

JANET, Charles

Le VOLVOX

Troisième Mémoire

Ontogénèse de la blastéa volvocéenne

Première partie

1923

Don de —  
Muller

F. 35

MACON  
PROTAT FRÈRES  
IMPRIMEURS



*Charles JANET*

---

# LE VOLVOX

---

TROISIÈME MÉMOIRE

---

Ontogénèse de la blastéa volvocéenne

*PREMIÈRE PARTIE*

1923

Charles GARNIER

# LE VOYAGE

TROISIÈME MÉMOIRE

Ordonnée de la Haute-Volturne

1811

1811

# LE VOLVOX

---

## TROISIÈME MÉMOIRE

---

### ONTOGÉNÈSE DE LA BLASTÉA VOLVOCÉENNE

---

#### Première partie

##### **Difficulté de l'étude ontogénétique des Volvocinées.**

L'étude de l'ontogénèse des Volvocinées présente de très grandes difficultés résultant de la petitesse des cellules, de leur turgescence, qui masque plus ou moins les agencements morphologiques, des variantes et des anomalies qui se présentent assez souvent.

C'est à cause de ces grandes difficultés que les nombreux auteurs qui ont étudié les Volvocinées se sont résignés à ne décrire que les premiers stades de l'ontogénèse; que Dangeard (1900, p. 204) signale que le développement des Volvocinées, tel qu'il a été décrit par les anciens auteurs, soulève des objections que l'on ne soupçonnait pas; que Delsman (1918), à qui l'on est redevable des plus grands progrès réalisés dans la connaissance de cette ontogénèse, n'a pas pu pousser son étude aussi loin qu'il l'aurait voulu; enfin, qu'il nous a fallu beaucoup de temps et de patience pour conduire notre étude jusqu'au stade de la dixième bipartition ou de 1024 cellules, qui est, le plus souvent, le stade téléplastidien du *Janetsphaera aurea* (Ehrbg.) Shaw, mais qui est parfois dépassé, chez cette espèce, et l'est, presque toujours, chez le *Volvox globator* où il peut atteindre  $2^{14} = 16\ 384$  cellules. L'étude du stade de 1024

cellules est, d'ailleurs, tout à fait suffisant pour montrer comment les choses se passent aux stades plus élevés. Les descriptions du présent Mémoire s'appliquent à un type normal de l'ontogénèse du *J. aurea*, ontogénèse qui comporte des variantes.

Il m'a été impossible de suivre le développement progressif d'un individu donné, observé à l'état vivant. Je n'ai pu établir la marche de l'ontogénèse qu'en combinant et en interprétant les indications fournies par une multitude de dessins représentant les situations relatives des bipartitions observées sur des individus vivants, immobilisés, et, surtout, sur des individus fixés, non coupés ou coupés en tranches relativement épaisses de manière à fournir de vastes calottes sphériques qui peuvent être examinées à de forts grossissements.

#### **Importance de l'étude de la blastéa volvocéenne.**

L'ontogénèse de la blastéa volvocéenne, déjà intéressante en elle-même, l'est, de plus, pour les motifs suivants.

1. La blastéa est une forme à la fois primitive, nécessaire et indestructible du mérisme, car elle se présente dans tous les orthobiontes végétaux ou animaux, aussi bien dans ceux des Êtres vivants ayant conservé des caractères primitifs, que dans ceux des Êtres vivants ayant le plus évolué.

2. La blastéa volvocéenne est la plus développée de toutes les blastéas végétales.

3. L'ontogénèse de la blastéa volvocéenne, tabulaire ou sphérique, peut être considérée comme fournissant des stades ontogénétiques représentatifs des états téléplastidiens des autres blastéas végétales qui, toutes, sont beaucoup moins développées et dont on peut citer, comme exemples : la blastéa méosporienne à 128 méospores, du *Laminaria*; la blastéa spermienne à 64 spermies et la blastéa oosphérienne à 8 oosphères, du *Fucus*; la blastéa méosporienne à 4 méospores, des *Angiophytes* (*Bryophyte*, *Ptéridophyte* et *Anthophyte*); la blastéa spermienne à 2 spermies et la blastéa oosphérienne à 2 oosphères dont une abortive, de l'*Angiophyte*; la blastéa spermienne à une seule spermie, du *Phaeophyte Laminaria* et du *Rhodophyte Polysiphonia*.

4. La blastéa volvocéenne peut vraisemblablement être considérée comme étant, dans une large mesure, représentative de la blastéa animale primitive.

**Énumération des espèces constituant le groupe des  
Volvocacées (Eudorinées et Volvocinées).**

En considération de ce que la différenciation ergasio-gonidienne est la plus importante et la plus féconde de toutes les acquisitions phylogénétiques, il y a lieu de distinguer une famille des Eudorinées, ou Volvocacées purement gonidiennes, et une famille des Volvocinées ou Volvocacées ergasio-gonidiennes.

*Famille des Eudorinées (Volvocacées purement gonidiennes).* — La famille des Eudorinées est caractérisée par l'état purement gonidien de ses téléplastides. Elle comprend les genres et espèces suivants :

Gonium :

- G. pectorale Müll. ;
- G. sociale (Duj.) Warm. ;
- G. lacustre West.

Platydorina :

- P. caudata Kofoid.

Stephanoon :

- S. askenasi Schewk.

Pandorina :

- P. morum Bory.

Eudorina :

- E. elegans Ehrbg.

*Famille des Volvocinées (Volvocacées ergasio-gonidiennes).* — La famille des Volvocinées est caractérisée par l'acquisition de la différenciation ergasio-gonidienne.

Le nombre des espèces connues était, il y a quelques années, fort limité. Il est actuellement assez élevé et est sans doute appelé à s'accroître encore. Cette famille a été révisée par Shaw (1922) qui a créé plusieurs genres nouveaux et découvert plusieurs espèces nouvelles. Elle comprend les genres et espèces suivants.

Pleodorina :

- P. illinoisensis Kofoid. ,
- P. californica Shaw.

Besseyosphaera :

- B. powersi Shaw.

Copelandosphaera :

- C. dissipatrix Shaw.

Merrillosphaera :

- M. africana (West.) Shaw ;
- M. carteri (Stein) Shaw ;
- M. migulæ Shaw ;
- M. tertia (Meyer) Shaw.

Campbellosphaera :

- C. obversa Shaw.

Janetosphaera :

- J. aurea (Ehrbg.) Shaw.

Volvox :

- V. globator (L.) Ehrbg. ;
- V. perglobator Powers ;
- V. rousseleti West. ;
- V. merilli Shaw.
- V. barberi Shaw.

**Dispositif pour le maniement des Volvox destinés  
aux préparations.**

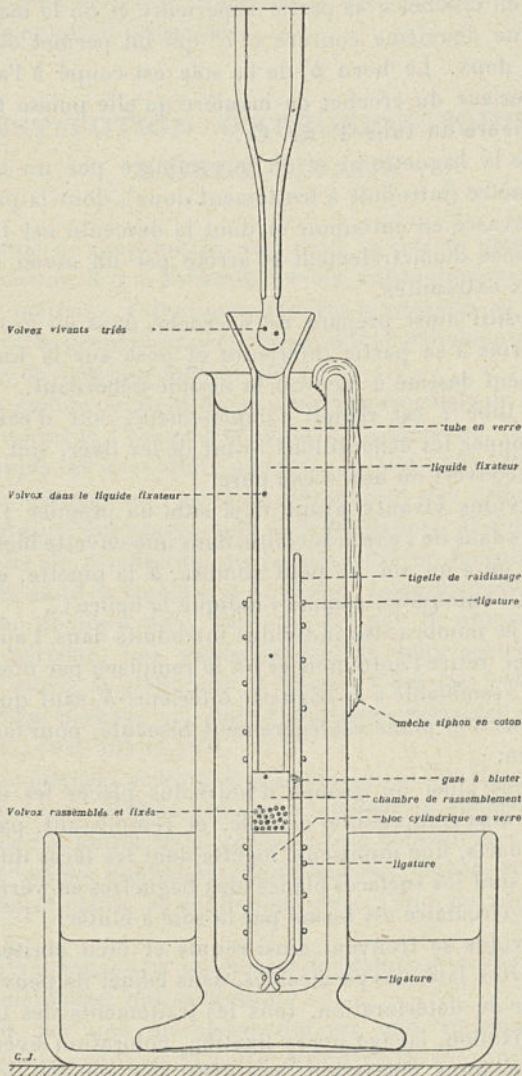
Les Volvox, étant des Êtres assez petits et très délicats, doivent être manipulés avec de grandes précautions. S'il s'agit d'échantillons destinés à être coupés au microtome, il faut les faire passer à travers plusieurs liquides, ce à quoi ils se prêtent, parfois, assez mal. C'est ainsi que nous avons perdu des échantillons qui ont adhéré aux parois de capsules en porcelaine et qui n'ont pas pu en être détachés sans dommage. Cela nous a amené à les trier à l'état vivant et à les réunir immédiatement en petits groupes efficacement protégés et aisément maniables. A cet effet nous avons employé soit le dispositif représenté ci-contre (p. 7.), soit le dispositif similaire, représenté au double de grandeur d'exécution par les figures 112 A, B, C, D (Pl. 19). Nous allons décrire ce dernier dispositif.

Les matériaux de construction de ce petit appareil se réduisent à une baguette de verre, ronde, de 3 millimètres de diamètre, un tube de verre mince, de même diamètre extérieur, du fil à coudre et un petit rectangle de la soie à bluter qui sert à la confection des filets à pêcher le nano-plancton.

Avec la baguette de verre de 3 millimètres, on prépare deux morceaux *a* et *a'* présentant, chacun, une extrémité bien dressée. On les place bout à bout (fig. A) et on les entoure d'un rectangle de soie à bluter *b b'* que l'on fixe par une couture *c c'* (fig. A et B)



en ayant soin de serrer fortement la baguette a et moins fortement la baguette a'.



Dispositif pour le triage, le rassemblement, la fixation, le lavage, la coloration et autres opérations à effectuer pour la préparation des petits organismes tels que les Volvocacées.

Pour donner de la raideur à la soie à bluter, et avoir un moyen

d'accrochage du système, on intercale, entre les deux replis de la soie, une tige  $t$  de verre étiré, de 1 millimètre de diamètre, recourbée en crochet à sa partie supérieure et on la maintient au moyen d'une deuxième couture  $c'' c'''$  qui lui permet de glisser à frottement doux. Le bord  $b'$  de la soie est coupé à l'aplomb du coude supérieur du crochet de manière qu'elle puisse toucher la paroi intérieure du tube  $T$  (fig. C).

On retire la baguette  $a'$  et on la remplace par un tube  $e$ , de même diamètre (introduit à frottement doux), dont la partie supérieure est évasée en entonnoir et dont la descente est limitée par un fil  $f$  placée diamétralement et arrêté par un nœud à chacune de ses deux extrémités.

Le dispositif ainsi préparé est accroché dans un gros tube en verre  $T$  fermé à sa partie inférieure et posé sur le fond  $r$  d'un petit récipient destiné à recevoir le liquide débordant.

Le gros tube  $T$  est rempli complètement, soit d'eau pure, si on veut grouper les échantillons avant de les fixer, soit de liquide fixateur, recouvert ou non d'eau pure.

Les individus vivants, ayant déjà subi un premier triage à la loupe et mis dans de l'eau très claire, dans une cuvette bien blanche, sont repris un à un, ou, en petit nombre, à la pipette, et déposés dans le petit entonnoir, comme l'indique la figure C.

Lorsque le nombre des individus introduits dans l'appareil est suffisant, on retire l'entonnoir et on le remplace par une baguette de verre  $a''$ , semblable à la baguette inférieure  $a$ , sauf que le pourtour de sa section plane est légèrement biseauté, pour faciliter son introduction.

On obtient ainsi un groupe d'individus placés les uns contre les autres, sans compression notable, et remplissant, par exemple aux trois quarts, une minuscule logette dont les faces inférieure et supérieure sont les surfaces planes des baguettes en verre, et dont le pourtour circulaire est formé par la soie à bluter.

Les individus se trouvent ainsi réunis et bien abrités dans un espace à parois latérales perméables, dans lequel ils peuvent subir, sans danger de détérioration, tous les traitements des techniques usuelles : fixation, lavage après fixation, coloration éventuelle in toto, lavage après coloration, passages aux alcools, au liquide intermédiaire, et à la paraffine.

Pour des objets plus petits que les Volvocinées (œufs, Infusoires, etc...) on peut réaliser une logette plus petite, par exemple de 2 millimètres de diamètre) mais, dans ce cas il est utile de recou-

vrir la surface de verre formant le plancher de la logette d'une couche de collodion et de garnir la face intérieure de la soie à bluter, sur la hauteur de la logette, d'une ou deux épaisseurs de papier très mince et perméable.

## CONSTITUTION ORTHOBIONTIQUE DE L'ÊTRE VIVANT

Il est utile de rappeler ici, que, dans la théorie orthobiontique de l'Être vivant, il y a à considérer six unités fondamentales : la cellule, le mérisme, l'alternance pléthéo-blastéenne ou génération élémentaire, la génération proprement dite, l'orthobionte, et, enfin, le phylum de l'orthobionte considéré.

1. La cellule ou plastide, est l'unité primordiale de la structure de l'Être vivant et l'élément constitutif du mérisme. La cellule de la *Volvocinée* est une cellule primitive, typique (fig. 38, 39 et 40).

2. Le mérisme est l'unité de groupement des cellules et l'élément constitutif des générations de l'orthobionte. Il débute à l'état unicellulaire de proplastide ou cellule-mère et fournit une ontogénèse à la suite de laquelle il se résout, intégralement ou partiellement, en gonidies dont chacune devient le proplastide d'un nouveau mérisme. Les mérismes sont de deux sortes, connexes l'une de l'autre, la pléthéa et la blastéa. Chez les *Volvocacées*, il n'y a que des blastéas qui sont d'excellents exemples de mérisme (fig. 36, 37, 104, 105 et 117).

3. Les pléthéas et les blastéas constituent des alternances dont chacune est une pléthéo-blastéa ou génération élémentaire. Chez les *Volvocacées* toutes les pléthéo-blastéas peuvent être considérées comme réduites à une blastéa, parce que les pléthéas étant réduites à l'état unicellulaire, se confondent avec l'état de proplastide de blastéa.

4. La génération est un groupe de pléthéo-blastéas, ou générations élémentaires, qui se termine :

soit par une méospore, qui est une ancienne oosphère transformée par suite de la perte définitive de son aptitude ancestrale à la gamie ;

soit par une oosphère accidentellement parthénogénétique ;

soit par une oosphère unie à une spermie, c'est-à-dire par un zygote.

La génération est l'élément constitutif de l'orthobionte.

5. L'orthobionte est la véritable unité d'Être vivant. C'est la succession des générations et, par conséquent, la succession des pléthéo-blastéas conduisant d'un zygote donné à un nouveau zygote. L'orthobionte comporte :

- soit une seule génération (Animal, Fucus) ;
- soit deux générations (Laminaria, Anthophyte) ;
- soit trois générations (Characée).

En conséquence de la variation protoplasmique résultant de l'amphimixie ou combinaison de deux hérédités un peu différentes l'une de l'autre, le zygote, dont l'apparition termine l'orthobionte, est le proplastide d'un orthobionte ou Être vivant nouveau, pourvu d'aptitudes nouvelles.

6. Le phylum d'un orthobionte ou Être vivant, donné, est la succession de tous les orthobiontes qui conduisent directement de l'orthobionte de l'Être vivant primitif, à celui de l'Être vivant considéré.

### Mérisme.

Le mérisme, unité du groupement des cellules et unité élémentaire de la constitution de l'orthobionte, se présente sous deux formes, celle de pléthéa et celle de blastéa.

### Pléthéa.

Les pléthéas présentent (J., 1920, Pl. 1, bandes a, b, c, c')

1. Une forme primitive :

l'essaim de cellules ou individus unicellulaires (plano-plastides ou aplano-plastides) se rencontrant chez le Végétal (Proto-phyte) et chez l'Animal (Protozoaire) ;

2. Des formes dérivées, qui ne se présentent que chez le Végétal à savoir :

- la nappe monostromatique,
- le filament composé d'une file de cellules,
- la file de segments multicellulaires.

Les principaux exemples de ces divers types de pléthéas sont les suivants.

1. L'essaim libre et vagabond des Flagellates (Phyto-zoo-flagellate, Phyto-flagellate, Zoo-flagellate), essaim provenant des bipartitions successives d'une planospore flagellée, libre et nageuse.

2. L'essaim, emprisonné, des gamétoгонies (mâles ou femelles) de l'Animal, essaim qui provient des bipartitions d'une cellule germinale primordiale.

3. La nappe, à une assise de cellules, de l'Ulvacée (nappe distromatique, par accolement, chez l'Ulva; monostromatique, chez le Monostroma).

4. Le filament ou file non ramifiée de cellules (segments unicellulaires), de l'Ulothrix, filament qui est purement ou presque purement gonidien.

5. Le filament, ou file ramifiée de segments unicellulaires, de l'Ectocarpacée ou de la Chlorophycée.

6. La file de segments multicellulaires qui constitue le thalle du Fucus.

7. La file de segments multicellulaires qui constitue le cormus ou tige feuillée (plèthéa méosporophytique) du Ptéridophyte.

8. La file de segments multicellulaires qui constitue le prothalle (plèthéa gamétophytique) du Ptéridophyte.

### Blastéa.

Toutes les formes que présente le mérisme ou unité fondamentale de groupement des cellules, se ramènent à deux, la plèthéa et la blastéa, et ces deux formes s'associent en une alternance plèthéoblastéenne qui est l'élément de la constitution de l'orthobionte.

La blastéa présente les caractères suivants :

1. Son proplastide, comparée aux ontoplastides, est relativement volumineux (fig. 38 à 40).

2. Il est pourvu d'une provision, parfois considérable, de substances de réserve.

3. Son noyau est relativement très gros.

4. Le proplastide, lorsqu'il est libre, s'enkyste avant de se développer.

5. Il subit un remaniement de son cytoplasme.

6. Ce remaniement est accompagné d'une contraction plus ou moins prononcée, résultant d'un rejet de liquide aqueux et, parfois, de parties protoplasmiques inutiles ou usées.

7. Si, ce qui est un état primitif, normal, le proplastide est flagellé, il perd souvent ses flagellums (fig. 38 et 39).

8. Son appareil cinétique, qui n'est plus représenté que par un centrosome contigu au caryosome (fig. 40), entre en repos et se

prépare à se consacrer uniquement à la marche des processus caryocinétiques.

9. Le développement s'effectue (au moins chez les blastéas végétales) dans l'intérieur d'une vésicule formée par la membrane du proplastide (fig. 3, 4, 29, 40, 59).

10. Les bipartitions cellulaires comportent des plasmodesmes d'inachèvement de bipartition (fig. 49 et 41) qui, primitivement (Haematococcus, blastéa spermiennne des Volvocacées), sont transitoires, mais deviennent persistants dans la plupart des blastéas volvocéennes et dans les blastéas (blastulas) animales.

11. Les bipartitions donnent des ontoplastides qui sont des cellules non-flagellées (fig. 3, 4, 31).

12. Ces ontoplastides sont de plus en plus petits, car, s'ils subissent (Volvocacée) une certaine croissance, celle-ci est loin de compenser la diminution de volume résultant de la division.

13. Les téléplastides des blastéas primitives (purement gonidiennes) sont des plano-spores. Après l'apparition de la différenciation ergasio-gonidienne, ce sont des ergasies et des gonidies, qui peuvent conserver des caractères de plano-spores (fig. 38 à 40) ou perdre ces caractères.

14. Les bipartitions, étant croisées, sont génératrices d'une nappe à une assise de cellules disposées en tétrades.

15. Cette nappe est d'abord tabulaire et peut rester tabulaire jusqu'au stade de 16 cellules (Gonium).

16. La disposition tabulaire devient mécaniquement sphérique chez le Pandorina et l'Eudorina (blastéa sphérique de 16 ou 32 cellules).

17. Lorsque la blastéa est formée d'un nombre suffisant de cellules (blastéas volvocéenne et animale) la sphéricité n'est plus une simple conséquence d'une déformation mécanique, secondaire, mais le résultat immédiat du processus ontogénétique.

18. En dehors de ces particularités, dont la plupart sont caractéristiques de la blastéa, cette dernière se distingue de la pléthéa par la situation, alternante, qu'elle occupe dans l'orthobionte et dans l'enchaînement des orthobiontes successifs.

#### **Homologies des blastéas chez les Végétaux et les Animaux.**

La blastéa se présente dans tous les orthobiontes végétaux ou animaux. Dans certains cas, elle ne dépasse pas le stade unicellu-

1. Ces figures se trouvent dans le Deuxième Mémoire.

laire, mais, même dans ce cas, à cause des processus caractéristiques qui s'effectuent dans la cellule qui la représente, et à cause de la situation que cette cellule occupe dans l'orthobionte, la blastéa doit être considérée comme ayant une existence bien réelle.

Les deux états, les plus développés, que présente la blastéa, sont la blastéa végétale volvocéenne et la blastula somatique animale.

Un fait très important est que ces deux sortes de blastéas et toutes les autres blastéas, animales (gamétocytiques et gamétiques) ou végétales (blastéas sporiennes, méosporiennes et gamétiques) sont homologues.

Elles présentent, d'abord, une certaine homologie entre elles, dans l'orthobionte, par exemple dans celui de la Volvocinée (fig. 117), parce qu'elles y constituent une répétition, identique ou peu différenciée, d'un même processus ontogénétique, d'une même structure et d'un même rôle.

Elles sont, surtout, au point de vue phylogénétique, homologues entre elles, d'orthobionte à orthobionte, lorsqu'elles occupent exactement la même situation dans les deux orthobiontes considérés. Les blastéas qui sont ainsi homologues, au point de vue phylogénétique, sont représentées, dans les formules orthobiontiques, par le même symbole.

La forme primitive de la blastéa, forme ancestrale, commune à tous les phylums, est la blastéa sporienne du Phyto-zoo-flagellate. Celui-ci est encore représenté à l'Époque actuelle, par la Chryso monadine, car elle a conservé, avec l'état de plèthéa en essaim composé d'individus unicellulaires, la possession simultanée des trois modes de nutrition primitifs :

- le mode de nutrition phytique, photosynthétique ;
- le mode de nutrition zoïque, amœbien ;
- le mode de nutrition osmotique, minéral (sels) et organique (sucres).

De cette blastéa sporienne initiale, primitive, dérivent trois lignées de blastéas :

- I. Celle des blastéas volvocéennes (Chlamydomonadinées, Volvocinées).
- II. Celle des blastéas des Végétaux à prépondérance plèthéenne (Phaeophytes, Angiophytes).
- III. Celle des blastéas animales (Protozoaires et Métazoaires).

La dérivation de chacun des trois types comporte les stades phylogénétiques suivants :

I. Blastéas volvocéennes.

Blastéas volvocéennes agamétiques.

La blastéa sporiennne du Phyto-zoo-flagellate a donné :

La blastéa sporiennne de la Chlamydomonadacée, représentée par l'Haematococcus, et d'où dérive :

La blastéa symplastidienne, purement gonidienne, tabulaire, à 16 cellules, du Gonium, d'où dérive :

La blastéa symplastidienne, purement gonidienne, sphérique par incurvation mécanique, à 32 cellules, de l'Eudorina, d'où dérive, enfin :

La blastéa symplastidienne, ergasio-gonidienne, sphérique par suite du dispositif ontogénétique, composée de centaines ou de milliers de cellules, du Volvox.

Blastéas volvocéennes gamétiques. La blastéa volvocéenne gamétique présente une évolution phylogénétique parallèle à la précédente et qui, partant :

De blastéas isogamétiques, différenciées, par des caractères latents, en blastéas gamétiques mâle et femelle, aboutit à :

La blastéa spermienne, qui a conservé des caractères primitifs (fig. 28 et 117), et à :

La blastéa oosphérienne, qui, chez le Volvox globator, est notablement différenciée, par l'emménagement de réserves dans une seule oosphère, et par l'abortivité, connexe, des autres oosphères (fig. 11 à 19, 113 et 117).



## II. Blastéas des Végétaux à prépondérance pléthéenne.

### Blastéas des Phaeophytes.

Phaeophytes ne présentant pas l'alternance méosporo-phyto-gamétophytique et ne comportant pas d'autres blastéas que des blastéas gamétiques (Fucus).

### Blastéas gamétiques (à ontogénèse méotique).

La blastéa gamétique du Phyto-zoo-flagellate primitif a donné :

La blastéa gamétique de l'Ectocarpacée, d'où dérive :

La blastéa gamétique méotique du Fucus (blastéa spermienne à 64 spermies, blastéa oosphérienne à 8 oosphères).

### Phaeophytes présentant l'alternance méosporo-phyto-gamétophytique (Laminaria).

### Blastéas méosporiennes (à ontogénèse méotique).

La blastéa gamétique, se résolvant en gamètes facultativement parthénogénétiques, du Phyto-zoo-flagellate primitif, a donné :

La blastéa gyno-gamétique, se résolvant en gamètes facultativement parthénogénétiques de l'Ectocarpacée, blastéa d'où dérive, par suite de la transformation de la parthénogénèse facultative en parthénogénèse nécessaire:

La blastéa méosporienne, à 128 plano-méospores, du Laminaria

### Blastéas gamétiques haploïdes, terminales d'un gamétophyte.

La blastéa gamétique haploïde, terminale d'une génération d'origine parthénogénétique, du Phyto-zoo-flagellate primitif, a donné :

La blastéa gamétique, haploïde, terminale d'une génération d'origine parthénogénétique, de l'Ectocarpacée, blastéa d'où dérive :

La blastéa gamétique, unicellulaire, qui termine le gamétophyte du Laminaria.

Blastéas des Chlorophytes (Chloroflagellates, Chlorophycées, Characées et Angiophytes).

Blastéas sporiennes, se présentant chez la Chlorophycée, mais ayant disparu chez l'Anthophyte.

La blastéa sporiennne (la diploïde et l'haploïde) du Phyto-zoo-flagellate primitif a donné :

La blastéa sporiennne (la diploïde et l'haploïde) de l'Ulothrix ancestral primitif d'où dérive :

La blastéa sporiennne haploïde (la diploïde a disparu) de l'Ulothrix actuel, d'où dérive :

La blastéa sporiennne, haploïde, de la Chlorophycée.

Blastéas méosporiennnes (à ontogénèse méotique), se présentant chez la Chlorophycée et l'Angiophyte.

La blastéa gamétique, se résolvant en gamètes facultativement parthénogénétiques, du Phyto-zoo-flagellate primitif, a donné :

La blastéa gamétique, se résolvant en gamètes facultativement parthénogénétiques, de l'Ulothrix ancestral primitif, d'où dérive :

D'une part, la blastéa méosporiennne, souvent quadricellulaire (parthénogénèse définitive) de l'Ulothrix actuel et des Chlorophycées ;

D'autre part, la blastéa méosporiennne, quadricellulaire de l'Anthophyte.

Blastéas gamétiques (à ontogénèse haploïde).

La blastéa gamétique à ontogénèse haploïde, consécutive à une parthénogénèse facultative, du Phyto-zoo-flagellate, a donné :

La blastéa gamétique de l'Ulothrix ancestral, primitif, d'où dérive :

D'une part, la blastéa gamétique, multicellulaire, de l'Ulothrix actuel et de la Chlorophycée ;

D'autre part, la blastéa gamétique, bicellulaire (2 spermies ou 2 oosphères) de l'Anthophyte.

III. Blastéas animales. L'orthobionte animal comporte une succession de trois blastéas :

La blastéa sporienne ou somatique, qui arrive à présenter un immense développement, tandis que, par compensation, les deux autres sont paucicellulaires ;

La blastéa gamétocytyque, dont la forme femelle ou oocytyque est, en général, ergasio-gonidienne ;

La blastéa gamétique, qui est toujours réduite à 4 ou à 2 gamètes.

Blastéa initiale de l'orthobionte ou blastéa sporienne ou somatique.

La blastéa sporienne, purement gonidienne, initiale de l'orthobionte du Phyto-zoo-flagellate primitif, a donné :

La blastéa sporienne, purement gonidienne, initiale de l'orthobionte du Protozoaire ancestral, blastéa d'où dérive :

La blastéa sporienne ou somatique, ergasio-gonidienne, initiale de l'orthobionte du Métazoaire.

Blastéa pénultième de l'orthobionte ou blastéa gamétocytyque.

La blastéa sporienne, pénultième, de l'orthobionte du Phyto-zoo-flagellate primitif a donné :

La blastéa pénultième du Protozoaire ancestral, blastéa d'où dérive :

La blastéa pénultième ou gamétocytyque du Métazoaire.

Blastéa terminale de l'orthobionte ou blastéa gamétique.

La blastéa terminale de l'orthobionte ou blastéa gamétique du Phyto-zoo-flagellate primitif a donné :

La blastéa terminale de l'orthobionte ou blastéa gamétique du Protozoaire ancestral, blastéa d'où dérive :

La blastéa terminale de l'orthobionte ou blastéa gamétique du Métazoaire.

### La blastéa chez les Flagellates.

Chacun des téléplastides de la plèthéa en essaim, du Flagellate primitif, ou de l'un de ses représentants actuels, est une cellule éventuellement impérissable qui, par suite des circonstances rencontrées, cesse momentanément de se diviser, se contracte, s'entoure d'une membrane proplastidienne, subit des transformations internes, entre dans un état de repos ou de vie latente qui est plus ou moins prolongé, puis se développe en une blastéa sporienne.

L'ontogénèse de cette blastéa consiste en une succession de bipartitions qui :

- s'effectuent dans l'intérieur de la membrane proplastidienne ;
- réduisent à peu près de moitié, à chaque stade de bipartition, le volume des cellules ;
- sont croisées les unes par rapport aux autres ;
- conduisent à une nappe d'une assise de cellules disposées en tétrades planes.

Le nombre des téléplastides de la blastéa, chez le Flagellate, n'est pas très élevé. Il est, par exemple, de 1 ou 2 ou 4 ou 8 ou 16 ou 32 ou 64, rarement plus. Si ce nombre est, par exemple, de 6, on est en présence du stade 8, resté incomplet par suite de la non division de deux cellules ; mais, cela est une anomalie.

Les ontoplastides et les téléplastides de la blastéa sporienne présentent un agencement tétradique, en nappe, identique ou à peu près identique à celui du stade correspondant de l'ontogénèse d'une blastéa volvocéenne ; mais les plasmodesmes d'inachèvement de bipartition, au lieu d'être persistants, comme dans les blastéas asexués ou gamétocytiques de l'Eudorina et du Volvox, se coupent et disparaissent très précocement, comme ceux des blastéas sperminenes de ces deux derniers genres. Les téléplastides, complètement séparés les uns des autres, par suite de l'achèvement des scissures de bipartition, émettent des flagellums, se meuvent dans le liquide qui remplit la vésicule proplastidienne, sont expulsés à la suite de la rupture de cette vésicule et deviennent, chacun, une planospore ou spore flagellée, libre et nageuse, qui présente successivement la valeur de gonidie de la blastéa et celle de proplastide d'un nouvel essaim plèthéen.

**Les trois blastéas  $\alpha$ ,  $\beta$  et  $\gamma$  de l'orthobionte du Métazoaire.**

Chez l'Animal primitif, ou Zoo-flagellate primitif, les blastéas étaient purement gonidiennes et paucicellulaires.

Elles sont devenues multicellulaires, tout en restant purement gonidiennes, dans certains types primitifs, par exemple, dans celui dont dérivent les Spotozoaires, chez qui le nombre des téléplastides de la blastéa peut atteindre et même dépasser 1024.

Mais, c'est la différenciation ergasio-gonidienne qui est le fait phylogénétique prépondérant, parce que c'est elle qui fait apparaître la Blastéade primitive ou Métazoaire primitif, type dont la blastéa ne comporte pas encore l'ontogénèse complémentaire qui donnera successivement, les stades d'amphi-blastéa, de gastréa et les stades ultérieurs.

L'orthobionte de la Blastéade ou Métazoaire primitif comportait vraisemblablement, comme l'orthobionte de la Volvocinée, une succession plus ou moins longue de blastéas égales ou subégales entre elles, et caractérisées par ce fait qu'elles ne dépassaient pas le stade volvocéen de nappe sphérique, à une assise de cellules disposées en tétrades.

Les premiers Métazoaires présentaient vraisemblablement ce caractère primitif de comporter la bisexualité, par exemple, pour leur blastéa initiale (future blastéa somatique), la blastéa terminale (gamétique) étant, toujours, nécessairement unisexuée. Mais, si ce caractère primitif de la bisexualité a été conservé par les blastéas initiales de certains Métazoaires, l'unisexualité a remonté, secondairement, chez le plus grand nombre d'entre eux (Insectes, Vertébrés) jusqu'à la blastéa initiale. N'examinons, ici, que le cas de l'unisexualité apparaissant déjà dans la blastéa initiale, c'est-à-dire le cas où les deux branches de l'orthobionte, la branche mâle et la branche femelle, au lieu de se séparer tardivement, se séparent déjà dans la blastéa initiale et, ainsi, probablement ab ovo.

L'orthobionte du Métazoaire a réalisé les transformations suivantes :

1<sup>re</sup> transformation de l'orthobionte. — Le nombre des blastéas qui apparaissent au cours de l'orthobionte, nombre qui était et est encore variable et, pour ainsi dire, illimité, chez le Protozoaire, s'est réduit à trois paires, qui sont devenues nécessaires et suffisantes :

1. la paire de blastéas initiales ou somatiques,  $\alpha$  ♂ et  $\alpha$  ♀ ;
2. la paire de blastéas gamétocytiques,  $\beta$  ♂ et  $\beta$  ♀ ;
3. la paire de blastéas gamétiques,  $\gamma$  ♂ et  $\gamma$  ♀ .

2<sup>me</sup> transformation de l'orthobionte.—Chez l'ancêtre immédiat de la Gastréade primitive, dont il va être question, ces trois blastéas étaient aptes à mener, comme la blastéa volvocéenne, une existence libre et nageuse et étaient égales ou subégales entre elles. Mais, l'un des caractères de l'orthobionte de la Gastréade primitive a été l'apparition de l'inquinisme des blastéas  $\beta$  et  $\gamma$  dans l'intérieur de la blastéa  $\alpha$ , et cette dernière est devenue grandement prépondérante, par le nombre de ses ergasies et, en conséquence, par son volume.

3<sup>me</sup> transformation de l'orthobionte.— De plus, des 3 paires de blastéas, les deux dernières  $\beta$  et  $\gamma$ , qui restent petites, conservent des caractères assez primitifs, tandis que la première, la blastéa initiale ou somatique  $\alpha$ , qui devient très volumineuse, acquiert des caractères extraordinairement compliqués.

La blastéa initiale somatique  $\alpha$  fournit ainsi, la série des phyllostades suivants :

1<sup>er</sup> Stade. Blastéa primitive. Cette blastéa, purement gonidienne, est caractérisée par ces deux faits que :

tous ses téléplastides réalisent le mode de nutrition zoïque primitif ou amœbien ;

tous ses téléplastides sont des gonidies, qui se libèrent à l'état de planospores libres et nageuses.

2<sup>e</sup> Stade. Blastéade primitive, ou blastéa ayant acquis la différenciation ergasio-gonidienne. Elle est caractérisée par ces deux faits que :

Une partie des téléplastides sont devenus des ergasies mises au service des gonidies et, en conséquence, inéluctablement condamnées à mourir ;

Le reste des téléplastides conservent le caractère ancestral de gonidie éventuellement impérissable, mais, au lieu de se libérer sous forme de planoplastide libre et nageur, comme cela avait lieu précédemment, pénètrent, sous forme de cellule amiboïde, dans l'intérieur de la blastéa maternelle, où, accueillis momentanément comme inquinins, ils se développeront en jeunes blastéas qui ne tarderont pas à être libérées, comme cela a lieu pour les jeunes blastéas volvocéennes.

3<sup>e</sup> Stade. Blastéade à germe. Elle diffère de la précédente en ce que les blastéas gamétocytiques  $\beta$  et gamétiques  $\gamma$ , au lieu d'être libérées, demeurent, pendant toute la durée de leur existence, dans la blastéa somatique  $\alpha$  dont le rôle essentiel est, dès lors, celui d'un stabulaire qui mettra toutes ses aptitudes et toute son activité au service du germe  $b+\beta+\gamma$ .

4<sup>e</sup> Stade. Amphiblastéade, représentée, chez les Êtres vivants actuels, par l'amphiblastula des Spongiaires. Les ergasies, au lieu de rester, toutes, subsemblables entre elles, comme elles le sont dans la blastéa volvocéenne, où les différenciations sont très faibles et graduées, se différencient, considérablement et très nettement, sur les deux hémisphères polaires.

Sur l'un des hémisphères, qui est destiné à s'invaginer au stade faisant suite à celui dont il est ici question, et qui constitue, par conséquent, le futur endoderme, les cellules conservent, intact, l'état primitif de petites cellules flagellées nourricières, qui continuent à réaliser le mode de nutrition zoïque, primitif, c'est-à-dire amœbien.

Au contraire, sur l'autre hémisphère, qui est destiné à conserver sa situation externe dans les phylo-stades ultérieurs, et qui constitue, par conséquent, le futur ectoderme, les cellules perdent leur rôle primitif de cellules nourricières pour prendre celui de cellules protectrices qui, toutes ou pour la plupart, perdent leurs flagellums dès que l'amphiblastéa n'est plus qu'un stade ontogénétique d'amphiblastula conduisant à d'autres stades.

5<sup>e</sup> Stade. Gastréade primitive à nutrition zoïque amœbienne. L'invagination de l'endoderme donne, comme nous le voyons chez le Spongiaire, une Gastréade primitive dont l'archentéron est formé de petites cellules flagellées, à collerette, cellules qui ont conservé des caractères très primitifs et qui continuent à réaliser le mode de nutrition zoïque, primitif, c'est-à-dire amœbien.

6<sup>e</sup> Stade. Gastréade à nutrition zoïque, par digestion extracellulaire. Dans cette Gastréade, la digestion extracellulaire étant réalisée par les sécrétions des cellules endodermiques, il ne reste plus à ces dernières que le rôle, de caractère primitif, rôle que ne perdent jamais les cellules nourricières, qui consiste en un mode de nutrition pouvant être qualifié d'osmotique, parce qu'il ne comporte plus que l'absorption de liquides riches en substances organiques, spécialement élaborées.

Dans l'amphiblastula du Spongiaire, il se trouve que les cellules pro-ectodermiques sont plus grosses que les cellules pro-endodermiques. Cela est dû à ce que ces dernières ont conservé leur état

ancestral de petites cellules flagellées, réalisant le mode de nutrition zoïque primitif, c'est-à-dire amœbien. Ultérieurement, ce mode primitif ancestral est remplacé par le mode de nutrition zoïque secondaire ou digestif, comportant la perte du flagellum et, par spécialisation de la cellule à une tâche simplifiée dans une division du travail, un accroissement considérable et définitif du pouvoir sécréteur, pouvoir qui préexistait, mais était modéré, dans la cellule primitive. Cette adaptation à la nutrition digestive, transformant la petite cellule à caractères primitifs, en une cellule glandulaire, augmente, tellement, le volume de celle-ci, qu'il y a inversion de ce qui existe dans l'amphiblastula et que, dans la gastrula secondaire ou à nutrition digestive, les cellules endodermiques deviennent, et resteront désormais, partout, plus grosses que les cellules ectodermiques.

7<sup>e</sup> Stade. Marsupéade primaire. Elle est caractérisée par l'immigration, entre l'ectoderme et l'endoderme de la gastrula, de groupes de cellules mésodermiques, comprenant, surtout, des cellules contractiles ou musculaires, cellules qui proviennent, par exemple, de la région du blastopore ou orifice de l'invagination endodermique.

8<sup>e</sup> Stade. Marsupéade secondaire. Elle est caractérisée sinon par l'apparition, du moins par le développement, aux dépens de l'ectoderme, d'un tissu neurodermique prédestiné à devenir ultérieurement très important, qui comprend des cellules sensibles, des centres nerveux et des nerfs et se met ou, plutôt, reste en rapport avec les cellules musculaires.

9<sup>e</sup> Stade. Siphonéade primitive. Dans la Marsupéade secondaire, qui ne possède qu'un orifice (blastopore) pour l'ingestion des aliments et le rejet des résidus de la digestion, il arrive que cet orifice s'allonge et s'étrangle, de manière à séparer, par un simple rétrécissement, un sinus buccal et un sinus anal.

10<sup>e</sup> Stade. Siphonéade secondaire. L'étranglement qui sépare le sinus buccal d'avec le sinus anal du blastopore étiré, soude définitivement les deux lèvres de sa partie moyenne, donnant ainsi un orifice buccal et un orifice anal primitifs, reliés par une ligne de soudure sagittale ventrale. Ces deux orifices s'écartent de manière à prendre des situations ventrales, subapicales, si éloignées l'une de l'autre, qu'ils peuvent être considérés comme situés aux extrémités du tube allongé qui constitue la Siphonéade. Dans les ontogénèses des Métazoaires, on ne voit pas cette division du blastopore parce que, par suite d'une accélération ontogénétique, ce n'est pas le blastopore ouvert, mais l'aire pro-endodermique, qui s'allonge et



se divise en deux, ce qui fait généralement disparaître la simultanéité de l'apparition des deux orifices réels.

11<sup>e</sup> Stade. Siphonéade tertiaire non métamérisée. Elle est caractérisée par ce fait que les quatre tissus embryonnaires l'ectoderme, l'ectoderme, le neuroderme et le mésoderme qui, aux stades précédents, ne consistent guère qu'en strates à une seule assise de cellules, deviennent des tissus massifs qui se transforment en organes compliqués dont l'un (gonade : ovaire ou testicule) fournit un petit logement spécial pour le germe qui, dès le stade précoce de Gastréade, a immigré en inquilin, cela pour toute la durée de son développement, dans l'intérieur de la blastéa initiale, somatique.

12<sup>e</sup> Stade. Siphonéade métamérisée, à métamères séparables. La Siphonéade acquiert l'aptitude à se diviser en métamères, c'est-à-dire en portions successives, semblables entre elles au point de vue de la constitution morphologique, métamères dont chacun accapare un élément de germe et se montre apte à se séparer pour devenir un individu libre qui a, lui-même, commencé à se métamériser avant sa libération.

13<sup>e</sup> Stade. Siphonéade métamérisée, à métamères ayant perdu l'aptitude à se séparer. A ce stade, qui est survenu chez un ancêtre commun de l'Annélide, de l'Arthropode et du Vertébré, les métamères séparables, primitivement identiques entre eux, perdent l'aptitude à se séparer et se différencient, par suite d'une avancée division du travail.

4<sup>e</sup> transformation de l'orthobionte. — Dans les trois paires de blastéas  $\alpha$ ,  $\beta$  et  $\gamma$ , l'ergasium évolue très différemment.

Blastéas somatiques ( $\alpha\text{♀}$  et  $\alpha\text{♂}$ ) :

Dans les blastéas somatiques, non seulement l'ergasium survit à la libération du gonidium, mais, pour servir très efficacement et très longtemps ce dernier, il se transforme en cet organisme, si extraordinairement compliqué, que l'on appelle le soma et qui remplit le rôle d'un stabularium dans lequel le gonidium, accueilli comme inquilin, poursuit son développement en constituant cet ensemble orthobiontique ( $b + \beta + \gamma$ ) auquel on donne la dénomination de germe.

Le soma subvient aux besoins du germe en édifiant des organes spéciaux (caractères sexuels primaires) et se plie à son influence hormonique en faisant apparaître des caractères sexuels secondaires, de moindre importance et, parfois, transitoires.

Blastéas gamétocytiques  $\beta\text{♀}$  et  $\beta\text{♂}$  :

Dans la blastéa oocylique  $\beta\text{♀}$  de certains Animaux, tels que le Dytiscus, le gonidium se réduit à un oocyte et, l'ergasium, à 15 ergasies nourricières, qui meurent dès que l'oocyte est mature. Chez d'autres Insectes, l'ergasium est nul, la blastéa étant réduite à un oocyte unique.

Quant à la blastéa spermocytique  $\beta\text{♂}$ , elle reste purement gonidienne et multicellulaire. Elle se résout en spermocytes ou proplastides de blastéas spermienne.

Blastéas gamétiques  $\gamma\text{♀}$  et  $\gamma\text{♂}$  :

La blastéa oosphérique  $\gamma\text{♀}$  ne comporte qu'une oosphère unique et un ergasium réduit à trois, ou une, oosphères abortives, appelées globules polaires.

La blastéa spermienne  $\gamma\text{♂}$  reste purement gonidienne. Elle se réduit à quatre ou même à deux spermies non accompagnées d'ergasies.

En résumé, les 3 paires de blastéas constitutives de l'orthobionte du Métazoaire se caractérisent, comme suit, dans le cas de l'unisexualité.

1. Blastéas initiales ou somatiques,  $\alpha\text{♂}$  et  $\alpha\text{♀}$  :

Proplastides : un zygote androgène et un zygote gynécogène ;

Téléplastides gonidiens : les cellules germinales, primordiales, mâles (andro-spores) et femelles (gyno-spores) ;

Téléplastides ergasiens : les cellules somatiques, très nombreuses qui, en outre de leurs multiples différenciations morphologiques, acquièrent, sous l'influence des gonades, des caractères sexuels secondaires, connexes du sexe du germe.

2. Blastéas gamétocytiques  $\beta\text{♂}$  et  $\beta\text{♀}$  :

Proplastides : une andro-spore et une gyno-spore ;

Téléplastides gonidiens : les gamétocytes (spermocyte et oocyte) ;

Téléplastides ergasiens : les ergasies nourricières, présentes ou absentes dans la blastéa oocylique, toujours absentes dans la blastéa spermocytique.

3. Blastéas gamétiques  $\gamma\text{♂}$  et  $\gamma\text{♀}$  :

Proplastides : un gamétocyte (spermocyte ou oocyte) ;

Téléplastides gonidiens :

mâles : 4 (Lombric) ou 2 (Vertébrés) spermies, généralement de deux types distincts ;

femelles : une oosphère évolutive.

Téléplastides ergasiens :

mâles : aucun ;

femelles : une ou trois oosphères abortives.

#### Exemples de blastéas végétales.

Comme exemples des principales blastéas végétales, on peut citer les blastéas suivantes :

Blastéa spermienne réduite à 1 spermie, du *Polysiphonia*, du *Laminaria* et de la *Characée*.

Blastéa gamétique, à deux gamètes, de l'Angiophyte (2 spermies ou 2 oosphères dont une abortive).

Blastéa méosporienne, à 4 aplano-méospores (tétraspores) du *Polysiphonia*.

Blastéa méosporienne, à 4 aplano-méospores (spores) du Ptéridophyte isosporé.

Blastéa andro-méosporienne, à 4 andro-méospores, (microspores) du Ptéridophyte hétérosporé.

Blastéa gyno-méosporienne, à 4 gyno-méospores, (macrospores) du Ptéridophyte hétérosporé.

Blastéa andro-méosporienne, à 4 andro-méospores (grains de pollen) de l'Anthophyte.

Blastéa oosphérienne, à 8 oosphères évolutives, du *Fucus vesiculosus*.

Blastéa oosphérienne, à 8 oosphères, dont 4 évolutives et 4 abortives, de l'*Ascophylum nodosum*.

Blastéa oosphérienne, à 8 oosphères, dont 2 évolutives et 6 abortives, du *Pelvetia*.

Blastéa oosphérienne, à 8 oosphères, dont 1 évolutive et 7 abortives, de l'*Himantalia* et du *Cystoseira*.

Blastéa agamétique, à 16 gonidies, du *Gonium pectorale*.

Blastéa agamétique, à 32 gonidies, de l'*Eudorina elegans*.

Blastéa spermienne, à 64 spermies, du *Fucus vesiculosus*.

Blastéa méosporienne, à 128 plano-méospores, du *Laminaria*.

Blastéa spermienne, sphérique, pouvant atteindre 256 ou 512 ou 1024 spermies, du *V. globator*.

Blastéa agamétique, à 512 ou 1024 ou 2048 téléplastides, du *J. aurea*.

Blastéa agamétique ayant de 4096 à 16 000 téléplastides, du V. globator.

Blastéa agamétique, pouvant dépasser 32 000 téléplastides, du V. perglobator.

### Proplastide, Ontoplastides, Téléplastides.

Le blastoderme de la blastéa volvocéeenne se différencie en ergasies et en gonidies.

Les gonidies, parvenues au terme de leur croissance et ayant eu le repos qui leur est nécessaire, deviennent des cellules-mères qui se développent en nouvelles blastéas.

Dans ce développement, nous donnons les dénominations de :

*Proplastide*, à la cellule-mère, ou état unicellulaire du mérisme ;

*Ontoplastides*, aux cellules qui proviennent des bipartitions successives et sont encore aptes à se diviser immédiatement ;

*Téléplastides*, aux cellules du mérisme venant de terminer définitivement la série de ses bipartitions.

La distinction ontogénétique des cellules, en ces trois catégories, se présente d'ailleurs, chez tous les Êtres vivants, aussi bien dans leurs pléthéas que dans leurs blastéas.

Chez les Métazoaires, les jeunes ontoplastides de la blastula sont appelés blastomères.

Chez les Volvocinées, le proplastide, les ontoplastides et les téléplastides présentent les caractères suivants :

Le *proplastide* est une cellule qui passe successivement par les états :

1. de téléplastide, indifférencié et non flagellé, de la blastéa maternelle ;

2. de téléplastide flagellé, commençant à se différencier par un accroissement de volume résultant, à la fois, de sa propre activité et de l'apport nutritif fourni par les ergasies ;

3. de téléplastide venant de perdre ses flagellums et encore en cours de croissance ;

4. de téléplastide ayant terminé sa croissance et devenu un proplastide.

La cellule en question perd le caractère de téléplastide et acquiert celui de proplastide, dès que sa croissance est terminée et que son appareil cinétique se trouve en mesure de mettre en

route la série des bipartitions qui constituent l'ontogénèse d'une nouvelle blastéa.

L'ontoplastide est caractérisé :

par une diminution de volume consécutive à chaque bipartition ;

par la réalisation, après chaque bipartition, de déformations rétablissant l'équilibre des tensions superficielles de la cellule ;

par l'inaptitude momentanée de l'appareil cinétique à émettre des flagellums ;

par la persistance de l'aptitude à fournir une nouvelle bipartition presque immédiate.

