque distance du noyau femelle. Le second noyau générateur, reconnaissable à l'aide des réactifs de la nucléine, occupe l'extrémité du tube, dont le contenu est homogène, brillant et très colorable par la fuchsine (employée en mélange avec le vert de méthyle). Cette coloration, plus intense qu'auparavant, semble due à la fois aux changements survenus dans le protoplasme végétatif proprement dit et à la présence du protoplasme provenant de la cellule génératrice. Dans les synergides, les noyaux et le protoplasme ont pris un aspect réfringent, qui témoigne de leur prochaine destruction. A la base de l'oosphère, le noyau femelle ovoïde possède plusieurs nucléoles inégaux et une charpente chromatique à replis très délicats.

Dès qu'il est arrivé dans l'oosphère, le noyau mâle commence à grossir et à prendre insensiblement les caractères morphologiques d'un noyau au repos; un ou plusieurs nucléoles apparaissent dans son réseau chromatique. Accolé au noyau femelle, il doit, d'après mes expériences, mettre plusieurs jours à acquérir sa taille définitive. Son volume n'atteint, pour

de malate neutre de soude contenant 0,01 à 0,5 pour 100 d'acide, ou en se servant des poils foliaires de l'*Heracleum sphondylium*, qui renferment le même acide. Les anthérozoides y pénètrent en grand nombre et présentent des mouvements très actifs. Pour les Mousses, le sucre agit de même sur eux; mais chez le *Marchantia*, on ignore encore la nature de la substance chimique exsudée par le col de l'archégone. Pour les Phanérogames, M. Strasburger pense que le liquide destiné à diriger le tube pollinique dans l'ovule est expulsé par les synergides

ainsi dire jamais exactement celui du noyau femelle; une ou deux fois seulement, je l'ai vu presque aussi gros que ce dernier au moment de l'entrée en division (fig. 23). Il en résulte que, quelle que soit sa position au contact du noyau femelle [en général il est au-dessus (fig. 19, 21)], cette seule différence permettrait déjà de l'en distinguer facilement. Mais, comme sa charpente est toujours un peu plus dense et plus chromatique, alors même qu'on ne pourrait apercevoir la membrane commune qui sépare les faces aplaties des deux noyaux sexuels, il n'y aurait à cet égard aucune difficulté. La limite commune des noyaux est surtout bien visible quand ils ont été fixés par le liquide de Flemming ou par le sublimé; l'alcool absolu suffit même à la faire reconnaître dans la plupart des cas lorsqu'on colore à l'hématoxyline.

De la différence d'aspect qui vient d'être indiquée entre le noyau mâle et le noyau femelle, il ne faudrait pourtant pas conclure que le premier est plus riche en chromaline que le second; et, à ce sujet, M. Srasburger (1) a fait remarquer que la manière de voir de M. E. Zacharias (2) n'est pas suffisamment fondée. Ce dernier observateur a cru pouvoir, en effet, déduire de ses observations sur la composition chimique des éléments sexuels que le noyau femelle renferme très peu de nucléine, tandis que le noyau mâle, végétal ou animal, est formé presque uniquement par cette substance.

Or, si le noyau mâle se colore plus vivement par les réactifs de la nucléine, c'est parce qu'on le trouve presque toujours plus petit que le noyau femelle; mais, quand on l'examine au moment de l'entrée en division, on constate que ses segments chromatiques ne sont ni plus longs ni plus épais que ceux de l'autre noyau, et que bientôt aucun réactif ne permet de les distinguer de ceux qui proviennent du noyau femelle. De sorte que, si l'on compare les deux noyaux à des états réellement comparables, on n'observe à cet égard aucune différence.

On voit parfois, dans le protoplasme de l'oosphère, au voisinage des deux noyaux sexuels accolés, un autre noyau ressemblant beaucoup au noyau mâle par sa grosseur et par ses réactions. C'est le cas de la figure 18, dans laquelle la résorption des noyaux des synergides est déjà fort avancée, bien que le contour de ces deux cellules soit encore reconnaissable. Le noyau en question n'est autre que le second noyau générateur, qui a suivi de très près le premier et qui a pris peu à peu dans l'oosphère les mêmes caractères morphologiques que lui, sans toutefois s'unir au noyau femelle.

Comme, en raison des faits exposés précédemment touchant le mode

(1) *Ueber Kern- und Zelltheilung*, p. 235, 1888.

(2) *Bot. Zeit.*, 1887, p. 354.

de formation des noyaux générateurs, rien ne permet de dire que ces noyaux ne sont pas équivalents au moment où ils arrivent au contact du sac embryonnaire, on conçoit qu'ils puissent l'un et l'autre remplir le même rôle et s'unir au noyau femelle. Cette union, d'ailleurs exceptionnelle, a été vue par M. Strasburger dans le *Monotropa* (1). D'autre part, on sait, que chez les animaux, plusieurs spermatozoïdes pénètrent parfois dans l'œuf, mais en provoquant généralement des anomalies de développement.

Quant à la raison d'être de deux noyaux générateurs, il faut reconnaître qu'elle n'est pas parfaitement claire, puisque chez les Angiospermes, le sac embryonnaire ne renferme qu'une oosphère à féconder. En supposant que leur formation ait pour but de diminuer la masse du noyau primitif et d'équilibrer les noyaux mâle et femelle qui doivent s'unir, il n'en resterait pas moins encore sur ce point une certaine obscurité. S'il était démontré que ces noyaux ne sont pas équivalents, on comprendrait que la division qui leur donne naissance fût nécessaire pour la différenciation du noyau mâle ; mais l'observation directe ne permet pas de constater entre eux de différences morphologiques. Quand le noyau primitif du grain de pollen se divise pour donner le noyau végétatif et le noyau générateur, la division se fait bien suivant le processus normal ; mais, presque aussitôt après leur formation, les deux noyaux se différencient très nettement l'un par rapport à l'autre, et le même fait, on l'a vu, se manifeste aussi après la division du noyau primaire du sac embryonnaire. Dans le tube pollinique, au contraire, rien n'indique une semblable différence entre les noyaux générateurs.

L'espace de temps qui s'écoule entre l'arrivée du noyau mâle au contact du noyau femelle et l'entrée en division de la masse nucléaire commune est assez long pour qu'on puisse suivre facilement tous les changements par lesquels passe le noyau mâle.

Après avoir pris, comme on l'a vu, l'aspect d'un noyau ordinaire et atteint un certain volume, un peu moindre en général que celui du noyau femelle, le noyau mâle commence à épaissir les replis de sa charpente chromatique ; le nucléole unique ou les nucléoles qui s'étaient formés se résorbent. Toutefois, malgré l'aplatissement des noyaux sexuels l'un contre l'autre, on reconnaît entre leurs charpentes chromatiques une ligne de démarcation, et même après la disparition des nucléoles dans l'un et dans l'autre, cette limite est encore visible. Les figures 24 et 25, dessinées à un assez fort grossissement, représentent, la première l'aspect des noyaux peu de temps avant la contraction de leurs éléments chromatiques, la seconde le stade de développement qui suit

(1) *Befrucht. und Zelltheil.*, pl. IV, fig. 130.

la résorption des nucléoles. Dans la dernière, la membrane des noyaux a persisté, bien qu'on soit en présence du premier stade de la division; par conséquent, les noyaux sont restés jusque-là entièrement distincts l'un de l'autre, tout en étant intimement accolés sur une large surface.

Bientôt les enveloppes nucléaires disparaissent, mais le contour primitif des deux noyaux formant la masse commune se reconnaît encore à la périphérie. Les sucres nucléaires peuvent alors se mélanger, sans qu'il soit possible d'affirmer qu'aucun échange de substances solubles ne s'est produit antérieurement entre les deux noyaux. Mais aucune fusion ne se produit entre leurs éléments chromatiques figurés.

Plusieurs fois j'ai pu distinguer encore, comme l'indique la figure 26, planche IV, les deux groupes chromatiques du noyau mâle et du noyau femelle l'un à côté de l'autre. Celui qui appartenait au noyau mâle (à droite dans la figure) était un peu plus colorable que l'autre. A cet état, les segments chromatiques, dont on voyait quelques bouts libres dépasser çà et là le contour primitif des noyaux, ne pouvaient pas encore être comptés.

A partir de ce stade, la contraction et, par suite, l'épaississement continuant à s'effectuer, les segments s'orientent pour former une plaque nucléaire, en même temps qu'apparaît un fuseau achromatique dirigé parallèlement au grand axe de l'œuf (fig. 27, 29, 30). Au-dessus du fuseau ou parfois sur les côtés, se trouvent une ou deux grandes vacuoles.

Dans la figure 27, l'orientation des segments, de chaque côté du plan équatorial, est déjà très avancée, et il est possible d'en apprécier exactement le nombre, qui est de vingt-quatre. Un peu plus tard, quand la plaque nucléaire est définitivement constituée, comme dans les figures 29 et 30, malgré leur position et leur inflexion dans plusieurs plans, leur numération ne laisse aucune incertitude, et j'ai pu la faire dans un assez grand nombre de cas. D'ailleurs, on arrive à lever tous les doutes en comprimant avec précaution la plaque nucléaire de façon à les écarter les uns des autres, comme dans la figure 28.

On retrouve donc dans le noyau de l'œuf en voie de segmentation vingt-quatre segments chromatiques, et, comme il a été prouvé antérieurement que le noyau mâle et le noyau femelle en renfermaient chacun douze, il en résulte que la fécondation se produit avec un apport égal de part et d'autre. En outre, quand la plaque nucléaire est formée, on ne remarque ni dans la longueur, ni dans l'épaisseur, ni dans le pouvoir chromatique des segments aucune différence qui permette de distinguer ceux qui proviennent du noyau mâle de ceux qui dérivent du noyau femelle. Il importe peu, d'ailleurs, que leur disposition varie et qu'ils soient ou non répartis symétriquement et à nombre égal de chaque côté du plan équatorial, puisque les deux moitiés ou segments secondaires,

nés du dédoublement d'un segment primaire, se rendront toujours, en sens inverses, chacun à l'un des pôles du fuseau, pour concourir à la formation des deux nouveaux noyaux.

Comme les deux noyaux sexuels, avant le début de la division, sont souvent situés l'un au-dessus de l'autre (fig. 19 et 24), le grand axe de l'oosphère étant vertical, on peut supposer que la moitié supérieure de la plaque est formée par l'un d'eux et la moitié inférieure par l'autre, la première dérivant du noyau mâle, la seconde du noyau femelle. D'autres fois, les noyaux sont placés dans un même plan horizontal, et dans ce cas, il y aurait, de chaque côté du plan équatorial de la plaque, un nombre à peu près égal de segments chromatiques mâles et femelles : c'est ce qui paraît devoir exister dans la figure 26, où le groupe chromatique de droite appartient au noyau mâle et celui de gauche au noyau femelle. Mais, pendant leur orientation, les segments dérivés de l'un ou de l'autre noyau ne laissant plus reconnaître leur origine et offrant des déplacements variés, leur disposition relative devient méconnaissable.

Remarquons aussi que le dédoublement longitudinal se manifeste déjà dans chaque segment primaire dès l'instant où les segments apparaissent libres avant leur orientation en plaque nucléaire. Mais, conformément à la règle générale, leurs moitiés ne se séparent l'une de l'autre qu'après la constitution de la plaque.

Cette séparation est très avancée dans la figure 31, où les segments secondaires ne sont plus unis deux à deux qu'à l'extrémité tournée vers la périphérie et la plus éloignée, par conséquent, du centre de figure. En glissant sur les fils achromatiques du fuseau, les deux groupes de segments secondaires vont ainsi donner naissance aux deux premiers noyaux de l'embryon, qui comprendront chacun, comme le noyau de l'œuf, vingt-quatre segments chromatiques. Après leur arrivée aux pôles, une cloison cellulosique se forme à l'équateur de la figure, sur le trajet des fils connectifs, et divise l'œuf en deux cellules embryonnaires toujours superposées et inégales, l'inférieure étant la plus petite.