Le téléplastide peut être considéré comme un ontoplastide qui, par suite des circonstances, se trouve privé de l'aptitude à se diviser immédiatement.

Il subit, soit la différenciation en ergasie soit la différenciation en gonidie.

Dans le premier cas il est inéluctablement condamné à mourir. Il perd définitivement l'aptitude à toute division ultérieure, se met au service des gonidies et, pendant toute la durée de l'accomplissement de cette tâche, conserve ses flagellums.

Dans le second cas, le téléplastide devient une gonidie éventuellement impérissable qui passe par les états, énumérés ci-dessus, qui le conduisent à l'état de proplastide d'une nouvelle blastéa.

### *Méristémie.*

L'ontoplastide peut être appelé *méristémie*, lorsqu'il se caractérise comme étant la cellule initiale d'un groupe de cellules qui constituera une région bien définie d'une pléthéa ou d'une blastéa. Ce groupe de cellules, considéré au cours de son développement ontogénétique, constitue un *méristème*.

La notion de méristémie se présente, sous sa forme primitive la plus simple, dans la pléthéa ou filament de l'*Ulothrix* et dans la blastéa du *Volvox*.

Dans le filament de l'*Ulothrix*, chacun des ontoplastides du stade  $n$  est la méristémie d'une file linéaire de 4 cellules consécutives, du stade  $n + 2$ , et la méristémie d'une file linéaire de 16 cellules consécutives, du stade  $n + 4$  ; et ainsi de suite.

Dans la blastéa volvocéenne, l'ontoplastide, quel que soit le rang du stade de bipartition auquel il appartient, présente toujours le

caractère d'une méristémie, c'est-à-dire de la cellule initiale d'une aire cellulaire continue, bien déterminée.

Dans la blastéa du *J. aurea*, dans le cas habituel où le stade final est le stade X qui comporte 1024 téléplastides :

chaque ontoplastide du stade 2 est la méristémie d'un hémisphère ;

chaque ontoplastide du stade 4 est la méristémie d'un quadrant ;

chaque ontoplastide du stade 8 est la méristémie d'un demi-quadrant ;

chaque ontoplastide du stade 16 est la méristémie d'un quart de quadrant ;

chaque ontoplastide du stade 32 est la méristémie d'un huitième de quadrant ;

chaque ontoplastide du stade 64 est la méristémie d'une tétrade de tétrades de téléplastides.

chaque ontoplastide du stade 128 est la méristémie d'une tétrade de dyades de téléplastides.

chaque ontoplastide du stade 256 est la méristémie d'une tétrade de téléplastides.

chaque ontoplastide du stade 512 est la méristémie d'une dyade de téléplastides.

### Sexualité du mérisme.

Comme tout mérisme, la blastéa volvocéenne est :

soit asexuée ( $\sigma^{\circ}$ ),

soit bisexuée ( $\hat{\phi}$ ),

soit unisexuée, mâle ( $\sigma^{\circ}$ )

soit unisexuée, femelle ( $\hat{\phi}$ ).

Le mérisme est :

asexué (blastéas volvocéennes initiale  $\gamma\sigma$  et intercalaires  $\alpha'\sigma$ ) s'il ne présente :

ni partie prédéterminée à conduire à des spermies, à l'exclusion d'oosphères,

ni partie prédéterminée à conduire à des oosphères, à l'exclusion de spermies.

Il devient :

bisexué (blastéa volvocéenne subterminale)  $\beta'\hat{\phi}$  s'il présente à la fois :

des parties (spermocytes) prédéterminées à conduire à des spermies, à l'exclusion d'oosphères ;

des parties (oocytes) prédéterminées à conduire à des oosphères à l'exclusion de spermies.

Enfin, il devient :

unisexué :

mâle (blastéas volvocéennes, spermocytique  $\beta'\sigma$  et spermienne  $\gamma'\sigma$ ) s'il présente seulement :

des parties prédéterminées à conduire à des spermies, à l'exclusion d'oosphères ;

femelle (blastéas volvocéennes oocytiques  $\beta'\phi$  et oosphérienne  $\gamma'\phi$ ) s'il présente seulement :

des parties prédéterminées à conduire à des oosphères, à l'exclusion de spermies.

*Anticipation de la bisexualité et de l'unisexualité.*

Primitivement, dans l'orthobionte :

Le dernier mérisme (blastéa gamétique) est unisexué (ce qui est un état à la fois primitif et définitif).

L'avant-dernier mérisme est bisexué.

Tous les mérismes précédents sont asexués.

Cela se traduit par la formule orthobiontologique de l'Ectocarpacée monoïque

$$a\sigma + \alpha\sigma + b_1\sigma + \beta_1\sigma + \dots + b_n\sigma + \beta_n\sigma + c\hat{\phi} + \begin{cases} \gamma\sigma \\ \gamma\phi \end{cases}$$

Cette répartition primitive de la sexualité des mérismes, se retrouve dans l'orthobionte du Bryophyte monoïque, orthobionte qui, d'un côté, s'est compliqué par l'acquisition de l'alternance méosporophyto-gamétophytique mais, de l'autre, s'est considérablement simplifié en réduisant, à deux, le nombre des mérismes

de son méosporophyte et, de même, à deux, le nombre des mérismes de son gamétophyte.

Cela se traduit, chez le type en question (Bryophyte monoïque) par la formule

$$c^{\sigma} + \gamma^{\sigma} + c^{\phi} + \left\{ \begin{array}{l} \gamma'^{\sigma} \\ \gamma'^{\phi} \end{array} \right.$$

Chez la Selaginelle, qui présente la même constitution mérismatique, la bisexualité, suivie de l'unisexualité, remonte jusqu'au mérisme initial et élimine l'asexualité, comme le montre la formule.

$$c^{\phi} + \left\{ \begin{array}{l} \gamma^{\sigma} + c'^{\sigma} + \gamma'^{\sigma} \\ \gamma^{\phi} + c'^{\phi} + \gamma'^{\phi} \end{array} \right.$$

Enfin, chez l'Anthophyte dioïque, l'unisexualité remonte jusqu'au mérisme initial et il en résulte, qu'à son tour, la bisexualité est éliminée, comme l'indique la formule

$$\left\{ \begin{array}{l} c^{\sigma} + \gamma^{\sigma} + c'^{\sigma} + \gamma'^{\sigma} \\ c^{\phi} + \gamma^{\phi} + c'^{\phi} + \gamma'^{\phi} \end{array} \right.$$

Un déplacement de l'unisexualité, similaire du précédent, mais accompagné d'une suppression de la bisexualité, se présente chez les Volvocinées, où l'on distingue le cas de monœcie, qui a pour formule

$$\gamma^{\sigma} + \alpha'_1 \sigma + \dots + \alpha'_n \sigma + \beta^{\phi} + \left\{ \begin{array}{l} \gamma'^{\sigma} \\ \gamma'^{\phi} \end{array} \right.$$

et le cas de diœcie qui a pour formule

$$\gamma^{\sigma} + \alpha'_1 \sigma + \dots + \alpha'_n \sigma + \left\{ \begin{array}{l} \beta'^{\sigma} + \gamma'^{\sigma} \\ \beta'^{\phi} + \gamma'^{\phi} \end{array} \right.$$

Dans cette dernière formule, la bisexualité disparaît, mais cette disparition n'est peut-être due qu'à la suppression conventionnelle des pléthéas, suppression, qui n'est justifiée que par ce fait que tous les états de pléthéa, étant franchis à l'état unicellulaire, semblent se confondre avec l'état unicellulaire de proplastide de blastéa.

## Formules orthobiontiques.

### Signes conventionnels.

La constitution orthobiontique de l'Être vivant ne présente qu'un petit nombre de types. Ceux-ci peuvent être schématisés par des formules symboliques, composées au moyen des signes conventionnels indiqués ci-après.



Les plèthéas sont désignées par les lettres italiques *a, b, c* ;

Les blastéas sont désignées par les lettres grecques  $\alpha, \beta, \gamma$  ;

La séparation des générations successives est indiquée :

par le signe |, dans le cas de générations non différenciées ;

par le signe ||, dans le cas de générations peu différenciées ;

par le signe |||, dans le cas de générations très différenciées ;

La sexualité de chaque méréisme est représentée :

par le signe ♂, dans le cas d'asexualité ;

par le signe ♀, dans le cas de bisexualité ;

par le signe ♂, dans le cas d'unisexualité mâle ;

par le signe ♀, dans le cas d'unisexualité femelle.

Les limites de la composition mériématique des individus sont indiquées :

par le signe ( qui indique le début d'un groupe de méréismes, constituant un individu,

et par le signe ) qui indique la fin d'un groupe de méréismes constituant un individu.

Le point d'apparition de l'unisexualité, dans l'orthobionte, est indiqué :

par une accolade }.

#### Exemples de formules orthobiontiques.

Comme exemples de formules orthobiontiques rappelons :

1. la formule du Bryophyte monoïque :

$$[1] \ c_{\sigma} + \gamma_{\sigma} ) ||| + ( c'_{\phi} + \left\{ \begin{array}{l} \gamma'_{\sigma} \\ \gamma'_{\phi} \end{array} \right. )$$

2. la formule du Ptéridophyte hétérospore, tel que la Selaginelle :

$$[2] \ c_{\phi} + \left\{ \begin{array}{l} \gamma_{\sigma} \\ \gamma_{\phi} \end{array} \right. ) ||| + ( c'_{\sigma} + \gamma'_{\sigma} )$$

$$+ ( c'_{\phi} + \gamma'_{\phi} )$$

3. La formule de la Characée monoïque (*Chara fragilis*) :

$$[3] \ ( \gamma_{\sigma} ||| + c'_{\phi} + \left\{ \begin{array}{l} \gamma'_{\sigma} ||| + c''_{\sigma} + \gamma''_{\sigma} \\ \gamma'_{\phi} \end{array} \right. )$$

4. la formule de l'Animal unisexué non parthénogénétique :

$$[4] \left\{ \begin{array}{l} (\alpha\sigma + b\sigma + \beta\sigma + \gamma\sigma) \\ (\alpha\varphi + b\varphi + \beta\varphi + \gamma\varphi) \end{array} \right\}$$

5. la formule du Volvox, dans laquelle chaque blastéa constitue un individu, ce qui nous dispense de l'indiquer par des parenthèses.

$$[5] \gamma\sigma ||| + \alpha'_1\sigma + \dots + \alpha'_n\sigma + \beta'\phi + \left\{ \begin{array}{l} \gamma'\sigma \\ \gamma'\varphi \end{array} \right\}$$

On trouvera l'explication de ces formules dans nos précédents travaux (Considérations sur l'Être vivant : I, II et III ; Le Volvox, II). Nous ne donnerons, ici, que l'explication de la formule de la Volvocinée.

### ORTHOBIONTE DE LA VOLVOCINÉE.

L'orthobionte de la Volvocinée (formule [5] et figure 117) ne comprend pas de plèthéas, mais seulement des blastéas.

En fait, on peut admettre qu'il y a, entre deux blastéas quelconques de l'orthobionte, une cellule qui passe successivement par les états :

- de gonidie de blastéa,
- de proplastide de plèthéa,
- de plèthéa unicellulaire,
- de gonidie de plèthéa,
- de proplastide de blastéa,

en sorte que le stade de plèthéa, étant ainsi unicellulaire et ne se manifestant en aucune manière, peut être considéré comme virtuel et peut, par conséquent, être éliminé de la formule orthobiontique.

Les blastéas constitutives de l'orthobionte de la Volvocinée sont, toutes, remarquablement développées. Elles sont semblables ou subsemblables entre elles, ce qui est un caractère d'orthobionte primitif.

#### Formule de l'orthobionte de la Volvocinée

Le *V. globator* ne présente, en fait de blastéas gamétocytiques, que des blastéas bisexuées (monœcie).

Le *V. aurea* présente, soit des blastéas gamétocytiques bisexuées, soit des blastéas gamétocytiques unisexuées (diœcie).

La formule de l'orthobionte est, dans le premier cas :

$$\gamma^{\sigma} ||| + \alpha'_{1\sigma} + \dots + \alpha'_{n\sigma} + \beta'_{\phi} + \left. \begin{array}{l} \gamma'_{\sigma} \\ \gamma'_{\phi} \end{array} \right\}$$

et, dans le second cas :

$$\gamma^{\sigma} ||| + \alpha'_{1\sigma} + \dots + \alpha'_{n\sigma} + \left\{ \begin{array}{l} \beta'_{\sigma} + \gamma'_{\sigma} \\ \beta'_{\phi} + \gamma'_{\phi} \end{array} \right.$$

Dans ces formules, le signe ||| indique la séparation :

du méosporophyte, réduit à une seule blastéa dont l'ontogénèse est méotique (ontogénèse dont la 1<sup>re</sup> bipartition est méotique et dont les suivantes sont haploïdes),

d'avec le gamétophyte, qui comprend toutes les blastéas suivantes, blastéas dont l'ontogénèse est haploïde.

L'accolade { indique le point qui sépare :

soit la partie bisexuée, d'avec la partie unisexuée (cas de la blastéa gamétocytiq.ue bisexuée);

soit la partie asexuée, d'avec la partie unisexuée (cas de la blastéa gamétocytiq.ue unisexuée).

Énumération des blastéas de l'orthobionte volvocéen.

I. Méosporophyte asexué :

$\gamma^{\sigma}$  = Blastéa initiale, méotique (son ontogénèse comporte une première bipartition méotique suivie de bipartitions haploïdes) :

Proplastide : un zygote ;

Téléplastides ergasiens : ergasies flagellées, du type des cellules flagellées primitives ;

Téléplastides gonidiens : méospores ou méocytes ayant accumulé des réserves et se développant in situ.

II. Gamétophyte :

II<sup>a</sup>. Partie asexuée du gamétophyte :

$\alpha'_1{}^{\sigma}$  = Première blastéa intercalaire, asexuée :

Proplastide : un méocyte :

Téléplastides ergasiens : ergasies biflagellées ;

Téléplastides gonidiens ; cytes asexués.

$\alpha'_n{}^{\sigma}$  = Dernière blastéa intercalaire asexuée :

Proplastide : un cyte asexué se développant in situ :

Téléplastides ergasiens : ergasies biflagellées ;

Téléplastides gonidiens : cytes, dont l'un au moins se développera en une blastéa gamétocytaire.

II<sup>b</sup>. Partie sexuée du gamétophyte, considérée dans le cas de monœcie :

Partie gamétocytaire :

$\beta'^{\phi}$  = Blastéa subterminale, gamétocytaire, bisexuée :

Proplastide : un cyte ;

Téléplastides ergasiens : ergasies biflagellées ;

Téléplastides gonidiens : gamétocytes (spermocytes et oocytes) ;

Partie gamétique :

$\gamma'^{\sigma}$  = Blastéa spermienne, tabulaire (Pl. 1, fig. 5) ou sphérique (Pl. 3, fig. 28) :

Proplastide : un spermocyte (ou andro-gonidie) ;

Téléplastides ergasiens : absents, par suite de conservation de l'état purement gonidien primitif ;

Téléplastides : 16 à 1024 spermies biflagellées.

$\gamma'^{\phi}$  = Blastéa oosphérique :

Proplastide : un oocyte (ou gyno-gonidie) ;

Téléplastides ergasiens : oosphères abortives, par exemple au nombre de 63 chez le *Volvox globator* et manquant peut-être chez le *J. aurea* ;

Téléplastide gonidien : une oosphère évolutive.

Dans l'énumération qui précède, les gonidies sont des spores, puisque ce sont des gonidies de blastéas ; mais, ce sont des spores spéciales, que nous appelons cytes, (terme créé par de La Valette Saint-George), parce qu'au lieu de se développer en pléthéas, elles se développent directement en blastéas.

La blastéa gamétocytiqne bisexuée  $\beta' \hat{\phi}$  donne, à la fois :  
des cytes asexués,  
des gamétocytes mâles ou spermocytes (andro-gonidies des auteurs),  
des gamétocytes femelles ou oocytes (gyno-gonidies des auteurs).

La blastéa bisexuée  $\beta' \hat{\phi}$  devient :  
unisexuée, mâle, ( $\beta' \hat{\sigma}$ ), dans le cas où elle produit seulement :  
des spermocytes, à l'exclusion d'oocytes ;  
unisexuée, femelle, ( $\beta' \hat{\phi}$ ), dans le cas où elle produit seulement :  
des oocytes, à l'exclusion de spermocytes,

#### Nature de la blastéa volvocéenne.

La blastéa volvocéenne est, comme toute blastéa, une nappe à une assise de cellules qui, à partir d'un proplastide très volumineux, pourvu d'un gros noyau, riche en cytoplasme et en réserves, se développe, dans l'intérieur d'une enveloppe vésiculaire (membrane proplastidienne), en cellules (ontoplastides) qui présentent un arrangement tétradique, deviennent de plus en plus petites à la suite de chaque bipartition et restent dépourvues de flagellums tant que les bipartitions n'ont pas pris fin.

La blastéa spermienne est, soit une blastéa tabulaire, soit une blastéa sphérique. Toutes les autres blastéas de l'orthobionte sont des blastéas sphériques, dont la sphéricité résulte de l'agencement des divisions ontogénétiques.

#### Différenciation ergasio-gonidienne dans la blastéa volvocéenne.

La blastéa gamétique spermienne  $\gamma' \hat{\sigma}$  ne comporte pas d'ergasies. Elle est uniquement composée de spermies. Elle a fidèlement conservé l'état primitif ancestral de la blastéa.

La blastéa gamétique oosphérique  $\gamma' \hat{\phi}$  consiste chez le *V. globator*, en une oosphère évolutive, entourée d'un follicule

éphémère, syncytial, d'oosphères abortives (fig. 11 à 19 et 113). Chez le *J. aurea* nous ne sommes pas parvenu à observer un tel follicule. Si, réellement il n'existe pas, la blastéa oosphérienne est, chez cette espèce, une blastéa unicellulaire, réduite à une oosphère unique.

Quant aux blastéas asexuées,  $\gamma \sigma$ ,  $\alpha'_1 \sigma$  à  $\alpha'_n \sigma$ , et aux blastéas gamétocytiques,  $\beta' \text{♀}$  ou  $\beta' \text{♂}$  et  $\beta' \text{♀}$ , elles sont composées, en cours d'ontogénèse, d'ontoplastides indifférenciés (méristémies), et, en fin d'ontogénèse, de téléplastides dont les uns, les plus nombreux, se sont différenciés en ergasies, tandis que les autres, en petit nombre et ayant conservé l'impérissabilité éventuelle ancestrale, sont des gonidies.

#### Caractères ontogénétiques de la blastéa volvocéenne.

Les caractères ontogénétiques de la blastéa volvocéenne sphérique peuvent se résumer de la façon suivante.

1. L'ontogénèse primitive de la blastéa volvocéenne conduit à une tablette plane ou presque plane (Gonium). Le développement, dans l'intérieur d'une vésicule étroite, oblige, d'abord, la tablette à s'incurver et à devenir cupuliforme ou sphérique (Eudorina). Ensuite (Volvox), l'agencement des bipartitions s'organise de manière à donner directement la forme sphérique. Dès lors, on constate, qu'à chaque stade de doublement du nombre des cellules :

les 4 cellules cruciales donnent 8 cellules, dont 4 conservent la disposition polaire cruciale ;

les cellules qui bordent le phialopore doublent aussi leur nombre mais une partie seulement de ce nombre doublé prend part à la constitution de la nouvelle bordure du phialopore ;

toutes les cellules, autres que les 4 qui restent cruciales et que celles, en nombre limité, qui continuent à border le phialopore, prennent part à la constitution d'une nappe qui se gonfle, en sphère, entre ses deux régions polaires, régions dont la constitution ontogénétique est variable, mais dont la constitution morphologique est fixe (pôle crucial) ou à peu près fixe (pôle phialoporique).

2. De cette ontogénèse il résulte que la blastéa volvocéenne est une nappe sphérique, à une seule assise de cellules, percée d'un phialopore et présentant un axe de figure qui passe par deux pôles, un pôle antérieur ou crucial et un pôle postérieur ou phialoporique.

3. Au cours et en fin d'ontogénèse, la blastéa volvocéenne con-

stitue un symplaste, c'est-à-dire un agencement cellulaire dans lequel toutes les cellules sont réunies entre elles par des liens protoplasmiques, ou plasmodesmes d'inachèvement de bipartition.

4. Chaque stade ontogénétique consistant en une bipartition générale, qui double le nombre des cellules de la blastéa, ce nombre reste constamment une puissance de 2.

5. L'agencement des cellules est une mosaïque tétradique.

6. La blastéa volvocéenne, purement méristémienne en cours d'ontogénèse, acquiert la différenciation ergasio-gonidienne en fin d'ontogénèse.

7. Elle est non-flagellée en cours d'ontogénèse et flagellée en fin d'ontogénèse.

## ORIENTATION DE LA BLASTÉA VOLVOCÉENNE.

### Orientation physiologique.

Les blastéas asexuées,  $\gamma$  et  $\alpha'$ , et les blastéas gamétocytiques  $\beta'$  de la Volvocinée sont, ou en repos au fond de l'eau, ou accolées à des corps étrangers (Végétaux, pierres, parois des aquariums), ou en mouvement.

Dans ce dernier cas, elles présentent un mouvement de rotation, auquel le Volvox doit son nom. Ce mouvement a lieu :

soit, autour de l'axe des pôles placé verticalement, le pôle crucial en haut (rotation sur place ou accompagnée d'un mouvement ascensionnel);

soit, autour de l'axe des pôles placé à peu près horizontalement, la rotation étant accompagnée d'une progression à peu près horizontale, le pôle crucial en avant.

Il en résulte que le pôle crucial peut être considéré comme antérieur, et le pôle phialoporique comme postérieur.

### Phototropisme.

Oltmanns (1905, t. 2, p. 220) a montré qu'il y a, pour le Volvox, un éclairage optimum.

Si cet éclairage optimum est localisé dans une région déterminée d'un petit aquarium, les Volvox s'y rassemblent, y nagent sur

place, ou à peu près sur place, et n'en sortent pas. Ils tournent comme une toupie, leur axe étant placé verticalement, le pôle crucial ou sensitif en haut, le pôle phialoporique, lourd, en bas.

En cas d'éclairage unilatéral, par une fenêtre, les Volvox se dirigent vers la lumière, si l'éclairage est moins intense que l'optimum, et fuient la lumière, si l'éclairage est plus intense que cet optimum. C'est pour cela qu'on les voit fuir la lumière solaire directe.

L'éclairage optimum peut varier avec l'espèce et, dans une certaine mesure, avec l'âge de la blastéa.

Dans un étang ensoleillé, pourvu de plantes aquatiques, et en particulier de feuilles étalées sur l'eau, les Volvox forment des petits groupes qui montent et descendent alternativement. Ils montent, verticalement ou un peu obliquement, dans l'ombre pour atteindre une région où l'éclairage est plus intense que l'optimum, par exemple une région où arrivent directement les rayons solaires, et, aussitôt qu'ils l'ont atteinte, ils redescendent dans l'ombre.

J'observe l'alternance du mouvement ascensionnel et du mouvement descensionnel, au soleil, lorsque les Volvox sont placés dans un tube large, dont les parois sont recouvertes d'une épaisse couche de papier blanc, ne montant pas tout à fait jusqu'à la hauteur du niveau de l'eau. Il ne faut pas employer du papier noir, parce que l'eau atteindrait rapidement la température mortelle. Dans ces conditions, on voit les Volvox effectuer un mouvement ascensionnel, qui les amène dans la partie ensoleillée du tube, et qui est immédiatement suivi d'un mouvement descensionnel, qui les ramène momentanément dans l'ombre.

Ainsi, dans leurs déplacements, dans un milieu présentant un éclairage très varié dans le sens vertical, les Volvox cherchent, atteignent et dépassent, tantôt dans un sens, tantôt dans l'autre, les points d'éclairage optimum.

Parfois, à un moment donné, l'éclairage optimum n'est pas le même pour tous les individus, les uns montrant un phototropisme positif, tandis que les autres montrent un phototropisme négatif. En effet, dans un tube contenant des *J. aurea*, placé au voisinage d'une fenêtre et vu d'en haut, je constate qu'il y a deux essaims distincts au voisinage de la paroi du tube, l'un de ces essaims étant placé du côté de la fenêtre; l'autre occupant la position diamétralement opposée.

Cette observation m'amène à en signaler une autre, similaire, portant sur le *Botrydium granulatum*. Dans une culture, presque



pure, de cette espèce, culture obtenue par un seul semis de spores sur terre stérilisée et placée près d'une fenêtre, les individus forment un gazon de petits tubes dressés, non encore notablement renflés en sphère à leur partie supérieure. Je constate que tous ces individus sont inclinés ; mais, les uns le sont vers la fenêtre, tandis que les autres le sont en sens inverse.

### Mouvements de translation verticale et de translation horizontale.

Lorsque, dans des conditions de température et d'éclairage favorables, qui activent les mouvements des flagellums, un *Volvox* place son axe verticalement (sous l'influence directrice de ses stigmas qui agissent indirectement sur l'appareil flagellaire), il effectue un mouvement ascensionnel. La rencontre d'une lumière trop vive diminue instantanément l'activité des flagellums et cela entraîne la chute immédiate.

Le non-déplacement du *Volvox*, lors de la rotation sur place, est, en réalité, la résultante d'un mouvement de translation verticale, vers le haut, et d'une chute due à la pesanteur.

La translation est horizontale et en ligne droite, lorsque le *Volvox* traverse diamétralement un tube, pour atteindre, aussi rapidement que possible, le côté où l'éclairage est le plus voisin de l'optimum.

Elle s'effectue suivant une trajectoire irrégulière, quand le *Volvox* nage dans une région où les conditions d'éclairage ne varient que modérément, en deçà et au delà de l'optimum.

Les mouvements de translation résultent d'une poussée produite par l'ensemble des flagellums. L'axe des pôles est dirigé, à peu près, dans le sens du mouvement, le pôle crucial ou sensitif en avant. Ainsi, l'axe des pôles est à peu près horizontal dans le mouvement de translation horizontale, et vertical, dans le mouvement ascensionnel.

### Mouvement de rotation.

#### *J. aurea.*

Le mouvement de rotation du *J. aurea* peut être observé avec des individus placés dans un tube en verre, assez large.

*Rotation sur place.*

Dans un tube placé dans des conditions d'éclairage diffus, favorable, je constate que tous les individus tournent, sur place, autour de leur axe polaire placé verticalement, leur pôle phialoporique, alourdi par les gonidies, étant placé en bas. Vus d'en haut, c'est-à-dire par leur pôle crucial ou sensitif, je les vois tous tourner dans le sens des aiguilles d'une montre.

A la surface de l'eau, un petit paquet de 7 individus, accolés les uns aux autres, tourne, en bloc, dans ce même sens. Au cours de cette observation, il ne se présente pas d'inversion du sens de rotation.

Dans le cas où un petit nombre d'individus, placés dans un tube, tournent sur place, on les voit se grouper en petites files verticales, un peu irrégulières, composées, chacune, par exemple de 5 à 10 individus. Cela provient sans doute de ce que la rotation des Volvox détermine, dans l'eau, des petits mouvements tourbillonnaires.

*Rotation dans la progression horizontale.*

En modifiant l'éclairage unilatéral, modéré, d'un tube, on détermine les Volvox à le traverser diamétralement. Si on regarde l'essaim par l'avant, c'est-à-dire par les pôles antérieurs (cruciaux) on voit, en général, les individus tourner dans le sens des aiguilles d'une montre. Par conséquent, si on regarde l'essaim par l'arrière, c'est-à-dire par les pôles postérieurs (phialoporiques ou gonidiens), on voit les individus tourner en sens inverse des aiguilles d'une montre, c'est-à-dire dans le sens des aiguilles d'une horloge transparente, regardée par derrière. Dans ce cas, la rotation et la progression du Volvox sont comparables à celles d'une vis, filetée en sens inverse du sens normal, qui avance, en s'enfonçant dans le bois, lorsqu'on fait tourner sa tête en sens inverse des aiguilles d'une montre.

*Rotation dans la natation vagabonde  
en éclairage favorable.*

Dans de bonnes conditions d'éclairage diffus, dans un petit aquarium, on voit les individus vagabonder en se déplaçant lentement dans diverses directions. On constate, dans ce cas, des inversions du sens de la rotation.

Le changement de sens est dû, quelquefois, à la rencontre d'un corps étranger, tel qu'une feuille de plante aquatique.

#### V. globator.

De même, chez le *V. globator*, le sens normal de la rotation est tel que si l'on regarde la blastéa par son pôle antérieur ou crucial, on la voit tourner dans le sens des aiguilles d'une montre.

L'inversion du sens de la rotation se présente aussi chez cette espèce, mais elle y est relativement moins fréquente et moins durable.

#### Orientation morphologique.

La blastéa du *Volvox* est une nappe sphérique, formée d'une assise de cellules et présentant un phialopore, un pôle crucial, un pôle phialoporique et, par conséquent, un axe des pôles et un équateur.

Le *phialopore*, est une lacune cellulaire, péripolaire, dont le pourtour est homologue au pourtour extérieur de la tablette du *Gonium* et de la jeune *Eudorina*, et au bord de l'ouverture des blastéas spermiennes cupuliformes.

Le *pôle crucial* est :

proximal, par rapport à la blastéa maternelle ;

antérieur, dans la progression natatoire ;

dorsal, au point de vue de l'homologie avec la blastéa animale ;

ergasien, parce qu'il est l'apex d'un hémisphère uniquement composé d'ergasies ;

sensitif, parce qu'il est l'apex de l'hémisphère caractérisé par la prépondérance des stigmas rouges, organelles qui servent à la perception des radiations lumineuses.

Le *pôle phialoporique* (centre du phialopore) est :

distal, par rapport à la blastéa maternelle ;

postérieur, dans la progression natatoire ;

ventral, au point de vue de l'homologie avec la blastéa animale ;

gonidien, parce qu'il est l'apex de la calotte sur laquelle se trouvent localisées les gonidies ou cellules qui n'ont pas subi la transformation ergasienne.

### Orientation descriptive, conventionnelle.

Les descriptions morphologiques et ontogénétiques exigent que l'on adopte, pour chacun des Être vivants que l'on étudie, une orientation conventionnelle, bien définie, qui permet de distinguer, par exemple : le haut, le bas, le plan sagittal, la droite et la gauche.

Pour l'étude des Animaux, Lacaze Duthiers a proposé, et un grand nombre de naturalistes ont adopté, une orientation descriptive, conventionnelle uniforme, dans laquelle la bouche est placée en haut. C'est par suite de l'adoption de ce mode d'orientation que, dans le *Traité de Zoologie concrète* de Delage et Hérouard, l'Oursin régulier est décrit et figuré la bouche placée en haut, c'est-à-dire dans la position inverse de celle que l'Animal vivant présente dans la nature. Lorsque les auteurs que nous venons de citer sont amenés à figurer un Oursin, par exemple un Spatangide, la bouche en bas, ils ont soin d'ajouter, dans la légende de la figure « en position physiologique ».

L'une des particularités remarquables de la blastéa volvocéenne, sphérique, est de présenter comme nous venons de le voir un orifice, le phialopore, dont le pourtour est homologue au pourtour extérieur de la blastéa en tablette. Le phialopore est comblé par la gelée fournie par les membranes des cellules voisines.

Le pôle phialoporique du *Volvox* est homologue à celui des pôles de la blastula animale où se produit l'invagination qui transforme cette blastula en une gastrula, et qui fait apparaître l'orifice d'invagination appelé blastopore.

Bien qu'en réalité, par exemple chez l'Insecte, le blastopore de la gastrula soit homologue, non pas uniquement à la bouche définitive, mais à cet orifice complexe, partiellement fermé par étranglement et soudure qui comprend :

1. la bouche,
2. l'anus,
3. la ligne de suture sagittale ventrale qui réunit la bouche à l'anus,

il est naturel, si on adopte l'orientation de Lacaze-Duthiers, de placer la gastrula animale le blastopore en haut. Cela nous conduit à placer la blastéa volvocéenne le phialopore en haut.

Le plan de la première bipartition divise la blastéa en deux moitiés symétriques, Si, comme nous le faisons ici, on distingue

conventionnellement une moitié droite et une moitié gauche, on peut trouver, pour cette distinction, un repère dans le décrochement de la deuxième bipartition par rapport à la première.

## NOMENCLATURE DES ÉLÉMENTS ONTOGÉNÉTIQUES DE LA BLASTÉA VOLVOCÉENNE.

Pour pouvoir décrire l'ontogénèse de la blastéa volvocéenne, il faut établir une nomenclature rationnelle des éléments qui apparaissent au cours de cette ontogénèse. Les éléments qu'il est nécessaire et suffisant de dénommer sont :

1. les plans de bipartition ou leurs traces sur la surface externe de la blastéa ;
2. les cellules ou leurs polygones d'affleurement sur cette même surface ;
3. les sommets des polygones d'affleurement des cellules ;
4. les plasmodesmes.

### Nomenclature des plans de bipartition.

Les plans, ou surfaces non-planes, des bipartitions des cellules et les traces de ces surfaces de bipartition, sur la surface extérieure de la blastéa volvocéenne, sont dénommées, aussi bien dès leur apparition qu'au cours de leur pliage ontogénétique, par des chiffres romains. L'ontogénèse du *J. aurea* comportant généralement dix bipartitions successives, qui conduisent au stade 1024, que nous considérerons comme stade final, normal, les surfaces de bipartition et leurs traces seront numérotées de I à X.

Pour rendre les figures aussi claires que possible au point de vue ontogénétique, les traces des bipartitions, sur la surface de la blastéa, sont représentées, dans la plupart de nos figures, par un graphique conventionnel, spécial, caractéristique de chacune des bipartitions. Comme l'étude de l'ontogénèse de la blastéa volvocéenne se ramène surtout à l'étude des affleurements polygonaux des cellules de l'un des quadrants, les traces I et II qui limitent les quadrants sont représentés par des traits simples. Les autres traces, III à X, sont représentées par des lignes conventionnelles, différentes les unes des autres, indiquées dans les figures 63 et 91.

### Nomenclature des cellules.

Les cellules qui apparaissent au cours de l'ontogénèse de la blastéa volvocéenne, c'est-à-dire les ontoplastides et les téléplastides, sont reconnaissables, dans les préparations, surtout par les polygones d'affleurement qu'elles dessinent sur la surface de la blastéa volvocéenne.

Chaque stade de bipartition ayant pour résultat de diviser en deux chacune des cellules du stade précédent, (fig. 90 à 100) il en résulte qu'aucune des cellules qui apparaissent au cours de l'ontogénèse n'est une cellule définitive. Les cellules définitives ne sont créées que par la dernière bipartition (fig. 91). Par conséquent, la nomenclature des cellules doit :

1. être une nomenclature différente pour chaque stade de bipartition ;

2. être telle, que la dénomination de chacune des cellules d'un stade fasse connaître quelle est, dans chacun des stades précédents, la cellule dont dérive la cellule considérée.

Notre nomenclature des cellules est basée sur ce fait que les traces de bipartitions étant toujours obliques par rapport à l'équateur, chaque division transforme la cellule considérée en une cellule droite et une cellule gauche.

Pour arriver à une nomenclature à la fois précise et aussi simple que possible il y a lieu de distinguer :

les cellules résultant des bipartitions impaires, I, III, V, VII, IX ;

les cellules résultant des bipartitions paires, II, IV, VI, VIII, X.

Toute bipartition impaire transforme chacune des cellules du stade précédent en deux cellules qui constituent une dyade de cellules. Sur le quadrant, étalé dans un plan et placé le pôle phialoporique en haut, l'une des deux cellules, celle qui se présente à gauche, est appelée  $G$  et l'autre, qui se présente à droite, est appelée  $\overline{D}$  (fig. 42, 43, 47 à 50).

Toute bipartition paire transforme la dyade, ou ensemble des deux cellules dont il vient d'être question, en une tétrade. Dans cette tétrade nous appellerons :

$G$  et  $g$ , les deux cellules produites par  $G$ ,

$D$  et  $d$ , les deux cellules produites par  $\overline{D}$ ,

les cellules  $D$  et  $G$  étant les 2 cellules qui se touchent et les cellules  $d$  et  $g$ , les deux cellules qui ne se touchent pas (fig. 50, 51, 52, 53).

Cette nomenclature suffit pour le stade de 4 cellules et, dans les stades suivants, pour chaque tétrade. Elle ne suffit pas pour constituer une dénomination complète de la cellule dans un stade quelconque. Pour obtenir une dénomination caractéristique, précise et complète, par exemple d'une cellule du stade final de 1024 cellules (X<sup>e</sup> bipartition) il faut indiquer :

- 1<sup>o</sup> le nom de la cellule, dans la tétrade à laquelle elle appartient ;
- 2<sup>o</sup> le nom de la tétrade (nom de la méristémie qui s'est développée en cette tétrade) ;
- 3<sup>o</sup> le nom de la tétrade de tétrades (nom de la méristémie qui s'est développée en cette tétrade de tétrades) ;
- 4<sup>o</sup> le nom du quart de quadrant (nom de la méristémie qui s'est développée en quart de quadrant) ;
- 5<sup>o</sup> le nom du quadrant (nom de la méristémie qui s'est développée en ce quadrant).

Il résulte de cela qu'il faut :

Une, des 2 lettres *G* et *D*, pour chacune des 2 cellules du stade de la bipartition I (fig. 50) ;

Une, des 4 lettres *g*, *G*, *D*, *d*, pour chacune des 4 cellules du stade de la bipartition II (fig. 59) ;

Deux, des 6 lettres précédentes, pour chacune des 8 cellules du stade de la bipartition III (fig. 69) ;

Deux, des lettres précédentes, pour chacune des 16 cellules du stade de la bipartition IV (fig. 71) ;

Trois, des lettres précédentes, pour chacune des 32 cellules du stade de la bipartition V (fig. 74) ;

Trois, des lettres précédentes, pour chacune des 64 cellules du stade de la bipartition VI (fig. 79) ;

Quatre, des lettres précédentes, pour chacune des 128 cellules du stade de la bipartition VII (fig. 86) ;

Quatre, des lettres précédentes, pour chacune des 256 cellules du stade de la bipartition VIII (fig. 88) ;

Cinq, des lettres précédentes, pour chacune des 512 cellules du stade de la bipartition IX (fig. 89) ;

Cinq, des lettres précédentes pour chacune des 1024 cellules du stade de la bipartition X (fig. 91 et 92).

Par conséquent la dénomination complète d'une cellule de la blastéa volvocéenne comporte :

Une lettre, aux stades de 2 et de 4 cellules ;

Deux lettres, aux stades de 8 et de 16 cellules ;

Trois lettres, aux stades de 32 et de 64 cellules ;

Quatre lettres, aux stades de 128 et de 256 cellules ;

Cinq lettres, aux stades de 512 et de 1024 cellules.

Ainsi, la dénomination complète de la cellule qui, dans la figure 92 (Stade de la X<sup>e</sup> partition), se trouve à gauche des sommets 17, 18 et 19 est *GdDgD*.

Cette dénomination signifie qu'il s'agit :

1. de la cellule *D*,
2. de la tétrade *g*,
3. de la tétrade de tétrades *D*,
4. de quart de quadrant *d*,
5. du quadrant *G*,

#### Nomenclature des sommets des polygones d'affleurement des cellules.

Chaque bipartition double le nombre des cellules, double, par conséquent, le nombre de leurs polygones d'affleurement. Or, à chaque stade de bipartition :

1. Aucun des polygones cellulaires n'est définitif ;
2. Un certain nombre seulement des côtés de polygones sont définitifs ;
3. Tous les sommets de polygones sont définitifs.

Donc, si, comme nous venons de le voir, on est obligé d'établir une nouvelle série de dénominations pour les polygones de chaque stade, au contraire, on peut donner, à chaque sommet apparaissant au cours de l'ontogénèse, une dénomination caractéristique définitive, puisque le dit sommet et sa dénomination se retrouveront au stade final de 1024 cellules. On peut, par conséquent, numéroter définitivement chacun des sommets de polygone, dès son apparition.

Ce qui serait le plus rationnel serait d'établir le numérotage au moyen de la série des nombres, employée dans son ordre naturel 1, 2, 3..., pour dénommer les sommets, au fur et à mesure de leur apparition. Mais, cette solution, que nous avons employée tout d'abord, a pour inconvénient de fournir, dans le stade final de 1024 cellules, un tel mélange de nombres, qu'il est difficile d'y trouver rapidement un nombre donné.

On obtient un résultat plus facile à utiliser en établissant, comme cela a été fait dans la figure 91, un numérotage régulier de tous les sommets du stade final de 1024 cellules, numérotage qui s'applique nécessairement à tous les stades antérieurs.



Pour établir ce numérotage du stade 1024, dans des conditions permettant de trouver immédiatement la position d'un point dont on donne le symbole numérique, nous avons :

1° Numéroté, de 0 à 61, tous les sommets qui se trouvent sur la trace de la bipartition II (côté droit).

2° Numéroté les sommets qui se trouvent sur les lignes brisées, transverses, d'origine complexe, en donnant à ces sommets le numéro correspondant de la trace II, et en faisant suivre ce numéro des chiffres complémentaires 01, 02, 03, 04, etc. Ce numérotage est inscrit, au complet, sur la ligne du point 13, ligne qui aboutit nécessairement au point 14 de la trace de bipartition I. Sur les autres lignes transverses, le numérotage est incomplet, mais facile à compléter par interpolation.

Pour prendre un exemple parmi les numéros inscrits, nous voyons, sur la figure 91 et sur la figure 78, que le point 13.07 est apparu, sur la trace de la III<sup>e</sup> bipartition, lors de la VI<sup>e</sup> bipartition.

La dénomination topographique, caractéristique, de tous les sommets des polygones, permet aussi de dénommer tous les côtés de polygones et les facettes cellulaires correspondantes. Ainsi, on peut dénommer un côté de polygone (facette et son plasmodesme) par les numéros des deux sommets qui constituent ses extrémités, ou par les dénominations des deux polygones (cellules) que ce côté sépare.

#### Nomenclature des plasmodesmes d'inachèvement de division cellulaire.

Puisque chaque facette latérale de cellule possède, en propre, son plasmodesme d'inachèvement de bipartition, la dénomination topographique du plasmodesme est la même que celle de la facette correspondante.

L'apparition de chaque plasmodesme, résultant d'un processus ontogénétique bien déterminé, on peut donner, de plus, à chacun des plasmodesmes, un symbole indiquant quelle est sa provenance.

La bipartition I fait apparaître en un premier plasmodesme *p 1* (fig. 47) qui unit, l'une à l'autre, les deux cellules G et D.

La bipartition II fait apparaître deux plasmodesmes nouveaux et fissure, en trois, le plasmodesme *p 1*. (fig. 53 et 55).

Les deux nouveaux plasmodesmes sont appelés l'un et l'autre, *p 2*. Si on veut les distinguer, l'un de l'autre, on peut le faire en

indiquant les deux cellules que chacun de ces plasmodesmes réunit, ce qui donne

$2 D d$

$2 G g$

Les trois plasmodesmes provenant de la fissuration du plasmodesme  $p 1$ , sont appelés  $1 t$  dénomination qui :

par le chiffre  $1$ , indique qu'il s'agit du plasmodesme  $p 1$ .

par la lettre  $t$ , occupant la seconde place, indique que ce plasmodesme est triparti par la 2<sup>e</sup> bipartition (fig. 53, 54 et 55).

Si l'on veut donner une dénomination propre à chacun de ces trois plasmodesmes distincts, il suffit d'indiquer les noms des deux cellules qu'ils unissent ce qui donne :

$1 t g D$

$1 t D G$

$1 t G d$

Si un plasmodesme préexistant est non pas triparti (ce qui est le cas habituel), mais seulement biparti, la lettre  $t$  est remplacée par la lettre  $b$ .

Si l'un des plasmodesmes est définitif, c'est-à-dire destiné à se retrouver inchangé au stade final de 1024 cellules, on l'indique en faisant suivre sa dénomination d'un astérisque. C'est, parmi les 3 plasmodesmes indiqués ci-dessus, le cas de  $1 t D G \star$  (fig. 53, 54 et 55)

En continuant à appliquer le même principe, et en le complétant, pour celles des bipartitions qui laissent le plasmodesme inchangé, nous arrivons, pour les bipartitions cellulaires ultérieures, à des symboles tels que

$6 t o t \star$

dans lequel :

6, signifie : plasmodesme créé par la VI<sup>e</sup> bipartition,

.t, signifie : triparti par la VII<sup>e</sup> bipartition,

..o, signifie : restant inchangé lors de la VIII<sup>e</sup> bipartition,

...t  $\star$ , signifie : triparti et rendu définitif par la IX<sup>e</sup> bipartition.

Ces symboles indiquent, par conséquent, avec précision, l'origine ontogénétique des plasmodesmes et des facettes qui leur correspondent.

**BLASTÉAS CONSTITUTIVES  
DE L'ORTHOBIONTE  
DE LA VOLVOCINÉE**

**Méosporophyte.**

**Blastéas initiale, méotique, asexuée  $\gamma\sigma^{\circ}$ .**

Le zygote subit toujours un repos assez long (de six à huit semaines, par exemple, s'il reste dans l'eau, bien plus long si l'étang, la mare, ou le fossé, dans lequel il se trouve, se dessèche momentanément). S'il apparaît tard en saison, il ne pourra se développer qu'à la fin de l'hiver ou au début du printemps.

Lorsque les conditions favorables à son développement sont survenues, ses enveloppes kystiques éclatent et la blastéa se développe, acquiert ses flagellums et part à la nage. Son ontogénèse est semblable à celles des autres blastéas, asexuées ou gamétocytiques, de l'orthobionte, mais peut-être plus courte.

W. Zimmermann (1921) a montré que la méiose, ou caryocinèse réductrice du nombre diploïde des chromosomes, est effectuée par la première bipartition du zygote.

La blastéa initiale  $\gamma\sigma^{\circ}$  de la Volvocinée présente, par conséquent, une ontogénèse méotique ou ontogénèse dont la première bipartition réalise la méiose, tandis que toutes les bipartitions suivantes sont haploïdes (conservatrices du nombre réduit de chromosomes).

Les gonidies de cette blastéa initiale ont la valeur de méocytes, c'est-à-dire de méospores se développant, non pas en une pléthéa, mais, directement, en une blastéa.

La blastéa initiale, méotique, asexuée  $\gamma\sigma^{\circ}$ , constitue, par conséquent, à elle seule, le méosporophyte de l'orthobionte du Volvox. C'est identique à ce qui se passe chez la Chlorophycée (Ulothrix, Draparnaudia, Coleochaete) et chez la Conjuguée (Spirogyra).

Ainsi, au point de vue chromosomatique :

la blastéa méotique, initiale,  $\gamma\sigma$ , à 1024 ou 512 ou 256 téléplastides, du *J. aurea*, se comporte comme :

la blastéa plano-méosporienne,  $\gamma\sigma$ , à 128 plano-méospores, du *Laminaria* (ce qui n'a pas encore été vérifié jusqu'ici) ;

la blastéa méotique, spermienne,  $\gamma\sigma$ , à 64 spermies, du *Fucus vesiculosus* ;

la blastéa méotique, initiale,  $\gamma\sigma$ , à 32 gonidies, de l'*Eudorina elegans* (ce qui n'a pas encore été vérifié jusqu'ici) ;

la blastéa méotique, initiale,  $\gamma\sigma$ , à 16 gonidies, du *Gonium pectorale* (ce qui n'a pas encore été vérifié jusqu'ici) ;

la blastéa méotique, oosphérienne,  $\gamma\varphi$ , à 8 oosphères, du *Fucus vesiculosus* ;

la blastéa méosporienne,  $\gamma\sigma$ , à 4 méospores (tétraspores) du *Polysiphonia* ;

la blastéa méosporienne,  $\gamma\sigma$ , à 4 méospores, du *Dictyota* ;

la blastéa méosporienne,  $\gamma\sigma$ , à 4 méospores du Bryophyte et du Ptéridophyte isosporé ;

la blastéa andro-méosporienne,  $\gamma\sigma$ , à 4 andro-méospores, de la Sélaginelle ;

la blastéa gyno-méosporienne,  $\gamma\varphi$ , à 4 gyno-méospores de ce même genre ;

la blastéa andro-méosporienne,  $\gamma\sigma$ , à 4 grains de pollen, de l'*Anthophyte* ;

la blastéa gyno-méosporienne,  $\gamma\varphi$ , à 4 cellules-mères de sac embryonnaire, de l'*Anthophyte* ;

la blastéa spermienne,  $\gamma\sigma$ , à 4 spermies, de l'*Insecte* ;

la blastéa spermienne,  $\gamma\sigma$ , à 2 spermies, du *Vertébré*.

La réduction de la blastéa, à l'état unicellulaire, ne peut pas se présenter, pour la blastéa méotique, puisque la méiose nécessite, au moins, une caryocinèse.

Dans les blastéas volvocéennes, les gonidies (ou téléplastides ayant conservé l'aptitude ancestrale à l'impérissabilité éventuelle) sont des spores, puisque ce sont des gonidies de blastéas ; mais ce sont des spores de la catégorie des cytes, puisqu'au lieu de se développer, en pléthéas, comme le font les spores typiques, elles franchissent le stade de pléthéa, à l'état unicellulaire, pour se développer directement en blastéas.

Dans ces conditions, nous adoptons, pour les gonidies des Volvocinées les dénominations de :

méocyte, pour la gonidie de la blastéa méotique, asexuée, initiale,  $\gamma\sigma$  ;

cyte asexué, pour les gonidies des blastéas intercalaires asexuées  $\alpha'_1 \sigma$  à  $\alpha'_n \sigma$  ;

gamécyte (spermocyte et oocyte), pour les gonidies sexuées des blastéas subterminales  $\beta' \phi$  ou  $\beta' \sigma$  et  $\beta' \varphi$  ;

gamètes (spermie et oosphère), pour les gonidies des blastéas terminales  $\gamma' \sigma$  et  $\gamma' \varphi$  ;

zygote, pour la cellule résultant de la gamie.

Les anciens auteurs emploient les dénominations de :

parthénogonie, pour notre méocyte et nos cytes asexués ;

andro-gonie, pour notre spermocyte ;

gyno-gonie, pour notre oocyte.

En ce qui concerne le méocyte, la dénomination de parthénogonie se trouve être exacte, au point de vue phylogénétique, si l'on admet avec nous, que la méospore et le méocyte (spore et cyte provenant d'une ontogénèse méotique) sont, l'un et l'autre, une ancienne oosphère devenue nécessairement et définitivement parthénogénétique, par suite de la disparition définitive des spermies de la génération correspondante.

L'aptitude de l'oosphère au développement parthénogénétique est une aptitude primitive, ancestrale, qui s'est conservée chez un grand nombre d'Êtres vivants.

Elle s'est conservée, inchangée, chez les Végétaux isogamétiques (Ectocarpacée, Chlorophycée), chez qui elle se manifeste sans doute, parfois, aussi bien pour le gyno-isogamète que pour l'andro-isogamète, lesquels ne diffèrent que par leur polarité attractive et par ce fait qu'ils ne peuvent pas provenir d'une même blastéa gamétique.

Malgré l'apparition de la différenciation oo-spermiennne, l'aptitude à la parthénogénèse a persisté dans l'oosphère de la Fourmi, de la Guêpe et de l'Abeille.

Chez l'Échinoderme et chez le Batracien, elle est, normalement, inhibée, et ne réapparaît que si on la déclanche par des excitations anormales.

Chez le Mammifère, elle semble avoir complètement disparu.

Quant au processus phylogénétique auquel nous attribuons l'origine de la méospore et du méocyte, processus d'après lequel ces deux sortes de gonidies sont des oosphères qui, d'abord facultativement parthénogénétiques, sont devenues nécessairement et définitivement parthénogénétiques, par suite de la disparition définitive des spermies de même génération, c'est un processus facile à comprendre, car les conditions qui déterminent l'apparition

des spermies peuvent différer notablement de celles qui déterminent l'apparition des oosphères, en sorte qu'il peut arriver que les premières de ces conditions ne surviennent pas lorsque les secondes se présentent.

L'apparition d'oosphères aptes à se développer par une parthénogénèse gynécogène en l'absence complète de spermies de même génération se présente, d'ailleurs, encore, à l'Époque actuelle. On peut en citer comme exemples, parmi les Animaux, certains Phasmes et, parmi les Végétaux, le *Chara crinita*, espèce dioïque qui, dans certaines régions, ne se rencontre que sous sa forme femelle, par suite de l'absence de spermies et de la répétition indéfinie d'une parthénogénèse gynécogène.

Dans le cas où il y a une alternance de générations, comportant un méosporophyte et un gamétophyte (Chlorophycées, Angiospermes, Laminariacées, Polysiphonia), cela vient de ce que, les conditions d'apparition des oosphères et des spermies n'étant pas exactement les mêmes, il arrive chez les ancêtres de ces Végétaux, que :

1. une première génération (méosporophyte) :

ne donne pas de spermies, et perd définitivement l'aptitude à en former ;

donne uniquement des oosphères, lesquelles, se trouvant dans la nécessité absolue et définitive de se développer parthénogénétiquement, deviennent des méospores ;

2. une deuxième génération (gamétophyte) :

donne, à la fois, des spermies et des oosphères.

## Gamétophyte.

### Blastéas intercalaires, asexués, $\alpha'_1 \sigma$ à $\alpha'_n \sigma$ .

Le méocyte se développe, in situ, en une première blastéa intercalaire, asexuée,  $\alpha'_1 \sigma$  qui est suivie d'une série, pouvant être assez longue, d'autres blastéas asexués.

Les gonidies de toutes les blastéas  $\alpha'$  sont des spores, ayant, comme nous l'avons dit, la valeur orthobiontique de cytes (spores se développant directement en blastéas).

La série des blastéas intercalaires asexués  $\alpha'_1 \sigma$  à  $\alpha'_n \sigma$  est plus ou moins longue, suivant les circonstances de l'habitat. Elle s'arrête, en général, complètement ou presque complètement, dès

que commencent à apparaître certaines conditions défavorables, telles que l'arrivée d'eau trouble, l'accroissement de la quantité de substances organiques ou inorganiques en dissolution, l'accroissement exagéré de la température ou de l'intensité lumineuse. La diminution momentanée ou définitive, ou l'arrêt de la formation de blastéas asexués, est toujours accompagnée d'une apparition, plus ou moins brusque, et plus ou moins importante de blastéas gamétocytiques et, par conséquent, de l'apparition de gamètes et de zygotes.

**Blastéas anté-terminales, gamétocytiques, bisexués  $\beta' \text{♀}$   
ou unisexués  $\beta' \text{♂}$  et  $\beta' \text{♀}$ .**

La blastéa gamétocytique est anté-terminale de l'orthobionte, puisqu'elle précède immédiatement le couple des blastéas terminales, gamétiques, la blastéa spermienne et la blastéa oosphérique (Pl. 21).

Tandis que les blastéas qui la précèdent sont asexués, la blastéa gamétocytique est sexuée.

Elle peut donner, à la fois :

des cytes asexués ;

des gamétocytes mâles ou spermocytes ;

des gamétocytes femelles ou oocytes.

Le gamétocyte (spermocyte ou oocyte) du Volvox, au sens qui lui est attribué dans le langage orthobiontique, est homologue à celui des deux gamétocytes de l'Animal qui est appelé gamétocyte de 1<sup>er</sup> ordre (oocyte de 1<sup>er</sup> ordre et spermocyte de 1<sup>er</sup> ordre).

Quant au gamétocyte animal de 2<sup>o</sup> ordre (oocyte de 2<sup>o</sup> ordre et spermocyte de 2<sup>o</sup> ordre), il est homologue à l'un des deux ontoplastides résultant de la première bipartition de la blastéa gamétique du Volvox. Toutefois, pour que la comparaison soit tout à fait exacte, au point de vue chromosomatique, il faut choisir les gamétocytes d'un Animal d'origine parthénogénétique, tel qu'un Phasme femelle, provenant d'une parthénogénèse gynécogène, ou une Abeille mâle, provenant d'une parthénogénèse androgène.

On voit qu'il y a une notable différence, entre l'interprétation morphologique généralement admise et l'interprétation morphologique orthobiontique, car :

le gamétocyte animal de 1<sup>er</sup> ordre est, au point de vue orthobiontique, le téléplastide de la blastéa gamétocytique, téléplastide qui devient le proplastide de la blastéa gamétique, tandis que :

le gamétocte animal de 2<sup>e</sup> ordre est, au point de vue orthobiontique l'un des deux ontoplastides qui constitue le stade 2 ou stade de la première bipartition de la blastéa gamétique, dans le cas où celle-ci est réellement quadricellulaire.

D'ailleurs, le stade cellulaire de gamétocte de 2<sup>e</sup> ordre n'est pas un stade nécessaire, et il n'existe plus lorsque, comme c'est le cas chez certains Animaux (Mammifères), la blastéa spermienne est bicellulaire et se résout en deux spermies, car chacun des deux téléplastides de cette blastéa spermienne aurait, à la fois, la valeur d'un spermocyte de 2<sup>e</sup> ordre et la valeur d'une spermie, incompatibilité qui ne se présente pas dans l'interprétation orthobiontique.

Aussi bien chez le *V. globator*, que chez le *J. aurea*, le spermocyte (ou gamétocte ayant subi la différenciation sexuelle dans le sens mâle) est plus petit que le cyte asexué, tandis qu'au contraire, l'oocyte (ou gamétocte ayant subi la différenciation sexuelle dans le sens femelle) est plus gros que le cyte asexué.

#### Sexualité des blastéas gamétoctiques.

*Blastéas gamétoctiques bisexuées*  $\beta' \text{♂}$ . — La blastéa gamétoctique est bisexuée (hermaphrodite où monoïque), lorsque, comportant ou ne comportant pas de cytes asexués, elle comporte, à la fois, des spermocytes et des oocytes. Ce cas de bisexualité est primitif. Il se présente, toujours, chez le *V. globator* et, souvent, chez le *J. aurea*.

La blastéa gamétoctique est bisexuée ou hermaphrodite, à prépondérance mâle, et, dans ce cas, généralement protérandrique, lorsque son gamétogonidium contient surtout, des spermocytes.

Elle est bisexuée ou hermaphrodite, à prépondérance femelle, et, dans ce cas, généralement protérogynique, lorsque son gamétogonidium contient, surtout, des oocytes.

*Blastéas gamétoctiques unisexuées*  $\beta' \text{♂}$  et  $\beta' \text{♀}$ . — Souvent, chez le *J. aurea*, la blastéa gamétoctique est unisexuée (dioïque), c'est-à-dire que, comportant ou ne comportant pas de cytes asexués, elle ne comporte pas, à la fois, des spermocytes et des oocytes, mais seulement l'une de ces deux sortes de gamétoctes. Ce cas, de séparation des gamétoctes des deux sexes, doit être considéré non pas comme primitif, mais comme dérivé.

Il y a, par conséquent, dans ce cas d'unisexualité :



une blastéa spermocytyque, dont les spermocytes se développent en blastéas spermiennes;

une blastéa oocytyque, dont les oocytes se développent en blastéas oosphériennes.

### Blastéas terminales, gamétiques, $\gamma^{\prime}\sigma^{\prime}$ et $\gamma^{\prime}\varphi$

#### Blastéa spermienne.

Chez tous les Êtres vivants, la blastéa spermienne et ses téléplastides, les spermies, sont remarquables par la conservation des caractères primitifs ancestraux. Il en est tout particulièrement ainsi pour la blastéa spermienne,  $\gamma^{\prime}\sigma^{\prime}$ , du Volvox et pour les spermies en lesquelles cette blastéa se résout.

La blastéa spermienne du Volvox est purement gonidienne, rompt précocement ses plasmodesmes d'inachèvement de bipartition et après sa libération se dissocie, intégralement, en spermies biflagellées, libres et nageuses, dont le nombre varie de 16 à 1024, suivant l'espèce considérée et les circonstances rencontrées.

#### *Formes de la blastéa spermienne.*

Un fait, qui rend la blastéa spermienne très intéressante, au point de vue ontogénétique, c'est que, commençant toujours par présenter l'état primitif de blastéa tabulaire, tantôt elle conserve définitivement cet état, tantôt, comme cela a lieu pour la blastéa de l'Eudorina, elle se trouve obligée, par suite de l'étroitesse du logement que lui fournit la vésicule formée par la membrane proplastidienne, à devenir cupuliforme, puis sphérique. La comparaison de la blastéa eudorinienne avec la blastéa spermienne du Volvox n'est, toutefois, pas complètement exacte, parce que la transformation de la tablette en sphère est, chez l'Eudorina, une transformation mécanique, finale, c'est-à-dire consécutive à l'achèvement des bipartitions créatrices de la tablette, et due à l'accroissement de volume des téléplastides, dans une vésicule insuffisamment large; tandis que, dans la blastéa spermienne de la Volvocinée, la forme sphérique peut apparaître avant l'achèvement des bipartitions, à la fois, par suite de l'accroissement du nombre et du volume des ontoplastides dans une vésicule très étroite et par suite d'une modification du processus ontogénétique qui est, dans ce cas, similaire du processus ontogénétique des blastéas asexuées.

Chez le *V. globator*, la blastéa spermiennne arrive, presque toujours, à donner un grand nombre de spermies et, par conséquent, à être sphérique. La figure 28 représente, en coupe, une telle blastéa. Celle-ci, présentant 37 spermies sur sa circonférence, en compte, en tout, 512.

On voit, dans cette figure 28, en partant du centre de la blastéa :

le gléum blastocélien ;

la strate des chromatophores ;

la strate des corpuscules de réserve ;

la strate des noyaux ;

le liquide vésiculaire ;

la strate des flagellums qui, par suite de l'étrouitesse momentanée du logement, sont couchés en arceaux très réguliers ;

la cuticule interne ou proplastidienne ;

la cuticule externe ou téléplastidienne, dont un élément prend part à la constitution de la cuticule générale de la blastéa gamétocyttique maternelle.

Chez le *J. aurea*, la blastéa spermiennne arrête souvent son développement à un stade de blastéa tabulaire plane (fig. 5), ou de blastéa cupuliforme. Dans ce cas, elle ne donne qu'un petit nombre de spermies. Elle peut, aussi, pousser son développement plus loin et arriver à l'état de blastéa tout à fait sphérique, se résolvant en un plus grand nombre de spermies. Cela montre bien l'identité de valeur morphologique de la blastéa tabulaire, plane ou plus ou moins cupuliforme, et de la blastéa tout à fait sphérique, la première n'étant qu'un état ontogénétique de la seconde.

Les blastéas spermiennnes sont, en général, expulsées avant leur dissociation en spermies.

#### *Plasmodesmes de la blastéa spermiennne.*

Un caractère de toutes les blastéas volvocéennes est que les ontoplastides et les jeunes téléplastides restent réunis entre eux par des plasmodesmes d'inachèvement de bipartition. Dans les blastéas asexuées et gamétocyttiques du *J. aurea* et du *V. globator*, les plasmodesmes ergasiens sont persistants jusqu'à la mort de la blastéa. Il n'en est pas de même dans la blastéa spermiennne. Dans cette dernière, tous les plasmodesmes sont complètement coupés dès que l'état téléplastidien est survenu. La blastéa spermiennne perd alors son état symplastidien, pour prendre l'état de blastéa coloniale ou cénobiale, libre et nageuse, et elle ne tarde pas à se résoudre en spermies qui partent à l'aventure.

### *Spermie.*

Par suite de la différenciation oo-spermiennne (qui, dans le phylum volvocéen, est apparue chez l'Eudorina et, par conséquent, avant la différenciation ergasio-gonidienne), l'isogamète mâle devient une spermie, c'est-à-dire un androgamète ayant réduit, à l'extrême, le volume de son noyau, la masse de son cytoplasme et sa provision de substances de réserve. Au contraire, tout cela s'accroît considérablement, chez le gynogamète transformé en oosphère.

Tandis que l'oosphère du Volvox n'est plus flagellée à aucun moment de sa croissance, tandis que les cytes asexués, l'oocyte et le spermocyte ne sont plus flagellés qu'au début de leur croissance, la spermie conserve jusqu'à la fin, c'est-à-dire jusqu'à la gamie, l'état primitif, ancestral, de cellule flagellée.

De plus, tandis que le cyte asexué, l'oocyte, le spermocyte et l'oosphère ont perdu l'aptitude à se libérer, la spermie se libère, par la résolution de la blastéa spermiennne, pour mener l'existence primitive, ancestrale, du plano-plastide vagabond. Elle nage librement jusqu'au moment où, attirée par les sécrétions des oocytes ou des oosphères, elle pénètre dans une blastéa oocyttique. Chez presque tous les Êtres vivants (Phaeophyte, Chlorophycée, Bryophyte, Ptéridophyte, Ginkgo, Animal) la spermie est, de toutes les cellules qui apparaissent au cours de l'ontogénèse de l'orthobionte, celle qui conserve, avec le plus de ténacité et le plus de fidélité, l'état primitif, ancestral, de plano-plastide libre et nageur.

La spermie du Volvox est biflagellée, nue, amiboïde. Son chromatophore est vert jaunâtre, très clair, et ne possède qu'un très petit pyrénoloïde. Ses réserves sont réduites à ce qui est strictement nécessaire pour subvenir à une existence très courte.

Elle présente non seulement l'aptitude à la natation au moyen de ses flagellums, mais aussi, grâce à ses mouvements amiboïdes, l'aptitude à la reptation et à la pénétration dans le gléum des blastéas contenant des oocytes.

### **Blastéa oosphérienne $\gamma^1\text{♀}$ .**

L'oocyte se développe en une blastéa oosphériennne.

Ce que nous appelons blastéa oosphériennne est généralement considéré simplement comme un œuf (oosphère ou zygote), c'est-à-

dire comme étant toujours unicellulaire. Nous avons montré qu'il s'agit, en réalité, au moins chez le *V. globator*, d'une blastéa composée, par exemple, de 64 cellules et consistant en une grosse oosphère évolutive, à très gros noyau et très riche en réserves, entourée d'un follicule syncytial, éphémère, d'oosphères abortives (fig. 11 à 19 et fig. 113). Ces oosphères abortives ne tardent pas à être résorbées, sans laisser de traces.

Dans la blastéa oosphérienne, représentée par la figure 113, le follicule en question est très net et montre 15 noyaux sur sa périphérie. Ce nombre peut être considéré comme correspondant à un follicule composé de 63 oosphères abortives. A ce stade, l'exine est loin d'être achevée et l'intine n'a pas encore commencé à apparaître. Ces deux enveloppes kystiques, parvenues à leur état définitif, sont représentées dans les figures 30, 33 et 34.

Nous n'avons pas pu retrouver, chez le *J. aurea*, le follicule rencontré chez le *V. globator*.

#### *Oosphère.*

Que l'oosphère provienne d'une blastéa oosphérienne comportant des oosphères abortives, comme cela se présente chez le *V. globator*, ou qu'elle provienne d'une simple transformation directe, sans division, d'un oocyte (*J. aurea* ?), ce qui est possible, puisque l'oocyte n'a pas à fournir de division cellulaire réductrice du nombre de chromosomes, l'oosphère est, ici, comme chez la plupart des Êtres vivants qui ont effectué la différenciation oo-spermiennne, un gamète qui a complètement perdu ses flagellums ancestraux, et qui a reçu, de l'oocyte (qui, lui, continue à émettre ses flagellums au début de sa croissance), des éléments cellulaires (noyau, cytoplasme, chromatophore, pyrénoides) très volumineux accompagnés d'un fort approvisionnement de substances de réserve.

#### *Zygote.*

Chez le *V. globator*, après la résorption du follicule composé d'une strate sphérique d'oosphères abortives, et après la jonction du noyau de la spermie avec celui de l'oosphère, on est en présence du zygote, lequel n'est encore entouré que des strates externes, bosselées, de l'exine.

Si l'on examine la coupe d'un zygote du *V. globator*, parvenu au terme de sa formation, immédiatement avant sa période de

repos, c'est-à-dire une coupe telle que celle représentée par la figure 34, mais passant par le noyau (comme la coupe de la figure 1, qui représente un oocyte, ou la coupe de la figure 24, qui représente un zygote n'ayant pas tout à fait terminé son exine) on rencontre, en allant du centre à la périphérie :

le caryosome, qui, avec ses corpuscules chromatiques (fig. 6 et 10), constitue la partie principale du noyau ;

le centrosome, logé dans une dépression du caryosome (fig. 1, 6, 9) ;

la membrane caryosomienne ;

le suc nucléaire, clair, ne contenant pas de chromatine ;

la membrane nucléaire, vaste et sphérique (fig. 35) ;

le cytoplasme périnucléaire, souvent non vacuolaire (contrairement à ce qui se présente en général dans le zygote non mature) et contenant les corpuscules producteurs de substances de réserve, autres que l'amidon ;

les dits corpuscules producteurs de substances de réserve, localisés au contact immédiat du noyau, les plus petits étant, en général, proximaux et, les plus gros, distaux ;

une zone de cytoplasme à grandes vacuoles radiales ;

le chromatophore, formant une strate pariétale, continue, et contenant :

dans sa région proximale, les pyrénoides qui font souvent saillie sur sa surface ;

dans sa région distale, des grains d'amidon, en forme de petits fuseaux irréguliers, parfois étoilés à 3 ou 4 pointes ;

l'intine, mince, limitée par deux surfaces sphériques et unies (fig. 33 et 34) ;

l'exine, relativement mince dans sa région de liaison avec l'intine, plus épaisse du côté opposé, et limitée, extérieurement, par une surface à mamelons coniques, souvent très irréguliers.

Chez le *J. aurea*, on constate que le zygote arrivant à maturité produit, dans son intérieur, une substance huileuse, qui se colore, d'abord en orangé, puis en rouge, par de l'hématochrome. C'est à la production de cette substance colorée que cette espèce doit la teinte dorée qu'elle présente parfois, et qui lui a valu sa dénomination spécifique.

Vues à un faible grossissement, les blastéas oocytiques âgées et dont la coloration verte est devenue très pâle se montrent parsemées d'un petit nombre de minuscules sphères d'un beau rouge.

Lorsque les zygotes, effectuant leur période de repos ou de vie

latente, ne sont pas recouverts de vase, par exemple s'ils tapissent le fond de petites cuvettes rocheuses, leur coloration rouge les protège, jusqu'au moment de leur retour à l'activité ontogénétique, contre l'action photosynthétique des radiations solaires et contre les actions nocives de certaines de ces radiations.

### *Enveloppes kystiques. Exine et intine.*

Déjà, avant la résorption du follicule formé par les oosphères abortives, le zygote du *V. globator* sécrète les premières strates externes, bosselées, de son exine. Une nappe protoplasmique (visible dans la figure 113), qui part du pédoncule de la blastéa oosphérienne et va en s'amincissant de plus en plus, joue, probablement, un rôle dans la sécrétion de cette exine. Celle-ci ne tarde pas à se compléter, par la formation centripète de strates internes qui combrent si bien les cavités des bosselures des strates externes, que la surface interne de la dernière strate de l'exine est sphérique et unie.

Ensuite, l'intine se constitue, sa face externe et sa face interne étant lisses. Généralement, il n'y a pas de vide entre l'exine et l'intine, chez le *V. globator* (fig. 33), tandis qu'il y en a un, chez le *J. aurea* (fig. 116).

Ces deux enveloppes kystiques ne sont pas complètement indépendantes l'une de l'autre, mais sont soudées en un point qui, chez le *Volvox globator*, correspond à la région où le follicule syncytial, composé d'oosphères abortives, ne recouvre pas l'unique oosphère évolutive.

L'exine et l'intine sont remarquables par leur imperméabilité. Toutefois, chez le *Volvox globator*, l'exine n'est pas aussi imperméable que l'intine. Dans les colorations in toto, il arrive que la première se colore légèrement, tandis que la seconde reste complètement incolore.

### *Période de repos.*

La blastéa gamétocytiqne âgée et contenant les zygotes, souvent nombreux chez le *V. globator* (fig. 30), tombe, inerte, au fond de l'eau, se décompose et disparaît, abandonnant, sur le fond vaseux ou rocheux de l'eau, les zygotes libérés. Ceux-ci ne sont pas aptes à se développer, sans passer par une période de repos ou de vie latente.

Si le zygote s'est formé assez tôt dans la belle saison, il est apte après un certain repos, à se développer au cours de la même belle saison (Zimmermann).

Si, par suite d'une dessiccation persistante, ou d'une altération de l'eau, il ne trouve pas l'occasion de se développer ; ou bien, s'il s'est formé à une époque tardive de l'automne, il franchit la mauvaise saison à l'état de vie latente pour se développer, parfois très précocement, à la fin de l'hiver ou au début du printemps.

Après un repos suffisant, au cours de la belle saison, ou après le repos hivernal, le zygote gélie partiellement les strates internes de son intine et produit un mucilage qui se gonfle par osmose et fait éclater le reste de l'intine et l'exine. Le zygote, sorti de son état de vie latente, met immédiatement en route l'ontogénèse de la blastéa initiale d'un nouvel orthobionte.

### **Blastéas étudiées dans le présent Mémoire.**

Le développement ontogénétique étudié dans le présent travail s'applique au *J. aurea* (Ehrbg.) Shaw. L'ontogénèse du *Volvox* comporte des variantes dont il sera question dans un prochain Mémoire.

Toutes les blastéas autres que la blastéa spermiennne et la blastéa oosphérienne, c'est-à-dire la blastéa initiale, asexuée,  $\gamma$ , les blastéas intercalaires, asexuées  $\alpha'_1$  à  $\alpha'_n$ , la blastéa subterminale, sexuée, gamétocyttique,  $\beta'$  ou  $\beta'$  et  $\beta'$ , sont à peu près semblables entre elles et leur ontogénèse peut être considérée comme présentant les mêmes types. Par conséquent, notre étude qui a porté surtout sur des blastéas  $\alpha'$  s'applique aussi aux blastéas  $\gamma$ , et  $\beta'$ , et, vraisemblablement aussi, à la blastéa gamétique, spermiennne, sphérique,  $\gamma'$ . Nous considérerons cette ontogénèse dans le cas, habituel pour les blastéas  $\alpha'$ , où elle comporte dix stades de bipartition (stades I à X), qui aboutissent à 1024 téléplastides, ce qui fait 256 téléplastides par quadrant.

### *Objet du prochain Mémoire.*

Dans le présent Mémoire, nous abordons l'étude, si difficile, de l'ontogénèse de la blastéa volvocéenne, par la description du pliage que chaque nouvelle bipartition fait subir aux facettes cellulaires préexistantes.

Nous remettons à un prochain Mémoire :

1° les variantes du processus ontogénétique ;

2° la multiplication ontogénétique des plasmodesmes, par une fissuration (bipartition ou, plus souvent, tripartition) que chaque nouvelle division cellulaire fait subir à un certain nombre des plasmodesmes préexistants ;

3° l'ontogénèse de la blastéa volvocéenne tabulaire (Gonium, Eudorina, blastéa spermienne du Volvox).

### Cellules de la blastéa volvocéenne.

#### *Forme des cellules.*

Sauf dans les premiers stades de l'ontogénèse et sauf dans le cas où, lors des stades avancés, il y a apparition accidentelle de cellules à 5 côtés et apparition connexe de cellules à 7 côtés, les cellules sont, en général, hexagonales.

Ainsi, dans l'ontogénèse normale et très régulière, on rencontre : très rarement, des cellules à 4 côtés (fig. 71. Stade 16. Cellule *G*) ;

assez rarement, des cellules à 5 côtés (fig. 77. Stade 32. Cellule *G G*) ;

presque toujours, des cellules à 6 côtés (fig. 91. La presque totalité des cellules à partir du stade 64) ;

seulement un petit nombre de cellules à 7 côtés (fig. 71. Stade de 16 cellules. Cellule *d* du quadrant *G*).

Quant aux cellules à 8 côtés, elles doivent être considérées comme anormales.

Ainsi, en cours et en fin d'ontogénèse, les cellules de la blastéa volvocéenne sont des troncs de pyramide, généralement à 6 faces, et dont les troncatures sont des surfaces bombées. Pour simplifier leur figuration schématique, ces cellules peuvent être représentées, comme nous l'avons fait dans les figures 94 à 101 et 110, par des prismes hexagonaux, terminés par deux bases hexagonales, planes, l'une proximale, l'autre distale.

#### *Dimensions des cellules.*

Les cellules du *J. aurea* présentent, en général, les dimensions suivantes :



Ergasies,	4 à 8 $\mu$ ,
Cytes asexués,	15 à 30 $\mu$ ,
Spermocyte,	10 à 15 $\mu$ ,
Oocyte,	60 à 70 $\mu$ ,
Spermie,	2 à 4 sur 8 à 12 $\mu$ ,
Zygote,	65 $\mu$ .

*Nombre des cellules des blastéas volvocéennes.*

Chez le *J. aurea*, le nombre des cellules des blastéas asexuées  $\gamma$  et  $\alpha'$  et des blastéas gamétocytiques  $\beta'$  est parfois de 512, généralement de 1024, exceptionnellement de 2048 ou plus. Le nombre de 1024, correspondant à dix bipartitions, est tellement fréquent, qu'on peut le considérer comme normal.

Le nombre des cytes asexués varie de 4 à 16. Le nombre 8 est fréquent.

Le nombre des oocytes varie de 1 à 16. Il y en a souvent 5 ou 6.

Les spermocytes peuvent être peu nombreux ou extrêmement nombreux.

Ces gonidies (cytes asexués, oocytes et spermocytes) se différencient des ergasies immédiatement après l'achèvement des bipartitions.

Les blastéas spermiennes tabulaires sont des petites tablettes comportant 8 ou 16 ou 32 spermies. Ce dernier nombre est fréquent (fig. 5, blastéa spermiennne tabulaire de 10 sur 11  $\mu$ ).

Les blastéas spermiennes, cupuliformes ou sphériques, comportent 64, ou 128, ou 256 spermies.

Des évaluations, aussi exactes que possible, du nombre total des cellules des blastéas volvocéennes ont été faites par Leeuwenhoek (1719), Ludwig Klein (1889), Cohn (1875), Drude (1882), Jane (1912), Zimmermann (1921).

Dans le cas où la blastéa volvocéenne comporte un assez grand nombre de cellules, on peut admettre que le rapport du nombre total  $N$  des cellules, qui constituent la nappe blastéenne sphérique, au nombre  $n$  des cellules situées sur l'un de ses grands cercles, par exemple sur son contour apparent, est égal au rapport de la surface de la sphère à sa circonférence ce qui donne

$$\frac{N}{n} = \frac{\pi D^2}{\pi D} = D$$

Si l'on prend pour unité de longueur le diamètre moyen d'une cellule on a

$$\pi D = n$$

et, par conséquent

$$n^2 = \pi N$$

d'où l'on déduit pour valeurs de N et n

$$N = 0,318 n^2$$

$$n = 1,77 \sqrt{N}$$

La seconde de ces deux dernières formules permet d'établir la série des nombres  $n$  correspondant à la série normale des valeurs de N, série qui est celle des puissances de 2.

Stades de bipartition	N Nombre total des cellules	n Nombre des cellules sur un grand cercle
VI	64	14
VII	128	20
VIII	256	28
IX	512	40
X	1 024	56
XI	2 048	80
XII	4 096	113
XIII	8 192	160
XIV	16 384	226
XV	32 768	320
XVI	65 536	453

Il y a dans l'emploi de la méthode qui vient d'être indiquée un certain nombre de causes d'erreur.

1. Le rapport admis, au début des explications qui précèdent, n'est pas applicable aux premiers stades de l'ontogénèse de la blastéa volvocéenne, mais seulement aux stades comportant un nombre assez élevé de cellules.

2. Le comptage direct des cellules sur un grand cercle de la blastéa, par exemple sur son contour apparent, peut donner un nombre trop fort, parce que, toutes les cellules n'étant pas dans le plan de ce cercle, on est amené à compter, comme cellules entières, des fractions de cellules. Si l'on cherche à éviter cela, on est exposé à tomber dans l'erreur inverse et à trouver des nombres trop faibles.

3. Le nombre des cellules situées sur un grand cercle varie suivant la situation de ce grand cercle parce que :

1. Au stade téléplastidien, l'écartement des cellules n'est pas parfaitement régulier (fig. 37).

2. Les ontoplastides sont souvent, surtout aux stades impairs, V, VII, IX..., de forme allongée.

3. Les cellules n'ont pas exactement la même forme dans les régions polaires et dans la région équatoriale. L'examen de nos planches montre que si le grand cercle sur lequel on compte les cellules est équatorial on peut trouver pour  $n$  des nombres plus grands que ceux indiqués dans le tableau précédent. On trouve, par exemple, 16 au lieu de 14, ou 32 au lieu de 28, ou 64 au lieu de 56. Malgré cela, les nombres  $n$  du tableau peuvent en général être utilisés, sans qu'il y ait hésitation, entre deux nombres consécutifs, parce que, d'un stade à l'autre, les différences de ces nombres sont assez considérables.

## PHYLOGÉNÈSE COMPARÉE DE L'ORTHOBIONTE VOLVOCÉEN.

Le Volvox est à la fois un Être vivant assez primitif et le terme final d'une impasse phylogénétique, c'est-à-dire un terme atteint, vraisemblablement, depuis les Époques géologiques les plus reculées et demeuré, depuis, inapte à toute évolution ultérieure importante.

L'évolution des Chlorophytes primitifs a bifurqué dans deux voies divergentes.

Dans l'une, l'orthobionte a cherché à utiliser la prépondérance pléthéenne, au détriment des blastéas. Dans cette direction, les résultats ont été immenses et ont abouti aux grands groupes des Chlorophycées, des Charophycées, des Bryophytes, des Ptéridophytes et des Anthophytes.

Dans l'autre, l'orthobionte a cherché, comme l'a fait l'orthobionte animal, à utiliser la prépondérance blastéenne, au détriment des pléthéas. Mais, en raison des modes de nutrition phytique et zoïque préétablis, ce qui a si bien réussi à l'Animal, n'a donné, au Végétal que des résultats extrêmement limités.

Comme l'orthobionte animal, l'orthobionte volvocéen a su réaliser la différenciation oo-spermienne, si favorable aux ontogénèses,

la différenciation ergasio-gonidienne, si favorable à l'évolution phylogénétique, l'association symplastidienne des cellules au moyen de plasmodesmes, association si favorable aux processus physiologiques; mais dans la voie végétale à prépondérance blastéenne, ces succès partiels sont demeurés sans conséquences. Les choses en sont restées là, et le stade de nappe, à une seule assise symplastidienne de cellules, que nous présente la blastéa volvoécienne, se trouve être un phylo-stade ultime et infranchissable.

Le *Volvox* est, donc, un Être vivant assez primitif, dérivant, presque directement, du Phyto-zoo-flagellate primitif. Cette dérivation ou transformation, d'origine très ancienne comporte :

I. La conservation de deux caractères primitifs :

1. La constitution primitive de la cellule, sous ses deux formes, flagellée et non-flagellée ;
2. l'état, purement gonidien, de la blastéa spermienne.

II. Trois simplifications :

1. la perte du mode d'alimentation zoïque ;
2. la réduction de l'essaim pléthéen à l'état unicellulaire ;
3. la réduction (caractéristique des *Chlorophycées*) du méo-sporophyte à une blastéa unique.

III. Cinq complications :

1. un grand prolongement de la série des bipartitions ontogénétiques (*Volvox*) ;
2. la permanence, prolongée pendant toute la durée de l'ontogénèse, et même définitive chez certaines espèces (*Eudorina elegans*, *V. globator*, *J. aurea*), des plasmodesmes d'inachèvement des bipartitions ;
3. l'acquisition de la différenciation oo-spermienne (réalisée au phylostade *Eudorina*) ;
4. l'acquisition de la différenciation gonidio-ergasienne ;
5. l'utilisation trophique, par une seule oosphère de la blastéa oosphérienne, d'un follicule éphémère, composé d'oosphères abortives (*V. globator*).

**Égalité ou similitude primitives des éléments de l'orthobionte.**

Dans les orthobiontes primitifs, ou subprimitifs, dans les stades et dans les parties qui ont conservé des caractères primitifs chez les orthobiontes ayant évolué, on constate qu'il y a, en général, à peu près :

1. égalité de volume des cellules, dans le mérisme ;

2. égalité, approximative, du nombre des bipartitions, dans l'ontogénèse du mérisme.

3. similitude des mérismes dans les générations ;

4. égalité ou similitude des générations, dans l'orthobionte ;

Ainsi :

1. Les cellules sont égales entre elles :

dans les plèthéas suivantes :

plèthéa du Flagellate (essaim plèthéen de plano-plastides) ;

plèthéa de l'Ulothrix (filament à croissancé uniformément répartie) ;

dans les blastéas suivantes :

blastéa sporiennne de l'Haematococcus, se résolvant, par exemple, en 64 plano-spores ;

blastéa asexuée du Gonium pectorale, composée de 16 gonidies ;

blastéa spermiennne de tous les Êtres vivants et, en particulier, la blastéa spermiennne, tabulaire (fig. 5) ou sphérique (fig. 28) du Volvox ;

blastéa asexuée du Volvox venant de terminer ses bipartitions, mais n'ayant pas encore mis en route la différenciation ergasio-gonidienne (stade précédant celui de la figure 36) ;

blastéa méosporiennne du Laminaria (128 plano-méospires) ;

blastéa oosphériennne du Fucus vesiculosus (8 oosphères évolutives).

2. Les nombres des bipartitions cellulaires peuvent être peu différents, pour toutes les blastéas de l'orthobionte, chez les Volvocinées. Chez le *J. aurea*, par exemple, toutes les blastéas peuvent comporter uniformément dix bipartitions donnant 1024 téléplastides.

3. Les plèthéas et les blastéas peuvent être respectivement, sinon égales, du moins à peu près semblables, entre elles dans les générations.

Les plèthéas sont semblables, ou à peu près semblables entre elles, chez :

l'Ulothrix (filaments tous semblables entre eux, au nombre des cellules près) ;

le Volvox (plèthéas toutes réduites à l'état unicellulaire) ;

les Chlorophycées et les Ectocarpacées (thalles, tous, à peu près semblables entre eux).

Les blastéas sont semblables entre elles chez :

l'Haematococcus (blastéas sporiennes) ;

les Volvocinées ;

les Protozoaires (blastéas sporiennes).

4. Chez les Êtres vivants tout à fait primitifs, le nombre des générations était variable dans l'orthobionte. Chez les Dictyotacées, les Laminariacées primitives et les Angiophytes primitifs, le nombre des générations s'est fixé à deux, et ces deux générations (méosporophyte et gamétophyte) étaient à l'origine semblables entre elles. Ce stade de similitude de ces deux générations est encore conservé, à l'Époque actuelle, chez les Dictyotacées.

**Différenciations précoces, modifiant les similitudes  
ancestrales, respectives, des cellules, des mérismes,  
des générations et des orthobiontes.**

Les cellules, les mérismes, les générations et les orthobiontes passent par des stades où ils sont, respectivement, semblables entre eux.

L'un des faits les plus importants qui surviennent, précocement, au cours de la phylogénèse, consiste en ce que, en corrélation avec les rôles et différenciations fonctionnelles, on voit disparaître ces similitudes et apparaître :

1. Des différenciations dans le volume des cellules du mérisme, à savoir :

Une différenciation de volume, entre les ergasies et les gonidies,

Une différenciation de volume, parmi les ergasies,

Une différenciation de volume, parmi les gonidies ;

2. Des différenciations dans l'importance relative des mérismes constitutifs de la génération ;

3. Des différenciations dans l'importance relative des générations constitutives de l'orthobionte.

4. Des différenciations dans la constitution de l'orthobionte.

*Différenciation de volume,  
entre les ergasies et les gonidies.  
Ergasies et gonidies de la blastéa volvocéenne.*

Chez l'Haematococcus et le Gonium, qui sont encore purement gonidiens, la blastéa se résout en plano-plastides égaux entre eux.

Chez l'Eudorina, qui est, elle aussi, purement gonidienne, la blastéa asexuée n'est composée que de gonidies égales, entre elles.

Chez le Volvox, l'égalité des cellules persiste jusqu'à l'achève-

ment des bipartitions ; mais, immédiatement après cet achèvement, survient la différenciation de volume ergasio-gonidienne qui est très considérable (fig. 36 à 40).

*Différenciation de volume parmi les ergasies  
de la blastéa animale. Amphiblastéa.*

Chez le Volvox, les ergasies de l'hémisphère phialoporien sont un peu plus grosses que celles de l'hémisphère crucial, mais la différence est bien faible.

C'est seulement dans la blastéa animale, où apparaît la différenciation du pro-ectoderme et du pro-endoderme, que survient une différence notable parmi les ergasies.

*Amphiblastéa.* — Ce phylo-stade est fidèlement représenté, à l'Époque actuelle, par l'amphiblastula du Spongiaire.

Les cellules de l'hémisphère pro-endodermique ou nourricier conservent l'état primitif, ancestral, de petites cellules flagellées, à nutrition amiboïde, tandis que les cellules de l'hémisphère pro-ectodermique conservent ou perdent leurs flagellums, mais, pour remplir leur fonction protectrice, deviennent plus grosses que les cellules pro-endodermiques.

De l'amphiblastéa dérive, par invagination des petites cellules du pro-endoderme flagellé, la gastrula à archentéron flagellé, à nutrition amœbienne, qui a conduit au Spongiaire.

De cette gastréa, dérive la gastréa typique, par transformation du mode de nutrition zoïque amœbien, en mode de nutrition zoïque digestif, transformation qui entraîne ou n'entraîne pas la disparition des flagellums, mais détermine l'accroissement de l'aptitude sécrétrice des cellules nourricières, ce qui, inversant les rapports de grosseur antérieurs, les fait devenir plus grosses que les cellules ectodermiques.

De cette gastréa typique, à archentéron invaginé et à blastopore, dérive, par accélération ontogénétique, la gastrula morulaire (morula) des Cœlentérés, gastrula dans laquelle l'invagination endodermique et le blastopore n'apparaissent plus, les cellules endodermiques résultent d'une prolifération cellulaire massive, localisée à la région apicale, correspondant au blastopore. Cet endoderme massif se creuse et se transforme en une nappe formée d'une assise de cellules endodermiques qui sont, en général, plus grosses que les cellules de la nappe ectodermique.

*Différenciation de volume des gamètes.*

*Différenciation oo-spermienne.*

Chez les Êtres vivants primitifs, et chez ceux des Êtres vivants actuels qui ont conservé des caractères primitifs, tels que les Chlorophycées *Ulothrix* et *Draparnaudia*, les gamètes sont des isogamètes. Cette dénomination ne signifie pas que les gamètes ne sont pas différenciés en andro-gamètes et en gyno-gamètes ; mais, simplement, que cette différenciation ne se traduit pas par une différence de volume.

Chez les isogamètes, la différenciation andro-gynique peut n'être qu'une simple différenciation symétrique de quelque propriété de l'appareil cinétique, différenciation constituant une sorte de polarité. Il en résulte que les isogamètes s'attirent, par couples présentant une polarité mâle-femelle, ou positive-négative, et par conséquent, attractive.

Cette polarité qui, chez l'*Ulothrix*, ne se manifeste qu'entre deux gamètes provenant, non pas d'une même blastéa, mais de deux blastéas, ne se traduit par aucune différence morphologique visible. Les deux gamètes sont, en apparence, identiques.

Précocement, au cours de la phylogénèse, cette isogamie primitive se transforme en une anisogamie qui, d'abord très faible et à peine perceptible, devient de plus en plus marquée. Cette différenciation comporte, chez les Végétaux, les phylostades suivants :

1<sup>er</sup> Stade. — Le gamète mâle (andro-gamète) et le gamète femelle (gyno-gamète) sont tous deux flagellés, égaux et, en apparence, identiques entre eux (isogamètes).

2<sup>e</sup> Stade. — Les deux gamètes conservent jusqu'au moment de la gamie, leur forme extérieure, primitive, et leur état flagellé, mais le gamète femelle commence à augmenter de volume. Cela est le début de l'anisogamie ou différenciation oo-spermienne, début à partir duquel le gamète mâle est appelé *spermie*, tandis que le gamète femelle est appelé *oosphère*.

3<sup>e</sup> Stade. — La spermie conserve l'état flagellé, depuis son apparition jusqu'à son évanouissement dans la gamie ; mais l'oosphère qui, au début de sa croissance, présente, elle aussi, cet état flagellé, le perd dès qu'elle commence à grossir notablement par l'emmagasinement de réserves.

4<sup>e</sup> Stade. — La spermie se réduit à ses parties strictement nécessaires pour la conservation de ses aptitudes héréditaires,



c'est-à-dire pour la conservation de sa constitution protoplasmique spécifique ; mais, elle réalise cela en conservant l'état primitif, flagellé, de la cellule libre et nageuse. L'oosphère, au contraire, ne présente plus, même tout au début de sa croissance, l'état flagellé primitif (*Fucus*, Ptéridophyte).

5<sup>e</sup> Stade. — Les deux spermies en lesquelles se résout la blastéa spermienne bicellulaire, inquiline dans le tube pollinique, ne sont plus libérées pour mener une existence libre. La pléthéa androgamétophytique (tube pollinique) les livre directement à la pléthéa gyno-gamétophytique (sac embryonnaire) dans laquelle elles sont attirées par l'oosphère évolutive et l'oosphère non évolutive, oosphères en lesquelles se résout la blastéa oosphérienne bicellulaire, inquiline dans le sac embryonnaire.

*Différenciation de volume parmi les gonidies des blastéas volvocéennes.*

Les gonidies des blastéas volvocéennes sont :

1. les cytes asexués,
2. les oocytes,
3. les spermocytes,
4. les oosphères,
5. les spermies.

Les spermies conservent fidèlement l'état, tout à fait primitif, de très petites cellules flagellées, libres et nageuses (*J. aurea* :  $3 \times 9 \mu$ ).

Au contraire, les oosphères, et les oocytes dont elles dérivent sans changement notable de volume, sont les plus grosses des gonidies des blastéas volvocéennes et atteignent un volume relativement énorme.

Les cytes asexués, les spermocytes et les oocytes proviennent de téléplastides qui, au moment de l'achèvement des bipartitions, sont tous égaux entre eux, et égaux à ceux qui vont devenir des ergasies.

Les spermocytes deviennent assez gros (*J. aurea* :  $15 \mu$ ).

Les cytes asexués deviennent encore plus gros (*J. aurea* :  $25 \mu$ ).

Les oocytes sont, comme il a été dit, les plus grosses des gonidies volvocéennes (*J. aurea* :  $65 \mu$ ).

*Différenciation des mérismes, dans le groupe de mérismes constituant une génération. Les trois blastéas du Métazoaire.*

Chez l'ancêtre du Métazoaire (Proto-métazoaire) et chez le Métazoaire, le groupe de mérismes qui constitue un orthobionte a réduit le nombre de ses pléthéas à 1 et celui de ses blastéas à 3. Cette réduction est définitive et ces quatre mérismes se montrent, dans toute la suite de l'évolution phylogénétique, nécessaires et suffisants. Ces mérismes sont :

1. la blastéa initiale, ou blastéa somatique,  $\alpha$  ;
2. la pléthéa  $b$ , ou essaim des cellules germinales ;
3. la blastéa intercalaire, gamétocylique,  $\beta$  ;
4. la blastéa méiotique, terminale, gamétique,  $\gamma$ .

La génération simple, non parthénogénétique du Proto-métazoaire et celle du Métazoaire actuel présentent, par conséquent, la composition

$$\alpha + b + \beta + \gamma$$

Dans le cas, où il y a une génération parthénogénétique, cas tout à fait normal pour un Être vivant à caractères primitifs et qui se présente, d'ailleurs, encore, chez ses descendants actuels, la génération simple, dont il vient d'être question, est suivie d'une génération parthénogénétique  $\alpha' + b' + \beta' + \gamma'$  en sorte que la formule orthobiontique devient

$$(\alpha + b + \beta + \gamma) + (\alpha' + b' + \beta' + \gamma')$$

Au point de vue chromosomatique il y a :

- deux blastéas diploïdes,  $\alpha$  et  $\beta$  ;
- une blastéa méiotique,  $\gamma$  ;
- trois blastéas haploïdes,  $\alpha'$ ,  $\beta'$  et  $\gamma'$ .

De même que les blastéas de l'orthobionte de la Volvocinée, blastéas semblables ou subsemblables entre elles, les six blastéas de l'orthobionte du Proto-métazoaire présentent, elles aussi, ce caractère primitif d'être semblables ou subsemblables entre elles.

Chez le Métazoaire la similitude et la presque égalité des six blastéas a disparu et se trouve remplacée par une inégalité poussée presque à l'extrême. En effet :

Les blastéas  $\alpha$  et  $\alpha'$  présentent un ergasium, composé de millions de cellules, qui a reçu le nom de *soma* et un gonidium, précocement séparé du soma, consistant en cellules qui ont la valeur orthobiontique de spores (andro-spores et gyno-spores) et sont appelées cellules germinales primordiales mâles et femelles ;

Les blastéas intercalaires ou gamétocytiques  $\beta$  et  $\beta'$  se réduisent, chez l'Insecte, par exemple :

à une blastéa spermocytiqne, composée de 16 spermocytes non accompagnés d'ergasies ;

à une blastéa oocytiqne, composée de 15 ergasies nourricières (oocytes abortifs) et d'un oocyte évolutif, ou, même, dans certains cas, à une blastéa oocytiqne, unicellulaire, c'est-à-dire réduite, en tout et pour tout, à un oocyte se nourrissant directement, par osmose, sans le secours d'oocytes abortifs nourriciers.

La blastéa gamétique, méotique, (parthénogénétique ou non)  $\gamma$  et la blastéa gamétique haploïde  $\gamma'$  peuvent se réduire :

à une blastéa oosphérienne, composée d'une oosphère évolutive et de une ou trois oosphères abortives, appelées globules polaires ;

à une blastéa spermienne, composée de 4 ou de 2 spermies.

L'emboîtement ontogénétique des 3 blastéas successives  $\alpha'$ ,  $\beta'$ ,  $\gamma'$  du Volvox (blastéas qui seront égales ou subégales après leur libération) est homologue à l'emboîtement orthobiontique des 3 blastéas  $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$ , ou des 3 blastéas  $\alpha'$ ,  $\beta'$ ,  $\gamma'$  de l'Animal, emboîtement dans lequel les blastéas  $\beta$ ,  $\gamma$  et  $\beta'$ ,  $\gamma'$  ne sont plus aptes à être libérées et ne prennent plus qu'un développement très réduit.

#### *Différenciation des générations dans l'orthobionte. Alternance méosporophyto-gamétophytique chez les Végétaux.*

Dans le cas où la parthénogénèse facultative se réalise, il y a deux générations successives, égales ou à peu près égales entre elles. Cela se présente dans la génération parthénogénétique, facultative, des Hyménoptères (ouvrière et son fils, un mâle d'origine parthénogénétique).

Chez les Végétaux, lorsque, dans une génération qui comportait primitivement, suivant la règle normale, la production simultanée d'oosphères et de spermies, les oosphères continuent, seules, à apparaître, tandis que les conditions nécessaires à l'apparition des spermies faisant défaut, celles-ci disparaissent complètement et définitivement, la parthénogénèse devient nécessaire et définitive. Cela se présente chez les Phaeophytes (Dictyota, Laminaria) et chez les Chlorophytes (Chlorophycées et Angiophytes). Dans ce cas, on est en présence de l'alternance hofmeisterienne de deux générations, ou différenciation méosporophyto-gamétophytique, qui, si on

laisse de côté la sexualité et le groupement des mérismes en individus, peut être représentée par la formule orthobiontique

$$(c + \gamma) + (c' + \gamma')$$

Le méosporophyte  $(c + \gamma)$  donne des oosphères qui, devenues nécessairement et définitivement parthénogénétiques, présentent désormais la valeur de spores agamétiques.

Celles-ci sont appelées méospores, parce qu'elles proviennent de la résolution d'une blastéa dont l'ontogénèse est, méotique.

Le gamétophyte  $(c' + \gamma')$  donne des oosphères et des spermies dont la gamie produit des zygotes.