Ainsi, la fécondation a pour résultat essentiel de doubler le nombre des segments chromatiques dans le premier noyau de segmentation comparé aux noyaux sexuels du tube pollinique et de l'oosphère.

Dans les divisions ultérieures, tout au moins quand l'embryon est encore jeune, on compte aussi vingt-quatre segments dans les noyaux (fig. 32 et 33). Même lorsque l'embryon avait déjà différencié son cotylédon et que l'albumen remplissait entièrement le sac embryonnaire, les figures de division que j'ai observées présentaient également le même nombre de segments chromatiques. En était-il de même pour tous les noyaux, et à quel moment commence la variation de nombre? C'est un point qu'il n'est pas encore possible de préciser.

Examinons maintenant les phénomènes qui accompagnent la fécondation et qui se passent en dehors de l'oosphère.

III. — PHÉNOMÈNES ACCESSOIRES DANS LE SAC EMBRYONNAIRE.

On a vu précédemment comment les deux noyaux polaires se réunissent pour former le noyau secondaire du sac embryonnaire, dont la division produit, comme on sait, les noyaux de l'albumen. L'union de ces deux noyaux n'est pas sans rappeler, chez le *Lis*, ce qui se passe pour les noyaux sexuels : en effet, ils ne forment pour ainsi dire jamais une masse sphérique, et leur surface de contact reste longtemps visible ; parfois même on la reconnaît encore au moment où la première phase de la division se manifeste.

En général, cette union précède de très peu la pénétration du noyau mâle dans l'oosphère : il arrive même, de temps en temps, qu'elle ne fait que commencer lorsqu'il traverse l'extrémité du tube pollinique. Mais, quels que soient le degré de cette union et l'aspect extérieur de la masse nucléaire constituant le noyau secondaire, la division de ce dernier commence dès que le noyau mâle pénètre dans l'oosphère. Le phénomène est d'une constance remarquable. Comment l'influence immédiate de cette pénétration s'exerce-t-elle sur le noyau secondaire ou sur le protoplasme qui l'entoure ? C'est ce qui échappe à l'observation directe. On reviendra plus loin sur cette question.

Dans le sac embryonnaire qui renfermait l'appareil sexuel représenté seul dans la figure 17, où le noyau mâle n'a même pas encore rejoint le noyau femelle, le noyau secondaire était déjà en division. Dans les figures 21 et 22, le noyau mâle n'a pas non plus atteint sa grosseur définitive au contact du noyau de l'oosphère, et pourtant les deux premiers noyaux de l'albumen sont presque entièrement constitués. On en trouve déjà quatre dans le sac embryonnaire de la figure 23, où la différenciation du noyau mâle est achevée ; les premiers indices de la division commencent à se manifester dans l'œuf. Une fois seulement j'ai constaté un certain retard dans la division du noyau secondaire (fig. 20), et j'ai tout lieu de croire qu'il était dû à cette circonstance que les deux noyaux polaires, au moment de la pénétration du noyau mâle dans l'oosphère, venaient seulement de se rejoindre.

D'ailleurs, on remarquera, dans le cas actuel, que le noyau mâle est encore assez petit et que le noyau secondaire, formé de deux masses inégales, offre déjà les premiers symptômes de la division, caractérisée par la contraction des éléments chromatiques. Dans un autre cas, les deux noyaux polaires accolés présentaient le stade du peloton, tout en étant

distincts l'un de l'autre : phénomène qui rappelle ce qui se passe au moment de la division du noyau de l'œuf.

Dans les sacs embryonnaires qui ont fourni les figures 24 et 25, il y avait quatre noyaux d'albumen en voie de division; dans ceux des figures 26 à 31, on en comptait huit. Par conséquent, la formation de l'albumen précède notablement la segmentation de l'œuf.

Un autre caractère à noter dans la division des noyaux de l'albumen consiste dans la variation du nombre de leurs segments chromatiques. Ce fait pouvait être prévu, si l'on se rappelle que, pendant la formation des noyaux dans le sac embryonnaire, avant la constitution définitive de l'appareil sexuel, une différence très marquée se manifeste aussitôt après la division du noyau primaire entre le groupe du sommet et celui de la base. Le noyau polaire inférieur devient lui-même beaucoup plus volumineux et plus chromatique que ceux des antipodes, et une inégalité analogue, quoique moins prononcée, se remarque également entre le noyau polaire supérieur et les noyaux de l'oosphère et des synergides. La masse double qui doit former le noyau secondaire du sac embryonnaire comprendra donc toujours un plus grand nombre de segments que le noyau de l'œuf; de plus, ce nombre variera nécessairement dans certaines limites, non seulement dans le noyau secondaire lui-même, mais encore dans les noyaux auxquels il donnera naissance. Pour le premier, j'ai compté, dans l'ensemble des cas observés, de quarante à quarante-huit segments chromatiques; pour ses dérivés, le nombre diminue, tout en restant supérieur à celui qu'on rencontre dans les noyaux des tissus de l'ovule et des autres organes de la plante. Il diffère d'ailleurs souvent dans les cellules contemporaines appartenant à un même albumen; quand il y a seize noyaux formés, il peut descendre de quarante à trente. La figure 34 représente un noyau secondaire dont la plaque est formée d'environ quarante-huit segments déjà orientés de chaque côté du plan équatorial, mais n'offrant pas encore le maximum de contraction et d'épaississement qui précède immédiatement la division longitudinale de ces segments.

IV. — COMPARAISON AVEC D'AUTRES EXEMPLES.

Si intéressant qu'il soit à tous égards, l'exemple du *Lilium* ne donnerait qu'une notion incomplète des phénomènes morphologiques de la fécondation, sans la connaissance des modifications qu'elle présente dans son accomplissement chez d'autres plantes; car, s'il en est, parmi ces dernières, plusieurs qui ressemblent entièrement au *Lis*, il en est aussi d'autres qui se comportent d'une façon différente surtout au point de vue de l'union des noyaux sexuels.

Dans le *Fritillaria Meleagris*, le noyau mâle offre, comme celui du *Lis*, douze segments chromatiques au moment où il se forme dans le tube pollinique; ce qui pouvait être prévu, puisqu'il résulte des observations de M. Strasburger sur les cellules-mères de pollen du *Fritillaria imperialis* que le même nombre se rencontre dans leurs noyaux en division.

On retrouve également ce nombre dans le noyau de l'oosphère. Le développement du sac embryonnaire ressemble d'ailleurs complètement à celui qui a été décrit pour le *Lilium*: mêmes caractères dans la différenciation des huit noyaux jusqu'à la constitution définitive de l'appareil sexuel, même inégalité de volume entre les noyaux du groupe supérieur et ceux du groupe inférieur. La figure 35, planche V, représente l'état qui précède immédiatement le rapprochement des deux noyaux polaires.

Le tube pollinique, arrivé sur le sac embryonnaire, livre passage au noyau mâle qui va directement s'accoler au noyau femelle; le second noyau générateur reste ordinairement dans l'extrémité du tube (fig. 36). Souvent, l'une des synergides demeure intacte, jusqu'à une période assez rapprochée de la division de l'œuf, à côté de sa voisine dont le noyau se désorganise dès que le tube pollinique a rempli sa fonction.

Le noyau mâle grossit peu à peu au contact du noyau de l'oosphère en revêtant les mêmes caractères que chez le *Lis*. Quatre jours après la pollinisation, il présentait l'aspect indiqué dans la figure précédente. Puis il atteint sensiblement la même grosseur que le noyau femelle, sans cesser de pouvoir en être distingué jusqu'au premier stade de la division (fig. 37 à gauche).

Lorsque la plaque nucléaire est formée, on y compte vingt-quatre segments chromatiques, comme on peut en juger par la figure 38, où la plaque a été dessinée après une compression ménagée, de façon à rendre la numération plus facile. Chaque segment se montre formé, comme à l'ordinaire, de deux moitiés accolées. Au premier plan de la préparation, en avant de l'extrémité du tube pollinique, l'une des synergides avait conservé son aspect normal.

Les phénomènes ultérieurs observés dans l'œuf et dans l'embryon sont analogues à ceux qui ont été mentionnés chez le *Lilium*. De même, on trouve presque toujours huit noyaux d'albumen dans le sac embryonnaire au moment où le noyau de l'œuf est en voie de division.

Le *Muscari comosum*, l'*Ornithogalum pyrenaicum* présentent les mêmes caractères au point de vue du mode d'union des noyaux sexuels. Mais leur limite commune, déjà moins facile à voir dans la Fritillaire que dans le *Lis*, est à peine perceptible chez ces deux plantes au moment où commence la contraction des éléments chromatiques. Ils forment d'ailleurs ensemble une masse presque entièrement sphérique (fig. 39).

Toutefois il est des cas où, même après la disparition de la membrane commune et l'apparition de segments distincts, on reconnaît encore l'origine double du noyau de l'œuf, ainsi qu'on peut le voir dans la figure précédente, où les deux groupes chromatiques, accompagnés chacun d'un nucléole, laissent entre eux une zone plus transparente correspondant à la surface de contact des noyaux. Ce dernier indice n'est visible que pendant un très court espace de temps, car les segments chromatiques mâles et femelles, en se redressant pendant leur contraction, se mélangent plus ou moins les uns aux autres dans l'espace correspondant à la zone mentionnée.

L'union des noyaux mâle et femelle est encore plus prononcée quand les membranes nucléaires disparaissent plus tôt et que les nucléoles eux-mêmes se fusionnent. C'est le cas considéré comme général par M. Strasburger, pour lequel toutefois la fusion des nucléoles n'a pas nécessairement lieu dans toutes les plantes.

D'après mes observations, il en est ainsi notamment chez l'*Agraphis cernua*, où la lenteur relative de l'union des noyaux mâle et femelle permet de suivre facilement tous les stades de cette union. Le noyau mâle encore très petit peut déjà posséder un nucléole, avant d'être largement accolé au noyau femelle (fig. 40). Plus tard, on le reconnaît encore très facilement à son aspect plus chromatique et à la différence de grosseur de son nucléole unique ou de ses deux ou trois nucléoles comparés à celui du noyau femelle (fig. 41). Finalement toute distinction devient impossible : on ne trouve plus ordinairement qu'un seul nucléole volumineux, comme on le voit dans la figure 42, représentée à un grossissement plus fort que les précédentes, au début de la contraction des éléments chromatiques.

Dans cet exemple, on observe déjà huit noyaux d'albumen sur les parois du sac embryonnaire, avant la fusion des cavités des noyaux sexuels.

Quant au nombre des segments chromatiques appartenant au noyau mâle et au noyau femelle, je n'ai pas réussi à obtenir des préparations permettant de les compter avec certitude.

J'ai été plus heureux avec l'*Alstrœmeria psittacina*, qui méritait à cet égard une attention particulière.

En effet, mes recherches antérieures (1) ayant montré que, dans cette Amaryllidée, les noyaux des cellules-mères de pollen offrent toujours huit segments chromatiques, il était intéressant de prouver que les noyaux de l'appareil femelle sont exactement comparables sous ce rapport à ceux de l'organe mâle. Malgré les difficultés de l'étude dans ce cas spé-

(1) *Nouvelles recherches*, etc., p. 40.

cial, je suis arrivé à reconnaître, d'une part que le nombre observé dans les cellules-mères polliniques se continue jusque dans le noyau mâle, d'autre part que le noyau primaire du sac embryonnaire possède aussi huit segments, qu'on retrouve chez ses descendants dans l'appareil femelle et, par suite, dans le noyau de l'oosphère.

Après la pénétration du noyau mâle dans l'oosphère, il arrive très fréquemment que l'une des synergides non seulement persiste comme dans la Fritillaire, mais encore s'accroît au point de devenir aussi grosse que l'œuf; comme lui, elle s'entoure d'une membrane cellulosique, mais elle ne possède pas de vacuole dans sa partie supérieure (fig. 44).