En tenant compte de la sexualité des mérismes et du groupement de ceux-ci en individus, l'alternance des générations du Dictyota présente la composition

$$(c^{\sigma} + \gamma^{\sigma}) \parallel + \left( c'_{\text{♀}} + \begin{Bmatrix} \gamma'_{\text{♂}} \\ \gamma'_{\text{♀}} \end{Bmatrix} \right)$$

Dans cette formule, le signe  $\parallel$  signifie qu'il s'agit bien d'une alternance méosporophyto-gamétophytique de deux générations, mais que ces deux générations sont restées à peu près semblables et égales entre elles.

L'alternance de générations des Bryophytes présente la composition

$$c^{\sigma} + \gamma^{\sigma} \text{ ) } \text{||| } < + \left( c'_{\text{♀}} + \begin{Bmatrix} \gamma'_{\text{♂}} \\ \gamma'_{\text{♀}} \end{Bmatrix} \right)$$

Dans cette formule, le signe  $\text{|||}$  signifie que les deux générations sont dissemblables et le signe  $<$  signifie qu'au point de vue du nombre des cellules, la génération gamétophytique  $c' + \gamma'$  est devenue plus importante que la génération méosporophytique  $c + \gamma$ .

L'alternance de générations du Ptéridophyte isosporé présente la composition

$$c^{\sigma} + \gamma^{\sigma} \text{ ) } \text{||| } > + \left( c'_{\text{♀}} + \begin{Bmatrix} \gamma'_{\text{♂}} \\ \gamma'_{\text{♀}} \end{Bmatrix} \right)$$

qui est similaire de la précédente, mais avec cette différence, indiquée par le signe  $>$ , que, à l'inverse du cas précédent, la génération méosporophytique  $c + \gamma$  est devenue plus importante que la génération gamétophytique  $c' + \gamma'$ .

De même que l'oosphère, la méospore peut, par suite de l'anticipation de l'unisexualité, être androgène ou gynécogène. Cela a lieu

chez le Ptéridophyte hétérosporé, tel que la Selaginelle, qui a pour composition orthobiontique

$$c^{\phi} + \begin{cases} \gamma^{\sigma} \\ \gamma^{\varphi} \end{cases} \text{|||} >+ \begin{pmatrix} c^{\sigma} + \gamma^{\sigma} \\ c^{\varphi} + \gamma^{\varphi} \end{pmatrix}$$

formule indiquant, par les signes >, qu'au point de vue du nombre des cellules, le méosporophyte est plus important que le gamétophyte femelle et que le gamétophyte mâle. Celui-ci constitue un individu (mâle nain) tandis que le gamétophyte femelle, qui est, lui aussi, assez petit, reste uni, jusqu'à son évanouissement, avec le jeune méosporophyte.

*Différenciation de la composition des orthobiontes. Transformation de mérismes facultatifs en mérismes nécessaires et disparition définitive de mérismes facultatifs.*

Chez les Métazoaires, et chez les Métaphytes autres que les Ulothricacées, les Chaetophoracées, les Characées et les Volvocinées, la portion diploïde-méiotique de l'orthobionte (composée de mérismes représentés, dans les formules, par des symboles sans accent) comporte, toujours, au moins deux mérismes, dont l'un, chez les Métaphytes, est une plèthéa *c* bien développée. Les formules orthobiontiques de ces Êtres (la composition de l'individu et la sexualité étant laissées de côté) sont :

[1] Fucus

$$c + \gamma$$

[2] Dictyota

$$c + \gamma \text{ || } + c' + \gamma'$$

[3] Laminaria

$$c + \gamma \text{ ||| } + c' + \gamma'$$

[4] Angiophyte (Bryophyte, Ptéridophyte, Anthophyte)

$$c + \gamma \text{ ||| } + c' + \gamma'$$

[5] Métazoaire sans parthénogénèse (Mammifère)

$$\alpha + b + \beta + \gamma$$

[6] Métazoaire présentant une seule génération parthénogénétique (Fourmi)

$$\alpha + b + \beta + \gamma \text{ | } + \alpha' + b' + \beta' + \gamma'$$

[7] Métazoaire présentant une longue série de parthénogénèses (Phasme)

$$\alpha + b + \beta + \gamma \mid + \alpha' + b' + \beta' + \gamma' \mid + \alpha'' + b'' + \beta'' + \gamma'' \mid + \dots$$

Par contre, chez les Ulothricacées, les Chaetophoracées, les Characées et les Volvocinées, la portion diploïde-méotique de l'orthobionte se réduit à la blastéa méotique  $\gamma$ , comme le montrent les formules suivantes si on élimine la pléthéa unicellulaires  $c$  :

[8] Ulothricacée et Chaetophoracée, dans le cas où les générations sont nombreuses et où il y a réalisation de la parthénogénèse facultative

$$\begin{aligned} & \gamma \parallel \mid + (a'_1 + \alpha'_1) + \dots + (a'_n + \alpha'_n) + (b' + \beta') + (c' + \gamma') \\ & \mid + (a''_1 + \alpha''_1) + \dots + (a''_n + \alpha''_n) + (b'' + \beta'') + (c'' + \gamma'') \end{aligned}$$

[9] Ulothricacée et Chaetophoracée à orthobionte réduit au minimum, mais réalisant une parthénogénèse facultative

$$\gamma \parallel \mid + (c' + \gamma') \mid + (c'' + \gamma'')$$

[10] Ulothricacée et Chaetophoracée à orthobionte réduit au minimum et ne réalisant pas la parthénogénèse facultative.

$$\gamma \parallel \mid + (c' + \gamma')$$

[11] Characée. Sa composition orthobiontique est devenue invariable.

$$\gamma \parallel \mid + (c' + \gamma') \parallel \mid + (c'' + \gamma'')$$

[12] Volvocinée

$$\gamma \parallel \mid + \alpha'_1 + \dots + \alpha'_n + \beta' + \gamma'$$

L'examen comparé des formules orthobiontiques qui précèdent conduit à admettre que l'orthobionte tout à fait primitif présentait la composition suivante, qui est, peut-être, encore valable pour l'Ectocarpacée et qui comporte, comme cela a encore lieu chez certains Insectes (Phasmes), une succession de plusieurs générations parthénogénétiques.

$$\begin{aligned} [13] & (a_1 + \alpha_1) \dots + (a_n + \alpha_n) + (b + \beta) + (c + \gamma) \mid \\ & + (a'_1 + \alpha'_1) + \dots + (a'_n + \alpha'_n) + (b' + \beta') + (c' + \gamma') \mid \\ & + (a''_1 + \alpha''_1) + \dots \end{aligned}$$

De cette formule, simplement par des éliminations de mérismes, processus qui joue un rôle certain et important dans l'évolution phylogénétique, on déduit les formules orthobiontiques de tous les Êtres vivants.

Dans les formules [1] à [12] et dans la formule [13] que nous supposerons réduite à trois générations :

La première génération, génération diploïde-méotique, représentée par des symboles non accompagnés d'un accent, est :

soit une génération méotique, gamétique, non suivie d'une génération parthénogénétique (Fucus, Mammifère),

soit une génération méotique, gamétique, suivie d'une seule génération parthénogénétique (Fourmi ouvrière),

soit une génération méotique, gamétique, pouvant être suivie d'une série de générations parthénogénétiques (Phasmes),

soit une génération méosporophytique, réduite à une pléthéoblastéa (Laminaria, Chlorophycée, Angiophyte),

soit une génération méosporophytique réduite à une blastéa  $\gamma$  (Volvocinée);

La seconde génération, génération purement haploïde, représentée, lorsqu'elle existe, par des symboles accompagnés d'un accent, est :

soit une génération ayant pour origine une parthénogénèse facultative (Fourmi mâle),

soit un gamétophyte semblable au méosporophyte (Dictyota),

soit un gamétophyte différent du méosporophyte (Volvocinée, Laminaria, Anthophyte),

soit la première génération (proto-gamétophyte) d'un gamétophyte à deux générations (Characée),

La troisième génération, génération purement haploïde comme la précédente, représentée, lorsqu'elle existe, par des symboles accompagnés de deux accents, est :

soit une génération ayant pour origine une parthogénèse facultative (Ulothrix),

soit la seconde génération (deuto-gamétophyte) d'un gamétophyte à deux générations (Characée, Oedogonium).

On voit que toutes les formules orthobiontiques [1] à [12], qui représentent la presque totalité des Êtres vivants, dérivent de la formule [13] :

1. par disparition de mérismes demeurés, jusqu'alors, facultatifs ;

2. par ce fait que des mérismes facultatifs deviennent des mérismes nécessaires.

En ce qui concerne ce dernier fait, on remarquera que les mérismes des formules orthobiontiques [1] à [5] sont des mérismes nécessaires et suffisants. Il en est de même des mérismes de la formule [11]. Quant aux mérismes constitutifs de l'orthobionte de la Volvocinée [12], les mérismes  $\alpha'_1$  à  $\alpha'_n$ , bien que presque toujours

présents, doivent être considérés comme étant des mérismes facultatifs, les mérismes  $\gamma$ ,  $\beta'$  et  $\gamma'$  étant, seuls, nécessaires et suffisants. Il est, en effet, probable que, dans des cas exceptionnels, l'orthobionte ne comprend que ces trois mérismes.

Quant au fait, que la composition de l'orthobionte dérive de la disparition de mérismes facultatifs, il se présente, sous une forme très simple, par exemple, chez le Fucus, le Dictyota, le Laminaria, l'Angiophyte, le Volvox et le Métazoaire.

Chez le Fucus, [1] il y a disparition précoce de l'aptitude à la parthénogénèse ou, tout au moins, de l'aptitude phylogénétique à la transformation de l'oosphère parthénogénétique en méospore. Le Fucus est donc réduit à une seule génération. De plus, cette génération se réduit à une pléthéo-blastéa qui constitue, ainsi, à elle seule, l'ensemble des mérismes nécessaires et suffisants de l'orthobionte.

Chez le Dictyota, le Laminaria et l'Angiophyte, la génération se réduit, comme chez le Fucus, à une seule pléthéo-blastéa; mais, la disparition définitive des spermies de la 1<sup>re</sup> génération, survenue au cours de la phylogénèse, a entraîné la transformation de la 2<sup>e</sup> génération, génération haploïde d'origine parthénogénétique facultative, en génération haploïde, nécessaire, c'est-à-dire en génération gamétophytique.

Chez le Métazoaire parthénogénétique, la génération a commencé par se réduire à trois pléthéo-blastéas et, de ces trois pléthéo-blastéas, la première et la dernière se sont réduites à leur blastéa. Cela n'a, tout d'abord, pas fait disparaître l'aptitude ancestrale à la parthénogénèse (Fourmi, Phasmes); mais cette disparition est survenue chez le Mammifère et y a réduit, à quatre, le nombre des mérismes nécessaires et suffisants de l'orthobionte.

Chez la Volvocinée, nous constatons que l'évolution de l'orthobionte comporte :

1. La réduction générale de toutes les pléthéo-blastéas à l'état de simple blastéa, réduction similaire de celle qui se présente, mais moins complète, chez le Métazoaire (réduction caractéristique du groupe des Volvocinées);

2. L'acquisition de l'alternance méosporophyto-gamétophytique (acquisition générale, dans le groupe des Métaphytes chlorophylliens);

3. La réduction du méosporophyte à l'unique blastéa  $\gamma$  (réduction caractéristique du groupe des Chlorophycées);

4. La conservation, dans le gamétophyte, d'une succession de



mérismes asexués, facultatifs, succession dont la longueur n'est limitée que par les variations des conditions de l'habitat et des saisons ;

5. L'anticipation de la sexualité qui, primitivement localisée dans la blastéa terminale, remonte à la blastéa pénultième (gamétocytique) et fait, de cette blastéa, une blastéa nécessaire, comme chez l'Animal.

### Phylogénèse de la blastéa volvocéenne.

#### Haematococcus.

La forme primitive de la blastéa volvocéenne est la blastéa sporienne de la Chlamydomonadinée Haematococcus.

La planospore ne se divise pas à l'état libre et, par conséquent, ne fournit pas d'essaim pléthéen, composé de plano-plastides. Le stade de pléthéa est, ainsi, franchi à l'état unicellulaire, ce qui le rend virtuel. Cela est caractéristique des Volvocinées.

Il résulte de ce qui précède, que la planospore devient directement le proplastide ou cellule-mère d'une blastéa sporienne et se divise (ontogénèse de la blastéa) dans l'intérieur d'une membrane vésiculaire, dont la strate externe n'est autre que la membrane plus ou moins modifiée, du proplastide. Les divisions successives donnent des cellules blastéennes, de plus en plus petites, dont le nombre final est, par exemple, de 32 ou de 64.

L'appareil cinétique, flagellaire, du proplastide peut être conservé, à l'état actif, pendant toute la durée de l'ontogénèse, par l'un des ontoplastides, puis, en fin d'ontogénèse, par l'un des téléplastides. Il en résulte que la blastéa sporienne peut continuer à nager, pendant toute la durée de son ontogénèse.

En fin d'ontogénèse, chacun des téléplastides acquiert une paire, propre, de flagellums. Alors, un des téléplastides possède deux appareils cinétiques flagellaires, dont l'un, le proplastidien, demeuré in situ, se trouve placé à l'extrémité distale de la cellule, tandis que l'autre, le téléplastidien, se trouve placé à son extrémité proximale. Il y a donc, chez l'Haematococcus, une inversion cellulaire identique à celle qui se présente pendant l'ontogénèse du Volvox. Chez ce dernier l'inversion cellulaire nécessitera une extroversion finale de la nappe blastéenne symplastidienne. Chez l'Haematococcus, qui représente l'ancêtre du Volvox, cette inversion se réalise simplement par la libération des planospores.

Finalement, l'appareil cinétique flagellaire proplastidien disparaît et la blastéa sporienne se résout, intégralement, en planospores libres et nageuses, dont chacune devient le proplastide d'une nouvelle blastéa.

#### Gonium.

Comme celle de l'*Haematococcus*, dont il vient d'être question, et comme celle de l'*Eudorina*, dont il va être question, la blastéa du *Gonium* est purement gonidienne, c'est-à-dire ne différencie pas d'ergasies inéluctablement condamnées à mourir.

La blastéa du *Gonium* n'est plus, comme celle de l'*Haematococcus* une blastéa cœnobiale, c'est-à-dire composée de cellules indépendantes. Comme celles de l'*Eudorina* et du *Volvox*, elle est déjà symplastidienne, c'est-à-dire pourvue de plasmodesmes d'inachèvement de bipartition qui réunissent ses ontoplastides, au cours de l'ontogénèse, et continuent, pendant un certain temps, à réunir ses téléplastides.

La blastéa du *Gonium* est une blastéa tabulaire. Le nombre de ses téléplastides est faible et fixe. Il est de quatre chez le *G. sociale* et de seize chez le *Gonium pectorale*.

Les téléplastides de cette blastéa sont des cellules flagellées, comme ceux de l'*Haematococcus*; mais, au lieu d'être libérés et de se développer à l'état libre, ils se développent sur place. Ils donnent, chacun, une blastéa tabulaire, symplastidienne, formée d'une ou de quatre tétrades de cellules. Comme chez l'*Eudorina* et le *Volvox*, chaque cellule forme un gléum périplastidien. La petite blastéa tabulaire est expulsée, nage en tournant, et chacune de ses cellules ne tarde pas à se développer, à son tour, sur place, en une nouvelle blastéa, semblable à sa blastéa maternelle et se comportant comme elle.

#### Eudorina.

La blastéa de l'*Eudorina* est, comme celle du *Chlamydomonas* et du *Gonium*, purement gonidienne. Comme celles du *Gonium* et du *Volvox*, ses gonidies ne sont pas libérées, mais se développent sur place. Le stade téléplastidien comporte 32 cellules.

Au moment où le dernier stade de division vient de faire apparaître les téléplastides, ceux-ci sont serrés les uns contre les autres et la blastéa est tabulaire ou peu incurvée. Par suite de l'insuffisance de distension de la vésicule dans laquelle s'effectue

l'ontogénèse, par suite de l'accroissement de volume des téléplastides, par suite, enfin, de l'apparition et du gonflement des gléums périplastidiens, la blastéa tabulaire devient d'abord cupuliforme et, finalement, ovoïde ou presque sphérique. C'est sous cette forme qu'elle est expulsée pour mener son existence libre et nageuse.

Cette transformation de la tablette en sphère oblige les 16 cellules du pourtour de la tablette à glisser les unes contre les autres, de manière à donner une première couronne phialoporique de 4 cellules, une deuxième couronne de 8 cellules et à fournir, de plus, 4 cellules à la constitution de la troisième couronne de 8 cellules. Si, après cette transformation, toutes les facettes cellulaires périphialoporiques sont pourvues d'un plasmodesme, ce qui n'a pas été vérifié jusqu'ici, il faut qu'un certain nombre de ces plasmodesmes proviennent non pas de l'inachèvement des bipartitions mais de soudures des plastides mis secondairement en contact.

#### Volvox.

##### *Blastéa spermienne.*

Les blastéa spermienne du *V. globator* ou du *J. aurea* est particulièrement intéressante. Elle est restée purement gonidienne, comme les blastéas de l'*Haematococcus* du *Gonium* et de l'*Eudorina* (2<sup>e</sup> Mém. fig. 5 et 28).

Elle représente bien la forme primitive des blastéas spermienne, végétale et animale, forme dont dérivent directement, en ne subissant guère qu'une réduction du nombre des bipartitions, les blastéas spermienne des Métaphytes (devenues bicellulaires chez les Angiophytes) et celles des Métazoaires (devenues quadricellulaires ou, même, bicellulaires).

Enfin, elle montre bien les transformations phylogénétiques de la blastéa sphérique car, suivant les circonstances, elle se présente sous la forme :

de blastéa tabulaire à 8 ou 16 ou 32 spermies,

de blastéa cupuliforme à 32 ou 64 ou 128 spermies,

de blastéa sphérique à 128, 256, 512 ou 1024 spermies.

Ces deux derniers nombres sont atteints chez le *V. globator*.

*Blastéa asexuée et blastéa gamétocyttique.*

Les blastéas asexuées et gamétocyttique du *J. aurea*, qui sont en général formées de 1024 téléplastides, sont comparables à la blastéa spermiennne de 1024 spermies, laquelle représente, assez fidèlement, leur état ancestral primitif. Mais, elles ont acquis la différenciation ergasio-gonidienne qui a fait apparaître un très grand nombre d'ergasies et ne conserve qu'un nombre résiduel, assez faible, de gonidies, lesquelles ont perdu l'aptitude à se libérer et à nager sous forme d'individu unicellulaire. Elles se gonflent de réserves et se développent, in situ, dans la blastéa maternelle (fig. 36 à 40).

**Ancienneté probable du Volvox.**

Les Volvocinées n'ont pas laissé de traces fossilisées connues. Cela est la conséquence de ce que ce sont des Végétaux très petits et dépourvus de parties dures. Ce sont, comme on le constate dans les élevages, des Êtres qui disparaissent rapidement, après la mort, sans laisser de traces. Seules, les enveloppes kystiques, lisses ou étoilées, des œufs, auraient pu laisser des empreintes microscopiques dans des sédiments vaseux, suffisamment fins.

Mais, si les documents paléontologiques font défaut pour ces Êtres, on peut considérer, comme à peu près certain :

1. Que l'évolution du phylum Chlamydomonas, Gonium, Eudorina, Volvox, a été très précoce, et est arrivée à son terme dès l'époque, bien ancienne, de l'apparition d'eaux douces, froides, sur les continents ;

2. Que, très précocement, chacun des trois stades phylétiques successifs, Chlamydomonas, Gonium et Eudorina, a donné son stade dérivé.

3. Que, tout en fournissant le stade dérivé, chacun de ces trois stades phylétiques, ainsi que leur transformée ultime, le Volvox, ont persisté, sans changement, depuis l'Époque, si ancienne, de leur apparition, jusqu'à l'Époque actuelle ; en sorte que, lorsque nous examinons une Volvocinée quelconque nous pouvons nous considérer comme étant en présence de l'une des formes les plus anciennes que l'Être vivant a pu prendre sur la Terre.

### Comparaison de la blastéa végétale et de la blastéa animale, au point de vue de l'aptitude à l'évolution phylogénétique.

Chez l'Être vivant tout à fait primitif, la génération élémentaire ou plèthéo-blastéa comporte :

1. une plèthéa, consistant en un essaim plèthéen, de planoplastides qui se multiplient, par une succession de bipartitions, comme on le voit chez le *Polytomella* et la *Chrysomonadine*.

2. une blastéa, dont les téléplastides sont modérément nombreux et qui se résout en un essaim blastéen de planospores, dont chacune est apte à se développer en un nouvel essaim plèthéen.

Des transformations ayant une très grande importance phylogénétique surviennent, dans la plèthéa et dans la blastéa, dès le début de la phylogénèse de l'Être vivant.

1. Dès l'origine du phylum volvocéen, et c'est là, sans doute, la cause déterminante de l'apparition de ce phylum, l'essaim plèthéen de planoplastides à nutrition photo-synthétique se réduit, définitivement, à l'état unicellulaire, en sorte que les plèthéas ne figurent plus dans la composition de l'orthobionte. Par contre, les blastéas prennent un développement compensateur, assez considérable, mais, cependant, limité, au point de vue morphologique, de manière à constituer une impasse phylogénétique.

2. Chez les Végétaux, autres que les Volvocacées, la plèthéa en essaim de planoplastides se transforme :

soit (Ulvacée) en une nappe à une assise de cellules, nappe qui constitue, elle aussi, une impasse phylogénétique ;

soit (Proto-ulothricacée) en un filament à une file de cellules, cellules qui, en conséquence de leur aptitude phylogénétique éventuelle, doivent être considérées comme ayant la valeur phylogénétique de segments unicellulaires. Chacune de ces cellules est, en effet, apte à devenir un segment multicellulaire du Phaeophyte ou de l'Angiophyte.

3. Chez les Volvocacées et chez l'Animal primitif, l'essaim blastéen, composé de planospores, en lequel se résout la blastéa purement gonidienne primitive, ne se dissocie plus et acquiert la différenciation ergasio-gonidienne. Il en résulte que l'essaim blastéen, de planospores, se trouve remplacé par une nappe ergasio-gonidienne, sphérique, dont les gonidies deviennent inquilines

dans l'ergasium de leur blastéa maternelle. Ces blastéas ergasio-gonidiennes (blastéades) constituent le terme de l'évolution phylogénétique, dans le phylum volvocéen. Au contraire, elles sont appelées à fournir une immense évolution phylogénétique, dans le phylum animal.

*Transformation, dans le phylum végétal, de l'essaim pléthéen de planoplastides, en une nappe ou un filament.*

Chez le Végétal, autre que la Volvocacée, l'essaim pléthéen de planoplastides perd l'indépendance que ses cellules présentaient les unes par rapport aux autres, indépendance qui se traduisait par l'existence d'individus unicellulaires.

Les cellules provenant des bipartitions restent réunies entre elles, à la fois, par leurs membranes plus ou moins gélifiées et par des fins plasmodesmes d'inachèvement de bipartition.

Le résultat de cette association cellulaire est de transformer l'essaim de cellules flagellées, libres et nageuses (planoplastides) :

soit en une nappe tétradique, phylogénétiquement inféconde, de cellules non flagellées (Ulvacée),

soit en un filament tétradique, phylogénétiquement très fécond, de cellules non-flagellées (Proto-ulothricacée, Ulothricacée actuelle, dont les cellules sont, visiblement, groupées par dyades et tétrades dans les filaments jeunes).

Les filaments de la Proto-ulothricacée sont, comme ceux de l'Ulothrix actuel, des files de cellules, mais chez la Proto-ulothricacée chacune de ces cellules a, comme nous venons de le dire, la valeur d'un segment unicellulaire, représentant l'initium phylogénétique d'un segment multicellulaire, tel qu'un segment de pléthéa méosporophytique (cormus) ou de pléthéa gamétophytique (prothalle) d'Angiophyte.

Chacun de ces segments multicellulaires est, primitivement, ergasio-gonidien; mais un certain nombre, ou, même, la très grande majorité d'entre eux, peuvent devenir purement ergasiens (Phaeophytes, Bryophytes, Ptéridophytes, Anthophytes), se mettant, ainsi, au service de groupes résiduels de segments qui conservent l'état ergasio-gonidien ancestral. C'est, là, une nouvelle et féconde division du travail, constituant un deuxième degré de l'importante différenciation ergasio-gonidienne.

*Transformation de l'essaim blastéen de planospores en une blastéa sphérique.*

Chez les Êtres vivants primitifs, la blastéa se résout intégralement en un essaim de planospores, dont chacune constitue un individu unicellulaire. Cette planospore est apte :

1. soit à se diviser en nouveaux individus unicellulaires (planoplastides), constitutifs d'un essaim pléthéen (Chrysomonadine, Protozoaire) ;

2. soit, franchissant le stade de pléthéa à l'état unicellulaire, à se développer directement en une nouvelle blastéa (Chlamydomonas, qui se résoudra à son tour en planospores libres et nageuses.

Il arrive que la blastéa ne se résout plus en individus unicellulaires, mais que ses téléplastides, tout en conservant leur forme primitive de planoplastides flagellés, demeurent réunis entre eux par des plasmodesmes, en une nappe qui constitue une blastéa flagellée nageuse, encore purement gonidienne. C'est ainsi qu'une Chlamydomonacée se transforme en Gonium, puis en Eudorina (blastéa tabulaire s'incurvant mécaniquement en sphère).

L'apparition de la différenciation ergasio-gonidienne donne le le Volvox dont l'ontogénèse, après un très petit nombre de stades rappelant l'état de blastéa tabulaire, du Gonium et de l'Eudorina construit, directement, une nappe sphérique.

A son état téléplastidien, cette nappe est composée :

d'ergasies qui ne se dissocient pas et meurent ;

de gonidies, qui conservent l'impérissabilité éventuelle, mais perdent, dès le début de leur croissance, les flagellums qui rappelaient leur état libre ancestral, deviennent inquilines dans l'organisme maternel et s'y développent in situ (Volvox, Animal).

L'état de blastéa sphérique est le terme final de l'évolution des Volvocacées, mais il ne constitue qu'un stade précoce de l'évolution des Animaux.

**Inaptitude de la blastéa végétale à fournir une ample évolution phylogénétique.**

Chez les Végétaux autres que les Volvocinées, les blastéas conservent des caractères primitifs et sont peu développées (exemples : blastéa spermienne à 64 spermies du Fucus, blastéa oosphérique à 8 oosphères du Fucus, blastéa méosporienne à

4 méospores de l'Anthophyte) tandis que les plèthéas prennent un grand développement (exemples : prothalle et cormus du Ptéridophyte).

Au contraire, chez les Végétaux du groupe des Volvocinées, la plèthéa régresse à l'état unicellulaire, tandis que la blastéa atteint le maximum du développement présenté par la blastéa végétale. Mais, ce maximum du développement phylogénétique de la blastéa végétale reste relativement faible.

La blastéa volvocéenne conserve d'abord l'état purement gonidien et, à cet état, n'augmente que très modérément le nombre de ses téléplastides, nombre qui est de 4 ou de 16, chez les *Gonium* et de 32, chez l'*Eudorina*. Lorsque la différenciation ergasio-gonidienne est apparue (Volvocinées), le nombre des ergasies devient immédiatement très grand, étant, par exemple, de 1024 ou 2048 ou 4096 et pouvant même dépasser 32 000.

Puis, la blastéa volvocéenne rend prédominante la fonction sensitive des cellules de son hémisphère crucial et la fonction nourricière des cellules de son hémisphère phialoporique sur laquelle elle localise ses gonidies.

Elle acquiert ensuite, successivement :

1. L'inquinisme des jeunes blastéas, dans leur blastéa maternelle (*Gonium*).
2. la différenciation oo-spermiennne (*Eudorina*)
3. la différenciation ergasio-gonidienne (*Volvox*).

Mais, elle ne montre aucune autre aptitude évolutive et, en particulier, ne présente pas d'invagination comparable à celle réalisée par la blastéa animale.

La jeune blastéa volvocéenne, qui se développe dans l'intérieur de la blastéa maternelle, est, dans une certaine mesure, comparable à une invagination, car l'orientation cellulaire, indiquée par la situation des noyaux, est, au début, la même dans les ergasies de la blastéa maternelle et dans les ontoplastides de la blastéa fille (fig. 29 et 31) ; mais, c'est là un état transitoire, qui s'inversera, par extroversion, dès que, par suite de la cessation des bipartitions, apparaîtra l'état téléplastidien.

L'état, sans doute extrêmement ancien, de *Volvox* semble ainsi avoir épuisé, d'une façon complète, toute l'aptitude évolutive de la blastéa végétale, c'est-à-dire de la blastéa à nutrition photosynthétique.

Or, l'ensemble de toutes les différenciations effectuées par la blastéa volvocéenne reste relativement bien réduit, en sorte que



la différenciation ergasio-gonidienne qui, au point de vue phylogénétique, s'est montrée si féconde chez les Animaux, ne l'a pas été chez les Volvocinées.

Cela permet de dire que, dans les conditions qu'elle a rencontrées sur la Terre, la blastéa végétale s'est montrée inapte à fournir une ample évolution phylogénétique et que, comparée à la blastéa animale qui parcourt une si longue carrière évolutive, la blastéa volvocéenne constitue une véritable impasse phylogénétique.

Malgré cela, tant par sa structure que par son ontogénèse, la blastéa volvocéenne peut être considérée comme étant, au moins dans une certaine mesure, une forme actuelle représentative de la blastéa téléplastidienne animale, blastéa qui n'est plus représentée à l'époque actuelle. Ces deux blastéas, la volvocéenne et l'animale, doivent d'ailleurs être considérées comme ayant une forme ancestrale commune, qui est la blastéa du Phyto-zoo-flagellate.

#### **Aptitude de la blastéa animale à fournir une ample évolution phylogénétique.**

En perdant le mode de nutrition photosynthétique et en ne conservant que le mode de nutrition zoïque, les blastéas d'un orthobionte primitif sont devenues des blastéas animales, aptes à fournir une immense évolution phylogénétique.

Cette évolution n'a d'ailleurs porté que sur la blastéa initiale de l'orthobionte, les autres mérismes de l'orthobionte (phéthéa en essaim, blastéas) conservant toujours des caractères très primitifs.

Il y a eu d'abord apparition de la différenciation ergasio-gonidienne, à la suite de laquelle les ergasies ont, seules, conservé la fonction alimentaire.

Ensuite, et cela rappelle un peu la tendance à la localisation nourricière que montre le Volvox, l'aptitude générale des ergasies de la blastéa initiale, à capturer, ingérer et digérer des particules alimentaires organiques, s'est graduellement localisée sur un hémisphère (hémisphère trophique), puis sur une calotte polaire, plus petite que l'hémisphère. La blastéa est ainsi devenue une dépéa (Haeckel) ou une amphiblastéa.

L'aire polaire, trophique, de la dépéa s'est invaginée. Cela a fait apparaître une poche trophique, interne, appelée archentéron, dont l'orifice est le blastopore. La dépéa est ainsi devenue une

gastréa présentant une strate cellulaire sphérique, externe, ou ectoderme et une strate cellulaire interne, ou endoderme. Le centre du fond de l'archentéron est vraisemblablement homologue au pôle phialoporique de la blastéa volvocéenne.

Ensuite, chacune des cellules de l'archentéron a transformé son mode de nutrition primitif, par capture, ingestion et digestion intracellulaire, en mode de nutrition dérivé, lequel consiste en sécrétion de liquide digestif, digestion extra-cellulaire et absorption osmotique du produit de la digestion.

Une gastréa qui a conservé cette structure à deux strates cellulaires, l'une ectodermique l'autre endodermique, a fourni l'important phylum des Coelentérés.

Mais, une autre gastréa s'est compliquée par l'émission de cellules vers l'espace compris entre l'ectoderme et l'endoderme, dans la région entourant le blastopore. Ces cellules, appelées cellules mésodermiques, et dont l'ensemble constitue le mésoderme, ont pris, pour la plupart, le caractère de cellules musculaires.

D'autres cellules, émises par la région ectodermique, entourant celle qui a fourni le mésoderme, sont devenues des cellules nerveuses (neuroderme) qui assurent la conduction d'influx de l'ectoderme au mésoderme.

Si les choses se sont ainsi passées, et si le mésoderme musculaire est apparu sous forme d'un anneau périblastoporien, la gastréa a pris un état comparable à celui d'une bourse, à orifice contractile, auquel on peut donner le nom de marsupéa.

Le blastopore de la marsupéa sert, à la fois, d'orifice d'entrée des aliments et d'orifice de sortie des résidus inutilisés de ces aliments. En s'allongeant et en accolant les deux lèvres de sa partie moyenne, sous l'action de ses cellules musculaires, le blastopore sépare deux orifices : un bouche primitive pour l'entrée des aliments, un anus primitif pour la sortie des résidus alimentaires.

La partie moyenne du blastopore soude ses deux lèvres et s'allonge. Les orifices, buccal et anal, s'éloignent l'un de l'autre, au point qu'ils deviennent terminaux d'un tube allongé, comportant une ligne, longitudinale, ventrale de soudure. A ce stade ancestral, de l'Annélide à un seul anneau, on peut donner la dénomination de siphonéa.

Cette siphonéa acquiert l'aptitude à se diviser en anneaux ou métamères dont chacun est destiné à se séparer en un individu distinct, individu qui présente déjà, lui-même, au moment de sa séparation, le début d'une nouvelle division en anneaux.

Il arrive que les anneaux, dont chacun est primitivement destiné à se séparer pour fournir un individu nouveau, restent associés en un individu unique, dans lequel, par une véritable division du travail, chaque anneau s'adapte à un rôle spécial, et tout en conservant son plan morphologique général, acquiert d'importantes différenciations fonctionnelles et, par conséquent, d'importantes différenciations anatomiques.

Certains types, chez qui l'association des anneaux par trois ou par groupe de trois a, peut-être, été dominante, ont donné les Arthropodes; tandis que d'autres types, chez qui l'association des anneaux par cinq ou par groupes de cinq, a peut-être été dominante, ont donné les Vertébrés.

Et ainsi, tandis que l'orthobionte volvocéen a conservé l'égalité primitive de ses blastéas constitutives, mais s'est montré inapte à fournir une ample évolution phylogénétique, l'orthobionte animal a déségalisé ses blastéas, et l'une d'elles, l'initiale, s'est trouvée mise en mesure de fournir une immense évolution.

#### **Acquisition, par les gonidies et les mérismes, de l'inquilinisme dans l'organisme maternel.**

L'inquilinisme, dans l'organisme maternel, des gonidies et des mérismes résultant de leur développement, n'est pas un fait primitif, mais une acquisition, tantôt précoce, tantôt tardive, qui joue un rôle important dans l'évolution phylogénétique de l'Être vivant.

Il est, par conséquent, intéressant d'examiner, dans les principaux groupes d'Êtres vivants, l'état de l'inquilinisme acquis par le zygote, la méospore, les gonies, les spores asexuées ou sexuées, l'oosphère et la spermie, et par les mérismes en lesquels se développent ces diverses gonidies.

#### **Végétal.**

*Phyto-flagellate. Ectocarpacée.* — Chez le Phyto-flagellate et l'Ectocarpacée, il n'y a pas de méospore. Les spores, le gamète mâle, le gamète femelle et le zygote jeune sont flagellés, libres et nageurs. Toutes ces gonidies sont des plano-spores libres. C'est la représentation de l'état primitif ancestral.

*Fucus.* — Chez le Fucus, le zygote est une grosse cellule non flagellée, libre, qui se fixe au substratum et se développe en une

pléthéa  $c$  à ontogénèse diploïde. Les gamétogonies (spermogonies et oogonies) se développent, in situ, sur cette pléthéa, en blastéas gamétiques inquilines  $\gamma$  (blastéa oosphérique, blastéa spermienne) qui se résolvent en gamètes libres (oosphères et spermies)

Les oosphères sont de grosses cellules comportant un abondant cytoplasme chargé de substances de réserve et qui flottent dans l'eau. Elles ont conservé la liberté ancestrale, mais ont perdu l'état flagellé primitif.

Quant aux spermies, elles ont fidèlement conservé l'état primitif ancestral de planospores flagellées, libres et nageuses.

La gamie conserve, encore, le caractère primitif, de s'effectuer en pleine eau.

*Laminaria*. — Chez le *Laminaria*, l'oosphère, le zygote et la jeune pléthéa méosporienne en laquelle il se développe, sont devenus inquilins sur le gamétophyte femelle. Mais, la méospore et la spermie ont conservé l'état primitif, ancestral de plano-spore flagellée libre et nageuse.

*Ulothricacée*. — Le zygote, d'abord libre, flagellé et nageur, se fixe au substratum et se développe en une blastéa méosporienne qui se résout en méospores. Celles-ci sont des cellules flagellées, qui perdent très précocement leurs flagellums, avant de se fixer et de se développer en filaments.

Quant au gamète mâle, au gamète femelle et au jeune zygote, ils conservent fidèlement l'état primitif, flagellé, libre et nageur.

*OEdogoniacée*. — Le zygote est inquilin. Il devient d'abord un hypno-zygote, puis expulse son contenu sous forme d'un plastide amiboïde, nu, qui ne tarde pas à se recouvrir d'une membrane proplastidienne dans laquelle il se développe en une blastéa, libre, non flagellée, qui se résout en 4 méospores.

La méospore, la grosse spore asexuée, l'andro-spore et la spermie présentent encore l'état libre et nageur, la natation s'effectuant au moyen d'une couronne de cils dérivant d'un appareil pauciflagellaire ancestral.

L'oosphère est devenue une cellule inquiline qui s'alourdit par accumulation de réserves, lesquelles sont transmises au zygote.

*Characée* (Voir C. J. Considérations III, pl. 3). — Le zygote, qui est d'abord inquilin, est libéré sous forme d'hypno-zygote. Il se développe en 4 méospores syncytiales, non flagellées, dont une seule est évolutive et croît au détriment des trois méospores syncytiales abortives, ses sœurs.

L'andro-gonie et l'oogonie se développent, in situ, donnant

respectivement une blastéa andro-sporienne octocellulaire et une blastéa oosphérienne quadricellulaire ou bicellulaire. Ces blastéas sont inquilines.

L'oosphère est une cellule inquiline, qui s'alourdit par accumulation de réserves qu'elle transmet au zygote, lequel se transforme, sur place, en hypno-zygote et est ensuite libéré.

L'andro-spore se transforme, in situ, en un deuto-gamétophyte mâle, inquilin, comportant des spermogones ou files de spermogonies. Chacune de celles-ci se développe in situ en une spermie, laquelle conserve l'état primitif, ancestral, de cellule flagellée, libre et nageuse.

*Bryophyte.* — Le zygote est inquilin sur la plèthéa gamétophytique de l'orthobionte de rang précédent, et se développe, sur cette plèthéa gamétophytique, en une plèthéa méosporophytique. Le tissu gonien de celle-ci devient un massif composé de gonies dont chacune se développe en une blastéa méosporienne quadricellulaire, se résolvant en 4 méospores asexuées, qui sont libérées à l'état enkysté.

L'oosphère provient d'une blastéa inquiline bicellulaire (une oosphère évolutive et une oosphère abortive). Cette oosphère et le zygote sont inquilins, dans la plèthéa gamétophytique de l'orthobionte de rang précédent.

Ici, encore, la spermie conserve l'état primitif de plano-spore flagellée, libre et nageuse.

*Ptérïdophyte isosporé.* — Les choses se passent, chez le Ptérïdophyte isosporé, à peu près exactement comme chez le Bryophyte ; mais la plèthéa méosporophytique, asexuée, n'est inquiline, que pendant son jeune âge, sur la plèthéa gamétophytique, généralement bisexuée, qui est, ici, éphémère et qui a reçu la dénomination de prothalle.

*Ptérïdophyte hétérosporé.* — Le Ptérïdophyte hétérosporé diffère de l'isosporé, par l'anticipation de la sexualité, anticipation d'où il résulte que la méospore qui est, ici encore, libérée à l'état enkysté, est différenciée en une méospore mâle et une méospore femelle.

La méospore mâle se développe en une plèthéa andro-gamétophytique libre qui constitue un individu mâle nain, éphémère.

La méospore femelle se développe en une plèthéa gynogamétophytique libre (prothalle) qui, bien que petite, possède cependant une provision suffisante de réserves pour servir de stabulaire, successivement, à l'oosphère, au zygote et au jeune méosporophyte inquilins.

*Anthophyte.* — Chez l'Anthophyte, le zygote est inquilin et se développe en un embryon, ou jeune plèthéa méosporophytique, inquilin, lors de son apparition, dans la plèthéa gyno-gamétophytique (sac embryonnaire) de l'orthobionte de rang précédent. Cette plèthéa gyno-gamétophytique (sac embryonnaire) est, elle-même, devenue inquilin dans la plèthéa méosporophytique de l'orthobionte auquel elle appartient.

La gyno-méospore est inquilin et se développe en une plèthéa gyno-gamétophytique inquilin (sac embryonnaire).

L'andro-méospore (grain de pollen) conserve encore l'état ancestral de spore disséminatrice, libre et enkystée. Elle se développe en une plèthéa andro-gamétophytique (tube pollinique) qui acquiert une sorte d'inquinisme sur la plèthéa méosporophytique d'un autre individu de même espèce ou d'espèce très voisine.

La blastéa spermienne, bicellulaire, est inquilin dans la plèthéa gamétophytique mâle (tube pollinique). La spermie n'acquiert plus de flagellums et n'est plus libérée dans l'eau comme elle l'était encore chez le Ptéridophyte ancestral. Elle passe directement (sans effectuer, comme elle l'a fait jusqu'ici, un passage à travers le monde extérieur), de la plèthéa gamétophytique mâle (tube pollinique) à la plèthéa gamétophytique femelle (sac embryonnaire ou prothalle femelle).

La blastéa oosphérienne, bicellulaire, l'oosphère évolutive et le zygote sont inquilins dans l'organisme maternel.

Ainsi, au terme de l'évolution phylogénétique de l'Anthophyte, tout ce qui était libre, chez le Végétal primitif est devenu inquilin, sauf la méospore mâle qui, seule, conserve un état libre ancestral, l'état de cellule disséminatrice enkystée.

*Volvocacée.* — De même que chez les Végétaux, à prépondérance plèthéenne, dont il vient d'être question, mais dans des conditions qui rappellent ce qui se passe chez l'Animal, l'inquinisme prend, chez les Volvocacées, une grande importance. L'état libre, primitif, ancestral, ne s'y retrouve plus que pour le zygote âgé, la blastéa initiale, méosporienne, la blastéa terminale, spermienne, mature, et l'essaim blastéen de spermies.

Chez la Volvocinée, le zygote, après avoir acquis, à l'état d'inquilin, son volume définitif, est libéré sous forme d'hypno-zygote. Le méocyte (gonidie asexuée de la blastéa initiale  $\gamma$  ♂), les cytes asexués (gonidies asexuées des blastéas intercalaires  $\alpha'$  ♂), les gamétocytes (gonidies sexuées de la blastéa subterminale  $\beta'$  ♀) ne présentent plus l'état libre ancestral et sont devenus inquilins.

Cependant, ils présentent au début de leur croissance, l'état flagellé primitif ; mais, bientôt, ils perdent leurs flagellums, et s'alourdissent en emmagasinant d'abondantes substances de réserve et se développent en blastéas inquilines. Cette acquisition, de l'inquilinisme des jeunes blastéas dans leur blastéa maternelle, entraîne un emboîtement très remarquable des blastéas, emboîtement qui ressemble un peu à celui que présentent les Métazoaires. Nous voyons, en effet, par exemple chez le *J. aurea*, la blastéa terminale  $\gamma \text{♂}$  se développer, en inquilin, dans l'intérieur de la blastéa pénultième  $\beta' \text{♀}$ , qui se développe, elle-même, et en même temps, en inquilin, dans l'intérieur de la blastéa antépénultième  $\alpha'_n \text{♂}$ .

#### Animal.

Chez les Zoo-flagellates primitifs, l'andro-gamète, le gyno-gamète et le zygote sont des cellules flagellées, libres et nageuses.

Chez le Métazoaires, qui comporte les différenciations ergasio-gonidienne et oo-spermienne, la spermie conserve, presque partout, l'état primitif, flagellé, libre et nageur ; mais, l'oosphère devient une cellule non flagellée, non alourdie, ou alourdie, parfois très considérablement, par des substances de réserve.

Les gonidies (andro-spores et gyno-spores) de la blastéa initiale, somatique  $\alpha$  sont appelées cellules germinales primordiales. Ces gonidies se séparent précocement et immigrent dans le soma ou ergasium de la blastéa  $\alpha$ , soma qui devient un stabulaire très actif, pour elles et leur descendance immédiate. Cette descendance, qui constitue ce que l'on appelle le germe, comporte :

l'essaim *b*, qui se résout en gonies (andro-gonies et gyno-gonies) ;

les blastéas gamétocytiques  $\beta$ , qui proviennent des gonies et et donnent des gamétocytes ;

les blastéas gamétiques  $\gamma$ , qui proviennent des gamétocytes et donnent des gamètes.

Tout ce germe sauf, dans une certaine mesure, les gamètes et le zygote, est devenu inquilin dans le soma.

Quant aux gamètes et au zygote, ils présentent diverses particularités d'inquilinisme.

*Echinodermes*. — L'oosphère a conservé l'état, secondaire, mais, cependant, presque primitif, de cellule nue, libre et flottante. Elle a conservé l'aptitude ancestrale, primitive, à la parthéno-

génèse ; mais, cette aptitude est, en général, inhibée, en sorte que sa réalisation ne peut être déclanchée que par certaines causes accidentelles déterminantes.

La spermie a fidèlement conservé l'état primitif, ancestral, de cellule flagellée, libre et nageuse.

La gamie conserve ce caractère primitif de s'effectuer en pleine eau.

Le zygote est libre et se développe en une larve ciliée, libre et nageuse.

*Fourmi. Guêpe et Abeille.* — L'oosphère est une grosse cellule contenant une abondante provision de substances de réserve. Elle a conservé l'état ancien de cellule libre et, l'aptitude primitive, ancestrale, au développement parthénogénétique, car celui-ci survient, spontanément, toutes les fois que la gamie ne se réalise pas.

Le développement parthénogénétique est androgène, tandis que le développement consécutif à la gamie est gynécogène.

La gamie, qui est ici facultative et provocable par des conditions déterminées, s'effectue suivant un processus remarquable, précédemment décrit (Considérations sur l'Être vivant, II, p. 169 et pl. 2), processus tel, qu'au lieu d'être gaspillées, comme chez les Mammifères, les spermies sont, presque toutes, réellement utilisées. De même, grâce à la parthénogénèse spontanée, la totalité des oosphères se développe.

L'oosphère et le zygote ont conservé le caractère ancien de cellules libres ; mais, au lieu d'être abandonnés à eux-mêmes, les oosphères parthénogénétiques et les zygotes sont déposés en lieu sûr et méticuleusement soignés.

Par contre, ce qui ne se présente pas chez les autres Animaux, les spermies se sont adaptées à un inquilinisme de très longue durée, car, si elles présentent encore le caractère de cellules flagellées, libres, leur liberté est bien atténuée par l'obligation de rester constamment groupées et emprisonnées, d'abord dans la vésicule séminale du mâle, puis dans le réceptacle séminal de la reine et finalement sous forme de cordon fécondateur dans le canal de ce réceptacle. C'est grâce à ce remarquable inquilinisme, que les spermies doivent, de vivre, pendant plusieurs mois, chez les Guêpes, pendant plus de trois années, chez l'Abeille, pendant environ dix années, chez la Fourmi.

*Mammifère.* — Le germe se développe précocement, mais ses produits, les oosphères et les spermies, ne sont utilisés que tardivement. Les oosphères et les spermies sont nombreux, mais gas-



pillés au point de ne survivre qu'en nombre infime. Les oosphères paraissent avoir complètement perdu l'aptitude ancestrale à la parthénogénèse.

Les spermies ont encore conservé le caractère primitif ancestral de cellules flagellées, libres et nageuses ; mais, elles n'utilisent cette liberté que dans l'intérieur des voies génitales femelles ce qui constitue encore une sorte d'inquilinisme.

La blastéa oosphérienne, l'oosphère, le zygote, l'embryon, et, même, l'individu parvenu à un développement très avancé, sont inquilins dans l'organisme maternel.

## ONTOGÉNÈSE DE LA BLASTÉA VOLVOCÉENNE.

### *Comparaison de la blastéa volvocéenne et de la blastéa animale.*

La blastéa volvocéenne est une blastéa typique, comparable à la blastéa animale primitive et à certaines blastulas des Métazoaires, par exemple, à celle de l'Échinoderme. Il y a, toutefois, entre la blastéa volvocéenne, la blastéa animale primitive et la blastula du Métazoaire, des différences notables.

Dans la blastéa volvocéenne, la nutrition s'effectue, au début de l'ontogénèse, à la fois par l'utilisation d'une abondante provision de substances nutritives mises en réserve, et une photo-synthèse réalisée par des chromatophores apportés, à la blastéa, par son proplastide.

Dans la blastéa animale, n'ayant pas encore réalisé la différenciation ergasio-gonidienne et dont toutes les cellules sont encore flagellées, la nutrition a lieu par l'ingestion de particules alimentaires solides, ingestion qui est effectuée par chacune des cellules.

Dans la blastéa animale ayant acquis la différenciation ergasio-gonidienne et dans l'amphiblastula, il en est encore de même, mais les cellules nourricières tendent à se localiser sur un hémisphère.

Ultérieurement, chez la blastéa animale ayant déjà réalisé l'invagination endodermique, le mode de nutrition, par ingestion de particules alimentaires solides, est définitivement remplacé par la digestion, hors de la cellule devenue glandulaire, et par l'absorption osmotique des liquides résultant de cette digestion.

Dans bon nombre de blastulas, la nutrition s'effectue uniquement au moyen des abondantes réserves que l'organisme maternel a emmagasinées dans l'oosphère et qui se retrouvent, en totalité, dans le zygote.

Dans l'ontogénèse de la blastula du Métazoaire, les cellules se multiplient, comme dans tous les mérismes, par des bipartitions successives ; mais il arrive que, pour certains ontoplastides, les bipartitions sont en retard sur celles des ontoplastides voisins et que, finalement, elles sont plus nombreuses, pour certains groupes de cellules, que pour d'autres.

A cela, il faut ajouter que, par suite d'une accélération ontogénétique, certaines cellules présentent précocement de grandes différences de taille, de forme et de nature, différences qui sont en rapport avec la prédétermination fonctionnelle des parties qui dériveront d'elles. Malgré cela, chacun de ces ontoplastides présente une individualité qui peut être caractérisée par une dénomination propre, dénomination qui est bien définie, parce qu'elle traduit des faits précis, qui sont le rang des bipartitions créatrices de la cellule considérée et la position, bien déterminée, que cette cellule occupe par rapport à ses voisines.

L'ontogénèse de la blastéa volvocéenne est donc plus simple, que celle de la blastula du Métazoaire. Elle lui est, cependant, tout à fait comparable, parce que chacun de ses ontoplastides et de ses téléplastides, possède aussi une personnalité bien caractérisée par une dénomination propre, parfaitement définie, donnant l'indication précise des rapports de situation, que la cellule considérée présente vis-à-vis de ses congénères, et du rang de la bipartition correspondant à chacune de ses facettes.

Les différences qui distinguent l'ontogénèse de la blastéa du Volvox d'avec celle de blastula du Métazoaire sont, par conséquent, la conservation de trois caractères très primitifs consistant en ce que :

1. Toutes les cellules se divisent simultanément ;
2. Il n'y a pas d'accélération des différenciations ontogénétiques, en sorte, qu'à chaque stade, toutes les cellules sont semblables entre elles ;
3. Les différenciations ergasiennes n'apparaissent qu'en fin d'ontogénèse et restent très faibles.

## LES QUATRE PÉRIODES DE L'ONTOGÉNÈSE DE LA BLASTÉA VOLVOCÉENNE.

L'ontogénèse totale de la blastéa volvocéenne, asexuée ou gamétocylique, comprend quatre périodes.

La première période débute avec l'apparition du téléplastide gonidien qui devient le proplastide ou cellule-mère de la blastéa considérée.

L'achèvement du dernier stade de bipartition, stade qui chez le *J. aurea* est habituellement le dixième, donnant 1024 téléplastides, marque le passage de la première à la deuxième période.

L'expulsion hors de l'organisme maternel, de la jeune blastéa pourvue de flagellums et d'un gonidium déjà plus ou moins développé, marque le passage de la deuxième à la troisième période.

L'achèvement des gléums périplastidiens et du gléum blastocélien, achèvement qui amène la blastéa à sa grosseur définitive, marque le passage de la troisième à la quatrième période.

La quatrième période conduit à l'évanouissement de la blastéa, par la libération de sa progéniture et par la mort et la dissolution de son ergasium.

### PREMIÈRE PÉRIODE DE L'ONTOGÉNÈSE. DE L'ÉTAT UNICELLULAIRE, JUSQU'A L'ACHÈVEMENT DES BIPARTITIONS.

La première période de l'ontogénèse de la blastéa volvocéenne, asexuée ou gamétocylique, commence avec l'état, unicellulaire, de proplastide. Celui-ci est soit le zygote, soit un cyte produit par une blastéa asexuée. Le proplastide, que nous supposons être un cyte asexué, commence à se développer en une jeune blastéa, dans l'intérieur de la blastéa maternelle qui peut être, elle-même, encore logée dans sa blastéa maternelle. Le développement donne une nappe sphérique, formée d'une seule assise de cellules maintenues étroitement serrées, les unes contre les autres, par la tension de leurs plasmodesmes d'inachèvement de bipartition et par l'étroitesse de la vésicule dans laquelle s'effectue le développement.

L'ontogénèse de cette nappe consiste en une série de stades de bipartition, dont chacun double le nombre des cellules préexistantes.

Nous supposons, dans la présente étude, que l'ontogénèse comporte dix stades de bipartition, conduisant à 1024 téléplostides.

L'étude de la première période de l'ontogénèse de la blastéa volvocéenne comporte :

1. L'examen de l'apparition des surfaces de bipartition et des pliages successifs de ces surfaces (fig. 94 à 97).

2. L'examen de l'apparition des plasmodesmes d'inachèvement de division et des fissurations successives de ces plasmodesmes, fissurations que nous étudierons dans un prochain Mémoire.

#### **Vésicule dans laquelle s'effectuent les bipartitions.**

Comme le montrent les figures 29, 38, 39, 43 (et, pour la blastéa spermienne, la figure 28), toute la partie de l'ontogénèse qui précède l'expulsion de la blastéa, s'effectue dans l'intérieur d'une vésicule formée par la membrane proplastidienne ou cuticule de la membrane du proplastide de la blastéa. Le volume de cette vésicule s'accroît, progressivement, au fur et à mesure de l'accroissement de volume de la blastéa.

La figure 28 (2<sup>e</sup> Mém., pl. 3) montre, qu'en outre de la vésicule externe (membrane fournie par la blastéa maternelle), il y a, au moment de l'apparition des flagellums, une dilatation progressive d'une autre membrane, la membrane vésiculaire blastéenne, laquelle était restée, jusqu'alors, invisible, parce qu'elle était étroitement accolée à la surface de la blastéa.

#### **Pliage de chaque plan de bipartition, par les plans des bipartitions suivantes.**

Chacune des surfaces de bipartition est, lors de son apparition, une surface unie. Au cours de l'ontogénèse, cette surface est, de plus en plus, pliée en facettes latérales de cellules, par les surfaces de bipartition des stades suivants. Cette multiplication des facettes se traduit par la multiplication des côtés des polygones d'affleurement des cellules, sur la surface de la blastéa.

Le pliage qui double le nombre des polygones, impose à ceux-ci, à chaque stade, des déformations progressives, qui les amènent à prendre des formes en rapport avec les conditions d'équilibre des tensions superficielles.

Si nous prenons, comme exemple de pliage, la trace de la bipartition III sur la surface du quadrant, nous constatons que cette

trace, qui est d'abord une ligne non brisée (fig. 64 à 70), se trouve :

pliée en 3 côtés, dont aucun n'est définitif, après la bipartition IV, qui donne le stade 16 (fig. 70 et 71) ;

pliée en 7 côtés, dont 2 définitifs, après la bipartition V, qui donne le stade 32 (fig. 73 et 74) ;

pliée en 11 côtés, dont 5 définitifs, après la bipartition VI, qui donne le stade 64 (fig. 78 et 79) ;

pliée en 15 côtés, dont 5 définitifs, après la bipartition VII, qui donne le stade 128 (fig. 85 et 86) ;

pliée en 23 côtés, dont 11 définitifs, après la bipartition VIII, qui donne le stade 256 (fig. 87 et 88) ;

pliée en 31 côtés, dont 19 définitifs, après la bipartition IX, qui donne le stade 512 (fig. 89 et 90) ;

pliée en 47 côtés, après la bipartition, éventuellement terminale, X, qui donne le stade 1024 (fig. 91 et 92).

Les côtés définitifs, indiqués dans l'énumération précédente, sont signalés, sur quelques figures, par des astérisques.

*Exemple de pliage transformant une cellule en une tétrade de cellules.*

Le processus fondamental de l'ontogénèse de la blastée volvo-céenne étant la transformation de la cellule d'un stade donné, en une dyade de cellules, puis en une tétrade de cellules, il y a lieu de préciser comment les choses se passent.

Nous prendrons comme exemple, au stade de 256 cellules (VIII<sup>e</sup> bipartition, fig. 88), la cellule

*GDG*

qui, comme les autres, comporte :

2 côtés définitifs, indiqués par des astérisques ;

2 côtés qui seront pliés, en trois, par le prochain stade impair de bipartition ;

2 côtés qui seront pliés, en trois, par le prochain stade pair de bipartition.

Au stade de 512 cellules (fig. 89, la première lettre *G* est inscrite en haut dans un petit cercle) cette cellule donne la dyade

$\begin{array}{c} \underline{GDGG} \\ \underline{GDGD} \end{array}$

Au stade de 1024 cellules (fig. 90, 91 et 92) elle donne la tétrade

*GDGd*

*GDGD*

*GDGG*

*GDGg*

Les 7 cellules qui viennent d'être énumérées sont représentées, en perspective, par les figures 94 à 99 et 110.

En réalité, ces cellules sont des troncs de pyramides, à bases hexagonales, bombées ; mais, on peut les schématiser par des prismes à bases planes.

On a indiqué les symboles numériques des sommets des polygones constituant les affleurements des cellules sur la surface de la blastéa, symboles qui se retrouvent dans la figure 91.

La cellule hexagonale, initiale, et les trois plans de la bipartition IX, qui vont la transformer en une dyade dont les deux cellules conserveront la forme hexagonale, sont représentés par les figures 94 A et B.

Après que les deux cellules de la dyade ont pris leurs formes et leurs rapports d'équilibre (fig. 95 A et B), apparaissent les 4 plans, de la bipartition X, qui vont transformer la dyade en tétrade (fig. 96 A et B).

La tétrade, ayant pris sa forme et ses rapports d'équilibre, est représentée, avec tous les détails nécessaires, par la figures 97 A et B ; puis, sous une forme plus simple, par la figure 99 et, en vue oblique, par les figures 98 et 110.

La cellule initiale, hexagonale, donne, ainsi, une tétrade de cellules hexagonales.

L'apparition des surfaces de division et des plasmodesmes résiduels de ces divisions, le pliage des facettes préexistantes et la fissuration des plasmodesmes préexistants, les changements de formes et de rapports réciproques des cellules, tout cela se réalise progressivement. Pour en fournir une figuration complète, il faudrait en donner, comme cela a déjà été fait pour quelques ontogénèses, une représentation cinématographique, dont il est, d'ailleurs, facile de se faire, par la pensée, une idée assez exacte.

Il peut survenir accidentellement (fig. 100) une inversion du décrochement des plans de bipartition, et cela suffit pour que les 4 cellules hexagonales soient remplacés par 2 cellules pentagonales et 2 cellules heptagonales (fig. 101). On voit, aussi, qu'en ajoutant une inversion du décrochement, sur la facette comprise

entre les sommets 23.12 et 25.15, la tétrade serait composée d'une cellule pentagonale, d'une cellule heptagonale, et de deux cellules hexagonales. Ces inversions expliquent la présence anormale de pentagones et d'heptagones parmi les hexagones normaux des stades pairs de bipartition.

#### **Étalement, plan, des quadrants de la surface de la blastéa.**

Les figures qui traduisent les stades successifs de l'ontogénèse doivent montrer clairement les contours que présentent les cellules, à chaque stade. Il est bien difficile d'arriver à ce résultat, par des figures représentant la blastéa sous sa forme sphérique ; mais on y arrive, d'une façon très satisfaisante, en découpant, par la pensée, la surface de la blastéa en quatre quadrants et en étalant, dans un plan, ces quatre quadrants, supposés suffisamment élastiques pour se prêter, sans déchirure, à cette opération.

On peut se rendre compte de la possibilité d'un tel étalement plan, en découpant, soit la peau d'une orange, soit un petit ballon en caoutchouc, en quatre fuseaux que l'on étale, par compression, entre deux lames de verre.

Les figures 75 et 76 montrent les vues polaires du stade 32. La figure 74 montre l'étalement schématique, plan, de deux quadrants de ce même stade.

#### **Stades de doublement du nombre de cellules.**

La série des bipartitions qui constitue l'ontogénèse du *J. aurea*, comportant, le plus souvent, 10 bipartitions, nous considérerons ce cas comme étant normal. La description de l'ontogénèse, poussée jusqu'au stade 1024, est, d'ailleurs, suffisante, pour montrer ce que serait l'ontogénèse des stades suivants.

Les 10 bipartitions correspondent à 11 stades ontogénétiques qui sont :

Le stade initial, comportant

$$2^0 = 4^0 = 1 \text{ proplastide ;}$$

Le stade de la bipartition I, comportant

$$2^1 = 2 \text{ ontoplastides ;}$$

Le stade de la bipartition II, comportant

$$2^2 = 4^1 = 4 \text{ ontoplastides ;}$$

Le stade de la bipartition III, comportant	$2^3 =$	8 ontoplastides ;
Le stade de la bipartition IV, comportant	$2^4 = 4^2 =$	16 ontoplastides ;
Le stade de la bipartition V, comportant	$2^5 =$	32 ontoplastides ;
Le stade de la bipartition VI, comportant	$2^6 = 4^3 =$	64 ontoplastides ;
Le stade de la bipartition VII, comportant	$2^7 =$	128 ontoplastides ;
Le stade de la bipartition VIII, comportant	$2^8 = 4^4 =$	256 ontoplastides ;
Le stade de la bipartition IX, comportant	$2^9 =$	512 ontoplastides ;
Le stade de la bipartition X, comportant	$2^{10} = 4^5 =$	1024 téléplastides.

Les stades impairs I, III, V, VII, IX sont des stades dyadiques, c'est-à-dire des stades composés de tétrades de dyades.

Les stades pairs II, IV, VI, VIII, X, qui correspondent aux puissances de 4, sont des stades tétradiques, c'est-à-dire composés de tétrades de tétrades.

Le nombre total des stades de bipartition est, parfois, de IX et, parfois, de XI.

Chez le *V. globator*, il peut être de XII, ou de XIII, ou, même, de XIV (16 384 cellules).

#### **Variantes de l'ontogénèse de la blastéa volvocéenne.**

Nous avons indiqué, ci-dessus, les faits fondamentaux de l'ontogénèse de la blastéa volvocéenne. Il nous reste à examiner, dans le détail, comment les choses se passent chez le *J. aurea*.

En fait, il se présente, dans le détail des bipartitions, certaines variantes ; mais il se trouve que ces variantes conduisent exactement au même résultat final, qui est celui représenté par les figures 92 et 93 (aux dénominations des cellules près, ces dénominations changeant, nécessairement, suivant la variante considérée).



Nous avons reconnu, surtout, deux variantes dont l'une, la plus simple, va être définie sommairement ci-dessous, et dont l'autre, un peu plus compliquée, est celle que nous étudierons en détail.

#### **Variante la plus simple.**

Le cas de la variante la plus simple peut être défini par l'examen de la figure 92. Nous voyons, sur cette figure, que le quadrant de la blastéa volvocéeenne comporte un arrangement tétradique, complexe, dans lequel on reconnaît :

1. des tétrades de cellules, ou tétrades élémentaires, que nous appellerons tétrades de 1<sup>er</sup> ordre ;

2. des tétrades de tétrades de cellules, indiquées par des traits pleins, forts, que nous appellerons tétrades de 2<sup>e</sup> ordre ;

3. enfin, des tétrades de 3<sup>e</sup> ordre, dont les limites séparatives sont les deux diagonales brisées allant :

l'une, du point 16 de gauche, au point 45 de droite ;

l'autre, du point 15 de droite, au point 46 de gauche.

Les 4 tétrades de 3<sup>e</sup> ordre sont ainsi :

une tétrade supérieure ou phialoporienne ;

une tétrade latérale gauche ;

une tétrade latérale droite ;

une tétrade inférieure ou cruciale.

Le quadrant du stade de la X<sup>e</sup> bipartition, représenté par la figure 92, comporte, par conséquent :

4 tétrades de 3<sup>e</sup> ordre ;

16 tétrades de 2<sup>e</sup> ordre ;

64 tétrades de 1<sup>er</sup> ordre ;

256 cellules ;

ce qui fait, pour l'ensemble de la blastéa, ces mêmes nombres, multipliés, chacun, par 4.

Dans la variante la plus simple, qui est celle que nous avons à définir ici, chacune de ces 4 tétrades de 3<sup>e</sup> ordre a pour cellule-initiale (méristémie-initiale) l'une des 4 cellules qui constituent le quadrant du stade de 16 cellules ou stade de la IV<sup>e</sup> bipartition.

Ces explications suffisent pour définir la variante en question.

#### **Variante décrite ci-après.**

Dans la variante qui va être décrite, ci-après, d'une façon explicite, nous retrouvons les tétrades de 1<sup>er</sup> et de 2<sup>e</sup> ordre dont il vient d'être question (fig. 92).

Mais, il y a, ici (fig. 91), un autre agencement, plus compliqué, des tétrades de 2<sup>e</sup> ordre, pour constituer les 4 tétrades de 3<sup>e</sup> ordre, dont chacune a pour méristémie-initiale l'une des 4 cellules du quadrant du stade de 16 cellules ou de la IV<sup>e</sup> bipartition (fig. 70 et 71).

Cet agencement est bien mis en évidence dans la figure 91, où les 4 tétrades de 3<sup>e</sup> ordre sont délimitées :

par la trace de la bipartition III (trait double avec éléments noirs),

et par les deux traces de la bipartition IV (trait double).

Nous retrouvons ces traces, représentées par le même graphique conventionnel, dans les figures 70, 71, 72 A et B, 79 et suiv.

Cela donne, comme tétrades de 3<sup>e</sup> ordre :

une tétrade linéaire, supérieure, gauche ;

une tétrade losangique, supérieure, droite ;

une tétrade losangique, inférieure, gauche ;

une tétrade linéaire inférieure, droite.

### **Stade unicellulaire initial ou stade de proplastide.**

#### **Le proplastide, dans sa blastéa maternelle.**

Comme tout méristème, ou unité de groupement de cellules, la blastéa volvocéenne débute par l'état unicellulaire de proplastide ou cellule-mère. Cet état doit être examiné dès son origine. Cela nous oblige à remonter (fig. 36, gonidie) tout au début du stade d'achèvement des bipartitions, de la blastéa maternelle, génératrice et nourrice du proplastide dont nous allons étudier le développement ontogénétique. Le terme final de ce développement est une blastéa asexuée ou gamétocytaire, libre, nageuse (fig. 37), qui porte, à son tour, de nouvelles gonidies.

Lorsque la blastéa mère du proplastide qui constitue notre point de départ, a effectué le dernier doublement du nombre de ses cellules, elle constitue une nappe sphérique, composée de cellules semblables entre elles, étroitement serrées les unes contre les autres et séparées par des cloisons très minces. Ces cellules sont prismatiques, généralement hexagonales, terminées par deux basés polygonales bombées, une base proximale et une base distale.

Cette nappe cellulaire, qui constitue la jeune blastéa maternelle et que nous retrouverons, sous une forme identique, dans la jeune blastéa-fille dont nous allons étudier l'ontogénèse, est homologue

au blastoderme de la blastéa animale ; mais, c'est un blastoderme dont les cellules ne sont aptes à subir, l'importante différenciation ergasio-gonidienne mise à part, que des différenciations peu marquées. De plus, par suite de leur mode de formation, qui est comparable à une invagination de la nappe maternelle (fig. 29 et 31), les cellules de la jeune blastéa présentent une orientation inversée qui, pour être amenée en orientation normale, nécessitera une extroversion générale de la nappe (fig. 104 et 105).

Comme toutes les gonidies secondaires, les gonidies du *Volvox* sont les cellules résiduelles qui, au lieu de subir la différenciation par laquelle les gonidies primaires sont transformées en ergasies condamnées à mourir, conservent le caractère primitif, ancestral, de téléplastides éventuellement impérissable, c'est-à-dire le caractère de cellules reproductrices.

La gonidie asexuée, ou cyte asexué, devient le proplastide, c'est-à-dire le stade initial, unicellaire, de la blastéa asexuée dont nous allons étudier l'ontogénèse.

La nappe blastéenne, venant de terminer ses bipartitions, est, tout d'abord, composée de cellules indifférenciées, semblables les unes aux autres ; mais, immédiatement après l'extroversion (fig 104 E et 36), un petit nombre de cellules se montrent aptes à échapper à la différenciation ergasienne et à conserver l'état ancestral de gonidies. Il ne s'agit plus, ici, de gonidies primaires, réduites à leurs propres moyens, mais de gonidies secondaires, c'est-à-dire entourées d'ergasies adaptées à leur service. Ces gonidies augmentent le volume de leur noyau, de leur cytoplasme et de leur chromatophore. Ce dernier met précocement en route la multiplication des pyrénoides qui seront à répartir entre les ontoplastides. A ce moment, la jeune blastéa maternelle présente la constitution représentée, en coupe, par la figure 36. Chacune de ses gonidies en voie de croissance est l'état jeune du proplastide d'une nouvelle blastéa.

Dans les blastéas asexuées de *J. aurea*, le nombre des gonidies varie de 4 à 16. Il est souvent de 8.

Il y en a deux, très jeunes, dans la coupe, représentée par la figure 36, où elles se distinguent déjà par leur volume.

Les gonidies grossissent, surtout, dans leur région proximale, où le chromatophore devient de plus en plus volumineux et où le pyrénoidé initial, unique, se multiplie.

La croissance de la gonidie résulte, à la fois, de l'activité photosynthétique de son propre chromatophore et de celle des

chromatophores des ergasies, surtout de celles de l'hémisphère phialoporique. Cette activité est d'autant plus grande que la blastéa maternelle, contenant la jeune blastéa qui nous occupe, cherche sans cesse, à atteindre des régions où l'éclairage est le plus favorable à la photosynthèse.

Le proplastide devient, d'abord, piriforme et biflagellé, comme les ergasies (fig. 37 et 38); mais il ne tarde pas à prendre la forme sphérique et à faire disparaître ses flagellums (fig. 39 et 40). Il finit par devenir relativement très volumineux, car, tandis que le diamètre des ergasies est de 4 à 6  $\mu$ , le sien arrive à être compris entre 15 et 30  $\mu$ . Les gonidies représentées par les figures 40 et 46, et qui paraissent être matures, ont, la première, 20, et la seconde, 29  $\mu$  de diamètre.

Vues sur la surface de la blastéa, les gonidies sont entourées de 6 ergasies ou, par suite d'un refoulement latéral de ces dernières, d'un nombre un peu plus grand, tel que 7 ou 8.

#### *Éléments constitutifs du proplastide.*

Les gonidies matures (et en particulier l'oocyte et le zygote) possèdent un gros chromatophore qui leur donne une coloration verte, foncée. Celui-ci contient, dans sa région distale, des grains d'amidon et, dans sa région proximale, des pyrénoides volumineux qui déterminent, sur la face interne du chromatophore, des mamelons saillants vers l'intérieur du plastide. Le chromatophore du proplastide considéré n'est pas néoformé. Il provient, à travers la succession de toutes les bipartitions qui constituent l'ontogénèse de la blastéa maternelle, du proplastide de cette dernière.

Le cytoplasme présente, soit dans sa région périnucléaire, soit dans une région plus externe (oosphère, zygote) de grandes vacuoles dont l'ensemble constitue le plasmocèle du plastide.

Le cytoplasme périnucléaire, compact, du zygote (*V. globator*, fig. 113 et 114) loge des corpuscules, très colorables par l'hématoxyline, dans lesquels s'accumulent les substances de réserve autres que l'amidon. Dans certaines préparations, il semble que ces corpuscules proviendraient de mitochondries, issues du caryosome pendant la période de repos du noyau. Ces corpuscules se multiplient par bourgeonnement (*V. globator*, fig. 115).

### *Noyau du proplastide et des ontoplastides.*

Chez les Volvocinées, la partie essentielle du noyau est le caryosome. Celui-ci est entouré d'une membrane propre et accompagné du centrosome. Il contient les chromosomes et les éléments du fuseau achromatique. Ici, le suc nucléaire ne paraît pas contenir de véritables éléments nucléaires. Il semble être simplement un milieu spécial, qui entoure le caryosome, et dans lequel s'effectuera la caryocinèse. Quant à la membrane nucléaire, c'est une simple condensation du cytoplasme, au contact du suc nucléaire. Dans le proplastide et dans les ontoplastides, le centrosome consacre toute son énergie et toute son activité à la réalisation des caryocinèses. Au contraire dans les ergasies, où le noyau se simplifie par disparition du suc nucléaire, le centrosome, désormais affranchi de son rôle caryocinétique, se dédouble et se consacre à l'émission des deux flagellums et à l'entretien de leur activité. Le dédoublement final, de l'appareil cinétique, en deux appareils flagellaires, semble représenter le prélude d'une caryocinèse qui ne trouve plus les conditions nécessaires à sa réalisation (fig. 3, 6 à 10, 20, 21, 40).

### **Déterminisme des bipartitions cellulaires.**

Dans les pléthéas primitives (essaim de planoplastides du *Phytoflagellate*, filament, à une file de cellules, de l'*Ulothrix* ou de la *Chlorophycée*, nappe à une seule assise de cellules de la *Tétraporacée* ou de l'*Ulvacée*) chaque bipartition est en général suivie d'un accroissement qui, doublant le volume de la cellule, rétablit un volume spécifique normal.

On peut supposer, dans ce cas, que la croissance augmentant la grandeur du rapport du volume de la cellule à sa surface, celle-ci devient insuffisante pour satisfaire aux échanges qui doivent s'effectuer entre la cellule et le milieu extérieur. Il y a là, probablement, une cause qui contribue à déterminer la division cellulaire.

Mais, cette cause ne peut pas être invoquée pour les blastéas, car les divisions y portent sur un proplastide qui est une cellule devenue énorme et qui donne des ontoplastides de plus en plus petits. Dans ce cas, la cause déterminante des bipartitions réside probablement dans une modification du protoplasme, survenue dans le proplastide, modification qui crée, dans l'édifice cellulaire,

un équilibre instable, dont la rupture brusque déclanche la mise en route et la répétition précipitée des bipartitions constituant l'ontogénèse blastéenne.

Il est, ainsi, probable que le déterminisme des bipartitions cellulaires n'est pas le même dans la pléthéa et dans la blastéa.

**Faits caractéristiques de la multiplication des cellules,  
dans l'ontogénèse de la blastéa volvocéenne.**

A partir d'un stade de rang suffisamment élevé, les cellules sont des troncs de pyramide généralement à six côtés. Chacune des cellules dessine, sur la surface extérieure de la blastéa, un polygone qui est, en général, hexagonal. La forme et l'agencement de ces polygones sont rigoureusement déterminés par le processus ontogénétique.

Chaque stade de bipartition fait apparaître (fig. 94 à 97) :

1. Des nouveaux sommets de polygones, sommets qui sont définitifs et peuvent, en conséquence, recevoir, dès leur apparition, des numéros d'ordre définitifs, tels que ceux adoptés dans la figure 91 (pl. 14).

2. Des nouveaux côtés de polygones, côtés dont :

les uns, signalés, dans plusieurs de nos figures, par un astérisque, sont définitifs, même si l'ontogénèse doit se prolonger au delà du stade de la dixième bipartition ;

les autres ne sont pas définitifs, parce qu'ils sont destinés à être pliés par des bipartitions ultérieures ;

3. Des nouveaux polygones, dont aucun n'est définitif tant que le stade de la bipartition finale n'est pas survenu.

Nous allons suivre, à travers les stades successifs de l'ontogénèse, l'apparition et le sort :

des polygones en question, qui représentent les cellules ;

des côtés de ces polygones, côtés qui représentent les facettes cellulaires latérales ;

des sommets de ces polygones, sommets qui représentent les arêtes latérales des facettes cellulaires.

Sauf celles qui font partie du contour du phialopore partiellement fermé par le rapprochement momentané de ses quatre languettes, chaque facette cellulaire latérale comporte un plasm-

desme d'inachèvement de la division cellulaire. La multiplication ontogénétique de ces plasmodesmes, par fissuration, marche de pair avec la multiplication des facettes, par pliage.

### Stade de la I<sup>re</sup> bipartition ou de 2 cellules.

Le proplastide qui, à maturité, est à peu près sphérique (fig. 40, 44, 46) se divise en deux, par un plan perpendiculaire à la surface de la blastéa qui l'a formé (fig. 42, 43, 45, 47 à 50). De cette bipartition, résultent deux ontoplastides qui restent accolés par des facettes planes (fig. 42 et 43).

La scissure de division du cytoplasme ne s'achève pas complètement et les deux cellules restent réunies par un large plasmodesme d'inachèvement de bipartition *p 1* (fig. 47 et 49). C'est, surtout, à cause de la tension de ce plasmodesme que les deux cellules (qui ne sont pas réunies par des membranes fermes et soudées), restent étroitement serrées l'une contre l'autre en prenant, l'une et l'autre, une forme hémisphérique.

Le serrage des cellules, les unes contre les autres, résulte, aussi, à ce stade et aux suivants, de la présence d'une très mince membrane blastéenne, étroitement appliquée sur la surface de la blastéa, et qui ne s'en écarte, par un gonflement qui en fait une vésicule, qu'au moment où les bipartitions sont terminées.

### Acquisitions définitives réalisées par la I<sup>re</sup> bipartition.

De la première bipartition résultent, comme acquisitions définitives :

1<sup>o</sup> la division de la blastéa en deux hémisphères méridiens, égaux.

2<sup>o</sup> la réduction, des plans de symétrie, à trois :

1. le plan de la bipartition,
2. le plan équatorial,
3. le plan méridien passant les centres des noyaux.

Quant au plasmodesme *p 1* et à la facette de contact, connexe de ce plasmodesme, ils ne sont pas définitifs, la facette étant destinée à être pliée en trois facettes, et le plasmodesme étant destiné à être fissuré en trois plasmodesmes, lors de la deuxième bipartition.]

### Stade de la II<sup>e</sup> bipartition ou de 4 cellules.

Les surfaces de division du II<sup>e</sup> stade de bipartition ou stade de 4 cellules, sont à peu près perpendiculaires sur la surface de la I<sup>re</sup> bipartition. Elles consistent en deux surfaces, un peu décrochées l'une par rapport à l'autre (fig. 51) qui divisent :

la cellule  $\underline{G}$  en deux cellules  $G$  et  $g$  ;

la cellule  $\underline{D}$  en deux cellules  $D$  et  $d$ .

Les quatre cellules  $G$ ,  $g$ ,  $D$ ,  $d$ , prennent les formes et les positions d'équilibre indiquées par la figure 52 qui représente une vue par le pôle crucial.

On voit que les deux surfaces de la II<sup>e</sup> bipartition déterminent le pliage en trois de la surface de la I<sup>re</sup> bipartition, surface qui forme, dès lors, 3 facettes cellulaires.

Les figures 54 et 56 F schématisent l'étalement élastique, plan, des surfaces des 4 quadrants, ces surfaces étant disposées linéairement. La figure 58 représente le même étalement, disposé radialement autour du pôle crucial.

Pour éviter des erreurs, l'orientation donnée à la blastéa, dans les dessins, doit être bien précisée. Les diverses orientations possibles sont indiquées par la figure 56.

Les figures 56 A, B, C montrent les positions que prennent les traces des deux bipartitions et les quatre cellules, lorsqu'on fait rouler la blastéa de gauche à droite. Les figures 56 A, D, E montrent les positions, différentes, de ces mêmes éléments, lorsqu'on fait rouler la blastéa de haut en bas. Ces figures indiquent clairement, pour le stade de 4 cellules, la constitution et l'orientation de la blastéa, considérée dans les diverses positions qu'on peut lui donner. On voit que le roulement vers le bas conserve les situations respectives, gauche et droite, des quadrants  $G$  et  $D$ , mais inverse les situations des quadrants  $g$  et  $d$  ; tandis que le roulement vers la droite inverse la situation des quadrants  $G$  et  $D$ , mais conserve les situations des quadrants  $g$  et  $d$ . Il y a lieu de tenir compte de cela, lorsqu'on représente une blastéa sphérique par deux figures montrant, l'une, l'hémisphère phialoporique, l'autre, l'hémisphère crucial. Ainsi, par rapport aux figures 65 A, 66 A, 67 A, les figures 65 B, 66 B et 67 B supposent le roulement de haut en bas, tandis que, par rapport à la figure 72 A, la figure 72 B suppose le roulement de gauche à droite.

Les figures 55 B, C, D sont des schémas représentant les 4 cel-



lules séparées les unes des autres et montrant la facette centrale de contact des cellules *G* et *D*. Cette facette de contact, qui est, dès son apparition, une facette définitive, se raccourcit lorsque les 4 cellules commencent à s'écarter, à leur partie supérieure, pour faire apparaître, ce qui a lieu très précocement, le blastocèle et son orifice le phialopore (fig. 57, 59, 61 et 62). Les quatre noyaux occupent une situation voisine du pôle crucial (fig. 59 et 61).

#### *Plasmodesmes du stade de 4 cellules.*

Le stade de la II<sup>e</sup> bipartition comporte (fig. 53 B et C) 5 plasmodesmes :

Un plasmodesme *1t\**, plasmodesme moyen (définitif) de la fissuration en trois de *p1* ;

Deux plasmodesmes *1tgD* et *1tGd*, plasmodesmes latéraux (non définitifs) résultant de la fissuration en trois de *p1* ;

Deux plasmodesmes *p2*, plasmodesmes intrinsèques de la II<sup>e</sup> bipartition.

En outre de ces 5 plasmodesmes intrinsèques de la tétrade, il y a des plasmodesmes périgonidiens, étirés (fig. 57), qui unissent les 4 ontoplastides aux ergasies de la blastéa maternelle et qui persistent pendant les premiers stades de l'ontogénèse.

#### *Acquisitions définitives réalisées par le stade de 4 cellules.*

Le stade de la II<sup>e</sup> bipartition détermine l'apparition définitive (fig. 62) :

1. de la division de la blastéa en 4 quadrants ;
2. de deux sommets réels, 0, 0, et de deux sommets, 61, 61, qui sont virtuels, parce qu'ils s'effacent sur le contour du phialopore ;
3. d'un côté définitif 00\*.

#### *Importance ontogénétique du stade de 4 cellules.*

Le résultat de la II<sup>e</sup> bipartition est la constitution d'une première tétrade.

Par ce terme de tétrade, il faut entendre tout groupe de 4 plastides provenant d'une cellule divisée, successivement par une bipartition de rang impair et par une bipartition de rang pair.

Les 4 cellules constitutives de cette tétrade ne prennent pas, chez le Volvox, la disposition d'équilibre de 4 cellules libres, qui seraient simplement accolées par leurs surfaces visqueuses, dispo-

sition qui serait celle du tas tétraédrique de quatre boulets (tétrade tétraédrique). Ils en sont empêchés par les 5 plasmodesmes qui obligent les quatre cellules à conserver leur disposition primitive en tétrade plane.

Ce stade de tétrade plane est particulièrement intéressant, dans l'ontogénèse de la blastéa volvocéenne, parce que toute cette ontogénèse peut être considérée comme une formation répétée de telles tétrades.

En effet, si, dans l'ontogénèse de la blastéa volvocéenne, on ne considère que les stades correspondant à des nombres de cellules égaux aux puissances successives de 4, c'est-à-dire les stades de  $4^0=1$ ,  $4^1=4$ ,  $4^2=16$ ,  $4^3=64$ ,  $4^4=256$ ,  $4^5=1024...$ , on peut dire que l'un quelconque,  $4^n$ , de ces stades résulte :

1° de la transformation de chaque cellule du stade  $4^{n-1}$  en une tétrade plane, qui demeure en place, là où elle s'est formée ;

2° de l'apparition de 5 plasmodesmes intrinsèques, dans chacune des tétrades néoformées ;

3° de la transformation, suivant une loi déterminée, de l'ensemble des plasmodesmes de chacun des plastides du stade  $4^{n-1}$  en un ensemble, plus compliqué, de plasmodesmes extrinsèques de la tétrade.

4° d'une augmentation du nombre des côtés des polygones d'affleurement des cellules, augmentation égale à celle du nombre des plasmodesmes.

### Stade de la III<sup>e</sup> bipartition ou de 8 cellules.

Chez le *V. globator*, la III<sup>e</sup> bipartition se rapproche toujours de la direction longitudinale.

Chez le *J. aurea* cette bipartition se rapproche, tantôt, de la direction longitudinale, tantôt, de la direction transversale.

Nous n'examinerons ici que le premier de ces deux cas, parce qu'il est commun aux deux espèces citées.

Il est possible que chez le *J. aurea*, la III<sup>e</sup> bipartition apparaisse toujours dans une direction plus ou moins transversale et que tantôt elle se redresse et tantôt ne se redresse pas. En tous cas il est certain que parfois, la III<sup>e</sup> bipartition apparaît et persiste dans la direction transversale comme l'indique la figure 68.

Lorsque le stade octocellulaire du *J. aurea* se présente avec l'aspect de la figure 106, qui est identique à celui fourni par le

V. globator, on est certainement en présence d'une division longitudinale oblique donnant un phialopore morphologiquement octangulaire. Si les 4 cellules *g* arrivent à se toucher, par suite de leur turgescence, le phialopore devient, en apparence, quadrangulaire; mais il ne le devient pas, au point de vue morphologique.

Afin de rendre nos figures plus claires, nous adopterons, à partir de la bipartition III inclusivement, un graphique spécial (fig. 63) pour représenter les traces des bipartitions, sur la surface de la blastéa.

Dans le cas où la trace de la III<sup>e</sup> bipartition se rapproche de la direction longitudinale, le schéma de l'étalement plan des 4 quadrants autour du pôle crucial se présente comme l'indique la figure 64. La figure 69 est un autre schéma, similaire du précédent. Ces deux étalements plans rendent bien claires les figures sphériques 65, 66 et 67. Ils montrent qu'au stade de 8 cellules :

la cellule *G* a donné les cellules  $\overline{G\ G}$  et  $\overline{G\ D}$ ;

la cellule *g* a donné les cellules  $\overline{g\ G}$  et  $\overline{g\ D}$ ;

la cellule *D* a donné les cellules  $\overline{D\ G}$  et  $\overline{D\ D}$ ;

la cellule *d* a donné les cellules  $\overline{d\ G}$  et  $\overline{d\ D}$ ;

Dans la figure 65, les plans de bipartition III n'atteignent pas le phialopore qui reste, en apparence, quadrangulaire.

Dans la figure 66, au contraire, ces plans atteignent le phialopore qui devient octogonal.

Lorsque les 8 cellules ont pris leurs formes et leurs rapports d'équilibre, l'étalement, plan, présente l'aspect indiqué par la figure 69.

Dans cette dernière figure, nous constatons, qu'aux sommets 0 et 61 créés, dans chaque quadrant, par le stade de la II<sup>e</sup> bipartition, la III<sup>e</sup> ajoute les sommets 8 et 53. On retrouvera ces 4 sommets, avec leurs numéros propres, au stade final de 1024 téléplastides (fig. 91).

#### Stade de la IV<sup>e</sup> bipartition ou de 16 cellules.

Le stade de la IV<sup>e</sup> bipartition ou de 16 cellules, vu par le pôle phialoporique, présente souvent, lorsque ses cellules sont turgescentes, l'aspect de la figure 107. Cette figure, sur laquelle l'ensemble des quatre cellules du quadrant *d* est indiqué par des hachures, est à comparer aux figures 106 (stade de 8 cellules) et 108 (stade

de 32 cellules). Le phialopore est octogonal. En comparant la figure 107 (stade de 16 cellules), avec la figure 92 (stade de 1024 cellules), on voit que, dans chaque quadrant :

la cellule  $g$  est la méristémie du quart de quadrant  $gd, gD, gG, gg$  ;

la cellule  $D$  est la méristémie du quart de quadrant  $Dd, DD, DG, Dg$  ;

la cellule  $G$  est la méristémie du quart de quadrant  $Gd, GD, GG, Gg$  ;

la cellule  $d$  est la méristémie du quart de quadrant  $dd, dD, dG, dg$ .

Au stade de la bipartition précédente III, le quadrant se trouve composé d'une dyade de cellules, c'est-à-dire de 2 cellules qui, dans chaque quadrant, s'appellent  $\underline{G}$  et  $\underline{D}$  (fig. 69).

La bipartition IV, représentée par la figure 70, divise :

la cellule  $\underline{G}$ , en deux cellules  $G$  et  $g$ ,

la cellule  $\underline{D}$ , en deux cellules  $D$  et  $d$ ,

et fait apparaître dans chaque quadrant 4 sommets nouveaux 23.08, 24, 37, 37.23, sommets qui s'ajoutent aux 4 sommets apparus au stade précédent et, comme eux, se retrouveront au stade final (fig. 91).

Lorsque les 4 ontoplastides du quadrant ont pris leurs formes et leurs rapports d'équilibre ils présentent la disposition indiquée par les figures 71 et 72. Nous retrouvons ici (fig. 70 et 71), marqué d'une étoile, le côté définitif créé par la bipartition II, mais il n'y a pas d'autres côtés définitifs, car, parmi les symboles numériques, qui définissent la situation définitive des sommets, il n'y en a pas qui se suivent immédiatement. Ainsi par exemple nous voyons apparaître le sommet 23.08, mais, ni 23.07, ni 23.09, ni 21.07 (fig. 91), sommets dont l'apparition est nécessaire pour que 23.08 soit l'extrémité d'un côté définitif.

Les figures 72 A et B, sont des vues sphériques du stade de 16 cellules. Elles sont bien expliquées, par leur comparaison avec l'étalement plan représenté par la figure 71. La figure 72 C a pour but de faire ressortir la torsion des quadrants. Dans l'un d'eux, le quadrant  $g$ , se trouvent indiquées les dénominations  $G, g, D, d$ , des 4 cellules constitutives de la tétrade qui forme le quadrant. Sur la vue de l'hémisphère crucial (fig. 72 B et C), les affleurements des deux cellules  $G$  et  $d$ , de chaque quadrant, sont presque entiè-

rement visibles, mais les affleurements des deux cellules  $g$  et  $D$  ne le sont qu'en faible partie. C'est l'inverse, sur la vue de l'hémisphère phialoporique (72<sup>1</sup>A).

### Stade de la V<sup>e</sup> bipartition ou de 32 cellules.

Le stade de la V<sup>e</sup> bipartition ou de 32 cellules, vu par le pôle phialoporique, présente souvent, lorsque ses cellules sont turgescentes, l'aspect de la figure 108, sur laquelle l'ensemble des 6 (sur 8) cellules visibles, du quadrant, est indiqué par des hachures.

En comparant la figure 74 avec la figure 92 on voit que chacune des cellules du stade 32 est la méristémie de deux tétrades de tétrades (32 cellules) du stade 1024. Ainsi :

La cellule  $g\underline{D}$  (fig. 74) est la méristémie des deux tétrades de tétrades  $gd$  et  $gD$  (fig. 92)

— $g\underline{G}$	—	$gG$ — $gg$ —
— $D\underline{D}$	—	$Dd$ — $DD$ —
— $D\underline{G}$	—	$DG$ — $Dg$ —
— $g\underline{D}$	—	$Gd$ — $GD$ —
— $g\underline{G}$	—	$GG$ — $Gg$ —
— $d\underline{D}$	—	$dd$ — $dD$ —
— $d\underline{G}$	—	$dG$ — $dg$ —

La disposition des traces de la V<sup>e</sup> bipartition est indiquée sur la figure 73, qui représente l'étalement plan des deux quadrants  $G$  et  $g$  du stade de la IV<sup>e</sup> bipartition.

Lorsque les cellules ont pris leurs formes et leurs rapports réciproques d'équilibre, elles présentent, sur la surface du quadrant, la disposition représentée par les figures 74 et 77. Cette disposition comporte une bande moyenne, oblique, uniquement formée de pentagones ( $G\underline{G}$ ,  $G\underline{D}$ ,  $D\underline{G}$ ,  $D\underline{D}$ ). Deux des cellules cruciales sont hexagonales (quadrants  $g$  et  $d$ ) et, les deux autres, heptagonales (quadrants  $G$  et  $D$ ). Les cellules  $g\underline{G}$  et  $d\underline{D}$  sont des hexagones. La cellule phialoporienne  $g\underline{D}$  est assimilable, dans deux quadrants, à un hexagone ; dans les deux autres quadrants, à un heptagone.

Au stade de 32 cellules, la blastée, vue par ses pôles, présente l'aspect indiqué par les figures 76 A et B, qui montrent la torsion de l'hémisphère phialoporien par rapport à l'hémisphère crucial. Les figures 75 A et B reproduisent les deux précédentes, mais avec l'emploi du graphique conventionnel, adopté pour les traces des surfaces de bipartition.

*Acquisitions définitives réalisées par le stade de 32 cellules.*

Les acquisitions nouvelles et définitives réalisées, dans chaque quadrant, par le stade de la V<sup>e</sup> bipartition ou de 32 cellules, consistent en 8 sommets dont les symboles numériques sont :

15, 15.08, 21.07, 29.23, 31.08, 39.24, 45.23, 46

et dont nous voyons les situations téléplastidiennes, dans la figure 91.

De ces sommets, il y en a deux qui font apparaître, chacun, un côté définitif. Ce sont :

21.07, avec le sommet préexistant 23.08,  
et 39.24, avec le sommet préexistant 37.23.

**Stade de la VI<sup>e</sup> bipartition ou de 64 cellules.**

La figure 78 représente l'étalement plan de deux quadrants du stade de 32 cellules avec l'indication des traces de bipartition du stade de 64 cellules.

On voit dans cette figure que, les traces de bipartition des 4 cellules cruciales et des 4 cellules phialoporiennes correspondantes mises à part, toutes les autres traces sont alignées de manière à former, sur l'ensemble des 4 quadrants, 4 alignements de lignes de divisions décrochées, les unes par rapport aux autres.

Comme on peut le reconnaître, en examinant les figures 77 et 78, l'un de ces 4 alignements traverse les cellules :

$Gd\underline{D}$  ,  $g\underline{GG}$  ,  $g\underline{GD}$  ,  $g\underline{DG}$  ,  $g\underline{DD}$  ,  $Dg\underline{G}$  .

On voit que ces cellules sont :

une cellule hexagonale du quadrant *G* (cellule à gauche du sommet 24),

les quatre cellules pentagonales du quadrant *g*,

une cellule hexagonale du quadrant *D* (situé à droite du quadrant *g* mais non représenté dans les figures 77 et 78).

Ainsi, les 4 alignements de traces de bipartition peuvent être considérés comme reliant entre eux, par une ligne brisée sinueuse, les 4 quadrants ; c'est-à-dire comme :

prenant naissance du côté droit de chacun des quadrants (cellule *d* *D*) ;

traversant obliquement de bas en haut 4 cellules du quadrant voisin de droite ;

se terminant sur le côté gauche du quadrant suivant de droite (cellule *g* *G*).

La VI<sup>e</sup> bipartition, qui porte de 8 à 16 le nombre des cellules du quadrant, fait apparaître, pour chaque quadrant :

8 traces de bipartition nouvelles, ou 8 côtés non définitifs ;

16 sommets nouveaux situés :

6 sur la trace I (ou II),

4 sur la trace III,

2 sur les deux traces IV,

4 sur deux des quatre traces V ;

13 côtés définitifs nouveaux situés :

6 sur la trace I (ou II) (dont un phialoporique virtuel)

3 sur la trace III

2 sur les deux traces IV

2 sur deux des quatre traces V

ce qui, avec les 2 côtés définitifs préexistants (fig. 74, *g*) fait 15 côtés définitifs par quadrant, et  $4 \times 15 + 2 = 62$  pour la blastéa (y compris les côtés phialoporiques virtuels).

La figure 79 représente un quadrant après que ses 16 cellules ont pris leurs formes et leurs positions d'équilibre.

On constate, à ce stade, que le groupement tétradique comporte 4 tétrades, dont deux sont linéaires et deux, losangiques.

L'aspect d'une vue sphérique de l'hémisphère crucial, dans le cas où il est très régulier, est donné par les figures 81 et 83, figures dont la première représente les traces de bipartitions au moyen du graphique conventionnel. La figure 82 indique la torsion des quadrants, par rapport aux quatre cellules cruciales.

La figure 80 représente l'étalement élastique, plan, de toute la surface sphérique de la blastéa, supposée découpée en ses quatre quadrants. Le phialopore y est représenté sous la forme octogonale. Mais, à ce stade de 64 cellules, la bordure du phialopore est en général assez irrégulière et comporte souvent plus de 8 côtés. La figure 84 représente un phialopore régulier à 12 côtés.

#### **Stade de la VII<sup>e</sup> bipartition ou de 68 cellules.**

La disposition des surfaces de la VII<sup>e</sup> bipartition ou de 128 cellules comporte certaines variantes, qui, malgré leurs différences, semblent conduire presque toujours au stade final représenté par la figure 91.

Dans le cas normal (fig. 85), les surfaces de bipartition présentent une direction uniforme dans les tétrades linéaires et une autre direction uniforme dans les tétrades losangiques.

Lorsque les cellules ont pris leurs formes et leurs positions d'équilibre elles présentent la disposition représentée par la figure 86. Sur cette figure on a indiqué :

les symboles numériques des sommets qui se trouvent sur les lignes de bipartition I et II sommets qui se retrouvent au stade final (fig. 91);

les symboles des cellules de la partie gauche du quadrant ;

les côtés définitifs de polygones, côtés qui sont marqués par un astérisque et dont le nombre se trouve augmenté de 10 par quadrant.

Les surfaces de bipartition VII effectuent le pliage en deux, ou le pliage en trois, de facettes cellulaires préexistantes.

Le pliage en trois donne ou ne donne pas un pli moyen définitif.

Le pliage en trois, donnant un pli moyen définitif, porte sur :

8 lignes de bipartition VI,

2 lignes de bipartition V,

Le pliage en trois, donnant un pli moyen non définitif, porte sur :

1 côté provenant de la ligne de bipartition I (ou II), côté appartenant aux cellules pentagonales *gg*, *dd* (fig. 84 et 85).

Le pliage en deux porte sur :

4 côtés provenant des deux lignes de bipartition IV,

4 côtés provenant de la ligne de bipartition III,

1 côté provenant de la ligne de bipartition II,

1 côté provenant de la ligne de bipartition I.

Ces pliages en deux ne font pas apparaître de nouveaux côtés définitifs, de polygones du stade final. Mais on voit, en examinant la figure 87, que ces 10 pliages en deux sont les débuts de 10 pliages en trois, qui seront achevés par la bipartition VIII, et que ces 10 pliages donneront 10 plis moyens qui seront des côtés définitifs.

A ce stade de 128 cellules, qui est un stade de bipartition impair (VII) on constate que, sur certaines lignes brisées, il y a alternance de côtés définitifs et de côtés non définitifs; mais cette alternance n'est pas générale, comme dans les stades de bipartition pairs.

La figure 109 indique deux variantes du stade de 128 cellules.

La figure 86 *bis* est la coupe d'une blastéa du même stade (voir la légende explicative de cette figure).



### Stade de la VIII<sup>e</sup> bipartition ou de 256 cellules.

La figure 87 représente l'étalement élastique, plan, du quadrant *g* du stade de 128 cellules, avec l'indication des lignes de la bipartition VIII, qui donne le stade de 256 cellules.