Dans l'oosphère, l'union des noyaux sexuels présente les mêmes caractères que chez l'*Agraphis*. La fusion porte à la fois sur les cavités nucléaires et sur les nucléoles, avant l'entrée en division. Dans la figure 43, la contraction a déjà commencé dans le noyau de l'œuf, où l'on ne trouve qu'un nucléole assez volumineux. La plaque nucléaire est formée de seize segments chromatiques, plus courts et moins semblables entre eux que dans le Lis ou la Fritillaire; c'est surtout au stade de la séparation des segments secondaires qu'on peut le plus facilement les compter. Dans les figures 45 et 46, on voit quelques-uns de ces segments secondaires encore incomplètement isolés à l'équateur; leur nombre total est de seize dans chacun des deux groupes. Par conséquent, dans le cas actuel, comme dans ceux qui précèdent, le nombre des segments primaires, de même que celui des segments secondaires, est exactement le double de celui que renfermaient d'une part le noyau mâle, d'autre part le noyau femelle.

Un résultat semblable découle des observations dont plusieurs espèces d'*Allium* ont été l'objet. Le fait mentionné jadis dans mes recherches (1), que les noyaux des cellules-mères de pollen en division renferment toujours huit segments chromatiques, a conduit M. Strasburger à rechercher si le même nombre n'existerait pas aussi dans le noyau primaire du sac embryonnaire (2). Or il a constaté qu'il en est ainsi dans l'*Allium fistulosum*, chez lequel le fuseau nucléaire, avec sa plaque, rappelle entièrement celui que j'avais figuré pour le pollen de la même plante. Si j'ajoute que j'ai compté seize segments chromatiques dans le noyau de l'œuf en division, on aura la preuve complète d'un apport égal de segments mâles et femelles au moment de la fécondation.

Dans l'*Iris desertorum* on peut suivre assez facilement tous les états par lesquels passe successivement le noyau mâle arrivé dans l'oosphère (fig. 47 et 48). Très petit au moment où il vient s'accoler au noyau

(1) *Recherches sur la structure et la division du noyau*, 1884, p. 40, fig. 31 et 38; *Nouvelles recherches*, etc., fig. 75.

(2) *Ueber Kern- und Zelltheilung*, p. 242.

femelle, il devient finalement presque aussi gros que ce dernier, tout en restant distinct jusqu'aux premiers indices de la division. La figure 48 permet de remarquer que, si le tube pollinique parvient directement sur l'oosphère, les deux synergides peuvent conserver plus longtemps qu'à l'ordinaire leur aspect normal; elle montre en outre que le noyau secondaire du sac embryonnaire se divise, comme on l'a vu pour les autres cas, avant le noyau de l'œuf. Dans la plaque nucléaire de ce dernier, je crois avoir compté seize segments chromatiques, sans pouvoir toutefois être absolument affirmatif, parce que, dans les préparations observées, la séparation des segments secondaires que j'avais sous les yeux avait déjà commencé et rendait la numération assez difficile (fig. 49).

Ce même nombre, indiqué dans mes observations sur les noyaux polliniques du *Listera* et de l'*Epipactis*, chez les Orchidées (1), M. Strasburger l'a retrouvé depuis dans les mêmes noyaux chez le *Cypripedium* (2), ainsi que dans le noyau primaire du sac embryonnaire; de sorte qu'il existe vraisemblablement seize segments chromatiques dans un assez grand nombre de plantes de cette famille. Mais la différence qu'on observe à cet égard chez les Liliacées, entre le *Lilium* et le *Fritillaria*, par exemple, qui en possèdent douze, et l'*Allium* qui n'en a que huit, montre qu'il faut s'attendre à des variations dans une même famille.

De même encore, il en existe douze, d'après M. Strasburger (3), soit dans les noyaux polliniques, soit dans le noyau primaire du sac embryonnaire de l'*Helleborus foetidus*. Quant à la copulation des noyaux sexuels chez les Renonculacées (*Aconitum*, *Delphinium*, etc.), il suffira de jeter les yeux sur les figures 50 et 51 pour constater qu'elle s'effectue comme dans les exemples cités en dernier lieu.

APERÇU GÉNÉRAL.

En essayant de tirer des faits qui précèdent les conclusions qu'on peut en déduire, je suivrai l'ordre même dans lequel ils ont été exposés et je rappellerai en même temps les données qu'on possède aujourd'hui sur les phénomènes morphologiques qui précèdent, accompagnent et suivent la fécondation.

En ce qui concerne l'organe mâle, on sait que la première bipartition qui s'opère dans le grain de pollen, peu de temps après sa formation, donne naissance, suivant le mode normal de la division indirecte, à deux noyaux qui possèdent chacun un nombre de segments chromatiques égal

(1) *Recherches sur la structure*, etc., 1884, p. 19.

(2) *Ueber Kern- und Zelltheilung*, p. 241.

(3) *Ibid.*, p. 243.

à celui du noyau dont ils dérivent. Mais le cytoplasme se partage inégalement entre les deux nouvelles cellules, génératrice et végétative, auxquelles ces noyaux appartiennent, et ses réactions microchimiques différent, comme on l'a vu à propos du *Lilium*, suivant qu'il s'agit de la cellule génératrice ou de la cellule végétative (1). Chacun des segments chromatiques primaires se dédouble en deux moitiés égales, et, par suite, après la séparation de celles-ci, les deux groupes de segments secondaires reçoivent l'un et l'autre la même quantité de substance nucléaire. Pendant la reconstitution des deux noyaux, appartenant l'un à la cellule végétative, l'autre à la cellule génératrice, une différence d'aspect et de structure ne tarde pas à se manifester entre eux, et cette différence concorde avec celle qu'on observe entre les cytoplasmes des deux cellules.

Le noyau de la cellule génératrice se divise à son tour, à un moment qui varie suivant les cas, mais en général peu de temps après son entrée dans le tube pollinique, en deux noyaux générateurs secondaires, égaux et semblables sous tous les rapports, autant qu'on peut en juger par l'observation; le cytoplasme se partage de même en deux parties égales. Cette bipartition équivalente montre que la cellule génératrice avait acquis, au moment de sa division, les propriétés nécessaires pour l'accomplissement de la fonction reproductrice. Si l'un des deux noyaux intervient seul dans la fécondation et a reçu pour ce motif le nom de noyau mâle, l'autre n'en est pas moins son égal et peut quelquefois, comme on l'a vu, présenter à l'intérieur de la cellule femelle les mêmes changements d'aspect et de structure que le premier. Il peut arriver que les deux noyaux générateurs subissent chacun une bipartition. Ce fait exceptionnel a été vu par M. Strasburger (2) dans des tubes polliniques de *Scilla nutans* et d'*Ornithogalum*.

La différenciation qui s'établit dès la première division à l'intérieur du grain de pollen est propre aux Angiospermes. Mais, chez diverses Gymnospermes, elle exige plusieurs divisions successives; en outre, les cellules végétatives sont pourvues de cloisons cellulósiques et restent incluses dans le grain de pollen. Cette sorte d'élimination cellulaire, résultant de la division répétée du noyau primitif du grain de pollen, est comparée avec raison, ce semble, par M. Strasburger, à celle qu'on observe dans la différenciation des éléments sexuels chez les animaux (3); et, comme, au cours de ce phénomène, les divisions nucléaires successives présentent tous les caractères de la division indirecte nor-

(1) Le fuseau nucléaire se montre ordinairement formé de deux moitiés inégales, comme on peut en juger facilement par exemple, par les figures de division que j'ai données récemment pour le *Ceratostamia* (*Journal de botanique*, 1889).

(2) *Neue Untersuch.*, etc., p. 17.

(3) *Ibid.*, p. 91, etc.

male, il s'ensuit que les noyaux générateurs ne tirent pas leurs propriétés d'un mode spécial de bipartition; la différence qui se produit entre eux et les noyaux végétatifs est sous la dépendance des cytoplasmes, qui eux-mêmes se différencient à cet effet et acquièrent des propriétés particulières, suivant qu'ils appartiennent à la cellule génératrice ou à la cellule végétative. J'ai montré, en effet, que les réactifs permettent de distinguer le cytoplasme de la cellule génératrice de celui de la cellule végétative.

Les deux noyaux équivalents, qui résultent de la division du noyau générateur primitif, emportent chacun, dans leur marche à l'intérieur du tube pollinique, le cytoplasme spécialisé qui leur appartient : en réalité, il existe alors dans le tube deux cellules génératrices nues. Pendant leur trajet, les noyaux présentent dans plusieurs cas une augmentation de volume manifeste, qui n'est pas due simplement à une diminution de densité de leur charpente chromatique; en même temps, leur cytoplasme s'appauvrit. Toutefois, ce dernier n'a pas complètement disparu, tout au moins dans les cas que j'ai observés, au moment où le tube pénètre dans le nucelle ovulaire, et où, par suite, le noyau mâle va rejoindre le noyau femelle.

En pensant à ce qui se passe dans le développement des anthérozoïdes des Cryptogames, on peut concevoir sans peine qu'il importe peu qu'une partie du cytoplasme de la cellule génératrice persiste ou non autour du noyau auquel revient le rôle capital dans la fécondation. Il est certain, à mon avis (1), que, pendant la formation d'un anthérozoïde de *Chara*, par exemple, tout le protoplasme de la cellule-mère est absorbé et digéré en quelque sorte par le noyau s'allongeant en corps spiralé, à l'exception de la partie qui fournit les cils; quand l'anthérozoïde a atteint son développement normal et complet, il n'en reste que quelques granulations à la face interne et postérieure du corps. L'enveloppe excessivement délicate de la spirale, qui réagit comme le protoplasme, me paraît être une formation nouvelle, un protoplasme remanié, pour ainsi dire, et non pas le résultat d'un simple dépôt du protoplasme primitif à la surface du corps. Ailleurs, comme chez les Fougères et surtout les Prêles, une portion du protoplasme de la cellule-mère reste sans emploi et forme la vésicule adhérente à la face interne du corps; mais il est bien évident que ce résidu ne joue pas plus de rôle dans la fécondation que les cils de l'anthérozoïde.

La connaissance du mode de développement et de la constitution définitive du corps reproducteur mâle des Cryptogames fait supposer,

(1) L. Guignard, *Développement et constitution des anthérozoïdes* (Revue générale de Botanique, 1889).

par analogie, que, chez les Phanérogames, le cytoplasme qui accompagne le noyau mâle pendant sa marche dans le tube pollinique n'intervient pas directement dans la fécondation, mais qu'il concourt peut-être aussi à la nutrition de ce noyau. Toutefois, il faut remarquer que la différenciation des noyaux générateurs n'est pas comparable à la formation des anthérozoïdes; par suite, leur cytoplasme ne subit pas les mêmes transformations, et son rôle paraît être terminé dès que les deux noyaux ont pris naissance. On conçoit alors qu'il puisse perdre insensiblement ses réactions microchimiques, tout en persistant, du moins partiellement, jusqu'à l'arrivée du noyau mâle au contact du sac embryonnaire. En tout cas, je n'ai pu le retrouver au contact de ce noyau arrivé dans l'osphère. Cette opinion touchant le rôle du cytoplasme de la cellule génératrice est confirmée par ce qu'on connaît de l'importance relative des diverses parties constitutives du spermatozoïde animal. Bien qu'on ne soit pas encore suffisamment fixé sur leur origine et leur nature, du moins dans un certain nombre de cas, il semble prouvé pour plusieurs que le noyau seul en forme l'élément essentiellement actif.

A ne considérer que les organismes végétaux ou animaux chez lesquels la différenciation du corps reproducteur mâle est moins accentuée que celle des anthérozoïdes des Characées, des Muscinées et des Cryptogames vasculaires, on pourrait au premier abord accorder un rôle actif au cytoplasme, comme, par exemple, chez les Algues telles que les Fucacées, dont l'anthérozoïde adulte possède un noyau entouré de cytoplasme. De même, M. Nussbaum (1) a cru que, chez l'*Ascaris*, où le spermatozoïde a également la forme cellulaire, le noyau n'intervient pas seul dans la fécondation. Mais cette manière de voir est combattue par ceux qui ont étudié depuis ce dernier phénomène chez cet animal, et, quant aux Algues, nos connaissances actuelles sur le rôle respectif du noyau et du cytoplasme chez les autres plantes nous éclairent suffisamment sur leur importance relative. C'est là un point que M. Strasburger a depuis plusieurs années mis en lumière. L'étude du *Lis* et de la *Fritillaire* vient confirmer l'opinion de ce savant observateur.

Un autre point, dont l'importance apparaît aujourd'hui de plus en plus grande, consiste dans la fixité du nombre des segments chromatiques du noyau mâle et dans son égalité par rapport au nombre observé dans le noyau femelle. Cette fixité existe et se maintient, pour tous les cas où l'observation a pu en être suivie à chaque division, à partir du noyau des cellules-mères de pollen. Elle résulte du fait même de la division indirecte, caractérisée essentiellement par le dédoublement longitudinal,

(1) Nussbaum, *Ueber die Veränderung der Geschlechtsproducte bis zur Eifur-*
chung, etc. (Arch. f. mikrosk. Anat., t. XXIII).

à chaque bipartition nucléaire, des segments chromatiques dont les moitiés se rendent chacune en sens inverses aux deux pôles du fuseau. On sait que pour M. Ed. Van Beneden, au contraire, la formation des globules polaires et la différenciation des pronucléus mâle et femelle de l'*Ascaris megalocephala* auraient lieu d'une façon toute différente, par division « pseudo-karyokinétique ». Tandis que la division indirecte ou karyokinétique a pour effet de dédoubler les segments chromatiques sans en réduire le nombre pour chacun des deux noyaux en voie de formation, « la genèse des globules polaires a pour résultat de réduire de moitié le nombre des éléments chromatiques du noyau ovulaire (1) ». Il en serait de même lors de la formation du spermatozoïde. Les deux noyaux sexuels différenciés et capables d'entrer en jeu dans la fécondation ne seraient que des demi-noyaux, formés par expulsion et élimination de la moitié du nombre des segments chromatiques qu'on rencontre dans toutes les cellules de l'*Ascaris*.

Bien que ces résultats, énoncés d'abord en 1884, aient été énergiquement maintenus dans un second travail en 1887, en présence des contradictions formelles élevées sur ce point par M. Nussbaum, par M. Boveri (2) et par M. Kultschitzky (3), qui ont constaté, contrairement à l'opinion précédente, que la formation des pronucléus mâle et femelle et celle des globules polaires ont lieu par division indirecte et par conséquent sans aucune élimination de segments chromatiques entiers, on ne peut considérer comme exacts les résultats de M. Ed. Van Beneden, dont la théorie sur la fécondation perd par le fait même tout fondement (4).

Chez les plantes, la formation des noyaux générateurs, comparable à celle des pronucléus chez les animaux, a toujours lieu aussi par dédoublement longitudinal des segments chromatiques. Dans son travail de 1884 (5), M. Strasburger affirmait déjà l'existence de la division indirecte pour le noyau générateur dans le tube pollinique du *Convallaria Polygonatum*; il la signale aussi, dans son récent Mémoire (6), chez le *Chlorophyton Sternbergianum*. J'ai constaté de même que dans diverses espèces de *Lilium*, *Tulipa*, *Fritillaria*, la plaque nucléaire de ce noyau

(1) Ed. Van Beneden et Van Neyt, *Nouvelles recherches sur la fécondation*, etc., p. 17, 1887.

(2) Boveri, *Zellen-Studien*, p. 9, 1887.

(3) N. Kultschitzky, *Ergebnisse einer Untersuch. über die Befruchtungsvorgänge bei Ascaris megalocephala* (*Sitzungsber. d. math.-phys. Cl. d. Akad. d. Wiss. zu Berlin*, p. 17, 1888).

(4) M. Balbiani a constaté de même que les globules polaires de l'*Ascaris* se forment par division indirecte normale (*Cours du Collège de France*, 1889).

(5) *Neue Untersuch.*, etc., p. 16.

(6) *Ueber Kern- und Zelltheil.*, p. 52.

en voie de division est formée de douze segments dont le dédoublement est aussi facile à suivre que dans les noyaux des cellules végétatives ordinaires. Les figures 3 et 4 de la planche II en représentent deux stades, qui, à eux seuls, seraient déjà suffisamment probants. Dans chacun des groupes chromatiques de la figure 4, les douze segments secondaires sont manifestement plus minces que les douze segments primaires de la figure 3.

Si nous comparons à présent la différenciation des noyaux sexuels dans le sac embryonnaire à celle des noyaux purement végétatifs, nous la trouverons également très caractéristique chez le *Lilium* et le *Fritillaria*, et il doit certainement en être de même dans beaucoup d'autres plantes, où la petitesse des noyaux et la nécessité d'avoir sous les yeux tous les stades de leur division en rendent l'observation longue et difficile.

Dans le *Lilium*, les deux noyaux, qui résultent de la bipartition du noyau primaire du sac embryonnaire et qui vont occuper les deux extrémités du sac, présentent rapidement une différence profonde qui se maintient dans leurs dérivés. Quand ils entrent en division, celui du haut possède douze segments chromatiques, comme le noyau primaire du sac; mais celui du bas en offre un plus grand nombre (fig. 11). Tandis que le nombre reste égal à douze dans les bipartitions successives qui produisent l'appareil sexuel et le noyau polaire supérieur, il varie dans les noyaux des antipodes et le noyau polaire inférieur, mais en étant toujours plus élevé que le premier: de seize, il peut s'élever à vingt-quatre. En outre, dès que les synergides et l'oosphère sont différenciées, le noyau polaire supérieur devient plus gros que les noyaux de ces trois cellules, et, d'après le nombre des segments chromatiques qu'on peut compter dans le noyau secondaire du sac embryonnaire en division, on peut affirmer qu'en venant se joindre au noyau polaire inférieur, pour former ce noyau secondaire, il apporte un nombre de segments supérieur à celui qu'il avait reçu au moment de sa naissance, c'est-à-dire à douze. En somme, ce dernier nombre n'est fixe que pour l'oosphère et les synergides; mais dans celles-ci, il n'offre pas d'intérêt, puisque leur rôle se termine à la fécondation.

Il y a donc, dans le sac embryonnaire, une différenciation très curieuse, qui n'est pas de tous points comparable à celle qu'on observe dans le grain de pollen. En effet, elle se produit à la suite de la division des noyaux sans que le protoplasme du sac se spécialise morphologiquement et tout de suite autour d'eux, comme c'est au contraire le cas pour la cellule génératrice et la cellule végétative du pollen; en outre, cette différenciation a lieu dans une même cellule, puisque c'est seulement après les dernières divisions nucléaires qu'on voit les synergides et l'oosphère

s'entourer d'une enveloppe délicate. Bien que sa cause apparente échappe à l'observation directe, elle ne peut être rapportée qu'à une différence de nutrition. Le résultat final, très intéressant, est la conservation du nombre des segments chromatiques dans le noyau de l'oosphère, seul chargé dans l'organe femelle de la transmission des caractères et propriétés héréditaires.

On connaît aujourd'hui un certain nombre de cas dans lesquels on a pu compter avec certitude les segments chromatiques dans les noyaux sexuels. M. Strasburger les a cités dans son dernier Mémoire (1), en faisant ressortir l'intérêt que présente l'égalité de nombre qu'on rencontre dans le noyau mâle ou dans le noyau femelle d'une espèce donnée, aussi bien chez les végétaux que chez les animaux. A dire vrai, ces cas ne sont pas encore très nombreux; mais il y a tout lieu de croire que les observations ultérieures conduiront à des résultats semblables. La connaissance de ce nombre dans les noyaux sexuels des plantes est due aux recherches de M. Strasburger et aux miennes; le présent travail fournit sur plusieurs points un complément nécessaire aux observations antérieures. Quoique déjà mentionnées pour la plupart par M. Strasburger, les données suivantes trouvent ici leur place naturelle.

Il existe toujours douze segments chromatiques dans les noyaux des cellules-mères de pollen du *Lilium* et du *Fritillaria*, et mes observations prouvent qu'on les retrouve dans les noyaux générateurs. Comme j'ai aperçu le même nombre dans ces derniers noyaux chez le *Tulipa*, on peut en conclure, même en l'absence d'observations directes, qu'il existe aussi dans les noyaux des cellules-mères polliniques. D'autre part, j'ai prouvé qu'il y en a également douze dans l'oosphère du *Lilium*, dont l'étude a été attentivement suivie. Je puis ajouter d'ailleurs, en ce qui concerne les cellules-mères du pollen, que mes conclusions s'appuient sur l'examen de plusieurs centaines de noyaux en division appartenant à diverses espèces (*L. Martagon*, *candidum*, *croceum*, etc.). M. Strasburger a trouvé douze segments dans les cellules-mères polliniques des *Tradescantia*, *Helleborus foetidus*, *Chlorophyton Sternbergianum*, et l'on a vu que, chez cette dernière plante, il a constaté qu'on les retrouve toujours dans les noyaux générateurs. Il en existe huit dans les cellules-mères polliniques de l'*Allium* et de l'*Alstræmeria*; M. Strasburger en a compté autant dans le noyau primaire du sac embryonnaire de l'*Allium fistulosum*, et, de mon côté, j'ai constaté qu'il en est de même dans l'*Alstræmeria psittacina*. Les Orchidées qui ont été examinées récemment par M. Strasburger (*Gymnadenia conopsea*, *Orchis mascula*, *Himantoglossum hircinum*, *Cypripedium barbatum*), on antérieure-

(1) Ueber Kern- und Zelltheil., p. 35, 233, etc.

ment par moi (*Listera ovata*, *Neottia Nidus-avis*), en possèdent seize dans les cellules-mères polliniques, et bien que la certitude soit moindre pour les noyaux femelles, le nombre paraît être identique. M. Strasburger en a compté également seize dans le *Convallaria maialis* et vingt-quatre dans le *Muscari neglectum*. Récemment, le *Ceratozamia mexicana* m'en a montré huit dans tous les noyaux du grain de pollen; par analogie avec les autres plantes, il y a lieu de penser que le noyau de l'oosphère doit en posséder autant.

Pour les animaux, les résultats sont moins étendus. M. Flemming a vu douze segments chromatiques dans les spermatocytes de la Salamandre, M. de la Valette Saint-Georges également douze dans ceux du *Forficula auricularis*, M. Platner trente chez des Lépidoptères. Le noyau femelle de l'*Ascaris megalcephala* en renferme seulement deux, d'après M. Ed. Van Beneden et M. Boveri; ce dernier observateur en admet vingt-quatre chez l'*A. lumbricoides*.

C'est M. Ed. Van Beneden qui, le premier, a attiré l'attention sur l'égalité du nombre des segments dans le pronucléus mâle et le pronucléus femelle de l'*Ascaris megalcephala*, où ils en renferment chacun deux. La même égalité est indiquée par M. Carnoy chez d'autres Nématodes, avec quatre segments pour chaque noyau sexuel dans le *Coronilla robusta*, six dans le *Spiroptera strumosa* et l'*Ophiostomum mucronatum*, huit dans le *Filaria Mustelarum*.

Il résulte de ces faits que les noyaux mâle et femelle doivent normalement participer à la fécondation avec le même nombre de segments chromatiques. Toutefois, avant de conclure avec une entière assurance, il ne faut pas oublier que M. Platner a observé, chez l'*Arion empiricorum*, une inégalité de nombre et de volume des segments nucléaires à l'avantage du noyau femelle. Il est possible, comme le suppose M. Strasburger, que des cas semblables se rencontrent ailleurs, et que, dans la transmission des propriétés héréditaires, la mère ait parfois une influence plus grande que le père : on pourrait arriver ainsi jusqu'à la parthénogénèse.