Les lignes de bipartitions VIII présentent les particularités suivantes :

1. Elles sont croisées avec les lignes de bipartition VII ;
2. Elles plient en trois toutes les lignes de bipartition VII, et le pli moyen est un côté définitif de polygone du stade final (fig. 91) ;
3. Elles ne plient pas les côtés provenant de la bipartition VI ;
4. Elles plient en trois côtés un certain nombre de côtés provenant de la bipartition V et le pli moyen est un côté définitif ;
5. Elles plient, en deux, des côtés provenant de la bipartition IV, et l'un des deux côtés ainsi produits est définitif. On constate, dans ce cas, que :

les lignes de bipartition IV sont pliées en 3 par la succession des 2 bipartitions V et VI et le pli moyen est un côté définitif (cellule *G d G*) ;

chacun des deux plis latéraux fournis par ce premier pliage en trois est, à son tour, plié en trois par la succession des 2 bipartitions VII et VIII et le pli moyen est un côté définitif (cellules *G d d* et *G G d*).

6. Elles plient en 3, deux côtés appartenant à la bipartition III et le pli moyen est définitif (cellules *G d d* et *G D d*).

7. Elles plient, en deux, quatre côtés appartenant à cette même bipartition III. Ce pliage en deux ayant été précédé d'un pliage en deux, effectué par VII, il en résulte que la succession des bipartitions VII et VIII effectue un pliage en trois dont le pli moyen donne un côté définitif.

8. Elles plient en trois, ou concourent, avec la bipartition VII, à plier en trois, des côtés appartenant aux lignes I et II, et le pli moyen est un côté définitif.

Le résultat de la VIII<sup>e</sup> bipartition est pour le quadrant :

de faire passer le nombre des cellules de 32 à 64 ;

de faire apparaître 32 traces de bipartition VIII ;

de faire apparaître 64 sommets définitifs ;

d'augmenter de 64 dont 38 définitifs le nombre des côtés.

On retrouve ici cette règle que, dans les stades de bipartition pairs, les côtés définitifs alternent avec les côtés non définitifs (fig. 87 et 88).

A la suite de la VIII<sup>e</sup> bipartition, qui donne le stade de 256 cellules, les 64 cellules du quadrant prennent les formes et positions d'équilibre indiquées par la figure 88.

Sauf les exceptions résultant de bipartitions accidentellement irrégulières, les polygones d'affleurement des 64 cellules comprennent sur chacun des deux quadrants qui fournissent le côté sur lequel se trouve le pôle crucial :

2 cellules latérales, à 5 côtés ;

60 cellules à 6 côtés ;

1 cellule cruciale à 7 côtés ;

1 cellule phialoporique ayant virtuellement 7 côtés.

Cet ensemble de cellules présente (les déformations accidentelles étant éliminées) une grande régularité. La régularité est remarquable surtout en ce qui concerne l'arrangement des côtés définitifs, de polygones du stade final (fig. 91).

Les côtés des polygones du stade VIII ou de 256 cellules forment, sur le quadrant, des lignes brisées régulières, de composition complexe, c'est-à-dire composées d'éléments fournis par plusieurs des stades de bipartition, Ce sont :

1. Des lignes brisées, transversales, telles que la ligne allant, du point 23 de droite, au point 24 de gauche ;
2. Des lignes brisées, diagonales, telles que la ligne allant, du point 15 de droite, au point 46 de gauche ;
3. Des lignes brisées, diagonales, symétriques des précédentes.
4. Les lignes brisées formant les côtés I et II du quadrant et les lignes brisées, courbes, parallèles à ces côtés, telles que la ligne allant, parallèlement à II, du point 3 de droite au point 57 de droite.

Il se trouve que :

les premières de ces lignes brisées ne comportent pas de côtés définitifs de polygones ;

Les deuxièmes, troisièmes et quatrièmes de ces lignes, sont des alternances de côtés définitifs et de côtés non définitifs.

Enfin, on remarque que :

les côtés définitifs sont disposés suivant des bandes transversales, baissant à leur extrémité droite, telles que la bande allant, de l'élément 19 ★ 20 de gauche, à l'élément 15 ★ 16 de droite.

les côtés non définitifs sont disposés suivant des bandes diagonales, telles que la bande ayant pour extrémités l'élément 20-23, de gauche, et l'élément 50-53, de droite.

A ce stade, nous constatons que les 64 cellules du quadrant

forment 16 tétrades losangiques à chacune desquelles appartiennent 4 des 64 côtés définitifs.

Les 16 tétrades constituent 4 tétrades de tétrades, dont deux sont linéaires et deux, losangiques. Les dénominations des cellules sont inscrites dans l'une des deux tétrades losangiques. Ces dénominations comportent 4 lettres, qui sont les trois lettres, inscrites dans chaque cellule, précédées de la lettre caractéristique du quadrant, lettre qui est, ici, la lettre *g*, inscrite à l'apex du quadrant.

#### **Stade de la IX<sup>e</sup> bipartition ou de 512 cellules.**

Le stade, impair, de la IX<sup>e</sup> bipartition, ou de 512 cellules, rappelle le stade, impair, de la VII<sup>e</sup> bipartition, ou de 128 cellules. Il comporte des explications plus compliquées, mais, au fond, similaires de celles données pour le stade de 128 cellules.

La figure 89 est une reproduction de la figure 88 représentant l'étalement élastique, plan, du stade VIII, avec l'indication des lignes de la bipartition IX.

La tétrade de tétrades qui, dans la figure 88, porte les dénominations de ses 16 cellules devient, dans la figure 89, une tétrade de tétrades de dyades, dont les 32 cellules portent aussi leurs dénominations, composée de 5 lettres qui sont :

la première, le symbole *g*, du quadrant (voir le phialopore) ;

la seconde, le symbole *G*, du quart du quadrant (lettre inscrite dans un petit cercle) ;

les trois autres, les lettres inscrites sur les cellules.

Le phialopore est supposé octogonal, mais il est souvent plus ouvert et se montre bordé de 12 ou 16 ou 20 cellules ou, par suite d'irrégularités, d'un nombre intermédiaire. Au point de vue morphologique, il comporte 4 languettes, bordées chacune, de 7 cellules (cellules comprises entre le point 50 de gauche et le point 50 de droite, ce qui fait 28 cellules pour tout le phialopore.

Lorsque les cellules ont pris leurs formes et leurs positions d'équilibre, elles présentent la disposition indiquée par la figure 90, figure sur laquelle sont indiquées, en outre, les traces de la bipartition X.

#### **Stade téléplastidien de la X<sup>e</sup> bipartition ou de 1024 cellules.**

Dès que les 256 cellules du quadrant représenté par la figure 90 (stade de 1024 cellules) ont pris leurs formes et leurs positions d'équi-

libre, le quadrant présente la disposition finale, très régulière de la figure 91.

Cette figure comporte :

le numérotage partiel (facile à compléter, par interpolation) des sommets des polygones, numérotage établi comme il a été expliqué ci-dessus (page 46);

la représentation, avec le graphique conventionnel, des lignes de bipartition, y compris les amorces des lignes de bipartition extrinsèques du quadrant ;

la dénomination  $G$  du quadrant considéré ;

la dénomination, inscrite dans les cercles, de chacun des quatre quarts ( $g, G, D, d$ ) de quadrant ;

dans le quart de quadrant  $G$ , la dénomination des quatre cellules de l'une des tétrades. Les dénominations complètes de ces quatre cellules sont :

$GGDGd$   
 $GGDGG$   
 $GGDGD$   
 $GGDGg$

La figure 92 indique l'arrangement, en 16 tétrades de tétrades, des 256 cellules du quadrant et comporte :

les symboles numériques des sommets périphériques ;

les symboles numériques 15, 16, 23, 29.07, 23.08, 21.07 des 6 sommets de la cellule mère d'une des tétrades, cellule dont les côtés sont fournis par les 5 bipartitions II, III, IV, V, VI (Voir figures 79 et 91);

les dénominations des cellules dans les deux tétrades de tétrades  $GGD$  et  $GdD$  ;

les numéros des huit bipartitions ayant fourni les côtés des cellules, dans la tétrade de tétrades  $GGG$  (dans ces 3 dernières dénominations, la première lettre est le symbole du quadrant considéré).

Enfin, la figure 93 indique, à une échelle notablement plus petite, ce que devient le quadrant, lorsque les gléums périplastidiens ont écarté les plastides, ont permis à ceux-ci de s'arrondir et ont étiré les faisceaux de plasmodesmes. Pour la simplification du dessin, tous les faisceaux de plasmodesmes sont schématisés par un filament unique.

La figure 102 est un étalement élastique, plan, qui montre l'agencement des cellules, dans les 4 tétrades de tétrades péri-

cruciales. L'ensemble des 4 cellules cruciales est bordé de hachures.

La figure 103 est un étalement élastique, plan, montrant l'agencement cellulaire des 4 languettes du phialopore.

### *Cessation des bipartitions*

Malgré leur activité fonctionnelle, qui produit un notable accroissement de volume de leur ensemble, les ontoplastides deviennent de plus en plus petits, ce qui est un caractère de l'ontogénèse des blastéas.

Mais, dès qu'un dernier doublement du nombre des cellules a réduit celles-ci à une dimension limite, et que les réserves nutritives apportées par le proplastide et celles résultant de l'activité fonctionnelle des ontoplastides sont en partie épuisées, les bipartitions s'arrêtent. Les cellules, qui sont devenues des téléplastides, consacrent, dès lors, leur activité cinétique, non plus à la préparation et à la réalisation de bipartitions de cellules non flagellées, mais à l'émission et à la mise en fonctionnement des flagellums qui caractérisent l'état primitif de plano-plastide libre et nageur, état qui, à la liberté près, est, ici, fidèlement conservé.

### **La blastéa venant d'effectuer sa dernière bipartition.**

#### *Nombre des téléplastides.*

Le nombre des bipartitions étant généralement de dix, chez le *J. aurea*, c'est ce nombre, correspondant à 1024 téléplastides, que nous avons considéré comme normal et que nous avons adopté dans l'étude qui précède.

En réalité, le nombre des bipartitions cellulaires et, par conséquent, le nombre des téléplastides constitutifs des blastéas volvo-céennes agamétiques, est assez variable. Ce nombre dépend :

1. de l'espèce considérée,
2. du volume du proplastide, volume qui dépend, lui-même, de la quantité d'aliments qui, dans les conditions physiologiques rencontrées par la blastéa génératrice, a pu être fournie par cette dernière.
3. chez le *V. globator*, de la position occupée par la blastéa dans l'orthobionte : la blastéa initiale,  $\gamma \sigma$ , en comprenant géné-

ralement moins, les blastéas intercalaires asexuées  $\alpha'_1 \sigma$  à  $\alpha'_n \sigma$  en comprenant généralement plus et la blastéa pénultième gamétocylique,  $\beta' \phi$  en comprenant parfois, encore davantage.

4. des circonstances (composition de l'eau, température, éclairage) dans lesquelles s'est effectué le développement de la blastéa.

Chez le *J. aurea* ce nombre varie, généralement, de  $2^9 = 512$ , à  $2^{11} = 2048$ .

Chez le *V. globator* ce nombre varie, en général, de  $2^{10} = 1024$  à  $2^{14} = 16384$ .

Chez d'autres espèces du genre *Volvox*, le nombre des téléplastides peut être encore plus élevé et atteindre 60 000.

### *Téléplastides.*

Au moment où la blastéa vient d'effectuer sa dernière bipartition, les téléplastides sont, tous, semblables entre eux, n'ayant pas encore commencé à subir la différenciation ergasio-gonidienne.

Chacun de ces téléplastides présente :

un gros noyau situé à l'extrémité proximale de la cellule, extrémité qui deviendra distale, après l'extroversion ;

un ou deux organites d'emmagasinement de réserves ;

à l'extrémité opposée à celle du noyau, un chromatophore vert, plus ou moins bien délimité, plus ou moins cupuliforme, paraissant être formé d'un lacis de tubes ou filaments chlorophylliens et contenant un gros pyrénoloïde.

Ces jeunes téléplastides sont prismatiques et étroitement serrés les uns contre les autres, par suite de la tension des plasmodesmes d'inachèvement de bipartition qui occupent la partie centrale de chacune des facettes, lesquelles sont, généralement, au nombre de six.

### *Plasmodesmes d'inachèvement de division cellulaire.*

Les aires résiduelles d'inachèvement de bipartition sont, pendant toute la période ontogénétique de multiplication des cellules, et au moment de la cessation définitive des bipartitions, des plasmodesmes larges, mais très courts, puisque leur longueur est réduite à l'épaisseur de la cloison, très mince et peu consistante, qui sépare les jeunes cellules. Avant leur étirement par la croissance des gléums périplastidiens, les plasmodesmes ne deviennent visibles, dans les préparations, que lorsqu'ils sont allongés, par suite d'un écartement accidentel des cellules, écartement qui peut

provenir, par exemple, d'une contraction par les réactifs (fig. 3, 29 et 31).

La figure 41 schématise une coupe du blastoderme dans laquelle les cellules sont supposées écartées les unes des autres, pour mettre en évidence les plasmodesmes.

### Phialopore.

#### *Cellules phialoporiennes initiales.*

Le phialopore, qui est déjà ébauché au stade de 4 cellules et devient bien net dès le stade de 8 cellules, subit, au cours de l'ontogénèse, des transformations importantes, qu'il est d'autant plus nécessaire de préciser, qu'elles sont, presque toujours, masquées par la forme très irrégulière que prennent les cellules dans la région phialoporiennne.

Le phialopore apparent est cette lacune que les cellules de la nappe blastéenne présentent autour du pôle phialoporien ; mais, le phialopore réel est plus grand. En effet, celui-ci consiste en quatre fentes, disposées en croix, et, presque toujours, plus ou moins fermées dans leur partie profonde, mais qui, au point de vue morphologique, doivent être considérées comme étant complètement ouvertes, ce qui d'ailleurs arrive, nécessairement, au moment de l'extreversion (fig. 103 et 104).

Bien qu'il commence à s'ouvrir dès le stade de 4 cellules, c'est au stade de 8 cellules (fig. 67) que le phialopore présente un état pouvant être considéré comme étant son véritable état initial.

La figure 64 montre que, dans chaque quadrant, la trace de la bipartition III, créatrice du stade 8, aboutit, sur la trace de la bipartition I ou sur celle de la bipartition II, aux points définitifs 8 et 53, et que cette bipartition III sépare une cellule, G dont l'apex phialoporien est le point 61, d'avec une cellule D, dont l'apex crucial est le point O.

La cellule G est la cellule phialoporiennne du quadrant, car elle est la cellule initiale de la languette du phialopore.

La cellule D est la cellule cruciale du quadrant, parce que c'est d'elle que dérivent les cellules qui, au nombre de 4 à chaque stade, forment le dispositif crucial entourant le pôle crucial. Mais, cette cellule D fournit, en outre, la cellule qui, dans chaque quadrant et à chaque stade, constitue, par l'un de ses plasmodesmes formant

barre d'arrêt, la cellule du fond de la fente phialoporienne (fig. 67, 75 et 103).

Par conséquent, si, à un stade donné, la cellule initiale de la languette est divisée en  $n$  cellules, le nombre total des cellules qui bordent le phialopore est de  $4(n + 1)$ .

### *Ontogénèse du phialopore.*

Chaque quadrant fournit, comme il vient d'être dit, la cellule initiale (fig. 67 et 76) d'une des quatre languettes phialoporiennes (fig. 84 et 103). Ce sont les plans de division aboutissant au pourtour libre de cette cellule qui multiplient le nombre des cellules bordant les languettes.

Aux stades III (8 cellules), IV (16 cellules) et V (32 cellules) la cellule initiale de la languette n'est pas encore divisée (fig. 67, 72, 75) en sorte que la bordure du phialopore comprend  $4(1+1) = 8$  cellules.

Elle est divisée en 2 au stade VI (64 cellules) ce qui donne pour le phialopore le nombre total de  $4(2+1) = 12$  cellules (fig. 79 et fig. 84).

Elle est divisée en 3 au stade VII (128 cellules) ce qui donne le nombre total de  $4(3+1) = 16$  cellules (fig. 86).

Elle est divisée en 4 au stade VIII (256 cellules) ce qui donne le nombre total de  $4(4+1) = 20$  cellules (fig. 87).

Elle est divisée en 6 au stade IX (512 cellules) ce qui donne le nombre total de  $4(6+1) = 28$  cellules (fig. 89 dans laquelle par suite de l'accolement de la base des languettes le phialopore apparent est réduit à 8 cellules).

Elle est divisée en 8 au stade final X (1024 cellules) ce qui avec la cellule d'arrêt de la fente donne 9 cellules par languette, soit 36 cellules pour le phialopore (fig. 90, 91, 92, 93 et 103).

Dans les figures 92 et 103 la cellule d'arrêt de la fente porte la dénomination *D d*.

Nous voyons que le phialopore se présente, dès son apparition, et continuera à se présenter, sous la forme de 4 fentes disposées en croix et limitant 4 languettes. Ces languettes peuvent s'accoler, sur une partie variable de leur longueur et différemment dans les 4 quadrants. Cela réduit et déforme, plus ou moins, l'ouverture du phialopore. Mais, ces déformations étant sans importance morphologique, on peut dire, qu'à chaque stade de bipartition, le phialopore présente une constitution morphologique bien définie.



**DEUXIÈME PÉRIODE DE L'ONTOGÉNÈSE  
(DE L'ACHÈVEMENT DES BIPARTITIONS A LA  
LIBÉRATION DE LA BLASTÉA)**

La première période de l'ontogénèse prend fin, et la deuxième période commence, avec l'achèvement de la dernière bipartition.

Cette deuxième période comporte :

- le retournement ou extroversion de la nappe blastéenne ;
- la différenciation ergasio-gonidienne des téléplastides ;
- le dédoublement de l'appareil cinétique en deux appareils flagellaires ;
- l'émission de paires de flagellums ;
- la détermination asexuée ou sexuée des cytes ;
- l'apparition et la croissance des gléums périplastidiens ;
- l'apparition et la croissance d'un gléum blastocélien ;
- le début de l'étirement des plasmodesmes ;
- chez certaines espèces, la rupture et la rétraction des plasmodesmes ;
- le début de faibles différenciations entre les ergasies.

Ces faits sont accompagnés d'une augmentation du volume de la blastéa et d'une augmentation, connexe, de capacité de la vésicule dans laquelle s'effectue l'ontogénèse.

Mais, finalement, cette vésicule éclate, par suite d'une absorption osmotique d'eau, et la jeune blastéa est expulsée, ce qui met fin à la deuxième période de l'ontogénèse et constitue le début de la troisième.

**Extroversion de la nappe blastéenne.**

Contraint, par la tourmente révolutionnaire, pendant l'été de 1919, à se réfugier dans la région forestière située entre le Dnieper et son affluent la Desna, Sergius Kuschakewitsch, qui devait mourir en janvier 1920 à Constantinople, avait la satisfaction de trouver, en très grande abondance, les trois espèces de Volvocinées européennes, le *Merillosphaera tertia*, le *Janetosphaera aurea*, et le *Volvox globator*, et de faire, sur ces espèces, une découverte importante.

Les résultats des recherches de Kuschakewitsch font l'objet d'une note publiée, en 1923, dans le Bulletin de l'Académie des Sciences de l'Ukraine, note dont nous allons donner un résumé, accompagné de schémas explicatifs, imités des figures de l'auteur.

Après avoir rappelé l'intérêt phylogénétique que présentent les Volvocinées et fait allusion à la « Plakulattheorie » de Butschli (1884) et à la « Genitogastrulattheorie » de Salensky (1886) Kuschakewitsch dit que l'on aurait pu supposer que le développement d'un Être aussi hautement intéressant que la Volvocinée était complètement connu.

A son grand étonnement, le premier examen, à un faible grossissement, d'échantillons vivants, le met en présence d'un stade ontogénétique extrêmement remarquable qui, chose surprenante, a échappé à tous ses devanciers.

Ce fait consiste en l'extroversion de la nappe blastéenne sphérique, extroversion à la suite de laquelle la surface qui était interne pendant toute la durée de la multiplication des cellules, devient la surface externe de la sphère ayant terminé ses bipartitions.

Les déformations qui accompagnent l'extroversion nécessitent que la nappe cellulaire se prête, sans se déchirer, à des dilatactions, locales et passagères, mais assez considérables. Cela est possible, grâce à la souplesse, à l'élasticité et à la résistance des cellules et des plasmodesmes. Bien que Kuschakewitsch ne parle pas de ces derniers, on doit considérer qu'ils jouent un rôle important dans le processus de l'extroversion, en permettant aux cellules de s'écarter un peu, et momentanément, les unes des autres.

#### *M. tertia et J. aurea.*

Comme le montre notre étude de la multiplication cellulaire chez le *J. aurea*, le phialopore se présente, à la fin des bipartitions, sous la forme de quatre fentes disposées en croix et séparant quatre languettes triangulaires (fig. 103).

L'extroversion s'effectue par le processus suivant (fig. 104).

Les quatre languettes s'abaissent, d'abord, dans la cavité de la blastéa (fig. A). Ensuite, par un mouvement inverse, elles se redressent et deviennent saillantes, vers l'extérieur (fig. B). Le phialopore s'élargit notablement et l'extroversion commence (fig. C). La blastéa prend la forme d'un chapeau dont la partie bombée devient de plus en plus petite, tandis que ses bords deviennent de plus en plus larges (fig. D). Ces bords s'incurvent et s'appliquent sur la partie bombée résiduelle et le pourtour du phialopore, n'étant plus distendu, comme il a dû l'être au début de l'extroversion, reprend sa forme en croix. Mais il ne tarde pas à disparaître, les quatre fentes qui le composent se fermant par un rapproche-

ment des flancs des quatre languettes phialoporiennes. Finalement, la blastéa extroversée reprend la forme sphérique. Au cours de l'extroversion, les cellules deviennent de plus en plus étroites et de plus en plus longues, tandis que la blastéa devient de plus en plus petite. Elle prend une couleur verte, plus foncée. Ensuite, la blastéa grossit, amincissant l'épaisseur de sa strate cellulaire, et chaque cellule émet ses flagellums.

Il résulte de cette extroversion, que l'orientation de toutes les cellules de la nappe blastéenne se trouve inversée et la strate des noyaux, qui était proximale, devient distale.

Cette inversion des téléplastides était connue depuis longtemps, mais n'avait pas été expliquée, jusqu'ici, conformément à la réalité mise en évidence par Kuschakewitsch.

#### *V. globator.*

Chez le *V. globator*, à la fin de la multiplication des cellules, la strate cellulaire blastéenne est très mince et sa coloration verte est très claire. L'examen des individus vivants montre que les cellules sont allongées, leur axe longitudinal ayant une direction tangentielle. Le début de l'extroversion est marqué par l'apparition, sur une aire qui entoure le pôle crucial et va s'étendre de plus en plus, d'un changement dans l'orientation des cellules. De tangentiel, leur grand axe devient perpendiculaire à la surface de la blastéa. Il en résulte que la strate cellulaire s'épaissit et que sa courbure devient plus prononcée (fig. 105 A). Sur le cercle séparant la région qui est encore mince, d'avec la région qui est devenue épaisse, la surface de la blastéa est déprimée en un profond sillon. Pendant que le processus progressif de l'épaississement se poursuit, le sommet de la partie épaisse s'invagine (fig. B). La partie invaginée devient de plus en plus grande et arrive à passer au travers du phialopore dilaté, ce qui réalise l'extroversion. Dès que celle-ci est terminée, on est en présence d'une sphère pourvue d'un phialopore bordé d'une collerette mince (fig. C) qui s'épaissit, à son tour, rétrécissant et fermant le phialopore.

#### **Cause de l'extroversion.**

Kuschakewitsch rappelle que la formation de la gelée interplastidienne survient entre l'achèvement des bipartitions et l'apparition des flagellums (Overton 1896) et que c'est, aussi, entre cet

achèvement et cette apparition, que s'intercale l'extroversion. Il peut, par conséquent, y avoir, entre ces deux faits, un rapport de cause à effet. Une formation de gelée, d'abord localisée à l'une des extrémités des cellules, suffirait pour expliquer un changement de courbure qui, en s'étendant de proche en proche sur la blastéa déterminerait l'extroversion, aussi bien chez les *M. tertia* et *J. aurea*, où elle commence dans la région phialoporienne, que chez le *V. globator*, où elle commence dans la région opposée.

**Hypothèses relatives à l'extroversion dans la blastéa  
provenant du zygote.**

En considération de la persistance de liaisons protoplasmiques, entre la blastéa-mère et la jeune blastéa résultant du développement de la gonidie asexuée, Kuschakewitsch considère que le développement de la blastéa-fille est une sorte de bourgeonnement interne, assimilable à l'invagination d'une partie de la paroi de la blastéa maternelle, invagination qui est suivie d'une séparation. Dans notre 1<sup>er</sup> Mémoire (1912, p. 56) nous avons déjà assimilé les gonidies asexuées à des cellules initiales de bourgeons; mais, depuis, il nous a paru préférable de les considérer comme provenant de véritables gonidies, qui étaient primitivement libérées à l'état de plano-spores, et qui, à la suite de l'apparition de la différenciation ergasio-gonidienne, ont acquis, secondairement, l'aptitude à emmagasiner d'abondantes réserves et à se développer sur place, avec conservation des liaisons protoplasmiques. Quoi qu'il en soit, la surface externe de la cellule-mère correspond, au point de vue morphologique, à la surface interne de la cellule-fille et l'extroversion se trouve être nécessaire pour rendre normaux les rapports, momentanément inversés, de la jeune blastéa et du monde extérieur.

Dans ces conditions, Kuschakewitsch pense que le développement du zygote, qui, d'ailleurs, d'après les recherches de Kirchner, ne diffère pas essentiellement du développement de la gonidie asexuée, ne comporte peut-être pas d'extroversion. Cette supposition est certainement justifiée, dans une certaine mesure, car, tandis que la gonidie asexuée est soumise, pendant son développement, à des rapports étroits et impératifs, avec sa blastéa maternelle, rapports qui peuvent jouer un certain rôle dans l'extroversion, le zygote possède une entière liberté d'allure, dans la marche de son développement.

Toutefois, on peut faire une autre supposition, qui est la suivante. Au cours de la période des bipartitions cellulaires, les chromatophores ont à déployer une très grande activité photosynthétique. Cela est la cause pour laquelle ils se maintiennent, tous, au cours et à la fin des bipartitions, à l'extrémité distale des cellules, obligeant les noyaux à rester confinés à l'extrémité opposée (fig. 3, 22, 23, 29, 31, 42, 43, 86 *bis*). Cet état de choses paraît être définitif et irréversible dans la cellule, c'est-à-dire ne paraît pas pouvoir se modifier par des mouvements internes. Il en résulte que l'extroversion devient une nécessité.

Si l'on admet qu'il en est réellement ainsi, on est amené à supposer que, peut-être, l'extroversion se présente aussi bien dans la blastéa issue du zygote, que dans la blastéa issue de la gonidie asexuée.

Il y a lieu, aussi, de remarquer qu'il y a une inversion bout pour bout, c'est-à-dire l'équivalent d'une véritable extroversion, pour les planospores en lesquelles se résout la blastéa de l'*Haematococcus*. En effet, il y a une planospore qui conserve momentanément, à son extrémité distale, l'appareil flagellaire du proplastide de la blastéa, tandis que c'est à son extrémité opposée, proximale, que se forme son appareil flagellaire propre. C'est donc, chez l'*Haematococcus* comme chez le *Volvox*, l'extrémité proximale des cellules venant de terminer leurs bipartitions, qui est l'extrémité flagellée.

### Différenciation ergasio-gonidienne.

#### La différenciation ergasio-gonidienne, dans l'ensemble des Etres vivants.

Dans les blastéas primitives, et dans celles des blastéas actuelles, qui ont conservé des caractères primitifs (blastéa sporienne de l'*Haematococcus* ; blastéas libres et nageuses du *Gonium*, du *Pandorina* et de l'*Eudorina* ; blastéas méosporiennes du *Polysiphonia*, du *Laminaria*, du *Dictyota*, du *Cutleria* et de l'Angiophyte ; blastéas spermiennes du *Volvox*, du *Fucus*, de l'Angiophyte et de l'Animal) tous les téléplastides sont semblables entre eux et chacun d'eux est une gonidie (gonidie primaire), c'est-à-dire un téléplastide possédant le caractère primitif de l'impérissabilité éventuelle. Ce téléplastide devient le proplastide d'un nouveau mérisme, ou prend part (gamètes) à la création du proplastide (zygote) d'un nouveau mérisme.

Puisque les Êtres vivants, à caractères tout à fait primitifs, sont, à leur état téléplastidien, exclusivement composés de gonidies, et que la différenciation ergasio-gonidienne est une transformation précoce de l'état purement gonidien, primitif, ancestral, il en résulte que chez tous les Êtres vivants, aussi bien dans leurs pléthéas que dans leurs blastéas, les ergasies doivent être considérées comme d'anciennes gonidies (gonidies primaires) sacrifiées au profit de gonidies-sœurs privilégiées (gonidies secondaires) qui, elles, conservent intégralement et perfectionnent leur état primitif de gonidies.

Les ergasies mises au service des gonidies se trouvent contraintes à travailler, jusqu'à épuisement complet, au profit de ces dernières, et sont, ainsi, inéluctablement condamnées à mourir.

Après l'apparition de la différenciation ergasio-gonidienne, les gonidies, aussi bien celles des pléthéas (gonies) que celles des blastéas (spores se développant en pléthéas, cytes se développant en blastéas) peuvent être considérées comme des gonidies secondaires, parce qu'elles se distinguent, physiologiquement, des gonidies primaires, par l'acquisition du profit qu'elles tirent des ergasies.

Dans ces conditions, les gonidies secondaires sont des cellules qui, non seulement, conservent, intacte, l'aptitude primitive, ancestrale à l'impérissabilité éventuelle, mais, de plus, peuvent grossir considérablement par suite de l'emmagasinement d'une abondante provision de réserves qui, préparées en partie par leur propre activité, en partie par le travail des ergasies, permettront à la gonidie de fournir une ontogénèse ample et rapide.

Il y a par conséquent une connexion compensatrice, entre l'arrêt de croissance des ergasies et la poussée de croissance des gonidies.

Au point de vue phylogénétique, l'apparition de l'ergasium ou ensemble des ergasies doit être considérée, surtout, comme constituant une acquisition, tandis que l'apparition du gonidium ou ensemble des gonidies doit être considérée, surtout, comme étant un résidu purement gonidien ancestral ; mais ce résidu acquiert les avantages résultant de l'apparition de l'ergasium.

La différenciation ergasio-gonidienne, est ainsi une division du travail entre des cellules primitivement identiques entre elles et accomplissant primitivement, toutes, un travail identique. A la suite de l'apparition de cette différenciation, les ergasies condamnés à mourir subviennent à tous les besoins de logement, de déplacement et de nourriture des gonidies qui, elles, conservent l'impérissabilité éventuelle.

### **La différenciation ergasio-gonidienne, chez la Volvocinée.**

La différenciation ergasio-gonidienne n'a pas apparu chez le *Gonium* et le *Pandorina*. Elle fait presque toujours défaut chez l'*Eudorina* ; mais, cependant, on y voit, quelquefois, des cellules abortives qui ne se transforment pas en gonidies, et qui peuvent être considérées comme étant des sortes d'ergasies.

Chez la Volvocinée, l'état indifférencié, ancestral, de tous les téléplastides ne se présente que pendant la courte période s'étendant depuis l'achèvement des bipartitions jusqu'à l'achèvement de l'extroversion ; mais cet état ne dure pas et la différenciation ergasio-gonidienne apparaît immédiatement dans toute son ampleur. On constate, en effet, que le plus grand nombre des cellules cessent de croître, tandis qu'un petit nombre d'autres, localisées dans l'hémisphère phialoporique, grossissent notablement. Les premières sont les ergasies, les secondes sont les gonidies. La blastéa asexuée du *J. aurea* peut comporter, par exemple, 1016 ergasies et 8 gonidies.

### **Importance de la différenciation ergasio-gonidienne, au point de vue phylogénétique.**

La différenciation ergasio-gonidienne est une phylo-épigénèse résultant, comme toutes les épigénèses, d'une modification protoplasmique, créée par l'amphimixie, et de la rencontre de circonstances favorables, permettant à cette épigénèse de rester viable. Cette différenciation apparaît dans presque tous les phylums, soit chez la plèthéa, soit chez la blastéa.

Chez les Végétaux à prépondérance plèthéenne (*Chlorophycées*, *Angiophytes*, *Phaeophytes*, *Rhodophytes*) la différenciation ergasio-gonidienne est apparue dans les plèthéas, mais non dans les blastéas. Celles-ci sont réduites, chez certains types, jusqu'à l'état unicellulaire.

Chez les Végétaux à prépondérance blastéenne (*Eudorinées*, *Volvocinées*), les plèthéas sont unicellulaires, et, par conséquent, virtuelles. La différenciation ergasio-gonidienne est apparue et est devenue très importante dans les blastéas (*Volvocinées*) ; mais elle s'y est montrée presque complètement inféconde, au point de vue phylogénétique.

Chez les Animaux, la différenciation ergasio-gonidienne est poussée très loin et se montre extrêmement féconde, au point de vue phylogénétique, dans la blastéa initiale de l'orthobionte. Elle se présente aussi, mais reste phylogénétiquement inféconde, dans les autres blastéas de l'orthobionte.

En résumé, on peut dire :

1. Que l'ampleur de la phylogénèse animale est due aux aptitudes évolutives résultant de la différenciation ergasio-gonidienne, survenue dans une des blastéas de l'orthobionte ;

2. Que l'ampleur de la phylogénèse végétale est due aux aptitudes évolutives résultant de la différenciation ergasio-gonidienne, survenue dans les pléthéas.

C'est, bien certainement, dans la divergence pléthéo-blastéenne des aptitudes ainsi acquises, que réside la différence essentielle qui sépare le phylum animal du phylum végétal.

Par sa fécondité évolutive, la différenciation ergasio-gonidienne constitue l'événement le plus important de la phylogénèse générale de l'Être vivant.

#### **Homologies entre les groupes systématiques ayant considérablement divergé.**

Ce qui précède nous amène à examiner quelle est l'extension des homologies reliant :

1° les Volvocinées avec les Métazoaires ;

2° les Métaphytes avec les Métazoaires ;

3° les Métazoaires appartenant à deux embranchements différents.

Disons, dès maintenant, pour ne plus avoir à y revenir, que, entre deux Êtres vivants quelconques il y a homologie pour :

1. le couple des blastéas gamétiques,

2. les gamètes,

3. le zygote,

4. l'orthobionte.

Ces homologies constantes mises à part, on peut dire que les homologies entre deux groupes systématiques très différents sont inexistantes ou très réduites.

#### **Homologies entre la Volvocinée et le Métazoaire.**

Entre la Volvocinée et le Métazoaire il y a homologie de certaines blastéas.



La Volvocinée présentant l'alternance méosporophyto-gamétophytique de générations, il faut, pour reconnaître les blastéas qui sont réellement homologues, comparer l'orthobionte de la Volvocinée à celui d'un Métazoaire présentant une parthénogénèse.

Si, par exemple, on compare la branche mâle de l'orthobionte d'une Volvocinée unisexuée (dioïque) qui a pour composition

$$\gamma\sigma + \text{III } \alpha'\sigma + \dots \beta'\sigma + \gamma'\sigma$$

avec les blastéas du diplo-orthobionte comprenant une Fourmi ouvrière, devenue féconde, et son fils, une Fourmi mâle, blastéas qui sont :

$$\alpha\text{♀} + \beta\text{♀} + \gamma\text{♀} \quad | \quad + \alpha'\sigma + \beta'\sigma + \gamma'\sigma$$

Il y a homologie entre :

$\gamma\sigma$ du Volvox		et	$\gamma\text{♀}$ de la Fourmi	
$\alpha'\sigma$	—		$\alpha'\sigma$	—
$\beta'\sigma$	—		$\beta'\sigma$	—
$\gamma'\sigma$	—		$\gamma'\sigma$	—

Le fait que l'unisexualité apparaît tardivement chez le Volvox, tandis qu'il y a alternance de la sexualité femelle ouvrière et de la sexualité mâle chez la Fourmi, ne change rien aux homologies.

Quant aux homologies de parties de blastéas, par exemple pour les blastéas  $\alpha'$  ( $\alpha'\sigma$  du Volvox et  $\alpha'\sigma$  de la Fourmi) il y a homologie entre :

- l'ergasium du Volvox et l'ergasium ou soma de la Fourmi,
- le gonidium asexué du Volvox et le gonidium mâle (cellules germinales primordiales) de la Fourmi mâle,
- le pôle crucial du Volvox et le pôle dorsal de la blastula de la Fourmi,
- le pôle phialoporique du Volvox et la ligne sagittale ventrale de la blastula de la Fourmi.

**Absence d'homologies, dans le détail de l'organisation,  
entre le Métaphyte et le Métazoaire.**

La théorie orthobiontique démontre, qu'entre les Métaphytes et les Métazoaires, les homologies se réduisent aux homologies générales, énumérées ci-dessus, et qu'il n'y en a pas, dans les détails de l'organisation. Il y a, en effet, une raison péremptoire pour laquelle de telles homologies ne peuvent pas se présenter. C'est que les détails de l'organisation sont le résultat de la différenciation.

tion ergasio-gonidienne et que celle-ci survient dans des mérismes non homologues, c'est-à-dire, chez les Métaphytes, dans une (*Fucus*) ou dans deux plèthéas (*Angiophytes*) et, chez les Métazoaires, dans la blastéa initiale ou somatique.

**Limitation des homologues des organes somatiques, entre deux embranchements de Métazoaires.**

Chez tous les Métazoaires, il y a homologie entre tous les mérismes de même symbole, c'est-à-dire, respectivement, entre les blastéas somatique,  $\alpha$ , entre les plèthéas germinales  $b$ , entre les blastéas gamétocytiques  $\beta$  et entre les blastéas gamétiques  $\gamma$ . Les blastéas  $\gamma$  sont, d'ailleurs, homologues entre elles, chez tous les Êtres vivants.

Mais, les homologues, entre deux groupes de Métazoaires appartenant à deux embranchements différents, c'est-à-dire ayant un ancêtre commun dont ils sont devenus très différents, dans des directions divergentes, comme, par exemple, l'Insecte et le Vertébré, ne s'étendent guère aux détails de l'organisation somatique.

L'Insecte et le Vertébré ont pour ancêtre commun uné Siphonéa, c'est-à-dire une Annélide encore réduite à un seul Métamère et comportant :

un tube digestif linéaire, endodermique, longitudinal ;

un mésoderme dédoublé en une lame pariétale et une lame entérique ;

une bouche et un anus, apicaux et opposés ;

un ectoderme divisé en 4 bandes longitudinales à savoir :

une bande dorsale

une bande ventrale

deux bandes neurales latérales.

Il y a homologie respective, d'un type à l'autre, pour chacun des éléments importants énumérés ci-dessus ; mais, pour la plupart des organes il ne peut pas y avoir homologie pour cette raison qu'ils proviennent d'aires non homologues entre elles.

En effet, l'ancêtre commun, la Siphonéa primitive, dont il est question ci-dessus, a donné :

D'une part, l'Insecte :

en développant la bande ectodermique dorsale,

en réduisant, au point de la faire disparaître presque complètement, la bande ectodermique ventrale,

en conservant les deux bandes latérales neurales, qui deviennent ventrales ;

D'autre part, le Vertébré :

en développant la bande ectodermique ventrale  
en réduisant, au point de la faire disparaître presque complètement, la bande ectodermique dorsale.

en conservant les deux bandes latérales neurales qui deviennent dorsales.

Dans ces conditions, les bandes ectodermiques respectivement conservées chez l'Insecte et chez le Vertébré, n'étant pas homologues, ne peuvent ni fournir des organes homologues ni prendre part à la formation d'organes homologues. Ainsi, l'homologie de l'ensemble du système nerveux et les autres homologies mentionnées ci-dessus, mises à part, on peut dire qu'il n'y a pas, chez l'Insecte et le Vertébré, d'organes homologues.

Quand à la métamérie, qui est l'un de ces processus généraux que comporte l'aptitude de l'Animal à l'évolution phylogénétique, elle est probablement apparue de façon indépendante chez les 3 descendants de la Siphonéa : l'Annélide, l'Arthropode et le Vertébré.

### **Membranes cellulaires des Volvocinées.**

La figure 28 (blastéa spermienne, sphérique, du *V. globator*) montre que l'ontogénèse de la blastéa volvocéenne s'effectue dans un espace entouré d'une double membrane cellulaire, comportant :

une membrane externe que l'on peut appeler téléplastidienne, parce qu'elle est la membrane externe, qui entoure la gonidie, lorsque celle-ci a encore la valeur de téléplastide de la blastéa maternelle ;

une membrane interne, que l'on peut appeler proplastidienne, parce qu'elle est la membrane de la gonidie ayant acquis la valeur de proplastidie de la blastéa-fille en laquelle elle va se développer.

La membrane téléplastidienne est toujours bien visible dans les coupes (fig. 20, 38, 39, 40 et 59).

#### **Membrane proplastidienne.**

La membrane vésiculaire proplastidienne n'est guère visible, au cours de l'ontogénèse, parce qu'elle est étroitement appliquée

à la surface de la blastéa. Cette membrane contribue, avec les aires de soudure ou gros plasmodesmes d'inachèvement de bipartition, à maintenir les cellules de la nappe blastéenne serrées les unes contre les autres. Il est bien probable que cette membrane proplastidienne se sépare de la surface de la blastéa lorsque celle-ci prélude à son extroversion. Elle persiste pendant et après ce processus.

Au moment où les flagellums apparaissent, et avant qu'ils ne deviennent actifs, ils peuvent se trouver obligés de s'incurver, faute de place, comme cela a lieu pour la blastéa spermienne du *V. globator* (fig. 28) ; mais, par suite de l'hydratation osmotique du mucilage qui remplit la vésicule, ce mucilage devient tout à fait fluide et la vésicule grossit notablement. Il en résulte que les flagellums trouvent, à la fois, l'espace nécessaire et un milieu approprié à leurs mouvements. Ceux-ci commencent aussitôt et se traduisent par une rotation de la blastéa dans l'intérieur de son logement.

#### Membranes téléplastidiennes.

##### *Cuticules et cloisons.*

Comme nous venons de le voir, les gonidies en cours de développement sont entourées d'une membrane téléplastidienne et d'une membrane proplastidienne. Quant aux ergasies, elles ne comportent qu'une membrane téléplastidienne (fig. 20, 21, 29, 38, 40, 59).

Dès que les bipartitions cellulaires ont pris fin, et, sans doute, avant l'extroversion, les téléplastides sécrètent une mince strate cuticulaire, souple et extensible, de nature cellulosique, qui forme :

1) un élément polygonal, bombé, de la cuticule générale, externe ;

2) un élément polygonal, bombé, de la cuticule générale proximale ;

3) des facettes cuticulaires, latérales, qui, soudées aux facettes latérales des cellules voisines, constituent de minces cloisons intercellulaires.

Le plastide se trouve ainsi emprisonné dans une sorte de boîte close, formée d'une très mince membrane cuticulaire, souple, qui livre passage aux gros plasmodesmes d'inachèvement de bipartition.

*Gléum périplastidien.*

Dès que la cuticule de la cellule est constituée, le plastide l'épaissit par apposition centripète de nouvelles strates, et c'est, peut-être, à ces strates qu'il faut attribuer le changement du sens de courbure qui produit l'extroversion. Ces strates, au lieu de rester fermes, comme la cuticule, se gélifient en un petit gléum périplastidien, mou, qui devient de plus en plus volumineux et qui est traversé par les plasmodesmes et par les flagellums.

Le gléum périplastidien étant très mou, les plastides perdent leur forme prismatique de serrage réciproque. Chez le *V. globator*, ils prennent une forme lenticulaire, à bombement conique sur la face supérieure, et à contour étoilé. Chez le *J. aurea*, ils deviennent piriformes. L'apex distal du plastide touche, presque, la cuticule externe (fig. 38 et 39)

*Gléum blastocélien.*

Comme nous venons de le voir, les téléplastides qui constituent la nappe blastéenne venant de terminer ses bipartitions et d'effectuer son extroversion sont, comme les ontoplastides, séparés par des scissures bien nettes, contenant une membrane assez mince. Il se forme une cuticule générale qui recouvre même le phialopore. (fig. 37). Les téléplastides commencent à sécréter, sur leur base devenue proximale, un gléum massif, mais très mou, presque fluide, qui ne tarde pas à remplir complètement le blastocèle, sauf peut-être, sa région centrale.

Ce gléum blastocélien croît radiairement et suit l'augmentation de volume résultant de la croissance tangentielle de la nappe cellulaire. Dans ces conditions, la sphéricité de la blastéa est maintenue par turgescence.

Le phialopore est comblé par un mamelon gélifié (fig. 37) qui est fourni par les cellules périphialoporiennes et qui peut être considéré comme une dépendance du gléum blastocélien. C'est la turgescence de ce dernier qui, chez le *J. aurea*, détermine le soulèvement du mamelon.

Ce gléum blastocélien se voit, parfois, dans les coupes de blastéas adultes, sous forme de filaments radiaires, contractés (*Volvox globator*, fig. 28).

Il a été vu, chez le *J. aurea*, par Arthur Meyer (1896, p. 188, fig. 4). Dans la figure donnée par cet auteur, les colonnettes ou,

plutôt, les groupes de colonnettes de gelée sont limités par un contour arrondi, net, à leur extrémité proximale, extrémité qui se trouve à une faible distance du centre du blastocèle.

*Aire de contact des téléplastides avec l'eau ambiante.*

La disposition de la blastéa en une nappé sphérique, formée d'une assise de cellules, est en relation avec la nécessité, pour chaque plastide, de rester en rapport avec l'eau ambiante, pour y puiser de l'acide carbonique, de l'oxygène et des sels minéraux. Chaque cellule (ergasie ou gonidie) arrive à ce résultat, au moyen de l'aire cuticulaire (fig. 38) qu'elle possède, en propre, sur la surface de la blastéa, aire contre laquelle l'ergasie ou la jeune gonidie restent appliquées.

Chez le *Volvox globator*, les zygotes, enkystés et emprisonnés chacun dans sa cuticule, demeurent au voisinage de la surface de la blastéa maternelle et l'on voit, parfois, leurs pointes étoilées pénétrer entre les ergasies voisines (fig. 30, 34 et 35).

**Ergasium de la blastéa]volvocéenne.**

L'ergasium de la blastéa volvocéenne est l'ensemble de ses ergasies. On l'appelle, en général, le soma, bien qu'en réalité le soma ne soit pas l'ergasium d'un mérisme quelconque, mais seulement l'ergasium de la blastéa initiale de l'orthobionte du Méta-zoaire.

L'ergasie de la blastéa volvocéenne est le téléplastide qui, au cours de la phylogénèse :

1. a perdu l'aptitude à se libérer pour mener l'existence, indépendante, d'un individu unicellulaire (stade de l'Eudorina) ;
2. s'est mis ensuite (stade du *Volvox*), si complètement, au service du gonidium résiduel, qu'il est inéluctablement condamné à s'user et à mourir.

Les pertes, de l'aptitude primitive à l'existence libre et de l'impérissabilité éventuelle, primitive, mises à part, l'ergasie volvocéenne est une cellule végétale flagellée typique, à caractères très primitifs.

Elle a conservé la structure du planoplastide de l'essaim blastéen du *Phytoflagellate* et, en particulier, du *Chlamydomonas*, genre qui peut être considéré comme représentant la forme ancestrale des Volvocacées (*Eudorinées* et *Volvocinées*).

N'ayant pas parachevé les divisions dont elles proviennent, les ergasies conservent définitivement (*J. aurea*, *V. globator*), ou momentanément (*M. tertia*), des plasmodesmes d'inachèvement de bipartition. Tant que les plasmodesmes assurent la liaison protoplasmique des cellules, la blastéa est symplastidienne. Lorsque les plasmodesmes disparaissent, les cellules ne sont plus reliées entre elles que par leurs membranes soudées, et la blastéa devient cénobiale (coloniale).

L'ergasie comporte :

un noyau, différant de celui de la gonidie en ce qu'il est réduit à un caryosome non entouré (fig. 38 et 39) de la vésicule, remplie d'un suc clair, que l'on voit dans les gonidies (9, 21, 38, 39, 40, 46) et dans les ontoplastides (fig. 3, 22, 29, 31, 42, 45, 59 à 61) ;

un chromatophore chlorophyllien, contenant, en général, un seul gros pyrénôïde (fig. 38 à 40) ;

un stigma rouge, de grosseur variable suivant la position que l'ergasie occupe sur la blastéa ;

deux flagellums, reliés à un appareil cinétique qui reste sous la dépendance du noyau ;

une membrane formée, comme celle de l'*Haematococcus*, d'une cuticule très mince et d'un gléum périplastidien au travers duquel les plasmodesmes étirés et les flagellums se réservent un passage.

Les ergasies de l'hémisphère crucial diffèrent un peu des ergasies de l'hémisphère phialoporique, mais la différence, loin d'être brusque, se montre progressive, en allant de l'un des pôles vers l'autre.

### Pyrénôïdes.

Les chromatophores des ergasies ne contiennent qu'un seul pyrénôïde.

Les téléplastides qui vont évoluer vers l'état de gonidie sont, d'abord, identiques à de jeunes ergasies et ne contiennent alors, eux aussi, qu'un seul pyrénôïde.

Mais, bientôt, ce dernier se multiplie par des divisions inégales, le pyrénôïde qui va se diviser donnant un petit bourgeon qui s'étrangle de plus en plus, se sépare, puis grossit jusqu'au moment où il se divisera, lui-même, par la répétition du même processus (*Volvox globator*).

### Substances de réserve.

Les jeunes blastéas, en pleine activité d'assimilation chlorophyllienne, enrichissent, un peu, leurs ergasies, et, considérablement, leurs gonidies, en substances de réserve.

*Corpuscules périnucléaires.* — Il y a, dans le cytoplasme périnucléaire, des corpuscules de grosseur variée, isolés ou groupés parfois en chapelets, qui sont des organes d'emmagasinement de plusieurs substances de réserve.

Ces corpuscules se voient en petit nombre dans les jeunes ergasies (fig. 38 à 41), disparaissant dans les ergasies âgées. Par contre, les gonidies (cytes ou cellules reproductrices des blastéas : cyte asexué, oocyte, spermocyte, zygote) (fig. 11 à 19, 24, 26, 28, 40, 113, 114, 115) en contiennent un grand nombre que l'on retrouve dans les ontoplastides (fig. 29 et 31).