Quoi qu'il en soit de l'avenir réservé à cette question, la fixité qu'on remarque dans le nombre des éléments nucléaires des cellules sexuelles n'est certainement pas un fait insignifiant, car elle n'existe que là. On pourrait croire que, si les cellules polliniques du Lis, par exemple, ont toutes douze segments dans leurs noyaux, c'est parce qu'elles sont contemporaines et appartiennent à un même tissu. Mais l'observation montre d'abord que les cellules primordiales du sac pollinique, qui donnent naissance aux cellules-mères du pollen, possèdent au contraire seize segments chromatiques; en outre, ce dernier nombre, fréquent également dans les tissus qui forment les autres parties de l'anthère, y subit des variations.

Les mêmes différences de nombre se rencontrent dans le parenchyme de l'ovule et du nucelle; d'autre part, on a déjà vu, à propos de la division des noyaux de l'albumen du *Lis*, que ces noyaux ont également un nombre de segments variable. L'exemple le plus frappant, d'ailleurs, de cette variation, dans des éléments qui n'ont pas un rôle direct à jouer dans la fécondation, nous est fourni par le sac embryonnaire du *Lilium*, pendant la formation de ses deux tétrades de noyaux avant la constitution définitive de l'appareil sexuel.

Dans l'*Alstræmeria* et l'*Allium*, les cellules végétatives des divers tissus ont le plus souvent douze, parfois même seize segments chromatiques, au lieu de huit comme dans les noyaux sexuels.

Il résulte aussi de mes observations que le nombre des segments de ces derniers noyaux est presque toujours, sinon constamment dans les diverses plantes étudiées, inférieur à celui qu'on observe dans les cellules végétatives. M. Strasburger est arrivé au même résultat; toutefois, comme il en trouve vingt-quatre dans les cellules-mères du pollen du *Muscari*, il se demande s'il y a également réduction de nombre dans les noyaux sexuels de cette plante: c'est à l'observation de nous éclairer sur ce point. En tout cas, il n'y a pas, à ma connaissance, une seule observation prouvant que ce nombre soit supérieur à celui des noyaux végétatifs. Les données fournies par les animaux parlent dans le même sens, puisque, d'après M. Flemming et M. Rabl, les noyaux des cellules épithéliales de la Salamandre ont vingt-quatre segments, tandis que ceux des spermatocytes en renferment douze; chez l'*Ascaris megalocephala*, les noyaux des mêmes cellules en ont quatre, et ceux des pronucléus seulement deux.

L'opinion que, chez les Phanérogames, le noyau de l'œuf renferme un nombre de segments chromatiques double de celui que possédait le noyau mâle ou le noyau femelle, et que ce nombre double se retrouve au moment de la division, n'a pourtant pas encore été jusqu'ici établie par l'observation directe. C'est cette démonstration que fournit le présent travail. En raison du nombre relativement élevé des segments chromatiques, si on le compare à celui qui existe dans l'œuf de l'*Ascaris*, elle m'a demandé des observations d'autant plus répétées que la division du noyau de l'œuf n'a pas lieu simultanément dans tous les ovules d'un même ovaire et que rien n'indique extérieurement le stade de la fécondation.

Chez le *Lis*, le premier fait à remarquer, après la pénétration du noyau mâle dans l'intérieur de l'oosphère, consiste en ce que ce noyau, formé par une petite masse chromatique dense et même d'apparence presque homogène, va s'accoler très rapidement au noyau femelle, qui présente, au contraire, la structure d'un noyau ordinaire au repos. Aucun changement ne se manifeste dans le noyau femelle avant que le noyau

mâle n'ait lui-même revêtu les caractères de l'état de repos. Pour cela, le noyau mâle grossit peu à peu, en même temps que ses éléments chromatiques deviennent distincts et forment insensiblement un réticulum ou charpente à nombreux replis; le suc nucléaire, que ce noyau tire évidemment du protoplasme de l'oosphère, apparaît et augmente de quantité; un ou plusieurs nucléoles se montrent ensuite entre les replis des éléments chromatiques. Dans le *Lis*, ces nucléoles sont presque toujours multiples, comme dans le noyau femelle; toutefois leur grosseur et leur nombre sont généralement moindres que dans ce dernier.

Même lorsque la prophase de la division s'est manifestée dans chacun des noyaux, et le phénomène se produit en même temps dans l'un et dans l'autre, les membranes nucléaires sont encore visibles et, quelle que soit l'étendue de la surface de contact des noyaux, leurs éléments chromatiques ne se mélangent pas de l'un à l'autre. La division de la masse commune, où l'on reconnaît toujours les deux constituants, ne peut commencer qu'autant que le noyau mâle a revêtu les caractères morphologiques d'un noyau ordinaire au repos. Il importe peu que son volume reste un peu plus petit, comme c'est le cas ordinaire chez le *Lis*, que celui du noyau femelle; la quantité de substance chromatique est égale dans chacun d'eux; par suite, la charpente du noyau mâle est un peu plus compacte. On ne peut d'ailleurs considérer ici, comme substance chromatique, les nucléoles compris dans les replis de la charpente.

On voit donc qu'il y a toujours accolement des deux noyaux sexuels dans l'oosphère. C'est au protoplasme de cette dernière que le noyau mâle emprunte les éléments nécessaires à sa reconstitution, et non au noyau femelle, qui, pendant ce temps, ne manifeste aucun changement apparent, ni dans sa structure, ni même dans sa position. Ce qui le prouve, c'est d'abord la possibilité, signalée chez le *Lis* (fig. 18), d'une reconstitution semblable du second noyau générateur entré exceptionnellement dans l'intérieur du protoplasme de l'oosphère; c'est aussi l'exemple de l'*Ascaris*, chez lequel le pronucléus mâle revêt les caractères morphologiques de noyau au repos, alors qu'il est encore, tout au moins dans la plupart des cas, à quelque distance du pronucléus femelle, dont il reste souvent écarté même après que la contraction des éléments chromatiques s'est manifestée dans l'un et dans l'autre; c'est, enfin, le développement analogue que peuvent présenter, dans des cas ordinairement pathologiques, il est vrai, les pronucléus mâles qui ne se réunissent pas au pronucléus femelle lorsque plusieurs spermatozoïdes ont pénétré dans l'œuf de certains animaux (1). Par suite, l'accrolement des

(1) H. Fol, *Recherches sur la fécondation*, p. 262, 1879.

noyaux sexuels n'est pas nécessaire pour que le noyau mâle revête les caractères d'un noyau au repos.

Ainsi, par l'ensemble des phénomènes qui précèdent la division de l'œuf, le *Lis* rappelle à beaucoup d'égards ce qui se passe chez l'*Ascaris*. La principale différence consiste en ce que, dans cette plante, les noyaux sexuels s'accolent toujours de bonne heure, tout en conservant leurs membranes propres jusqu'à un certain moment de la prophase de la division.

Si quelques plantes, telles que le *Fritillaria Meleagris*, offrent à ce point de vue une assez grande analogie avec le *Lis*, on observe au contraire chez d'autres pour ainsi dire tous les degrés dans la rapidité avec laquelle se fait l'union de ces mêmes noyaux sexuels. La fusion des cavités nucléaires, qui a lieu encore très tardivement, c'est-à-dire peu de temps avant la division, dans le *Muscari* et l'*Ornithogalum*, chez lesquels les nucléoles des deux noyaux restent distincts, est plus hâtive dans l'*Agrophis*, l'*Alstrœmeria* et plusieurs Renonculacées, où les nucléoles eux-mêmes se fusionnent ordinairement et où toute distinction devient impossible entre la partie nucléaire dérivée du noyau mâle et celle qui provient du noyau femelle. Ces derniers cas sont les plus nombreux ; ce sont ceux que M. Strasburger a observés dans ses recherches sur la fécondation.

Cette série de variations, dans laquelle le *Lis* occupe l'un des points extrêmes, est assurément très intéressante, parce qu'elle permet de saisir ce qu'il y a d'essentiel dans le phénomène. Tout d'abord, puisque les éléments chromatiques du noyau mâle ne se soudent pas à ceux du noyau femelle, l'union ne peut consister qu'en un mélange des substances solubles, suc nucléaire et nucléoles : c'est à cela que se réduit la copulation des noyaux. Ainsi comprise, la copulation a lieu à un moment variable, tantôt après que les éléments chromatiques se sont déjà contractés et épaissis, les membranes nucléaires existant encore ; tantôt avant tout changement dans la structure qui caractérise l'état de repos, la membrane double séparant au début les éléments chromatiques des deux noyaux ayant disparu.

Comme, dans la plupart des cas, chez l'*Ascaris*, il ne se produit même pas d'accolement entre les deux noyaux sexuels, M. Ed. Van Beneden en conclut que la conjugaison n'est pas nécessaire à la fécondation et que l'essence du phénomène ne réside pas dans une union de ces noyaux (1). Par contre, M. Strasburger est d'avis que la fusion des produits de l'activité des deux noyaux, suc nucléaire et son contenu, est nécessaire pour mettre en jeu le développement ultérieur de l'œuf. Il

(1) *Nouvelles recherches sur la fécondation*, p. 34.

pense que si l'on ne s'aperçoit pas, dans l'*Ascaris*, de la fusion du suc nucléaire des deux cavités, c'est parce que les filaments nucléaires des deux noyaux ne se réunissent qu'à un stade avancé de la prophase, au moment de la formation de la plaque nucléaire à l'équateur du fuseau achromatique, tandis que chez les plantes cette union a lieu pendant l'état de repos (1). M. Strasburger invoque à l'appui de son opinion les résultats des recherches expérimentales de MM. O. et R. Hertwig sur le *Strongylocentrotus lividus* (2). Ces auteurs ont constaté que, dans cet animal, la fusion des noyaux n'est plus possible dès qu'ils sont entrés dans la phase du peloton. Cette phase peut d'ailleurs se produire dans chacun d'eux sans qu'ils se soient préalablement unis, et c'est précisément le cas de l'*Ascaris*. Mais tandis que, dans ce dernier, l'union peut encore se faire pendant la prophase, puisque c'est alors qu'elle a lieu effectivement, il n'en est plus de même dans le *Strongylocentrotus*, car, si les noyaux restent isolés, leur évolution ne va pas au delà du début de la phase du peloton; en outre, cette évolution limitée ne se manifeste dans le noyau femelle que si l'œuf a reçu un spermatozoïde; d'autre part, la tête d'un spermatozoïde entré dans un œuf qui n'est pas encore mûr, ne présente aucun changement avant la formation du premier globule polaire: d'où cette conclusion, que, dans les deux cas, les noyaux exercent l'un sur l'autre une action réciproque, directement ou indirectement déterminée par les produits de leur évolution dans le protoplasme de l'œuf.

Pour M. Strasburger, lorsque le noyau mâle copule avec le noyau femelle alors qu'il est encore réduit à une masse chromatique dense et sans cavité nucléaire, les produits dont la fusion avec ceux du noyau femelle est nécessaire, c'est-à-dire le suc nucléaire et la substance nucléaire, ne seraient formés qu'après l'union du noyau mâle avec le noyau femelle; et, comme ces produits dérivent, à son avis, de l'activité des filaments nucléaires, le noyau mâle peut tout aussi bien leur donner naissance après qu'avant cette union; il importe peu, pour leur action ultérieure, qu'ils se forment à tel ou tel moment. Si l'on refusait à ces produits toute influence sur le développement ultérieur du premier noyau embryonnaire, on serait presque forcé d'admettre que ce développement est dû à l'action réciproque des filaments nucléaires (3).

En résumé, si M. Strasburger considère la copulation des noyaux comme nécessaire, elle se réduirait au mélange des sucs nucléaires et de la substance nucléolaire. Pour MM. O. et R. Hertwig, il faudrait quelque

(1) *Ueber Kern- und Zelltheilung*, p. 227 et 228.

(2) *Ueber den Befruchtungs- und Theilungsvorgang des Thierischen Eies unter dem Einfluss ausserer Agentien*; tirage à part, p. 144, etc.

(3) *Kern- und Zelltheilung*, p. 229.

chose de plus, car leurs observations les amènent à conclure que le développement normal de l'œuf ne peut avoir lieu qu'autant que les noyaux se sont « intimement pénétrés et confondus (1) ». Mais, comme il est démontré que les éléments chromatiques ne se fusionnent pas, cette dernière opinion est évidemment inexacte.

Tout en partageant, sur les points essentiels, l'opinion de M. Strasburger, les faits que j'ai observés m'autorisent à dire que, même dans les cas où les noyaux sexuels semblent au premier abord former une masse unique dans laquelle les membranes ont disparu au contact des deux noyaux, peu de temps après leur union, ces noyaux restent souvent, en réalité, distincts jusqu'à ce que le mâle ait revêtu les caractères morphologiques de l'état de repos. La ligne de démarcation correspondant à la surface de contact persiste plus longtemps qu'on ne l'avait pensé (fig. 41, 50); elle ne disparaît qu'au moment de la prophase, et même après le début de cette dernière, on peut encore parfois distinguer les deux groupes chromatiques appartenant au noyau mâle et au noyau femelle, dans la masse sphérique constituant le noyau de l'œuf (fig. 39). Mais, dans d'autres cas, la fusion des cavités nucléaires peut avoir lieu avant le commencement de la prophase : il en est ainsi, notamment, dans les plantes chez lesquelles la division de l'œuf, après la fécondation, est tardive, comme par exemple dans le *Thesium*, dont l'œuf se remplit, avant le premier cloisonnement, d'un grand nombre de plastides amylicés (2).

Au total, la fusion des cavités nucléaires peut avoir lieu, chez les plantes, à un moment variable; c'est chez le *Lis* qu'elle paraît se faire le plus tardivement. À cet égard, cette plante ressemblerait beaucoup à l'*Ascaris*, si, chez elle, les noyaux sexuels ne s'accolaient pas entre eux. Cet accollement, constant chez toutes les plantes étudiées, donne à penser que la fusion des substances nucléaires autres que les segments chromatiques est nécessaire, puisque, comme on l'a vu, surtout par des exemples empruntés aux animaux, le noyau mâle peut revêtir les caractères morphologiques de l'état de repos sans se réunir au noyau femelle. Il faut remarquer d'ailleurs que, si cette fusion est nécessaire, les substances en question n'ont qu'une importance subordonnée, en ce sens que leur apparition dans le noyau mâle dépend des changements qui s'opèrent dans les filaments chromatiques, lesquels, en définitive, sont véritablement les éléments essentiels.

Puisque le nombre des segments chromatiques dans le noyau de l'œuf

(1) *Loc. cit.*, p. 145.

(2) L. Guignard, *Observations sur les Santalacées* (*Ann. des sc. nat., Bot.*, 1885, pl. XIII, fig. 20 et 21).

après la fécondation est le double de celui que possédaient, chacun de leur côté, le noyau mâle et le noyau femelle, on doit nécessairement se demander comment on passe du premier nombre au second, de quelle façon et à quel moment, par exemple dans le *Lis*, les vingt-quatre segments de l'œuf se réduisent à douze dans les noyaux sexuels. Ainsi qu'on l'a vu, les noyaux des premières cellules embryonnaires possèdent de même vingt-quatre segments, que j'ai retrouvés encore après la différenciation du cotylédon, du moins dans plusieurs noyaux où j'ai pu les compter; mais je n'affirmerais pas qu'il en fût de même pour tous. Par suite, la diminution de nombre se produirait surtout après la germination, pendant la formation des divers organes de la plante. Il est probable aussi qu'elle a lieu graduellement, mais sans régularité; en tout cas, on a constaté qu'au moment de la formation des cellules-mères du pollen, le nombre descend tout d'un coup de seize à douze. Or, on sait que toutes les divisions nucléaires se font avec dédoublement longitudinal des segments chromatiques, d'où l'on doit forcément conclure que la diminution ne se produit pas pendant la karyokinèse, mais pendant l'état de repos. Et si l'on admet que les segments restent distincts et conservent leur autonomie dans le noyau au repos, on est conduit par là même à supposer qu'un certain nombre d'entre eux se résorbent ou se soudent aux autres, tandis que dans l'hypothèse d'un filament continu, la différence de nombre dépendrait de la segmentation transversale. Il y a là, comme on voit, une question encore fort obscure, dont la solution pourra sans doute être fournie par l'étude de noyaux ne renfermant qu'un petit nombre de segments chromatiques. A cet égard, l'*Ascaris megalocephala* peut sembler au premier abord un objet favorable, et cependant, malgré les nombreuses observations dont il a été l'objet, ce point spécial reste encore douteux. M. Ed. Van Beneden (1) pense que dans les pronucléus mâle et femelle il n'existe, à un moment donné de la contraction de leur charpente chromatique, qu'un cordon unique et continu, formant dans la plupart, sinon dans tous les cas, une courbe fermée. D'autre part, M. Boveri (2), qui admet chez l'*Ascaris* l'existence de deux types d'œufs et de spermatozoïdes, l'un avec un seul élément chromatique pour chaque noyau sexuel, l'autre avec deux éléments, est disposé à croire que, dans le second type, les deux éléments doivent être distincts. S'il était établi, comme l'affirme M. O. Zacharias (3), que les éléments chromatiques des pronucléus se fusionnent dans l'œuf en un filament continu, la question serait résolue, mais l'opinion de cet auteur est loin de reposer sur des preuves suffisantes.

(1) *Nouvelles recherches*, p. 17, fig. 5, pl. 1.

(2) *Zellen-Studien (Jenaische Zeitschrift f. naturw., etc., pp. 710 et 738, 1888).*

(3) O. Zacharias, *Archiv. f. Mikrosk. Anat.*, 1887, pl. X, fig. 21, 22, 23, 24.

Quoi qu'il en soit à cet égard, le fait important à retenir, c'est qu'aucune réduction du nombre des segments chromatiques n'a lieu à partir du moment où les cellules-mères du pollen sont formées dans l'anthère et où le noyau primaire du sac embryonnaire a pris naissance dans l'ovule, puisque les éléments sexuels qui en dérivent se forment toujours, comme dans les cas de division ordinaire, par dédoublement longitudinal de ces segments.

Quelle est maintenant la cause qui détermine la division dans l'œuf après la fécondation ? Chez les plantes, l'observation n'a fourni jusqu'ici sur ce point aucune donnée morphologique positive ; mais chez les animaux, le protoplasma est le siège de manifestations très caractérisées en rapport avec la division nucléaire. Elles ont été étudiées avec soin, surtout chez l'*Ascaris*, il y a quelques années par M. Ed. Van Beneden, et plus récemment par M. Boveri et d'autres observateurs. Je mentionnerai seulement les faits qui peuvent nous intéresser ici, en tant qu'ils se rapportent à la question qui vient d'être posée.

Quand on observe le fuseau achromatique après sa formation dans l'œuf de l'*Ascaris*, on aperçoit à chacune de ses extrémités un « corpuscule polaire » signalé pour la première fois par M. Ed. Van Beneden (1). Ce corpuscule occupe le centre d'une figure radiaire à contour circulaire, qui constitue une « sphère attractive », autour et en dehors de laquelle se développent des stries radiaires formant les « asters ». D'après les dernières observations de ce savant, les deux sphères attractives existent déjà dans l'œuf, non seulement pendant la phase du pelotonnement, mais même plus tôt, alors que les pronucléus sont encore réticulés et fort écartés l'un de l'autre. Elles apparaissent simultanément et sont peu écartées l'une de l'autre au début ; leur position relativement aux pronucléus semble varier beaucoup d'un œuf à l'autre. Lorsque les pronucléus se rapprochent l'un de l'autre, elles prennent une position déterminée et vont occuper les pôles du fuseau en participant à sa formation. Ces sphères attractives n'interviennent en rien dans la constitution des noyaux des cellules-filles ; elles persistent à côté des noyaux, en tant que portions différenciées du corps cellulaire, avec leurs corpuscules centraux, à tous les moments de la vie cellulaire. Pendant qu'un nouveau noyau prend naissance, elles se dédoublent en deux sphères d'abord contiguës, dont la destinée ultérieure est la même que précédemment. En somme, elles constituent un organe permanent de la cellule, au même titre que le noyau lui-même ; leur division précède toujours celle du noyau. Quant à leur origine dans l'œuf, M. Ed. Van Beneden ne peut

(1) *Recherches sur les Dicyémides*, 1874.

rien dire de certain ; il incline pourtant à croire qu'elles dérivent de la figure de la division qui donne naissance au second globule polaire (1).

Cette importante question de l'origine des sphères attractives serait résolue si les observations plus approfondies de M. Boveri (2) et surtout celles de M. Vejdovsky (3) venaient à être étendues et confirmées.

M. Boveri distingue dans l'œuf, abstraction faite du noyau, une substance fondamentale homogène dans laquelle s'étend un réticulum à mailles plus ou moins serrées, des corps vitellins petits et gros, des granulations très fines et une substance particulière, qui, suivant l'état de développement de l'œuf, est granuleuse ou filamenteuse. Cette dernière seule jouerait un rôle dans la division cellulaire ; elle constitue l'« archoplasme ». Tandis qu'un mélange d'acides acétique et picrique gonfle et change en une masse transparente, homogène et souvent creusée de vacuoles toutes les autres substances, l'archoplasme seul conserve sa structure (4). Avant l'élimination du second globule polaire, l'archoplasme forme, au centre de l'œuf, autour du noyau spermatique, une couche épaisse de substance régulièrement granuleuse et distincte à sa périphérie de la substance cellulaire homogène. Après la sortie du second globule polaire, le noyau spermatique quitte cette enveloppe formée par l'archoplasme pour se porter en un point plus ou moins rapproché de la périphérie. Vers le moment où le réticulum nucléaire commence, dans les deux noyaux sexuels, à entrer dans la phase du pelotonnement, on voit apparaître dans l'archoplasme, qui occupe le centre de l'œuf, deux corpuscules opaques, se distinguant par leur grosseur des autres granulations : ce sont les « corpuscules centraux » ou « centrosomes », formés par division d'un corpuscule unique. En se partageant en même temps et en s'accumulant autour d'eux, l'archoplasme donne naissance à deux nouvelles masses sphériques : ce sont les sphères attractives de M. Ed. Van Beneden.

Ainsi, tandis que ce dernier observateur voit apparaître simultanément les deux sphères attractives, M. Boveri les fait provenir d'une masse primitive unique, qui est l'archoplasme. En raison de la situation qu'occupait d'abord le noyau mâle au centre de l'archoplasme, il est vraisemblable, dit-il, que ce noyau apporte dans l'œuf un corpuscule central ou centrosome, qui se divise ensuite en deux. Or les deux sphères attractives gouvernent la division de l'œuf ; par suite, la faculté de segmentation de l'œuf dépendrait de la présence du noyau spermatique (5).

(1) *Nouvelles recherches sur la fécondation*, p. 57 et suiv.

(2) *Zellen-Studien* (*Jenaische Zeitschrift*, etc., 1888).

(3) Er. Vejdovsky, *Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen*, pars I ; Prague, 1888.

(4) *Loc. cit.*, p. 745, etc.

(5) *Loc. cit.*, p. 755.

Dans ses recherches sur la fécondation du *Rynchelmis*, M. Vejdovsky a vu que le spermatozoïde, après sa pénétration dans l'œuf, est constitué par un petit noyau accolé à une sphère hyaline, laquelle représente la queue du spermatozoïde. A un moment donné, le noyau entre dans la sphère, que l'auteur appelle « périplaste ». Après la sortie du second globule polaire, cette sphère devient ovoïde, puis fusiforme; le noyau spermatique en occupe le centre. Aux deux extrémités de cette petite masse fusiforme, le protoplasme ovulaire commence à former des stries radiaires, pendant que le périplaste s'y accumule pour donner naissance à deux masses sphériques, qui ne seraient autre chose que les sphères attractives, entre lesquelles se trouve le noyau spermatique qui a pris aussi la forme ovoïde. C'est alors seulement que le pronucléus femelle vient s'unir avec le noyau spermatique ou pronucléus mâle.

Si cette intéressante observation est confirmée, l'origine des sphères attractives devra être rapportée au spermatozoïde.