*Amidon.* — La principale substance de réserve ternaire du plaste volvocéen est l'amidon. Son apparition est en rapport avec l'activité fonctionnelle du chromatophore et des pyrénoides.

En outre de l'amidon des pyrénoides, il y a des grains d'amidon sporadiques dans la région distale du chromatophore. On en voit parfois dans les ergasies, mais c'est principalement dans les chromatophores des gonidies, et, en particulier, dans les zygotes, qu'on les rencontre en grand nombre. Ils sont fusiformes et pointus. Tantôt ils sont isolés, tantôt ils forment des petits groupes étoilés, à 3 ou 4 pointes.

### Appareil cinétique des téléplastides. Flagellums.

Lorsque, par suite des conditions dans lesquelles se trouve la blastéa, ce qui arrive presque toujours après la X<sup>e</sup> bipartition, ou stade de 1024 cellules, pour la blastéa asexuée du *J. aurea*, les divisions cellulaires cessent ; mais le centrosome se divise, comme s'il cherchait à réaliser encore une nouvelle bipartition. Celle-ci ne pouvant plus se produire, le centrosome dédoublé consacre son énergie à l'émission et à la mise en activité de deux flagellums.

L'appareil cinétique flagellaire comporte, pour chacun des deux flagellums de la cellule volvocéenne (fig. 27 et 28) :

- un grain proximal, qui reste en rapport avec le noyau (centrosome),
- un filament d'union (desmose),



un grain basilaire du flagellum (blépharoplaste).

un mamelon cuticulaire, portant le pore de sortie du flagellum, un flagellum un peu rigide, mais très élastique.

Le point clair qui se voit, à l'extrémité distale de chaque noyau, dans la figure 4, représente, peut-être, l'appareil cinétique, flagellaire, non encore développé.

Les flagellums du *Volvox globator* ont environ  $\frac{1}{3} \mu$  de diamètre et de 20 à 30  $\mu$  de longueur. Ils sont bien conservés et bien visibles sur les individus fixés à la formaline à 5 pour cent.

Chez les *Volvocinées*, les flagellums apparaissent sur tous les téléplastides, c'est-à-dire aussi bien sur les jeunes ergasies que sur les jeunes gonidies (fig. 38). Mais, tandis que, sur l'ergasie, ils persistent jusqu'à la mort du plastide, ils n'ont qu'une existence transitoire sur la gonidie et disparaissent dès que celle-ci commence à devenir volumineuse. Les préparations montrent, sur chaque gonidie, pendant un certain temps après la disparition des flagellums, les bases de ces derniers, sous forme de deux petites colonnettes (fig. 39) et, jusqu'à la destruction de la blastéa, les deux petits mamelons cuticulaires bien séparés, situés aux points de sortie des flagellums (fig. 40, 43, 46).

### **Plasmodesmes d'inachèvement de division cellulaire.**

#### **Liaisons protoplasmiques intercellulaires des blastulas animales.**

Dans certaines blastulas animales, les blastomères sont presque sphériques et se touchent par des aires tangentielles, accolées par l'adhésivité d'une substance interstitielle. Cette substance est traversée par des filaments protoplasmiques, si ténus et si fragiles qu'ils échappent généralement à l'observation. Il résulte de la présence de ces filaments protoplasmiques que le groupe des blastomères constitue, non pas un cénobium, composé de cellules indépendantes les unes des autres, mais bien un symplastidium caractérisé par la transmission protoplasmique, directe, de cellule à cellule, d'influx coordinateurs et de courants nourriciers. C'est la rupture, au stade 2, de ces plasmodesmes, qui entraîne, chez les Mammifères, le remplacement d'un embryon unique par deux embryons jumeaux.

Dans le blastoderme de l'Insecte, les cellules sont serrées les unes contre les autres, parce qu'elles sont soudées, entre elles, par tout le pourtour de leur base. De cette soudure résulte l'existence d'une nappe protoplasmique basilaire, contractée par une forte tension. C'est une nappe d'inachèvement de bipartition homologue, sinon par sa forme et sa situation, du moins par son origine et sa nature, aux plasmodesmes d'inachèvement de bipartition de la blastéa volvocéenne.

#### **Liaisons protoplasmiques dans les blastéas gamétocytiques des Insectes.**

Chez les Insectes, lorsque la blastéa oocyttique est multicellulaire, les plasmodesmes sont souvent bien visibles. Ils relient les cellules nourricières entre elles, et, celles-ci, avec l'oocyte. Quant à la blastéa spermocytique, ses plasmodesmes confluent en une masse cytoplasmique centrale (J. 1920, Pl. 1, Col. 2, case  $\beta$ ).

#### **Plasmodesmes des Volvocinées.**

Dans la nappe cellulaire de la blastéa volvocéenne, que cette nappe soit encore à un état ontoplastidien, ou qu'elle vienne d'atteindre l'état téléplastidien, sans avoir commencé à former le gléum périplastidien qui écartera les plastides, la liaison symplastidienne des cellules et leur serrage les unes contre les autres sont dus aux aires d'inachèvement de bipartition, aires de liaison qui se trouvent placées, à peu près, au centre des facettes de contact des cellules. Ces aires sont des plasmodesmes très larges, mais bien courts, puisqu'ils n'ont pour longueur que l'épaisseur de la très mince cloison séparant les ontoplastides ou les téléplastides non encore écartés. Toutefois, ces courts plasmodesmes comportent certainement des racines intra-plastidiennes importantes. Il est probable qu'ils consistent en une colonnette de cytoplasme dans laquelle se trouvent inclus un ou plusieurs filaments achromatiques, fusoriaux, résiduels, invisibles, reliant entre eux les appareils cinétiques.

Lorsque les gléums périplastidiens s'épaississent, les gros plasmodesmes réunissant les téléplastides se résolvent en faisceaux généralement formés de 1 à 4 filaments et chacun de ces filaments s'étire et s'amincit progressivement.

*Chaque facette cellulaire latérale comporte un plasmodesme d'inachèvement de division cellulaire.*

Au cours de l'ontogénèse, et au moment où les divisions ont pris fin, les cellules de la blastéa volvocéenne sont séparées par les scissures de bipartition, scissures qui sont remplies par une très mince cloison mucilagineuse. Ce ne sont donc pas encore des membranes intercellulaires, fermes et soudées entre elles, qui réunissent les cellules. La liaison physiologique et mécanique de celles-ci est réalisée, à chaque stade de bipartition, par les plasmodesmes d'inachèvement de division. Ce sont ces plasmodesmes et la membrane proplastidienne qui, par leur tension, maintiennent les cellules étroitement serrées les unes contre les autres. Il en résulte que, tandis que le proplastide est sphérique, les ontoplastides du stade bicellulaire sont hémisphériques, ceux du stade quadricellulaire sont comparables aux quartiers d'une pomme coupée en quatre, et ceux des stades plus avancés sont des prismes polygonaux, légèrement pyramidaux, pour la plupart hexagonaux.

**Différenciations entre les ergasies.**

En même temps que les plastides s'écartent et que les plasmodesmes s'allongent, par suite du gonflement des gléums périplastidiens, les ergasies subissent des différenciations fonctionnelles, faibles et graduées, dont le degré dépend de la situation que l'ergasie occupe sur la blastéa. Ces différenciations portent, surtout, sur les stigmas, les chromatophores et les plasmodesmes.

*Ergasies de l'hémisphère crucial.*

Les ergasies de l'hémisphère crucial ou sensitif (antérieur dans la progression horizontale, supérieur dans le mouvement ascensionnel et dans la rotation sur place) présentent les caractéristiques suivantes.

1. Le chromatophore est d'autant plus petit et moins coloré, que la cellule considérée est plus voisine du pôle crucial.
2. Le stigma est d'autant plus gros qu'il appartient à une cellule plus voisine du pôle crucial.
3. Les ergasies ne sont pas accompagnées de gonidies qu'elles auraient à nourrir directement.

4. Les faisceaux de plasmodesmes du *J. aurea* sont, en conséquence, généralement réduits à un seul filament protoplasmique, par facette.

Si, comme cela est très probable, les stigmas sont des organelles de perception des radiations solaires, la surface totale de la blastéa se comporterait comme un véritable œil à facettes, tendant à se réduire à l'hémisphère crucial.

### *Ergasies de l'hémisphère phialoporien.*

Les ergasies de l'hémisphère phialoporien (postérieur ou gonidien) présentent les caractéristiques inverses des précédentes.

1. La teneur des chromatophores en chlorophylle est plus grande et cela donne, à cet hémisphère, une coloration verte plus intense.

2. Les stigmas rouges vont en diminuant en allant vers le phialopore et, cela, au point de disparaître, parfois, à peu près complètement, au voisinage de ce pôle.

3. Les ergasies sont accompagnées de gonidies qu'elles nourrissent activement.

4. Les plasmodesmes des facettes sont des faisceaux de 2 ou 3 filaments, surtout autour des gonidies, où le nombre de 3 filaments par faisceau est souvent dépassé. Cela est en rapport avec l'importance des courants nourriciers autour des gonidies.

L'hémisphère phialoporien, avec sa prépondérance trophique et ses jeunes blastéas (fig. 36 et 37) est comparable et, même, homologue à l'aire trophique de la dépée de Haeckel, à l'aire flagellée de l'amphiblastula du Spongiaire, à l'endoderme de la gastrula animale.

### **Gonidium des diverses blastéas de l'orthobionte de la Volvocinée.**

Le gonidium des blastéas volvocéennes est composé de gonidies ayant la valeur orthobiontique de spores, puisque ce sont des gonidies de blastéas. Mais, ces spores appartiennent à la catégorie orthobiontique des cytes, parce que, au lieu de se développer en plèthéas, elles franchissent ce stade à l'état unicellulaire, ce qui les rend virtuelles, et se développent, directement, en blastéas.

Les gonidies de la blastéas  $\gamma\sigma$  sont des *méocytes* (*parthéno-gonidies* des auteurs).

Les gonidies des blastéas  $\alpha'\sigma$  sont des *cytes asexués* (*parthé-nogonidies*).

Les gonidies mâles des blastéas  $\beta'\delta$  (ou des blastéas  $\beta'\sigma$ ) sont des *spermocytes* (androgonidies).

Les gonidies femelles des blastéas  $\beta'\delta$  (ou des blastéas  $\beta'\varphi$ ) sont des *oocytes* (gynogonidies).

La gonidie évolutive de la blastéa oosphérienne  $\gamma'\varphi$  est une *oosphère*.

Les gonidies primaires, en lesquelles se résout la blastéa spermienne, sont des *spermies*.

Le produit de la gamie est le *zygote*.

Les ergasies et les spermies sont petites, ce qui est en rapport avec leurs rôles.

Au contraire, le méocyte, les cytes asexués, le spermocyte et, surtout, l'oocyte, l'oosphère et le zygote sont gros. Leur noyau et leur chromatophore sont volumineux. Leur provision de réserves est abondante. Les gonidies se font remarquer, sur la surface de la blastéa, par leur coloration verte, foncée, due à la richesse de leur chromatophore en chlorophylle.

#### Nombre des gonidies.

Le nombre des gonidies des blastéas volvocéennes varie suivant l'espèce, suivant la sorte de gonidie considérée et suivant les circonstances rencontrées par la blastéa maternelle.

*V. globator*. — Le nombre des oocytes, et, par conséquent, des zygotes enkystés, peut être assez élevé, chez le *V. globator*.

Dans ce cas, les zygotes étoilés, maintenus en place, par une membrane téléplastidienne, fournie par la blastéa gamétocyti-que, forment une strate presque continue, sous la strate des ergasies de l'hémisphère phialoporique. La figure 30 représente une tranche coupée dans un petit individu qui, montrant une centaine de cellules sur son contour apparent, doit être considéré comme comportant 4096 cellules. Cet individu contient une trentaine de zygotes parvenus au terme de leur enkystement et serrés les uns contre les autres. Une portion plus ou moins grande de onze d'entre eux figure dans la tranche représentée.

Le nombre des gonidies des blastéas asexuées est, souvent, de 8.

*J. aurea*. — Le nombre des gonidies des blastéas asexuées varie de 4 à 16. Il est souvent de 8.

Le nombre des spermocytes, et par conséquent le nombre des blastéas spermiennes, tabulaires ou cupuliformes ou sphériques, est extrêmement variable. Il peut être très faible ou tellement élevé qu'il atteint, sur une calotte ayant pour sommet le phialopore et pouvant être plus grande que l'hémisphère, un nombre presque égal à celui des ergasies.

Le nombre des oocytes est souvent compris entre 5 et 12.

### Les quatre états de la cellule volvocéenne, au point de vue des flagellums.

La cellule de la blastéa volvocéenne, cellule qui a conservé des caractères très primitifs, présente, dans l'ontogénèse, au point de vue des flagellums, quatre états. Ce sont :

1. l'état, primitif, d'ontoplastide qui n'émet pas de flagellum ;
2. l'état, primitif, de téléplastide qui, ne possédant pas de flagellum à son état jeune, en émet une paire et la conserve définitivement (ergasie et spermie) ;
3. l'état, acquis, de téléplastide qui, après avoir émis des flagellums, les perd au début d'une période d'emménagement de réserves (cyte asexué, spermocyte et oocyte) ;
4. l'état, acquis, de téléplastide ayant complètement et définitivement perdu l'aptitude à émettre des flagellums (oosphère) ;

Ces quatre états sont en rapport avec l'état de l'appareil cinétique qui, en général, ne paraît pas apte à diriger, à la fois, la caryocinèse et l'activité flagellaire.

Lorsque, chez un *Chlamydomonas*, la blastéa sporiennne conserve une paire de flagellums actifs, cela résulte de ce que :

tous les ontoplastides ont un appareil cinétique exclusivement occupé à la fonction caryocinétique ;

un seul de ces ontoplastides possède deux appareils cinétiques à savoir :

son appareil cinétique propre, exclusivement occupé à la fonction caryocinétique ;

l'appareil cinétique du proplastide, appareil qui lui a été transmis entier et intact, et dont il assure la conservation et le fonctionnement momentanés.

### TROISIÈME PÉRIODE DE L'ONTOGÉNÈSE CONDUISANT LA BLASTÉA VOLVOCÉENNE A SON VOLUME DÉFINITIF.

Sans avoir encore atteint son volume définitif, la blastéa devient apte à vivre à l'état libre et nageur. Elle est alors expulsée hors de la vésicule dans laquelle elle a pris naissance et s'est développée. Cette expulsion marque la fin de la deuxième période et le commencement de la troisième, au cours de laquelle la blastéa acquiert son volume définitif.

#### *Libération de la jeune blastéa.*

Lorsque la jeune blastéa a commencé son mouvement de rotation dans son logement, elle est apte à mener une existence libre. A ce moment il y a, sans doute, une augmentation de la proportion de substance mucilagineuse, dans le liquide remplissant la vésicule à l'intérieur de laquelle s'est effectué le développement de la jeune blastéa, et un appel osmotique d'eau, vers l'intérieur de cette vésicule. Celle-ci éclate, en produisant une large déchirure sur la blastéa maternelle, qui, à ce moment, peut soit nager, soit être en repos au fond de l'eau. Par suite de l'élasticité de la membrane vésiculaire, membrane qui était tendue par turgescence, le liquide et la jeune blastéa contenus dans la vésicule sont brusquement expulsés.

S'il n'y a eu expulsion que du liquide vésiculaire, les bords fendillés de la déchirure de la blastéa maternelle commencent à se gélifier et la jeune blastéa se dégage peu à peu, grâce à l'action de ses centaines ou de ses milliers de flagellums.

Elle commence à sortir en relevant, sous forme d'une sorte de col mou et déchiqueté, les bords de l'ouverture de plus en plus vaste pratiquée dans la gelée. La faible résistance qu'elle éprouve suffit parfois pour la déterminer à arrêter le mouvement de ses flagellums, mais de tels arrêts ne sont que momentanés et la blastéa, se dégageant, de plus en plus, des lambeaux de gelée, ne tarde pas à se trouver libre. Son mouvement de rotation, produit par les battements coordonnés de ses flagellums, est alors tout à fait régulier. Elle part à la nage, pour mener sa vie vagabonde, à la recherche des conditions favorables d'éclairage, et se comporter, à son tour, comme s'est comportée la blastéa maternelle dont elle est issue.

### Croissance de la blastéa, à son volume maximum.

Au moment de leur expulsion, les jeunes blastéas asexuées du *J. aurea* mesurent souvent de 200 à 300  $\mu$ . Les plastides sont déjà arrondis et un peu séparés les uns des autres, parce que leur gléum périplastidien a déjà commencé à se former. Après la libération de la jeune blastéa, par suite de la croissance des gléums, l'écartement des plastides continue à s'accroître et leurs plasmodesmes s'allongent et s'amincissent de plus en plus.

La grosseur que les blastéas asexuées peuvent atteindre varie surtout avec le nombre des bipartitions ontogénétiques c'est-à-dire avec le nombre des téléplastides.

Cependant, deux blastéas ayant le même nombre de téléplastides, peuvent présenter des différences notables de volume. Cela résulte d'une certaine variabilité dans la grosseur des téléplastides et dans l'épaisseur, parfois assez irrégulière, des gléums périplastidiens (fig. 37).

### Gléums.

Après l'expulsion de la jeune blastéa les gléums périplastidiens continuent à augmenter de volume en obligeant les cuticules cellulaires à se distendre. Dans ces conditions, les cellules sont très turgescentes et la surface de la nappe cellulaire arrive assez rapidement à acquérir son étendue maxima. Pour soutenir cette nappe devenue de plus en plus grande et assurer la turgescence générale de la sphère volvocéenne, la croissance du gléum blastocélien fournit un accroissement progressif de volume en rapport avec l'accroissement en surface produit par les gléums périplastidiens. Ainsi, uniquement par le gonflement de ses gléums et malgré la diminution de grosseur de la partie vivante des ergasies, diminution due à leur usure fonctionnelle, la blastéa ne tarde pas à atteindre son volume maximum qui est notablement supérieur au volume qu'elle présentait au moment de sa libération.

### Plasmodesmes étirés.

Les plasmodesmes d'inachèvement de bipartition, qui étaient larges, mais de longueur presque nulle, au cours des bipartitions cellulaires, qui ont commencé à s'allonger et à se rétrécir dans la jeune blastéa ayant terminé ses divisions, mais encore logée dans



la blastéa maternelle, atteignent, peu à peu, après la libération de la blastéa, leur longueur et leur minceur définitives. C'est la conséquence du gonflement des gléums périplastidiens.

Chez le *V. globator*, l'étirement et l'amincissement sont modérés.

Chez le *J. aurea*, ils sont poussés beaucoup plus loin et les plasmodesmes finissent par se réduire à un cordon, ou à un faisceau de cordons dont chacun est, à peu près, de la grosseur d'un flagellum.

Lorsque le gros plasmodesme, étiré par suite de l'écartement des cellules, se résout en un faisceau de plasmodesmes longs et fins, il est probable que chacun de ceux-ci consiste en un filament fusorial, résiduel.

Le flagellum présente, probablement lui aussi, une structure similaire, comportant un filament axial recouvert de cytoplasme, et aboutissant à un petit appareil cinétique dérivé du centrosome.

#### Rôle des plasmodesmes.

Le rôle des plasmodesmes est, vraisemblablement, de livrer passage à des courants nourriciers, ou à des courants d'influx, excitateurs et coordinateurs. Toutefois, il arrive un stade où ces courants deviennent inutiles, car si les plasmodesmes sont persistants, jusqu'à la mort, chez le *V. globator* et le *J. aurea*, ils disparaissent assez précocément chez d'autres formes, telles que le *M. tertia*.

Les filaments protoplasmiques interplastidiens des blastéas volvocéennes sont, au moins dans une certaine mesure, assimilables aux filaments protoplasmiques intercellulaires des pléthéas sporophytiques des Anthophytes, filaments auxquels Strasbürger (1901) a donné la dénomination de plasmodesmes que nous adoptons aussi pour les Volvocinées. Il y a toutefois cette différence que les plasmodesmes de la blastéa volvocéenne sont des plasmodesmes primaires, c'est-à-dire des plasmodesmes d'inachèvement de bipartition (que nous avons appelés, autrefois, plasmonèmes), présentant des rapports avec les dernières caryocinèses ; tandis que les plasmodesmes des pléthéas sporophytiques des Anthophytes ont été considérés, par Strasbürger, comme ne présentant aucun rapport avec les divisions caryocinétiques, et comme étant d'origine secondaire, c'est-à-dire comme s'établissant entre des cellules qui se sont, au préalable, complètement séparées, par suite de l'achèvement total des bipartitions.

### *Conduction de courants nourriciers.*

Dans la blastéa ayant différencié ses ergasies et ses gonidies, les substances nutritives de réserve sont formées et élaborées, au moins en partie, par les ergasies, surtout par celles de l'hémisphère phialoporique, dont les chromatophores sont plus volumineux et plus chargés de chlorophylle que ceux de l'hémisphère opposé. Par suite de la présence de plasmodesmes, aussi bien avant qu'après l'allongement de ceux-ci, les substances de réserve sont mises en commun. Elles sont constamment accaparées et emmagasinées par les gonidies, et cet accaparement entraîne un déséquilibre osmotique permanent qui se traduit par des courants nourriciers. Ces courants traversent les ergasies et les plasmodesmes en convergeant vers les gonidies. Cela explique pourquoi, chez le *J. aurea*, les plasmodesmes sont en général réduits à un filament, dans l'hémisphère crucial, tandis qu'ils consistent en faisceaux de filaments, dans l'hémisphère gonidien.

Lorsque la gonidie commence à se développer, elle constitue une jeune blastéa dont les cellules phialoporiennes restent reliées à l'ergasium de la blastéa maternelle. Cette réunion est réalisée par les plasmodesmes qui ont alimenté l'emmagasinement de réserves dans le proplastide et qui persistent, jusqu'à ce que la jeune blastéa soit devenue capable de s'alimenter complètement, par sa propre activité photosynthétique.

### *Conduction d'influx énergétiques.*

Par comparaison avec ce qui se passe dans les plano-plastides libres et nageurs de certains Zoo-flagellates en cours de division, mais n'ayant pas encore parachevé leur séparation, on est amené à admettre, comme probable, que les plasmodesmes des Volvocées ne sont pas seulement des filaments cytoplasmiques, conducteurs de courants nourriciers ; mais qu'ils contiennent un filament cinétique, axial (centrosdesmose), reliant entre eux les appareils cinétiques des cellules contiguës.

Ces filaments cinétiques seraient des sortes de cylindres-axes servant à la transmission d'influx. Au cours de l'ontogénèse, ces influx détermineraient la presque simultanéité des bipartitions et, dans la blastéa parvenue au terme de son ontogénèse, seraient synchronisateurs et régulateurs du fonctionnement des appareils cinétiques qui commandent les mouvements des flagellums,

mouvements qui permettent aux blastéas, informées par leurs stigmas, de fuir les éclairages insuffisants ou trop intenses et de trouver l'éclairage optimum. Il y a lieu, toutefois, d'opposer à cette explication le fait que *M. tertia* ne possède pas de plasmodesmes, à moins que ceux-ci ne soient tellement ténus qu'ils ne puissent pas être vus.

#### QUATRIÈME PÉRIODE DE L'ONTOGÈNESE DE LA BLASTÉA VOLVOCÉENNE.

Dès que la blastéa volvocéenne a acquis son volume définitif, la troisième période de l'ontogénèse ou, même, l'ontogénèse proprement dite, est terminée. Si nous parlons d'une quatrième période, c'est que nous comprenons, ici, dans l'ontogénèse, le développement total de la blastéa, depuis son apparition, jusqu'à son évanouissement.

Cette quatrième période est la période d'usure des ergasies et de grande activité du développement des blastéas-filles.

Au cours de cette période, la blastéa est exposée à de multiples causes de destruction. Elle est, en particulier, victime de Rotifères (*Diglena volvocicola* Zawadowsky) qui s'installent dans le blastocèle et saisissent brusquement, un à un, pour les ingurgiter, les plastides ergasiens.

#### *Chitridinée parasite du J. aurea.*

Bruno Schöder (1898) décrit une Chitridinée (*Dangeardia mamillata*), parasite du *Pandorina morum*, qui se développe aux dépens d'une seule des cellules de ce dernier et qui est, à peu près, de la grosseur de cette cellule.

Le parasite que j'ai observé dans un *J. aurea* et qui est représenté par la figure 111 paraît être, aussi, une Chitridinée. Comme elle est étroitement accolée à trois cellules, on peut supposer qu'elle a émis des mycéliums dans ces trois cellules, pour s'en nourrir; mais il y a lieu de remarquer, qu'ici, le parasite est relativement gros et que les trois cellules paraissent bien petites pour lui fournir la nourriture nécessaire. De plus, ces trois cellules ne sont pas épuisées et réduites à une petite masse brune, comme cela a lieu pour la cellule du *Pandorina* attaquée par *Dangeardia*. Ici, peut-être, y a-t-il, grâce aux plasmodesmes qui réunissent les cellules (mais ne sont pas représentés sur la figure) une véritable symbiose, qui

permet aux cellules parasitées de nourrir la Chitridinée sans s'épuiser complètement c'est-à-dire en se comportant comme elles le font pour nourrir les gonidies qui se développent en nouvelles blastéas.

### Évanouissement de la blastéa volvocéenne.

A partir du moment où la blastéa considérée est expulsée hors de sa vésicule maternelle et mène une existence libre et vagabonde, elle peut, grâce à ses stigmas et à ses flagellums, chercher et trouver des régions de température et d'éclairage optimums, ce qui permet à ses blastéas-filles, encore emprisonnées dans leurs vésicules, de subvenir à leur croissance par leur propre activité photosynthétique. A cette tâche, en apparence assez simple, les ergasies, déjà fortement usées, s'épuisent peu à peu. Elles deviennent de plus en plus petites, et de plus en plus décolorées. Dans les ergasies des blastéas âgées, le noyau est très colorable et accompagné d'une petite calotte qui est très foncée dans les préparations fortement colorées. Cette petite calotte est quelquefois divisée en deux (*V. globator*). Elle est, peut-être, en rapport avec les flagellums.

Après que la blastéa a été déchirée, par l'expulsion violente de ses blastéas-filles, expulsion qui survient tantôt à un moment où la blastéa nage, tantôt à un moment où elle est immobile au fond de l'eau, les chromatophores se décolorent et, la photosynthèse ne s'effectuant plus, toutes les ergasies meurent et se décomposent rapidement. La blastéa disparaît, ne laissant, comme résidus squelettiques, que ses délicates cuticules qui, elles-mêmes, ne tardent pas à se dissoudre.

Ainsi, à la fin de la quatrième et dernière période de l'ontogénèse de la blastéa volvocéenne, celle-ci s'évanouit, par la libération de sa progéniture et par la mort inéluctable de ses ergasies.

Par suite de l'étroitesse des limites entre lesquelles le protoplasme peut rester stable, et en conséquence de la très grande fragilité de ce dernier, la blastéa volvocéenne est, comme tout Être vivant, aussi bien dans son ergasium que dans son gonidium sujette à la mort accidentelle. La pullulation, dans un espace nécessairement plus ou moins restreint, les ennemis, les parasites, les changements physiques tels que les changements saisonniers, sont les causes principales de cette mort accidentelle.

Au point de vue phylogénétique, la mort accidentelle n'a qu'une importance négative, car elle ne peut guère que contribuer à la disparition totale des groupes systématiques dont la constitution tend à devenir discordante avec les conditions de milieu.

Bien plus importante, au point de vue phylogénétique, est la mort inéluctable de l'ergasium.

Si nous considérons que cette mort inéluctable est la conséquence immédiate de la différenciation ergasio-gonidienne, et que cette différenciation est le plus puissant et le plus fécond de tous les faits phylogénétiques, nous voyons :

1. que la mort inéluctable est une acquisition qui apparaît au cours de la phylogénèse ;
2. que, au point de vue phylogénétique, cette acquisition est extrêmement féconde.

Sans la mort inéluctable, c'est-à-dire sans ergasium, l'Être vivant est condamné à rester un Être vivant primitif. Avec la mort inéluctable, il se montre apte à devenir un Être vivant supérieur. C'est grâce à elle que l'évolution conduit un phylum végétal jusqu'au stade de l'Anthophyte et un phylum animal jusqu'au stade du Mammifère.

Mais, il n'en est pas de même dans le phylum volvocéen, où il y a incompatibilité évolutive, entre l'acquisition de la prépondérance blastéenne et la conservation du mode d'alimentation photosynthétique. Il en résulte que, malgré l'acquisition phylogénétique, si féconde ailleurs, d'un ergasium et de la mort inéluctable de celui-ci, le Volvox, si intéressant au point de vue de l'étude des formes primitives, se trouve être, comme nous avons cherché à le montrer, l'aboutissement d'une impasse phylogénétique.



Faint, illegible text at the top of the page, possibly bleed-through from the reverse side.

Second block of faint, illegible text.

Third block of faint, illegible text.

Fourth block of faint, illegible text.



## BIBLIOGRAPHIE

---

### Liste chronologique, complémentaire, des Auteurs.

Voir la Liste bibliographique, chronologique, du Deuxième Mémoire (p. 48 à 59).

1851. Williamsson, W.C., *Volvox globator*. Trans. of the Lit. and Philos. Soc. of Manchester. T. 9.
1899. Kofoid, C. A., *On Platydorina, new genus of the family Volvocidae, from the plankton of the Illinois River*. Bull. III. State Lab. Nat. Hist. T. 5, p. 419, pl. 38.
1900. Dangeard, *Observations sur le développement du Pandorina morum*. Le Botaniste. Sér. 7, p. 192.
1904. Oltmanns, F., *Morphologie und Biologie der Algen*. Iena (1904 et 1905).
1913. Entz, Geza, *Cytologische Beobachtungen an Polythoma uvella*. Vorläufige Mitteilung. Verhandl. d. deutschen Zool. Gesellsch. T. 23.
1916. West., G. S., *Algae*. Cambridge. 1, 181.
1916. Zawadovsky, M. (En russe). *Éthologie de deux Rotifères parasites du Volvox*.
1918. Entz, Geza, *Ueber die mitotische Teilung von Polythoma uvella*. Archiv f. Protistenk. T. 38.
1918. West, G. S., *A further contribution to our knowledge of the two african species of Volvox*. Journ. Quekett Mic. Club. II, p. 425.
1918. Crow, W. B., *The classification of some colonial Chlamydomonads*. New. Phytologist. T. 17, p. 151.
1918. Shaw, W. R., *Some microtechnical methods and devices*. Philip. Journ. Sci. Bot., p. 241.
1918. Harper, R. A., *Bivary fission and surface tension in the development of the colony in Volvox*. Brooklyn. Botanic. Garden Mem. T. 1, p. 151.

1921. Bêlar, Karl., *Protozoenstudien*, III. Archiv f. Protistenkunde. T. 43, p. 431.
1922. Janet, Charles, *Considérations sur l'Être vivant, III. La Characée considérée au point de vue orthobiontique.*
- 1922<sup>1</sup>. Shaw, Walter R., *Janetosphaera, a new genus, and two new species of Volvox.* The Philippine Journal of Science. T. 20.
- 1922<sup>2</sup>. Shaw, Walter R., *Copelandosphaera, a new genus of the Volvocaceae.* The Philippine Journal of Science. T. 21.
- 1922<sup>3</sup>. Shaw, Walter R., *Merillosphaera, a new genus of the Volvocaceae.* The Philippine Journal of Science. T. 21.
1923. Shaw, Walter R., *Merillosphaera africana at Manila.* The Philippine Journal of Science. T. 22.
1923. Janet, Charles, *Le Volvox.* Troisième Mémoire. Ontogénèse de la blastéa volvocéenne. Première partie.
-



## TABLE DES MATIÈRES

---

	Pages
<b>Ontogénèse de la Blastéa volvocéenne.</b>	
— Difficulté de l'étude ontogénétique des Volvocinées.....	3
— Importance de l'étude de la blastéa volvocéenne.....	4
— Énumération des espèces constituant le groupe des Volvocacées....	5
— — Famille des Eudorinées (Volvocacées purement gonidiennes).....	5
— — Famille des Volvocinées (Volvocacées ergasio-gonidiennes).....	5
— Dispositif pour le maniement des Volvox destinés aux préparations.	6
<b>Constitution orthobiontique de l'Être vivant.</b>	
— Mérisme.....	10
— — Plèthéa.....	10
— — Blastéa.....	11
— — Homologies des blastéas chez les Végétaux et les Animaux....	12
— — — La blastéa chez les Flagellates.....	18
— — — Les trois blastéas de l'orthobionte du Métazoaire.....	19
— — — Exemples de blastéas végétales.....	25
— — Proplastide, Ontoplastides, Téléplastides.....	26
— — — Méristémie.....	27
— — Sexualité du mérisme.....	28
— — — Anticipation de la bisexualité et de l'unisexualité.....	29
— Formules orthobiontiques.....	30
— — Signes conventionnels.....	30
— — Exemples de formules orthobiontiques.....	31
<b>Orthobionte de la Volvocinée.</b>	
— Formule de l'orthobionte de la Volvocinée.....	32
— — Énumération des blastéas de l'orthobionte volvocéen.....	34
— — Nature de la blastéa volvocéenne.....	35
— — Différenciation ergasio-gonidienne, dans la blastéa volvocéenne..	35
— — Caractères ontogénétiques de la blastéa volvocéenne.....	36

### Orientation de la blastéa volvocéenne.

— Orientation physiologique.....	37
— — Phototropisme.....	37
— — Mouvements de translation verticale et de translation horizontale.....	38
— — Mouvement de rotation.....	38
— — — J. aurea.....	38
— — — — Rotation sur place.....	40
— — — — Rotation dans la progression horizontale.....	40
— — — — Rotation dans la progression vagabonde en éclairage favorable.....	40
— — — V. globator.....	41
— Orientation morphologique.....	41
— Orientation descriptive, conventionnelle.....	42

### Nomenclature des éléments ontogénétiques de la blastéa volvocéenne.

— Nomenclature des plans de bipartition.....	43
— Nomenclature des cellules.....	44
— Nomenclature des sommets des polygones d'affleurement des cellules.....	46
— Nomenclature des plasmodesmes d'inachèvement de division cellulaire.....	47

### Blastéas constitutives de l'orthobionte de la Volvocinée.

— Méosporophyte.....	49
— — Blastéa initiale, méotique, asexuée, $\gamma^{\sigma}$ .....	49
— Gamétophyte.....	52
— — Blastéas intercalaires, asexués, $\alpha'_1 \sigma$ à $\alpha'_n \sigma$ .....	52
— — Blastéas anté-terminales, gamétocytiques $\beta' \hat{\sigma}$ ou $\beta' \sigma$ et $\beta' \sigma$ .....	53
— — — Gamétocte.....	53
— — — Sexualité des blastéas gamétocytiques.....	54
— — — Blastéas gamétocytiques bisexués $\beta' \hat{\sigma}$ .....	54
— — — Blastéas gamétocytiques unisexués $\beta' \sigma$ et $\beta' \sigma$ .....	54
— — Blastéas terminales gamétiques $\gamma' \sigma$ et $\gamma' \sigma$ .....	55
— — — Blastéa spermiennne $\gamma' \sigma$ .....	55
— — — — Formes de la blastéa spermiennne.....	55
— — — — Plasmodesmes de la blastéa spermiennne.....	56
— — — — Spermie.....	57
— — — Blastéa oosphériennne.....	57
— — — — Oosphère.....	58
— Zygote.....	58
— — Enveloppes kystiques. Exine et intine.....	60
— — Période de repos.....	60
— Blastéas étudiées dans le présent Mémoire.....	61
— — Objet du prochain Mémoire.....	61
— Cellules de la blastéa volvocéenne.....	62
— — Forme des cellules.....	62
— — Dimensions des cellules.....	62
— — Nombre des cellules des blastéas volvocéennes.....	63

## Phylogénèse comparée de l'orthobionte volvocéen.

— Égalité ou similitude primitives des éléments de l'orthobionte.....	66
— Différenciations précoces, modifiant les similitudes ancestrales, respectives, des cellules, des mérismes, des générations et des orthobiontes.....	68
— — Différenciation de volume, entre les ergasies et les gonidies. Ergasies et gonidies de la blastéa volvocéenne.....	68
— — Différenciation de volume, parmi les ergasies de la blastéa animale. Amphiblastéa.....	69
— — Différenciation de volume des gamètes. Différenciation oo-spermienne.....	70
— — Différenciation de volume, parmi les gonidies des blastéas volvocéennes.....	71
— — Différenciation des mérismes, dans le groupe de mérismes constituant une génération. Les trois blastéas du Métazoaire.....	72
— — Différenciation des générations dans l'orthobionte. Alternance méo-sporophyto-gamétophytique chez les Végétaux.....	73
— — Différenciation de la composition des orthobiontes. Transformation de mérismes facultatifs en mérismes nécessaires et disparition définitive de mérismes facultatifs.....	75
— Phylogénèse de la blastéa volvocéenne.....	79
— — Haematococcus.....	79
— — Gonium.....	80
— — Eudorina.....	80
— — Volvox.....	81
— — — Blastéa spermienne.....	81
— — — Blastéa asexuée et blastéa gamétocytiq. ....	82
— Ancienneté probable du Volvox.....	82
— Comparaison de la blastéa végétale et de la blastéa animale, au point de vue de l'aptitude à l'évolution phylogénétique.....	83
— — — Transformation, dans le phylum végétal, de l'essaim pléthéen de planoplastides, en une nappe ou un filament.....	84
— — — Transformation de l'essaim blastéen de planospores, en une blastéa sphérique.....	85
— — Inaptitude de la blastéa végétale à fournir une ample évolution phylogénétique.....	85
— — Aptitude de la blastéa animale à fournir une ample évolution phylogénétique.....	87
— Acquisition, par les gonidies et les mérismes, de l'inquinisme, dans l'organisme maternel.....	89
— — Végétal.....	89
— — Animal.....	93



— — Différenciation ergasio-gonidienne.....	131
— — — La différenciation ergasio-gonidienne, dans l'ensemble des Êtres vivants.....	131
— — — La différenciation ergasio-gonidienne, chez la Volvocinée.....	133
— — — Importance de la différenciation ergasio-gonidienne, au point de vue phylogénétique.....	133
— — — — Homologies, entre les groupes systématiques ayant considérablement divergé.....	134
— — — — Homologies, entre la Volvocinée et le Métazoaire.....	134
— — — — Absence d'homologies, dans le détail de l'organisation, entre le Métaphyte et le Métazoaire.....	135
— — — — Limitation des homologies des organes somatiques, entre deux embranchements de Métazoaires.....	136
— — Membranes cellulaires des Volvocinées.....	137
— — — Membrane proplastidienne.....	137
— — — Membranes téléplastidiennes.....	138
— — — — Cuticules et cloisons.....	138
— — — — Gléum périplastidien.....	139
— — — — Gléum blastocélien.....	139
— — — — Aire de contact des téléplastides avec l'eau ambiante.....	140
— — Ergasium de la blastéa volvocéenne.....	140
— — — Pyrénoides.....	141
— — — Substances de réserve.....	142
— — — — Corpuscules périnucléaires.....	142
— — — — Amidon.....	142
— — — Appareil cinétique des téléplastides, Flagellums.....	142
— — — Plasmodesmes d'inachèvement de division cellulaire.....	143
— — — — Liaisons protoplasmiques intercellulaires des blastulas animales.....	143
— — — — Liaisons protoplasmiques dans les blastéas gamétocytiques des Insectes.....	144
— — — — Plasmodesmes des Volvocinées.....	144
— — — — Chaque facette cellulaire latérale comporte un plasmodesme d'inachèvement de division cellulaire.....	145
— — — Différenciation entre les ergasies.....	145
— — — — Ergasies de l'hémisphère crucial.....	145
— — — — Ergasies de l'hémisphère phialoporien.....	146
— — Gonidium des diverses blastéas de l'orthobionte de la Volvocinée.....	146
— — — Nombre des gonidies.....	147
— — — — V. globator.....	147
— — — — J. aurea.....	148
— — Les quatre états de la cellule volvocéenne, au point de vue des flagellums.....	148
— Troisième période de l'ontogénèse, conduisant la blastéa volvocéenne à son volume définitif.....	149
— — — Libération de la jeune blastéa.....	149
— — Croissance de la blastéa, à son volume maximum.....	150
— — — Gléums.....	150
— — — Plasmodesmes étirés.....	150

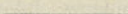
\*

— — — — Rôle des plasmodesmes.....	151
— — — — Conduction de courants nourriciers.....	152
— — — — Conduction d'influx énergétiques.....	152
— Quatrième période de l'ontogénèse de la blastéa volvocéenne.....	153
— — — Chitridinée parasite du <i>J. aurea</i> .....	153
— — Évanouissement de la blastéa volvocéenne.....	154

**Bibliographie**

**Table des Matières**

**Explication des Planches**



## EXPLICATION DES PLANCHES

Les Planches 1 à 4, contenant les figures 1 à 35, se trouvent dans le Deuxième Mémoire.

Le présent Mémoire (Troisième) contient les Planches 5 à 21, qui comportent les figures 36 à 117. Ces figures se rapportent, pour la plupart, au *J. aurea*.

### PLANCHE 5

FIGURE 36. — Coupe diamétrale d'une jeune blastée de 1024 télélplastides ayant déjà effectué son extroversion et différencié ses gonidies; mais, n'ayant pas encore commencé à écarter ses plastides. Aux stades précédents les noyaux étaient proximaux et les pyrénoides distaux. Par suite de l'extroversion c'est maintenant l'inverse (voir la figure 104). Toutes les cellules sont devenues des ergasies sauf un petit nombre résiduel, par exemple 8 (dont 2 se trouvent dans la coupe) qui ont conservé l'état primitif, ancestral, de gonidie, mais perfectionnent cet état par l'emmagasinement de réserves. Chacune de ces gonidies va devenir le proplastide ou cellule-mère d'une nouvelle blastée et représente, ainsi, le stade unicellulaire, initial, de cette dernière. Chaque gonidie possède, déjà, deux pyrénoides et va en augmenter encore notablement le nombre. Cette figure est combinée au moyen de plusieurs mises au point dans l'épaisseur d'une même tranche, de manière à représenter les cellules avec leur diamètre maximum ce qui est schématique. En réalité, dans la coupe supérieure et dans la coupe inférieure qui limitent une tranche un peu épaisse, les cellules sont coupées, les unes, suivant leur axe comme le représente la figure, les autres, à une distance plus ou moins grande de cet axe ce qui donne un mélange de coupes larges et de coupes étroites. Gross. 600. Dimensions des cellules  $5\frac{1}{2}\mu \times 12\mu$ . Diamètre de la blastée  $100\mu$ .

FIGURE 37. — *J. aurea* de 1024 cellules, récemment libéré et ayant écarté ses plastides, par formation, autour de chacun d'eux, d'une cuticule et d'un gléum périplastidien. Les ergasies sont assez irrégulièrement écartées dans la région opposée au phialopore. Les gonidies sont encore piriformes et flagellées. Gross. 200. Diamètre des plastides ergasiens  $7\mu$ . Dimensions des cellules (membranes comprises)  $16\mu$ . Diamètre équatorial de la blastée  $242\mu$ .

FIGURE 38. — Portion d'un *J. aurea*, de 1024 cellules. Gross. 2000. Diamètre des plastides ergasiens  $4,5\mu$ . Diamètre du plastide gonidien  $7\mu$ . Par suite de leur étirement, les plasmodemes d'inachèvement de bipartition sont devenus très fins et n'ont plus qu'un diamètre à peu près égal à celui des flagellums. Le petit point noir logé dans une vacuole est l'initium des plastes d'emmagasinement des substances de réserve autres que l'amidon. Ce plaste

initial ne se multiplie que fort peu dans les ergasies, mais se multiplie considérablement dans les gonidies ou cytes, surtout dans les oocytes, d'où ils passent à l'oosphère et au zygote (voir les figures 113, 114 et 115 qui se rapportent au *V. globator*).

FIGURE 39. — Gonidie ayant perdu ses flagellums et ayant pris la forme sphérique. Elle va devenir le proplastide, ou état unicellulaire initial, d'une nouvelle blastéa.

FIGURE 40. — Proplastide sphérique de 20  $\mu$ . Gross. 2000. Les palstes périnucléaires d'emmagasinement des substances de réserve ont commencé et vont continuer à se multiplier.

Les pyrénoides sont devenus nombreux et gros.

Le noyau a considérablement grossi.

Tandis que le noyau de l'ergasie ne montre pas de suc nucléaire, et semble, ainsi, réduit à son caryosome, celui de la gonidie consiste en un gros caryosome, logé dans une vaste vacuole remplie d'un suc nucléaire clair et dont la paroi est une membrane vésiculaire (membrane nucléaire). Dans le noyau quiescent de la *Volvocinée*, c'est le caryosome qui représente la partie essentielle du noyau. Ce caryosome comprend, en effet, une membrane caryosomienne propre, le centrosome qui soulève cette membrane, et produit une dépression sur le caryosome, des corpuscules chromatiques (chromosomes) et la substance qui donnera le fuseau. Le suc nucléaire est, ici, un liquide clair remplissant la vésicule dans laquelle s'effectueraient les processus caryocinétiques. Les ergasies n'ayant plus de divisions à subir n'ont plus besoin d'une telle vésicule.

FIGURE 41. — Schéma d'une portion du blastoderme d'une blastéa similaire de celle représentée par la figure 36, portion dans laquelle les cellules sont écartées, par suite d'une contraction artificielle, et montrent les plasmodesmes d'inachèvement de bipartition. Gross. 1200.

FIGURE 42. — Stade de 2 cellules, à très gros noyau, à centrosomes divisés, et sur le point de passer au stade de 4 cellules. La cellule gauche  $\underline{G}$  va se diviser en deux cellules  $G$  et  $g$ ; la cellule droite  $\underline{D}$  va se diviser en deux cellules  $D$  et  $d$  comme le montrent les figures 50, 51 et 52 qui sont vues par le pôle crucial. Gross. 533. Diam. 35  $\mu$ .

FIGURE 43. — Stade de 2 cellules, vu dans une coupe radiale de la blastéa maternelle.

FIGURE 44. — Proplastide arrivé au terme de sa croissance et sur le point de se diviser. Vu par sa face d'affleurement sur la surface de la blastéa maternelle. Gross. 533. Diamètre 28  $\mu$ .

FIGURE 45. — Stade de 2 cellules, vu sur la surface de la blastéa maternelle.

FIGURE 46. — Proplastide arrivé au terme de sa croissance et vu, in situ, de côté. On rencontre en allant du centre du proplastide vers l'extérieur : le caryosome, le centrosome, le suc nucléaire, la membrane nucléaire, le cytoplasme périnucléaire, le chromatophore et ses pyrénoides, la surface du proplastide, recouverte de sa membrane proplastidienne l'espace périplastidien, la membrane téléplastidienne ou gonidienne, les plasmodesmes nourriciers et les ergasies voisines. L'aire externe de la cuticule gonidienne présente encore les deux petits mamelons des pores des flagellums disparus. Gross. 533. Diamètres : du proplastide 29  $\mu$ ; de la vésicule nucléaire 12  $\mu$ , du caryosome 6  $\mu$ ; du centrosome, environ 1/2  $\mu$ .



FIGURE 47. — Stade de 2 cellules:

I. Trace de la première bipartition.

$\underline{G}$ . L'une des cellules de la dyade.

$\underline{D}$ . L'autre cellule de la dyade.

$p 1$ . Plasmodesme d'inachèvement de la première division.

FIGURE 48. — Disposition en S que la surface de bipartition présente, parfois, à un certain moment.

FIGURE 49. — Stade de 2 cellules, celles-ci étant supposées écartées artificiellement, pour montrer le plasmodesme d'inachèvement de bipartition qui apparaît entre les deux noyaux.

FIGURE 50. — Stade de 2 cellules, vu par le pôle crucial  $\gamma$ .

FIGURE 51. — Schéma du stade de 4 cellules, vu par le pôle crucial ( $\gamma$ ), dans le cas où les traces des 2 plans de la deuxième bipartition donnent avec la trace du plan de la première bipartition un dispositif en lettre Z non inversée (ce qui donne le dispositif d'un Z inversé dans la vue par le pôle phialoporique.)

FIGURE 52. — Stade de 4 cellules, vu par le pôle crucial (proximal dans la blastéa maternelle), après que les 4 ontoplastides ont pris leurs formes et leurs positions d'équilibre.

#### PLANCHE 6

FIGURE 53. — Schéma de la disposition des plasmodesmes des stades 2 et 4, dans la blastéa coupée transversalement.

Les symboles des plasmodesmes d'inachèvement de division ont les significations suivantes:

$p 1$ , le plasmodesme d'inachèvement de la première division.

$p 2$ , les deux plasmodesmes d'inachèvement de la deuxième division.

$1 t$ , chacun des trois plasmodesmes provenant du plasmodesme  $p 1$ , créé par la 1<sup>re</sup> bipartition, après que celui-ci a été triparti par la 2<sup>e</sup> bipartition.

$1 t \star$  désigne, parmi les trois plasmodesmes  $1 t$ , le plasmodesme moyen, qui est définitif, c'est-à-dire qui se retrouvera, sans avoir subi aucune nouvelle fissuration, dans la blastéa arrivée au terme de son ontogénèse. La facette cellulaire qui correspond à ce plasmodesme moyen  $1 t \star$  se retrouvera, elle aussi, intacte, c'est-à-dire sans avoir subi de pliage multiplicateur, dans la blastéa arrivée au terme de son ontogénèse. Cette facette, définitive dès le stade de 4 cellules, est celle qui est représentée par la trace  $OO$  en bas des figures 91, 92 et 93, qui représentent un quadrant du stade 1024, et au centre de la figure 102, qui représente la région polaire cruciale de ce même stade.

A. Stade de 2 cellules, montrant

le plan de division I

le plasmodesme  $p 1$

les cellules  $\underline{G}$  et  $\underline{D}$  qui donnent, la première, les cellules  $G$  et  $g$  et, la seconde, les cellules  $D$  et  $d$  de la figure B.

B. Schéma de l'apparition du stade de 4 cellules, montrant les cinq plasmodesmes de ce stade.

C. Schéma du stade 4, après que les cellules ont pris leurs formes et leurs positions d'équilibre. On y retrouve les 5 plasmodesmes de la figure précédente.