Malgré les recherches attentives effectuées dans cette voie, on n'a pas encore trouvé de corpuscules polaires chez les plantes; cependant, depuis les observations de M. Strasburger et les miennes, on connaît plusieurs cas dans lesquels des asters apparaissent pendant la division nucléaire aux deux pôles du fuseau. Si cette différenciation du protoplasme est moins fréquente chez les plantes que chez les animaux, les pôles n'en exercent pas moins une action semblable. On conçoit que les manifestations du protoplasme étant moins caractérisées chez les végétaux, on n'y rencontre pas, pendant que les noyaux sont à l'état de repos, de sphères attractives individualisées, et que les asters eux-mêmes y soient peu fréquents. Dans quelques cas pourtant, comme chez l'*Anthoceros* et l'*Isoetes*, au moment de la formation des spores dans le premier et des macrospores dans le second, le protoplasme s'individualise en quatre masses dont la différenciation précède la division du noyau de la cellule-mère et n'est pas sans rappeler ce qui se passe dans les cellules animales lors de la formation des sphères attractives. Le peu de fréquence de ces manifestations bien caractérisées du protoplasme chez les végétaux nous fait comprendre la raison pour laquelle on n'aperçoit pas dans l'œuf végétal quelque élément protoplasmique différencié présidant à la division cellulaire. Toutefois, comme ce phénomène pouvait avoir échappé jusqu'ici à l'observation, je l'ai cherché attentivement dans les œufs qui paraissent, comme chez le Lis ou la Fritillaire, devoir se prêter mieux que d'autres à son étude : mes recherches sont restées sans résultat.

D'ailleurs, les faits que je vais rappeler en quelques mots contribueront encore à montrer qu'on ne doit pas nécessairement chercher l'explication de la division de l'œuf dans l'apport d'un élément particulier effectué par le noyau mâle.

On a vu, dans l'exposé des phénomènes accessoires qui se passent, au moment de la fécondation, en dehors de l'oosphère, que le noyau secondaire du sac embryonnaire, quel que soit le degré d'union des deux noyaux polaires qui l'ont formé, se divise aussitôt que le noyau mâle pénètre dans l'oosphère. Dans le *Lis* en particulier, on trouve déjà huit noyaux d'albumen lorsque le noyau de l'œuf entre lui-même en division. Si les deux noyaux polaires viennent à peine de se réunir et n'offrent encore qu'une faible surface de contact quand le noyau mâle arrive dans l'oosphère, les deux parties constitutives du noyau secondaire du sac entrent simultanément dans la prophase et parfois même, pendant la formation du peloton, elles se montrent distinctes l'une de l'autre : phénomène qui rappelle d'une façon frappante ce qui se passe plus tard dans le noyau de l'œuf parvenu au même stade de la division, et qui montre en même temps que les segments chromatiques dérivés des deux noyaux polaires ne se fusionnent pas plus entre eux que ceux des deux noyaux sexuels. Quelle est la cause de la division constante et immédiate du noyau secondaire du sac, au moment de l'entrée du noyau mâle dans l'oosphère ? On ne peut assurément attribuer le phénomène à l'action d'une substance figurée apportée par le tube pollinique. Outre que l'observation reste absolument négative sur ce point, il suffit de remarquer cette double circonstance, que l'extrémité du tube se dirige sur l'oosphère, dont la membrane devient cellulosique après la pénétration du noyau mâle, et que le noyau secondaire du sac est toujours séparé et quelquefois même assez éloigné de la cellule femelle. Il me paraît évident que la division immédiate du noyau secondaire du sac embryonnaire s'explique par ce fait, que les deux noyaux polaires en contact sont l'un et l'autre dans le même état lors de l'arrivée du noyau mâle dans l'oosphère ; ils n'ont pas besoin, comme ce dernier, de revêtir les caractères morphologiques de l'état de repos, puisqu'ils les possèdent au moment de leur réunion ; ils peuvent par conséquent entrer en division dès que se fait sentir l'impulsion spéciale occasionnée par la pénétration du noyau mâle dans l'appareil sexuel.

Une action du même ordre se manifeste dans d'autres cas. La formation des embryons adventifs, chez les Phanérogames dites à tort parthénogénétiques, montre l'influence que le tube pollinique peut exercer sur le développement de cellules tout à fait indépendantes de l'appareil sexuel femelle, sans entrer en contact avec elles ni leur céder aucun élément particulier. On sait, en effet (1), que dans le *Funkia ovata*, le *Nothoscordum fragrans*, les *Citrus*, etc., la fécondation se fait comme à l'ordinaire ; mais, après qu'elle a eu lieu, des embryons se forment en

(1) Strasburger, *Ueber Polyembryonie* (*Jen. Zeitschr.*, t. XX, 1878).

dehors du sac embryonnaire, aux dépens des cellules du nucellé adjacentes à la cavité du sac, dont ils refoulent la membrane pour pénétrer bientôt à l'intérieur. Dans les *Citrus*, ces embryons adventifs naissent même loin du sommet du sac, sur les côtés. Seul, le *Cælebogyne ilicifolia* développe de semblables embryons, sans que la fécondation soit possible dans nos jardins, où n'existent que les pieds femelles de cette Euphorbiacée dioïque. Mais, si la fécondation n'est pas nécessaire dans ce dernier cas, l'expérience montre que, dans ceux qui précèdent, elle active considérablement le développement. La présence du tube pollinique retentit sur les tissus voisins du sac embryonnaire, chez lequel elle provoque la formation d'embryons multiples.

A mon avis, cette action est de même ordre que celle qu'exerce la pollinisation des Orchidées, dont les ovules ne se forment pas ou ne continuent pas leur évolution incomplète si le pollen ne germe pas sur le stigmate et si les tubes polliniques ne pénètrent pas dans le gynostème et dans l'ovaire pour l'accroissement duquel leur présence est nécessaire (1), à moins que cet accroissement ne soit provoqué accidentellement par la présence de larves d'insectes dans la cavité ovarienne (2).

Ces quelques faits mettent bien en lumière le véritable mode d'action des tubes polliniques dans les plantes à embryons adventifs. Abstraction faite de la fécondation normale de l'oosphère, qui peut avoir lieu chez elles, la formation de ces embryons n'est pas due à une influence spécifique de ces tubes, dont la présence provoque ou active l'accroissement des tissus ovariens. Or un phénomène physiologique analogue se produit dans le sac embryonnaire : en pénétrant dans la cellule femelle contenue dans cet organe, le noyau mâle détermine la continuation d'un développement momentanément suspendu chez les plantes angiospermes.

On pourrait dire, il est vrai, que si la division du noyau secondaire du sac embryonnaire peut se produire, ainsi que la formation des embryons adventifs, c'est parce que, dans ces deux cas, les noyaux sont accompagnés, comme les autres noyaux purement végétatifs, de quelque corpuscule protoplasmique analogue à celui qui sert de point de départ aux sphères attractives dans les cellules animales, corpuscule qui ferait défaut dans l'oosphère. Jusqu'ici, malheureusement, on n'a rien aperçu qui puisse appuyer cette hypothèse.

Il ressort également de la comparaison qu'on peut établir entre les deux noyaux sexuels et les deux noyaux polaires au point de vue de l'état

(1) Hildebrand, *Die Fruchtbildung der Orchideen*, etc. (*Bot. Zeit.*, 1863). — Léon Guignard, *Sur la pollinisation et ses effets chez les Orchidées* (*Ann. des sc. nat.*, Bot. 1886).

(2) Treub, *Notes sur l'embryon*, etc. (*Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg*, 1883).

dans lequel ils se trouvent au moment où ils s'unissent, que la formation du noyau secondaire du sac embryonnaire ne peut être assimilée à celle du noyau de l'œuf, puisque les deux noyaux polaires sont toujours dans un état comparable même avant leur union, tandis que, pour les premiers, la structure qui caractérise l'état de repos n'est acquise par le noyau mâle qu'un certain temps après son introduction dans l'oosphère. Le même phénomène doit se produire, à plus forte raison, chez les Cryptogames à anthérozoïdes spiralés, et j'ai constaté, en effet, tout récemment, que, chez les Marsiliacées et les Characées, l'anthérozoïde arrivé dans l'archégone au contact du noyau femelle subit une métamorphose analogue à celle qu'il présente dans l'oosphère des Phanérogames. On peut dire, en somme, que chez les unes, comme chez les autres, la fécondation n'est achevée qu'après cette métamorphose du corps reproducteur mâle.

Comme le noyau est incontestablement le support des propriétés héréditaires, ce serait le cas de mentionner ici les diverses théories que l'étude de la fécondation a fait naître dans ces dernières années, si je n'avais l'intention de me limiter exclusivement à l'exposé des phénomènes morphologiques (1). Toutefois, je rappellerai quelques faits qui se rattachent directement à notre sujet.

On a constaté, chez quelques animaux, que dès les premières segmentations de l'œuf, il existe une différenciation en cellules sexuelles et en cellules somatiques, les premières étant destinées uniquement à former l'appareil sexuel adulte, les secondes devant périr avec l'animal. Tel est notamment le cas des Diptères, pour lesquels on peut dire que la substance germinative, contenue dans les noyaux des cellules sexuelles, se transmet directement d'une génération quelconque à la génération subséquente : d'où cette conclusion que l'espèce, représentée par les éléments sexuels, est pour ainsi dire immortelle, tandis que les individus, représentés par les cellules somatiques, sont périssables. Suivant la comparaison de M. Nussbaum, l'espèce est une souche vivace, et les individus dont l'existence est plus ou moins éphémère, sont les feuilles annuelles que porte cette souche.

Chez les végétaux, une différence de même nature que la précédente nous est offerte par le *Volvox globator*, espèce monoïque dans laquelle certaines cellules de la colonie restent dès la segmentation de l'œuf privées de cils, deviennent plus grosses que les autres qui sont pourvues d'organes locomoteurs et prennent une teinte verte plus foncée : ce sont elles qui se transforment plus tard, les unes en oosphères, les autres en anthérozoïdes.

(1) Ces théories ont été résumées par M. Balbiani dans la *Revue philosophique*, 1889,

Mais chez les autres organismes, animaux ou plantes, rien de pareil ne se produit ; les cellules dérivées de l'œuf sont équivalentes jusqu'à la formation des éléments sexuels qui n'apparaissent qu'après les principaux organes. Une cellule d'un ordre quelconque est capable de reproduire l'être tout entier, tout au moins dans un assez grand nombre de végétaux : témoin, par exemple, le cas des *Begonia*, dont un fragment de feuille permet d'obtenir un nouvel individu. S'il en est ainsi, les noyaux doivent tous contenir de la substance germinative dérivée du premier noyau embryonnaire, et il n'y a pas dès l'origine une différenciation en cellules sexuelles et en cellules végétatives ou somatiques. Les premières ne doivent se former qu'à un moment donné de l'évolution de l'individu. Or on a vu plus haut que le changement de nombre des segments chromatiques, qui évidemment est une marque de cette différenciation, n'apparaît en effet, dans l'anthère, qu'au moment de la formation des cellules-mères polliniques, et dans le sac embryonnaire, que pendant la formation des deux tétrades nucléaires.

En résumé, les résultats consignés dans le présent travail, qu'il était nécessaire de comparer, tout au moins succinctement, aux principaux faits actuellement connus sur le sujet, contribueront, j'espère, à préciser un certain nombre de points importants. Ils mettent en évidence, notamment : le mode de formation et de différenciation des noyaux sexuels, qui s'accompagne toujours du dédoublement longitudinal des segments chromatiques, ce qui permet de comprendre facilement la raison pour laquelle des propriétés mâles et femelles sont transmises à l'embryon par chacun de ces noyaux, soit mâle, soit femelle ; la fixité du nombre de ces segments et son égalité dans le noyau mâle et le noyau femelle ; la nature et la modalité de la copulation, avec les variations qu'elle présente et qu'on n'avait pas encore observées chez les plantes ; le changement de structure du noyau mâle parvenu dans l'oosphère ; l'existence dans le noyau de l'œuf fécondé et dans ses dérivés, tout au moins les plus rapprochés, d'un nombre de segments chromatiques double de celui de chacun des deux noyaux sexuels ; enfin, comme conséquence, l'importance de ces éléments chromatiques dans la transmission des propriétés héréditaires, et les analogies qu'on rencontre, dans l'ensemble des phénomènes, chez les plantes et chez les animaux.

Explication des planches II, III, IV et V des Actes du Congrès.

PLANCHE II.

FIG. 1 à 16. — *Lilium Martagon*.

FIG. 1. — Partie antérieure d'un tube pollinique renfermant, à quelque distance de l'extrémité, le noyau végétatif *nv*, et en arrière, la cellule

I. Guignard del.

V. Bonnet sc.

Phénomènes morphologiques de la Fécondation

Imp. Gény-Gros. Paris

génératrice *cg* avec son noyau allongé et son protoplasme propre. — Gross. 250.

FIG. 2. — Division du noyau générateur. — Gross. 250.

FIG. 3. — Le même noyau plus grossi, dont la plaque montre douze segments chromatiques, manifestement doubles; le protoplasme propre à la cellule génératrice est surtout accumulé aux deux pôles du fuseau. — Gross. 1000.

FIG. 4. — Les deux groupes de segments chromatiques secondaires arrivent aux pôles; chacun d'eux comprend douze segments. — Gross. 1000.

FIG. 5. — Constitution définitive des deux nouveaux noyaux générateurs, toujours accompagnés du protoplasme de la cellule génératrice. Un rudiment de plaque cellulaire, destiné à disparaître bientôt, existe à l'équateur des fils connectifs. — Gross. 1000.

FIG. 6. — Aspect comparé des deux nouveaux noyaux générateurs et du noyau végétatif peu de temps après la division. — Gross. 250.

FIG. 7. — Sommet d'un tube pollinique au moment où il arrive sur l'ovule; le noyau végétatif est désorganisé. — Gross. 250.

FIG. 8. — Sac embryonnaire au moment de la division de son noyau primaire, au stade de la plaque nucléaire, qui comprend douze segments chromatiques. — Gross. 250.

FIG. 9. — Les deux nouveaux noyaux, semblables entre eux, encore réunis par quelques fils connectifs. — Gross. 250.

FIG. 10. — Différenciation de ces deux noyaux quelque temps après; celui du bas est presque une fois plus gros que celui du haut. — Gross. 250.

FIG. 11. — Division des mêmes noyaux: celui du sommet est formé d'une plaque nucléaire qui comprend douze segments déjà manifestement doubles; celui de la base offre au contraire seize segments. Les deux fuseaux sont perpendiculaires l'un à l'autre. — Gross. 600.

FIG. 12. — Différence très marquée entre les deux noyaux du sommet du sac et les deux noyaux de la base, parvenus les uns et les autres à l'état de repos. — Gross. 250.

FIG. 13. — Sommet d'un sac embryonnaire, au moment de la division des deux noyaux du groupe supérieur. Les deux plaques nucléaires, occupant deux plans différents, sont formées chacune de douze segments; dans l'inférieure, les deux moitiés de chaque segment commencent à s'isoler l'une de l'autre pour se rendre, en sens inverses, aux deux pôles du fuseau. — Gross. 600.

FIG. 14. — Sac embryonnaire avant la formation de son noyau secondaire. Il offre, au sommet, les deux synergides sur le même plan, l'oosphère plus allongée, sur le côté; à gauche de l'oosphère, le noyau polaire supérieur; au-dessous de la vacuole centrale, le noyau polaire inférieur très volumineux surmontant les trois antipodes. — Gross. 250.

FIG. 15. — État un peu plus avancé, indiquant le rapprochement des deux noyaux polaires. — Gross. 250.

FIG. 16. — État adulte, bien que les deux noyaux polaires ne soient accolés que sur une faible surface. — Gross. 250.

PLANCHE III.

FIG. 17 à 25. — *Lilium Martagon*.

- FIG. 17. — Sommet du sac embryonnaire recouvert par l'épiderme du nucelle, dont les cellules supérieures ont été écartées par le tube pollinique. Le noyau mâle, dense, est encore à quelque distance du noyau de l'oosphère; le second noyau générateur est resté à l'extrémité du tube. Les synergides sont en voie de résorption. — Gross. 250.
- FIG. 18. — Au contact du noyau femelle, en partie visible à droite dans l'oosphère, se trouve le noyau mâle plus petit et plus chromatique; le second noyau générateur a pénétré aussi dans l'oosphère et même presque pris les caractères du premier. — Gross. 250.
- FIG. 19. — Grossissement progressif du noyau mâle accolé au noyau femelle; des nucléoles sont déjà visibles à son intérieur. — Gross. 250.
- FIG. 20. — Partie d'un sac embryonnaire comprenant le noyau secondaire, formé de deux parties distinctes correspondant aux deux noyaux polaires, qui montrent déjà le commencement de la contraction des filaments chromatiques. Dans l'oosphère, le noyau mâle, plus chromatique que le noyau femelle qu'il surmonte, commence seulement à grossir. — Gross. 250.
- FIG. 21. — Grossissement plus avancé du noyau mâle, dont les éléments chromatiques sont encore très serrés. Le noyau secondaire s'est divisé en deux nouveaux noyaux déjà pourvus d'une membrane. — Gross. 250.
- FIG. 22. — Dans l'oosphère, les deux noyaux sexuels sont à peu près au même stade que dans la figure précédente; le noyau mâle est au-dessous du noyau femelle. Les deux premiers noyaux de l'albumen ont presque atteint leur développement complet; ils sont réunis par de nombreux fils achromatiques. — Gross. 250.
- FIG. 23. — Le noyau mâle, situé au premier plan, est devenu presque aussi gros que le noyau femelle; tous deux commencent à contracter leurs éléments chromatiques. — Gross. 250.
- FIG. 24. — Les deux noyaux sexuels sont à l'état de repos; quoique plus petit que le noyau femelle, le noyau mâle, situé en haut, a atteint son volume définitif; mais sa charpente chromatique est plus serrée que celle du noyau femelle. — Gross. 750.
- FIG. 25. Stade plus avancé; les deux noyaux sexuels, toujours pourvus de leur membrane, sont entrés dans la prophase de la division; leurs nucléoles ont déjà disparu. — Gross. 750.

PLANCHE IV.

FIG. 26 à 34. — *Lilium Martagon* (gross. 750 d.).

- FIG. 26. — Œuf dans lequel les membranes nucléaires ont disparu. Les deux groupes de segments chromatiques sont encore reconnaissables; celui de droite provient du noyau mâle.

L. Guignard del.

V. Bonnet sc.

Phénomènes morphologiques de la Fécondation.

Imp. Gény-Gros, Paris.

L. Guignard del.

V. Bonnet sc.

Phénomènes morphologiques de la Fécondation

Imp. Gény-Gros, Paris

Downloaded by [Laurentian University] at 19:37 04 June 2016

- FIG. 27. — Orientation des bâtonnets au moment de la formation de la plaque nucléaire; apparition des fils achromatiques du fuseau. Les segments se montrent déjà aplatis.
- FIG. 28. — Plaque nucléaire comprimée pour mieux permettre d'en compter les vingt-quatre segments. Chacun d'eux se montre formé de deux moitiés encore soudées.
- FIG. 29. — Stade de la plaque équatoriale; on peut y compter vingt-quatre segments. Le fuseau est parallèle au grand axe de l'œuf.
- FIG. 30. — Même stade. La vacuole de l'œuf, au lieu de surmonter le fuseau, comme c'est le cas ordinaire, occupe une situation exceptionnelle.
- FIG. 31. — Séparation des moitiés de chaque segment primaire dédoublé, se dirigeant sur les fils du fuseau vers les deux pôles; elles sont encore unies par leurs extrémités dirigées auparavant vers les pôles ou vers la périphérie de la figure.
- FIG. 32. — Embryon bicellulaire, dans lequel les deux noyaux entrés en division renferment aussi chacun vingt-quatre segments chromatiques.
- FIG. 33. — Embryon formé de quatre cellules, dont la supérieure renferme un noyau également formé de vingt-quatre segments. Les autres offrent divers stades.
- FIG. 34. — Noyau secondaire du sac embryonnaire en division; stade de la plaque nucléaire formée de très nombreux segments, peu de temps après sa naissance.

PLANCHE V.

FIG. 35 à 38. — *Fritillaria Meleagris*.

- FIG. 35. — Sac embryonnaire avant la réunion des noyaux polaires d'inégale grosseur. — Gross. 250.
- FIG. 36. — Sommet du sac embryonnaire, avec l'épiderme du nucelle. L'une des synergides a conservé son noyau intact. L'extrémité du tube pollinique renferme une petite masse chromatique représentant le second noyau générateur. Le noyau mâle, à gauche, dans l'oosphère, grossit au contact du noyau femelle et offre déjà des nucléoles. — Gross. 750.
- FIG. 37. — Les deux noyaux sexuels à l'état de repos, largement accolés, quoique encore distincts; le mâle est à gauche et ne se distingue du noyau femelle que par ses nucléoles un peu plus petits; sa charpente chromatique est à peine plus chromatique que celle de l'autre. — Gross. 750.
- FIG. 38. — Plaque nucléaire de l'œuf, dont les segments un peu écartés par une compression modérée sont manifestement doubles et au nombre de vingt-quatre. L'une des synergides a persisté avec son noyau intact. — Gross. 750.

FIG. 39. — *Muscari comosum*.

- FIG. 39. — Les cavités des deux noyaux sexuels se sont confondues, mais on

reconnait encore les deux groupes chromatiques à éléments déjà contractés. — Gross. 750.

FIG. 40 à 42. — *Agraphis cernua*.

FIG. 40. — Le noyau mâle, à gauche, quoique encore plus petit que celui de l'oosphère, possède déjà un nucléole. — Gross. 250.

FIG. 41. — Les noyaux sexuels sont accolés sur une large surface; à gauche, le mâle a deux petits nucléoles, le femelle un gros. Sur la paroi du sac embryonnaire, qui renfermait déjà huit noyaux d'albumen, deux de ces derniers ont été représentés. — Gross. 250.

FIG. 42. — Fusion complète des suc nucléaires et des nucléoles, commencement de la prophase de la division. — Gross. 750.

FIG. 43 à 46. — *Alstrœmeria psittacina*.

FIG. 43. — Œuf dans lequel la fusion des cavités nucléaires est complète; les segments chromatiques se montrent distincts. — Gross. 750.

FIG. 44. — A droite, l'œuf avec son noyau en division; à gauche, l'une des synergides a persisté et s'est revêtue d'une membrane cellulosique en grossissant; l'autre, vers le sommet, est presque résorbée. — Gross. 250.

FIG. 45. — Le noyau de l'œuf de la figure précédente plus grossi, pour montrer les seize segments chromatiques dans chacun des deux groupes qui se rendent aux pôles. — Gross. 750.

FIG. 46. — Stade un peu plus avancé. — Gross. 750 diamètres.

FIG. 47 à 49. — *Iris desertorum*.

FIG. 47. — Oosphère montrant le petit noyau mâle au moment où il vient de rejoindre le noyau femelle. — Gross. 600.

FIG. 48. — L'union du noyau mâle avec le noyau femelle a lieu sur une large surface; le premier, très colorable, n'a encore qu'un petit nucléole; il est situé au-dessus du noyau femelle. Le noyau secondaire du sac embryonnaire s'est divisé. — Gross. 600.

FIG. 49. — Œuf avec son noyau en division. — Gross. 600.

FIG. 50 et 51. — *Delphinium Ajacis*.

FIG. 50. — Les deux noyaux sexuels sont encore distincts et séparés par une membrane commune; le mâle est à gauche. — Gross. 750.

FIG. 51. — Les cavités nucléaires se sont fusionnées et la contraction des éléments chromatiques a commencé; ceux qui proviennent du noyau mâle paraissent être à gauche de la masse commune. — Gross. 750.

I. Guignard del.

V. Bonnet sc.

Phénomènes morphologiques de la Fécondation

Imp. Goiny-Gros, Paris