FIGURE 54. — Stade 4. Schéma de l'étalement élastique, dans un plan, de la surface externe des 4 quadrants fusiformes *G*, *g*, *D*, *d*, disposés linéairement, ce qui les laisse accolés par leurs flancs. La forme arrondie de la partie supérieure des 4 cellules correspond à leur écartement phialoporien. On retrouve, dans cette figure, tous les éléments de la figure 53 et ceux de l'hémisphère opposé à celui représenté par cette dernière figure. Les 5 plasmodesmes qui, en réalité, se trouvent dans l'intérieur de la blastéa, sont projetés sur sa surface.

FIGURE 55. — Stade 4.

A. Le stade 4, vu par le pôle crucial  $\gamma$ .

B et C. Les quatre cellules, supposées écartées les unes des autres et vues par le pôle phialoporique  $\varphi$ . L'ordre circulaire, dans lequel se présentent les lettres qui désignent les cellules, se trouve inversé lorsqu'on passe, de la vue par le pôle crucial, à la vue par le pôle phialoporique, ce qui est, ici, le cas, pour les figures A et B.

D. Les quatre cellules supposées écartées les unes des autres et vues par leurs faces latérales et internes, le pôle phialoporique  $\varphi$  étant placé en haut et supposé non encore ouvert. En bas, le pôle crucial  $\gamma$ .

Les sommets des angles que les cellules dessinent sur la surface de la sphère sont des points définitifs qui se retrouvent, comme sommets d'angles de polygones, dans la blastéa parvenue au terme de son ontogénèse. Les sommets que le stade 4 fait apparaître sont les points O, O, 61, 61 de la blastéa définitive (voir fig. 91).

FIGURE 56. — Stade de 4 cellules. Schéma montrant les positions que prennent les 4 cellules lorsqu'on passe de la vue cruciale A à la vue phialoporique C ou E :

1° par roulement latéral (A, B, C).

2° par roulement sagittal (A, D, E).

Les dispositions que présentent les cellules et les plans de bipartition, à la suite de ces déplacements, sont utiles à considérer pour bien préciser l'orientation des figures représentant le développement de la blastéa volvoécienne.

A. Le stade de 4 cellules, vu par le pôle crucial, dans le cas où les traces de la deuxième bipartition donnent, avec la trace de la première bipartition, dans la vue cruciale, le sens de la lettre Z non inversée. La trace (I) de la première bipartition est représentée par un trait plein, et celle (II) de la deuxième bipartition par un trait ponctué. Les deux moitiés de chacune de ces traces de bipartition sont distinguées, l'une, par un accent simple (I' et II') et, l'autre, par un accent double (I'' et II''). L'orientation adoptée pour cette figure ne diffère de celle de la figure 55 A que par une rotation de 45°, qui amène l'élément central du plan de bipartition I, en position sagittale.

B. Résultat du roulement latéral de 90° vers la droite.

C. Résultat d'un deuxième roulement latéral, de 90°, vers la droite. Ce deuxième roulement inverse les positions de *G* et *D* ; mais n'inverse pas celles de *g* et *d*. Ces deux dernières cellules inversent seulement leur moitié cruciale avec leur moitié phialoporique.

D. Résultat du roulement sagittal, de 90°, vers le bas.

E. Résultat d'un deuxième roulement sagittal, de 90°, vers le bas. Ici, le deuxième roulement inverse les positions de *g* et *d*, mais n'inverse pas celles de *G* et *D*.

F. Étalement linéaire des 4 quadrants fusiformes du stade de 4 cellules. Les deux cellules G et D montrent, en bas, le petit élément crucial de la trace de la bipartition I.

FIGURE 57. — La blastéa quadricellulaire, représentée, en place, dans la blastéa maternelle.

A. Vue par le pôle phialoporien. On remarque, dans cet exemple, que la blastéa-fille ne met à contribution, comme cellules nourricières directes, que 6 cellules maternelles, qui sont vraisemblablement les 6 cellules dont le proplastide était entouré, au début de la différenciation ergasio-gonidienne.

B. Vue de côté, montrant la coupe de la membrane téléplastidienne, gonidienne, membrane extensible qui constitue la vésicule dans l'intérieur de laquelle s'effectue l'ontogénèse.

C. Coupe, suivant la ligne A B, montrant la situation des noyaux, à peu de distance du pôle crucial.

FIGURE 58. — Étalement élastique, plan, autour du pôle crucial  $\chi$ , de la surface extérieure des 4 cellules du stade 4. La forme arrondie des extrémités des 4 cellules indique que ces extrémités se sont écartées (voir fig. 61 A), pour former le phialopore.

FIGURE 59. — Blastéa quadricellulaire, se présentant obliquement, dans une coupe de la blastéa maternelle. On remarque que les noyaux sont situés au voisinage du pôle crucial. Gross. 1000. Diamètres : de la vésicule enveloppante  $32 \mu$  ; de la blastéa  $28 \mu$  ; des noyaux  $8 \mu$  ; des caryosomes,  $3,6 \mu$ . Les ergasies ont environ  $6$  sur  $7 \frac{1}{2} \mu$ .

FIGURE 60. — Stade 4. Coupe optique regardée du côté du pôle crucial montrant les membranes nucléaires, les caryosomes, les chromatophores et leurs pyrénoides. Gross. 1000. Diamètres de la blastéa  $32 \times 34 \mu$  ; des noyaux  $7, 5 \mu$  ; des caryosomes  $4, 5 \mu$  ; pyrénoides  $2 \frac{1}{2}$  à  $3 \mu$ .

FIGURE 61. — Stade 4.

A. Coupe optique passant par l'axe des pôles, le phialopore ( $\varphi$ ) étant placé en haut.

B. Vu de côté. Cette figure et la précédente montrent bien la situation infère des noyaux.

C. Coupe optique, transversale, passant un peu au-dessus de l'équateur, et montrant l'initium de la cavité centrale, cavité qui, puisqu'il y aura une extorsion finale, ne représente pas le blastocèle définitif. Celui-ci est la cavité représentée dans les figures 36 et 37.

D. Coupe optique, montrant le groupement des quatre noyaux.

FIGURE 62. A et B. — Stade 4. La facette centrale I  $\star$  ou élément crucial, définitif, de la première bipartition, est pris comme direction fixe de repère et placé en direction sagittale.

A. Vue par le pôle phialoporique  $\varphi$ . Les 2 points définitifs 61 sont indiqués en supposant que le phialopore n'est pas encore ouvert. La ligne pointillée indique l'ouverture du phialopore.

B. Vue, par le pôle crucial  $\chi$ , montrant les deux points O, symétriques des deux points 61, et l'élément crucial I  $\star$  de la première bipartition, élément qui est définitif et se retrouve inchangé, dans la blastéa parvenue au terme de son ontogénèse.

PLANCHE 7

FIGURE 63. — Aux stades avancés, et à la fin de l'ontogénèse, les cellules qui constituent la blastéa volvocéenne peuvent être assimilées à des troncs de pyramide ou, plus simplement, à des prismes (fig. 94 à 102).

Il en résulte que les cellules affleurent, sur la surface de la blastéa, sous forme de polygones. Les côtés de ces polygones sont des portions des traces que les surfaces de bipartition produisent sur la surface sphérique externe de la blastéa (fig. 92).

L'étude ontogénétique de la blastéa volvocéenne consistant, surtout, à suivre l'apparition et les pliages successifs de ces traces externes des surfaces de bipartition, il est nécessaire, pour la clarté des figures, de représenter ces traces par un graphique conventionnel, caractéristique.

Comme l'étude ontogénétique de la surface de la blastéa volvocéenne se réduit à l'étude de l'un des quatre quadrants fusiformes, créés par les deux premières bipartition I et II, nous représentons par des traits simples continus, les traces de ces deux premières bipartitions, traces qui constituent les côtés des quadrants et n'ont pas besoin d'être figurées par un graphique spécial.

Quant aux autres traces de bipartition (traces III à X), qui découpent en polygones la surface des quadrants, nous les représentons par des traits spéciaux, différents pour chacun des stades de bipartition.

La figure 63 indique ce graphique conventionnel.

Dans l'étude ontogénétique de la surface de la blastéa volvocéenne, il y a lieu de considérer :

1. les polygones qui constituent les surfaces d'affleurement des cellules ;
2. les côtés de ces polygones ;
3. les sommets de ces polygones.

Ces trois sortes d'éléments donnent lieu aux remarques suivantes :

1. Aucun des polygones (cellules) qui apparaissent au cours de l'ontogénèse n'est définitif, c'est-à-dire qu'aucun d'eux ne passera inchangé (non-divisé) au stade final de l'ontogénèse. Cela est en contradiction avec une opinion souvent soutenue que les cellules cruciales d'un certain stade, du stade 16, par exemple, passent inchangées, c'est-à-dire sans se diviser, au stade final de l'ontogénèse.

2. Parmi les côtés des polygones qui apparaissent au cours de l'ontogénèse :

les uns sont définitifs (indiqués par une petite étoile dans plusieurs de nos figures) et passent, sans subir de pliage, au stade final de l'ontogénèse.

les autres ne sont pas définitifs, mais sont destinés à être pliés pour fournir des nouveaux côtés de polygones.

3. Tout sommet de polygone qui apparaît au cours de l'ontogénèse constitue un sommet définitif, c'est-à-dire qui se retrouvera au stade final de l'ontogénèse. Chaque sommet de polygone peut, par conséquent, recevoir, dès son apparition, une dénomination définitive, qu'il conservera jusqu'à la fin de l'ontogénèse. Les dénominations adoptées sont indiquées sur la figure 91.

FIGURE 64. — Passage du stade 4 au stade 8. Étalement élastique, plan, des quatre quadrants, autour du pôle crucial  $\gamma$ .

L'apparition de la trace III crée les 2 points 8 et 53 de la blastéa définitive. L'élément crucial de la trace I est marqué d'une étoile parce que, depuis

l'apparition de la trace II qui l'a créé, cet élément crucial est définitif. La bipartition III ne crée pas d'autre côté définitif.

Le soulignage des symboles  $\underline{G}$  et  $\underline{D}$ , des 2 cellules (dyade, de chaque quadrant), signifie qu'au stade suivant (stade 16), qui transforme chaque dyade en une tétrade :

$\underline{G}$  donnera deux cellules  $G$  et  $g$ ,

$\underline{D}$  donnera deux cellules  $D$  et  $d$ ,

$G$  et  $D$  étant les deux cellules qui sont reliées par le plasmodesme central de la tétrade.

FIGURE 65. — Stade 8, dans le cas où, par suite de la position du point 53, le phialopore reste, en apparence, quadrangulaire.

A. Vue par le pôle phialoporique  $\varphi$ .

B. Vue par le pôle crucial  $\chi$ .

FIGURE 66. — (A et B). Figure similaire de la précédente, mais correspondant au cas où la situation du point 53 fait passer le phialopore de la forme quadrangulaire à la forme octogonale.

FIGURE 67. — (A et B). Figure similaire de la précédente, mais représentant les 8 cellules après qu'elles ont pris leurs formes et leurs rapports d'équilibre.

Chaque bipartition étant, comme le montre la comparaison des figures 66 B et 67 B, accompagnée de déformations résultant des changements de conditions d'équilibre, la continuité de l'ontogénèse ne pourrait être représentée, d'une façon complète, que par un véritable film cinématographique, ce qui a déjà été réalisé pour représenter l'ontogénèse de plusieurs types d'êtres vivants.

FIGURE 68. — (A et B). Figure similaire de la figure 67, mais représentant le cas où la direction de la bipartition III est plus voisine du sens transversal que du sens longitudinal.

FIGURE 69. — Étalement plan, de deux des quadrants ( $G$  et  $g$ ) du stade 8, représenté par la figure 67.

FIGURE 70. — Passage du stade 8 au stade 16, par suite de l'apparition de la bipartition IV.

FIGURE 71. — Étalement plan, du stade 16: Il y a, dans chaque quadrant deux lignes de bipartition IV qui font apparaître 4 points du stade définitif (fig. 91) à savoir :

sur les traces I et II, les points 24 et 37 ;

sur les traces III, les points 23.08 et 37.23.

Mais, ces lignes IV ne font apparaître aucun côté définitif de polygone.

FIGURE 72. — Stade 16.

A. Vue par le pôle phialoporien  $\varphi$ .

B. Vue par le pôle crucial  $\chi$  le passage de A à B étant effectué par un roulement latéral de 90°. Les dénominations des quadrants sont indiquées, sur la figure B, par les 4 lettres  $D$ ,  $d$ ,  $G$ ,  $g$  placées, à l'extérieur, aux points où la trace III coupe le contour apparent de la figure.

C. Vue par le pôle crucial, montrant la torsion des quadrants.

#### PLANCHE 8

FIGURE 73. — Apparition de la bipartition V, ou passage du stade 16 au stade 32. L'apparition de 4 traces V, dans chacun des quadrants, fait apparaître 8 points définitifs, nouveaux, dont les numéros sont indiqués sur la figure.

Ces 8 points nouveaux, créés par la bipartition V, et les points préexistants, créés par les bipartitions IV, III et II font apparaître des côtés de polygones à savoir (fig. 91) :

Sur les traces des bipartitions I et II (où aucun n'est définitif sauf le côté OO sur I) :

le côté	0-8	destiné à être plié en 8,
—	8-15	— — 7,
—	15-24	— — 9,
—	24-37	— — 13,
—	37-46	— — 9,
—	46-53	— — 7,
—	53-61	— — 8.

Sur la trace de la bipartition III (ou deux sont définitif) :

le côté	8-15.08	qui est destiné à être plié en 8,
—	15.08-21.07	— — 7,
—	21.07-23.08	★, qui est définitif,
—	23.08-37.23	qui est destiné à être à être plié en 15,
—	37.23-39.24	★ qui est définitif,
—	39.24-45.23	qui est destiné à être plié en 7,
—	45.23-53	qui est destiné à être plié en 8.

Ainsi, il y a, dans chacun des quadrants du stade 32, trois côtés définitifs dont l'un est dû à la bipartition II (côté OO) et, les deux autres, à la bipartition V.

FIGURE 74. — Stade 32. Étalement de deux quadrants *G* et *g*, après que les cellules ont pris leurs formes et leurs rapports d'équilibre. On voit dans le quadrant *G* les trois côtés définitifs indiqués par des astérisques.

FIGURE 75. — Stade 32.

A. Vue par le pôle phialoporien.

B. Vue par le pôle crucial.

Ces deux figures sont à comparer avec la figure 74 qui est plus instructive, au point de vue ontogénétique.

FIGURE 76 (A et B). — Stade 32. Reproduction, simplifiée, des figures précédentes 75 A et B.

FIGURE 77. — Stade 32. Étalement plan, similaire de celui représenté par la figure 74, mais effectué dans des conditions où les cellules polaires sont moins déformées.

FIGURE 78. — Stade 64. Disposition des traces de la bipartition VI, qui donne le stade 64.

FIGURE 79. — Stade 64. Un quadrant (quadrant *g* de la figure 78) après que les cellules ont pris leurs formes et leurs rapports d'équilibre.

Cette figure et la précédente, 78, montrent que la bipartition VI fournit, dans chaque quadrant :

- 8 traces de bipartition nouvelles,
- 16 sommets nouveaux,
- 13 côtés définitifs nouveaux.

Le nombre total des côtés définitifs est de 16, dont un a été fourni par la bipartition II et deux par la bipartition V.

Ces 16 côtés définitifs se trouvent :

- au nombre de 7 (dont 6 de création nouvelle) sur la trace I,
- au nombre de 5 (dont 3 de création nouvelle) sur la trace III,

au nombre de 2 (de création nouvelle) sur les 2 traces IV.

au nombre de 2 (de création nouvelle) sur 2 des 4 traces V.

Les astérisques situés sur la trace II ne figurent pas dans ce décompte, parce qu'ils ne sont que la répétition de 6 des 7 astérisques situés sur la trace I (l'élément crucial *OO* ★ appartenant à cette trace I).

On constate que les côtés définitifs, indiqués par les astérisques, présentent une disposition régulière qui se retrouvera aux stades tétradiques suivants (stades 256 et 1024) et qui consiste en une alternance des côtés définitifs et des côtés non définitifs.

#### PLANCHE 9

FIGURE 80. — Stade 64. Étalement plan, par quadrants, de la surface totale de la blastéa. Cette figure montre les rapports des quadrants dans les deux régions polaires. Le phialopore est figuré dans le cas où il est régulier et bordé de 8 cellules. Au point de vue morphologique il est bordé de 12 cellules, car si les fentes phialoporiennes étaient complètement ouvertes, on verrait apparaître *D d*, comme le montre la figure 84.

FIGURE 81. — Stade 64. Vue par le pôle crucial.

FIGURE 82. — Stade 64. Figure similaire de la précédente, mettant en évidence (comme le font aussi les figures 80 et 81) la torsion des quadrants par rapport à l'orientation des 4 cellules qui entourent le pôle crucial.

FIGURE 83. — Stade 64. Figure similaire des deux précédentes, les traces de bipartition n'étant représentées que par des lignes simples.

#### PLANCHE 10

FIGURE 84. — Stade 64. Le phialopore, dans le cas où, les fentes phialoporiennes étant complètement ouvertes, il se montre bordé de 12 cellules. Un aspect aussi régulier est très exceptionnel, parce que, par suite de la différence de forme et de volume des cellules bordant le phialopore, une, ou plusieurs, ou l'ensemble des quatre fentes peuvent soit s'ouvrir, soit se fermer plus ou moins.

FIGURE 85. — Passage du stade 64 au stade 128 par suite de l'apparition des traces de la bipartition VII. Dans chaque quadrant, les 16 traces VII font apparaître 32 sommets définitifs nouveaux et augmentent le nombre des côtés de 32, dont 10 (marqués d'un astérisque) sont définitifs.

FIGURE 86. — Stade 128. Les cellules ont pris des positions d'équilibre qui leur donnent des formes allongées.

FIGURE 86 bis. — Stade 128. Coupe montrant dans les cellules coupées suivant leur axe, les noyaux qui occupent une situation proximale, et les chromatophores, accompagnés de leur pyrénolide, qui occupent une situation distale, situations qui seront inversées en fin d'ontogénèse par l'extroversion. Cette figure est schématique en ce sens qu'elle a été combinée au moyen de plusieurs mises au point dans l'épaisseur d'une tranche, une coupe ne passant jamais par l'axe de toutes les cellules.

Le nombre moyen, théorique des cellules qui doivent se trouver sur la circonférence d'un grand cercle au stade de la VII<sup>e</sup> bipartition ou de 128 cellules est de 20. La coupe représentée en comporte 21. On peut se rendre compte ici des différences de nombre qui peuvent se présenter sur le pour-

tour de la blastéa surtout aux stades impairs qui donnent des cellules allongées. En effet la figure 86 montre que certaines coupes méridiennes peuvent ne donner que 18 cellules tandis qu'une coupe voisine de l'équateur peut en donner une trentaine.

FIGURE 87. — Passage du stade 128 au stade 256, par suite de l'apparition de la bipartition VIII. Dans chaque quadrant les 32 traces VIII font apparaître 64 sommets définitifs et augmentent de 68 dont 38 définitifs, le nombre des côtés.

PLANCHE 11

FIGURE 88. — Stade 256, les cellules ayant pris leurs formes et leurs rapports d'équilibre. La partie inférieure de la figure montre l'agencement des 4 quadrants autour du pôle crucial. Les dénominations des cellules sont indiquées dans l'une des tétrades de tétrades. Ces dénominations comportent chacune 4 lettres, à savoir :

- 1° la lettre caractéristique du quadrant, inscrite en haut, qui est, ici, *g*,
- 2° de la tétrade de tétrades qui est, ici, *G*
- 3° — de la tétrade qui est ici pour la tétrade supérieure, *d*
- 4° de la cellule dans la tétrade (*G, g, D, d*)

Ainsi, par exemple, le symbole complet de celle des 16 cellules considérées qui se trouve en haut est *g G d d*, symbole qui n'est pas une simple dénomination arbitraire, mais une explication du processus ontogénétique dont provient la cellule en question.

PLANCHE 12

FIGURE 89. — Passage du stade 256 au stade 512, par suite de l'apparition de la bipartition IX. La figure indique les symboles des 32 cellules provenant des 16 cellules dénommées dans la figure précédente.

PLANCHE 13

FIGURE 90. — Le stade 512 et le passage au stade 1024 par suite de l'apparition de la bipartition X, qui est généralement terminale.

PLANCHE 14

FIGURE 91. — Cette figure, qui représente l'étalement plan d'un quadrant du stade de 1024 cellules, stade qui est généralement terminal, indique :

- la dénomination du quadrant, par la lettre *G* placée en haut;
- la dénomination des 4 quarts de quadrant par les lettres *G* et *g, D, d*, placées dans des petits cercles, en haut, dans chaque quart de quadrant.
- le complément de la dénomination (3 lettres) inscrit dans l'une des tétrades du quart de quadrant indiqué par la lettre *G* cerclée.

Chacun des sommets des polygones cellulaires est l'un des sommets, tous définitifs, apparus successivement, au cours de l'ontogénèse. Chacun de ces sommets peut, par conséquent, recevoir une dénomination caractéristique, propre, par exemple un numéro. La figure comporte un nombre suffisant de ces numéros pour permettre d'interpoler facilement les autres.



Les numéros de la bordure droite se répètent, sur la bordure gauche, les angles saillants correspondant aux angles rentrants. Ils indiquent, par conséquent, l'engrènement des cellules marginales du quadrant avec les cellules marginales des quadrants voisins.

C'est par suite de la torsion des quadrants par rapport à l'élément  $OO$  du pôle crucial  $\gamma$  que le point 1 de droite (angle rentrant) se trouve placé plus haut que le point 1 de gauche (angle saillant). Ces deux points sont dénivelés dans la figure parce qu'ils se trouvent sur un cercle ayant pour centre le pôle crucial  $\gamma$ . Ils sont symétriques par rapport à la perpendiculaire élevée, en  $\gamma$ , sur  $OO$ .

En haut, 3 cellules ( $d d G$ ,  $d d d$ ,  $d d D$ ) sont arrondies. Cela indique qu'elles sont considérées comme prenant part à la formation d'un contour phialoporien apparent de 12 cellules. En réalité, la bordure du phialopore comprend  $4(8+1) = 26$  cellules (voir la figure 103).

(Des deux numéros 27, celui de gauche doit être remplacé par 27.01).

#### PLANCHE 15

FIGURE 92. — Stade 1024. Figure similaire de la précédente, mettant en évidence la décomposition du quadrant  $G$  en tétrades de tétrades, dont chacune porte sa dénomination, composée de deux lettres inscrites, en haut de sa cellule supérieure, et dont deux portent la dénomination de leurs 16 cellules constitutives.

La cellule située à gauche du côté 16-17, et qui porte le symbole  $gg$ , a pour dénomination complète le symbole  $G d D g g$ . On voit que, dans le système de nomenclature adopté ici, la dénomination d'une des cellules du stade 1024 ne comporte que 5 signes tandis qu'elle en comporte un plus grand nombre dans d'autres systèmes de nomenclature.

Dans la tétrade de tétrades  $GG$ , on a indiqué les numéros des traces des bipartitions créatrices de chaque cellule, traces qui, par exemple, pour la cellule  $d d$  sont : IV, IV, V, V, X, IX.

#### PLANCHE 16

FIGURE 93. — Stade 1024. Aspect final des plastides, des plasmodesmes et des cloisons intercellulaires d'un quadrant, en supposant :

1° que les cellules sont représentées sous des formes et avec des rapports aussi régularisés que possible.

2° qu'il n'y a pas de remplacement accidentel de couples de deux hexagones par des couples d'un pentagone et d'un hexagone ;

3° que tous les faisceaux de plasmodesmes sont réduits à un seul filament, ce qui ne se présente guère que dans l'hémisphère crucial ;

4° ce qui arrive parfois, que le quadrant n'est composé que d'ergasies non accompagnées de gonidies ;

En ce qui concerne la présence de gonidies et la multiplicité des filaments dans les plasmodesmes on pourra comparer cette figure 93 avec la figure 44 de la planche 5 et avec la figure 4 du 1<sup>er</sup> Mémoire (p. 41).

Le numérotage des sommets, sur la périphérie du quadrant, permet de retrouver chacune des cellules de cette figure dans la figure morphologique 91.

Toutes les cellules de ce stade final sont semblables entre elles, mais, comme chacune d'elles est exactement définie par sa situation dans le quadrant et par ses rapports avec les lignes de bipartition, elle possède une définition et une dénomination caractéristiques propres, et, par conséquent, une véritable personnalité. En conséquence, on est ici en présence d'une ontogénèse qui, bien que paraissant très simple, d'après son état final, est en réalité presque aussi compliquée qu'une ontogénèse animale. La différence se réduit à ce que chez l'Animal, les cellules possèdent non seulement une personnalité définie par leur provenance ontogénétique et leur situation morphologique, mais de plus un aspect caractéristique résultant d'une différenciation, plus ou moins précoce, de leur grosseur et de leur constitution cytologique. En outre, il n'y a plus simultanéité pour les bipartitions de même rang. Dans certains cas, cependant, chez les Échinodermes par exemple, le soma passe par un stade de blastula qui peut atteindre, comme la blastéa volvocéenne, le stade 1024, avant de perdre la simultanéité des bipartitions et avant de mettre en route les différenciations cellulaires.

PLANCHE 17

FIGURES 94 à 97. — Schéma de la transformation d'une cellule quelconque, d'un stade pair quelconque, en une dyade, puis en une tétrade de cellules. On a pris, comme exemple, une cellule du stade 256, qui devient une dyade au stade 512, puis, une tétrade, au stade 1024. Dans ces figures, les numéros des sommets des polygones se rapportent au numérotage général, invariable pendant toute la durée de l'ontogénèse, qui est inscrit sur la figure 91.

La cellule choisie est la cellule

*GDG*

du quadrant, du stade 256, représenté par la figure 88. Dans ce symbole de cellule, et dans ceux des cellules de la dyade et de la tétrade que nous allons examiner, nous laissons de côté, comme inutile, la première lettre ou lettre caractéristique du quadrant.

Cette cellule donne, dans le quadrant du stade 512 (fig. 89, 94 et 95) la dyade :

*GDGG, GDGD*

et dans le quadrant du stade 1024 (fig. 90, 91, 96 à 99), la tétrade :

*GDGG, GDGg, GDGD, GDGd*

dénominations dont les trois dernières lettres, seulement, sont inscrites sur les figures 90 et 91.

Comme le montrent les figures 94 à 97, la transformation de la cellule considérée, en une dyade, puis, la transformation de la dyade en une tétrade, comportent, deux fois, un pliage en trois de deux facettes opposées, à savoir :

1. d'abord, le pliage en trois de la facette 23.16-25.15 et de la facette opposée 19.12-21.11,

2. ensuite, le pliage en trois de la facette 25.15-23.12 et de la facette opposée 21.15-19.12.

Quant aux deux facettes 21.15-23.16 et 21.11-23.12, ce sont, comme le montrent les figures 91 et 88, des facettes définitives, apparues, comme telles, la première au stade VI (64 cellules) et la seconde au stade VIII (256 cellules)

FIGURE 94. A et B. — Vue, en perspective et en plan, montrant :

1° une cellule du stade 256, cellule qui sera développée en une tétrade au stade 1024.

2° les trois plans de bipartition IX, qui font apparaître la dyade, en pliant, en trois, deux facettes préexistantes opposées.

FIGURE 95. A et B. — Vue, en perspective et en plan, de la dyade (deux prismes à bases hexagonales, allongées) et des trois plans de bipartition IX, après que la dyade a pris sa forme d'équilibre.

FIGURE 96. A et B. — Vue, en perspective et plan, de la dyade précédente, avec l'indication des quatre surfaces de bipartition X, qui font apparaître la tétrade.

FIGURES 97. A et B, 98, 99 et 110. — Vues de la tétrade après qu'elle a pris sa forme d'équilibre.

FIGURES 100 et 101. — Variante de 96 B qui, au lieu de donner une tétrade composée de quatre hexagones, donne une tétrade composée de deux pentagones et de deux heptagones. Une autre variante donnerait une tétrade composée d'un pentagone, d'un heptagone et de deux hexagones.

FIGURE 102. — Stade 1024. Agencement des 4 quadrants, dans la région du pôle crucial. Le numérotage des sommets se rapporte au numérotage de la figure 91. Dans la tétrade de tétrades *ddg* (en haut) on a indiqué la dénomination de chaque tétrade (en haut de la tétrade) et, dans chaque tétrade, la dénomination de chaque cellule. Le symbole complet de la cellule cruciale supérieure, est, par conséquent, *ddggg*, symbole qui traduit, avec précision, et définit, complètement, la position ontogénétique occupée par cette cellule, parmi les 1024 cellules du stade final, et caractérise cette cellule, tout aussi nettement que si elle était notablement différenciée des autres.

Dans cette figure :

les 5 plasmodesmes intrinsèques de chaque tétrade sont représentés par des traits pleins ;

les 14 (ou 13) plasmodesmes extrinsèques des tétrades, c'est-à-dire les plasmodesmes qui réunissent la tétrade aux tétrades voisines, sont représentés par des lignes pointillées.

#### PLANCHE 18

FIGURE 103. — Stade de 1024 cellules. Les 4 fentes et les 4 languettes du phialopore. Dans le type d'ontogénèse décrit ici, chaque fente est bordée de chaque côté par 5 cellules. Chaque languette est bordée par 9 cellules. Il en résulte que le pourtour total du phialopore est bordé de 36 cellules. Dans chacun des quadrants *g*, *G*, *d*, *D* la languette est formée par la tétrade de tétrades *gd*. Les symboles constitutifs de cette tétrade sont inscrits sur la languette du bas de la figure. Ces symboles sont la répétition de ceux qui se trouvent indiqués sur deux tétrades dans la figure 92. Le symbole complet de la cellule apicale de la languette inférieure est *ggdd*.

FIGURES 104 et 105. — Schémas de l'extroversion de la blastéa. Ces schémas sont imités des figures de Kuschakewitch, à qui est due la découverte de l'extroversion.

FIGURE 104. — L'extroversion de la blastéa, chez le *Merillosphaera tertia* et le *Janetosphaera media*.

- A. Abaissement initial des 4 languettes phialoporiennes.
- B. Relèvement subséquent des 4 languettes, prélude de l'extroversion.
- C. Début de l'extroversion.
- D. Extroversion avancée.
- E. Achèvement de l'extroversion qui fait passer les noyaux de la situation proximale à la situation distale.

FIGURE 105. — L'extroversion de la blastéa, chez le *Volvox globator*. Avant l'extroversion, la nappe est très mince, et formée de cellules allongées tangentiellement.

A. Allongement radial progressif des cellules et accroissement connexe de courbure, commençant au pôle crucial et se propageant vers le pôle phialoporien. La zone annulaire de changement de forme des cellules se traduit par un profond sillon séparant la région où la strate cellulaire est encore mince, d'avec la région où cette strate est déjà épaisse.

B. Extroversion, commençant au pôle crucial et se propageant vers le pôle phialoporien.

C. Achèvement de l'extroversion à la suite duquel l'épaississement de la strate cellulaire va s'achever, en produisant la fermeture du phialopore.

#### PLANCHE 19

FIGURES 106, 107, 108. — Stades 8, 16 et 32, vus par le pôle phialoporien, les cellules étant représentées à l'état turgescent. Le phialopore étant très ouvert, on voit l'agencement des cellules cruciales sur la face interne (proximale) de la région du pôle crucial. Dans chacune de ces 3 figures, dont l'ensemble montre le passage du stade 8 au stade 16 et du stade 16 au stade 32, les lettres qui définissent la situation ontogénétique des cellules ne sont indiquées que dans deux quadrants et le pourtour de la partie visible de l'un de ces quadrants est indiqué par une bordure de hachures. La dénomination de chacun des 4 quadrants est indiquée par sa lettre caractéristique, placée à l'extérieur, près du point où aboutit la bipartition III du quadrant considéré.

FIGURE 106. — Stade 8. Le quadrant comporte 2 cellules :

la cellule D, qui, au stade suivant, donnera les deux cellules *D* et *d* ;

la cellule G, qui, au stade suivant, donnera les deux cellules *G* et *g*.

Cette figure est à comparer aux figures 64, 65 A, 66 A, 67 A, 68 A et 69.

FIGURE 107. — Stade 16. Le quadrant comporte 4 cellules.

La cellule D, du stade précédent s'est dédoublée en *D* et *d*, *d* étant la cellule cruciale. Ce développement s'effectue dans le sens dextrotropique parce que dans la vue cruciale il faut marcher dans le sens des aiguilles d'une montre pour passer de *D* à *d* et que dans la vue phialoporique, qui est celle de la figure, il faut marcher dans ce même sens pour passer, inversement, de *d* à *D*.

La cellule G, du stade précédent s'est dédoublée en *G* et *g*

Cette figure est à comparer aux figures 70, 71 et 72.

FIGURE 108. — Stade 32. Le quadrant comporte 8 cellules, dont 6 seulement sont visibles (par suite d'un accident de clichage le symbole *g D* est à remplacer par *g D*).

Pour bien comprendre la disposition des cellules dans cette figure, il faut la comparer aux figures 73 à 77.

FIGURE 109. — Variante du stade 128. Ce dispositif ontogénétique diffère de celui représenté par la figure 86 en ce que :

deux bipartitions laeotropes, de la figure 86, sont devenus dextiotropes, deux bipartitions dextiotropes, de cette même figure, sont devenus laeotropes.

FIGURE 110. — Figuration géométrique complète de la tétrade représentée par les figures 97, 98, 99.

FIGURE 111. — Chytridinée parasite du *J. aurea*. Ce parasite est logé au niveau des plastides. Grossissement 500. Diamètre transversal 22  $\mu$ . Épaisseur de la membrane 1,5  $\mu$ . Dimensions des spores  $2 \times 3 \mu$ . Diamètre des plastides du *Volvox* 7  $\mu$ .

FIGURE 112. — Appareil pour la manipulation des *Volvox* destinés à être coupés au microtome. Double de grandeur d'exécution. Voir p. 6 l'explication de cette figure.

#### PLANCHE 20

FIGURE 113. — *Volvox globator*. Coupe de la blastéa oosphérique au stade où l'oosphère fécondée (zygote) est entourée d'une nappe éphémère de noyaux, nappe qui constitue un follicule syncytial, formé d'oosphères abortives.

L'enveloppe kystique ne comporte encore que les strates externes de l'exine. Un pédoncule cytoplasmique émet une lame de protoplasme qui est probablement formatrice de l'exine.

FIGURE 114. — *Volvox globator*. Oosphère fécondée contenant une spermie dans son cytoplasme. L'exine n'a pas encore commencé à se former. On ne voit pas de follicule composé d'oosphères abortives mais un certain nombre de corpuscules externes.

FIGURE 115. A à H. — Bourgeonnement des plastes d'emmagasinement des substances de réserve, autres que l'amidon. Il y a dans la figure 113 près du noyau, à droite, un peu en bas, un groupe de 2 gros et de 2 petits corpuscules qui proviennent probablement d'une division du type K.

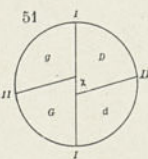
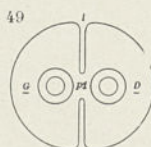
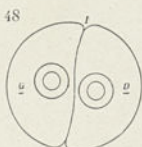
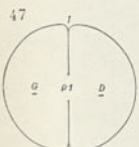
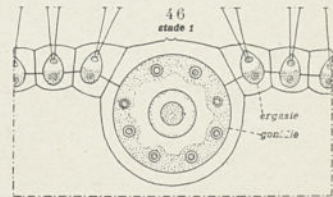
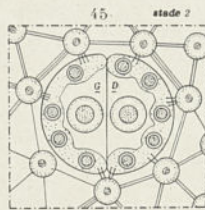
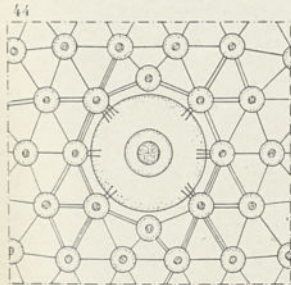
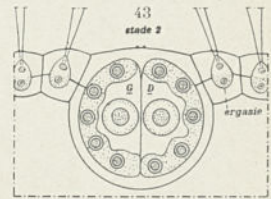
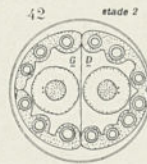
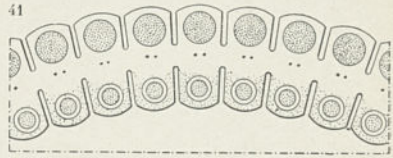
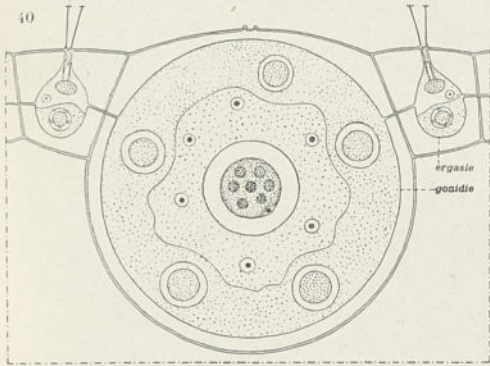
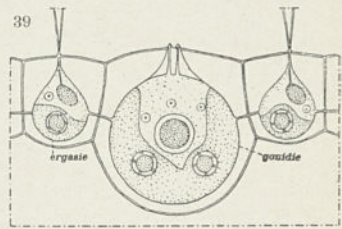
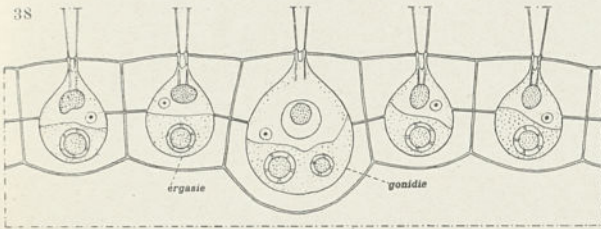
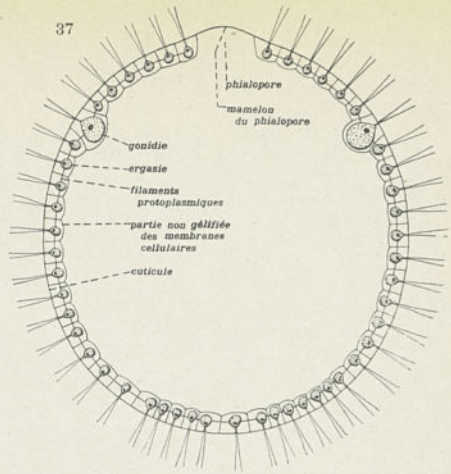
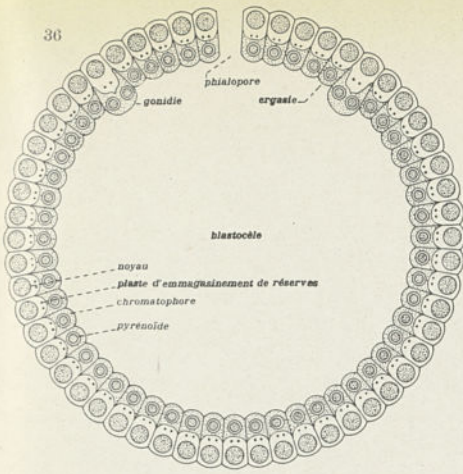
FIGURE 116. — Exine et intine du zygote, chez le *J. aurea*.

#### PLANCHE 21

FIGURE 117. — Schéma de l'orthobionte du *Volvox*.

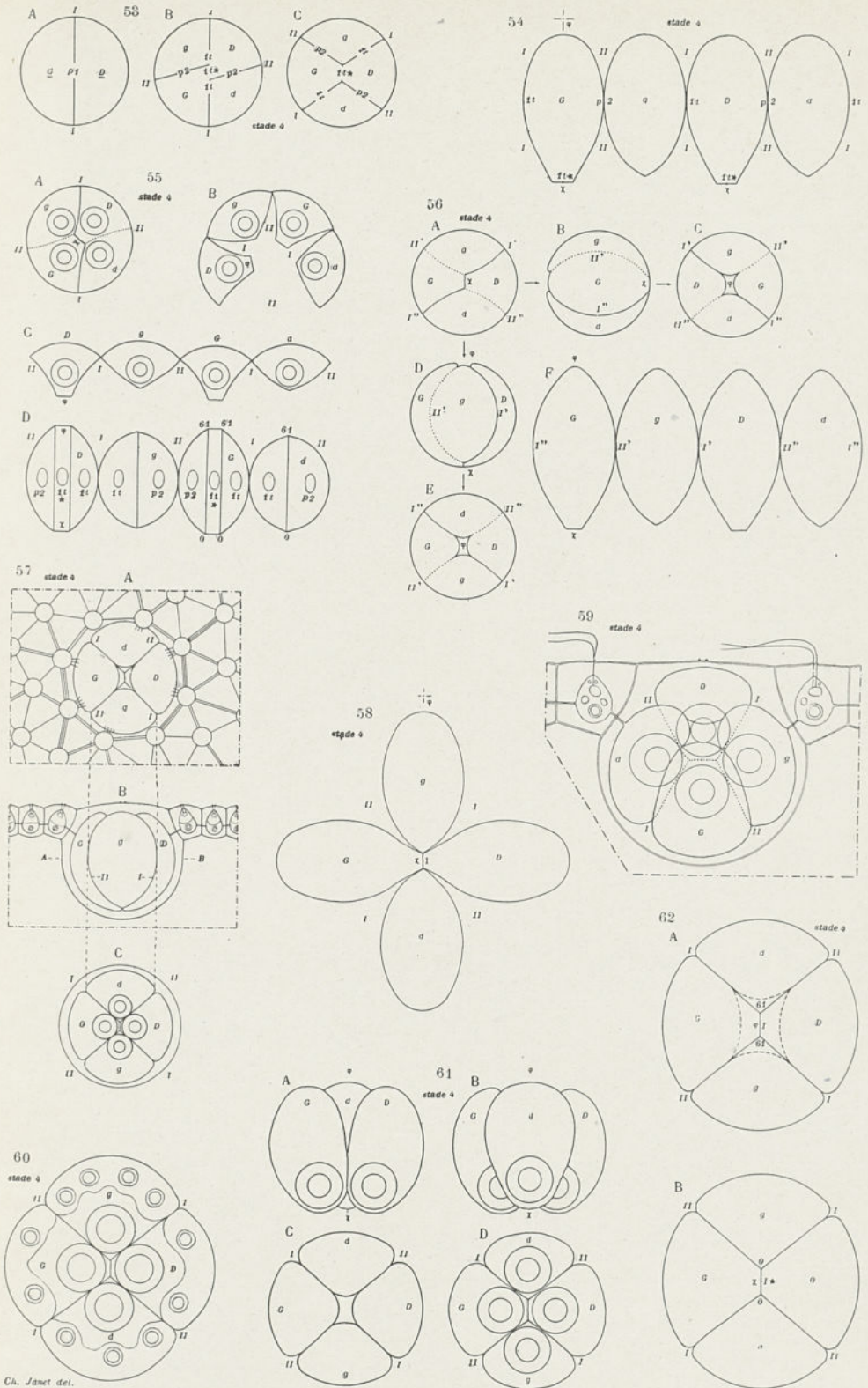
Ce schéma est destiné à remplacer celui qui figure dans la première partie de nos « Considérations sur l'Être vivant » (pl. 1, col. 3). L'inexactitude de ce dernier vient de ce qu'il suppose la méiose réalisée, comme chez l'Animal, au début de l'ontogénèse de la blastéa gamétique, tandis qu'en réalité, ainsi que cela résulte des observations récentes de W. Zimmermann (1921), elle est réalisée au début de l'ontogénèse de la blastéa initiale. Ce schéma suppose le cas de diœcie, qui se présente chez le *J. aurea*, mais non chez le *Volvox globator*. Par contre, il représente le zygote entouré d'un follicule éphémère d'oosphères abortives, que je n'ai observé que chez le *Volvox globator*. Les enveloppes kystiques ne sont pas figurées.





Ch. Janet del.

*J. aurea*



Ch. Janet del.

*J. aurea*

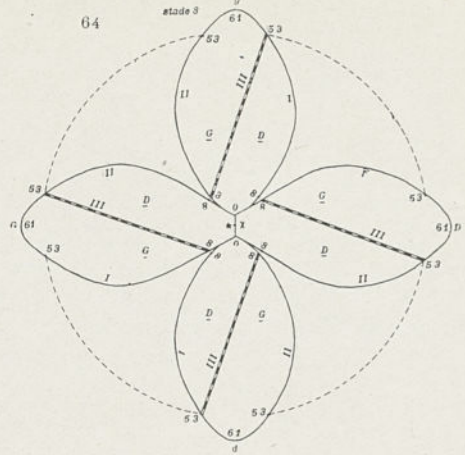


63

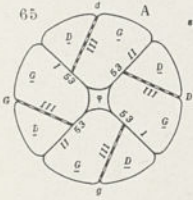
Figuration  
des traces des bipartitions

—	Bipartition	I	donnant le Stade	2
—	II	—	4	
—	III	—	8	
—	IV	—	16	
—	V	—	32	
—	VI	—	64	
—	VII	—	128	
—	VIII	—	256	
—	IX	—	512	
—	X	—	1024	

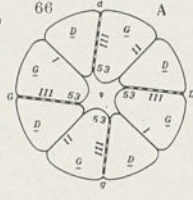
64



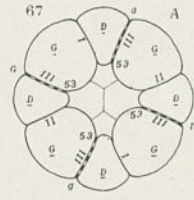
65



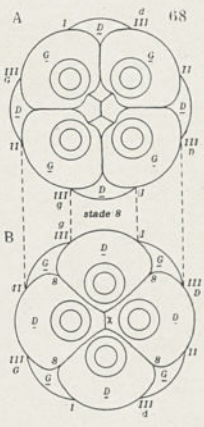
66



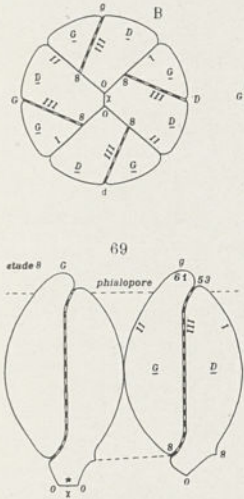
67



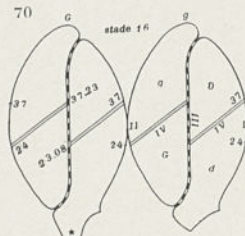
68



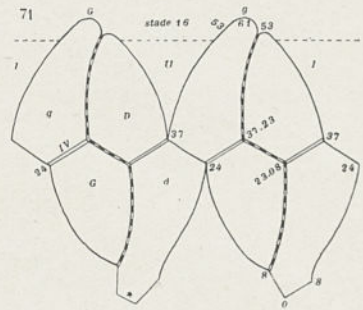
69



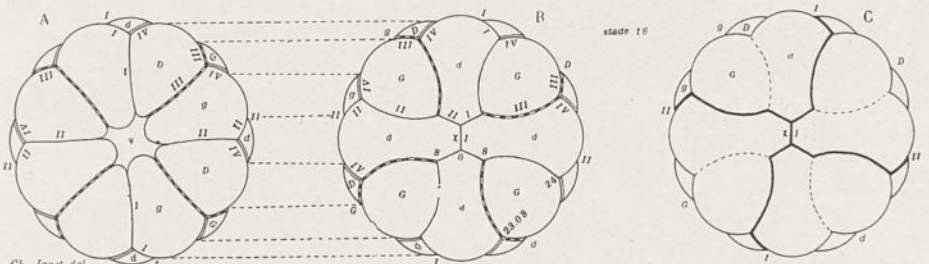
70



71



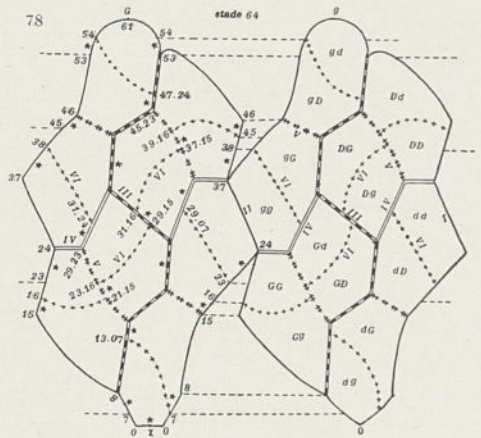
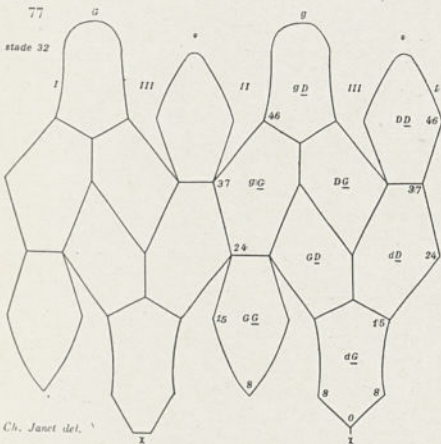
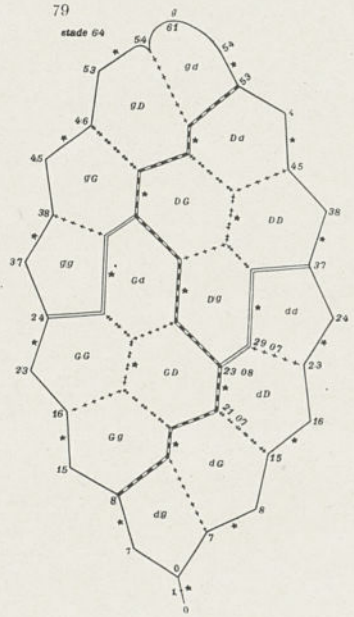
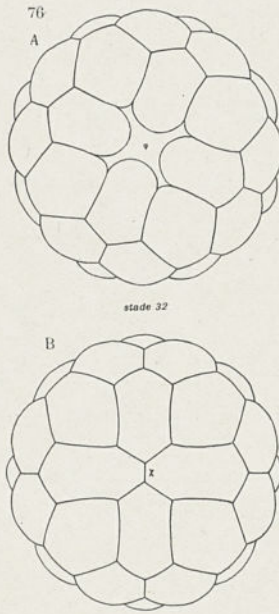
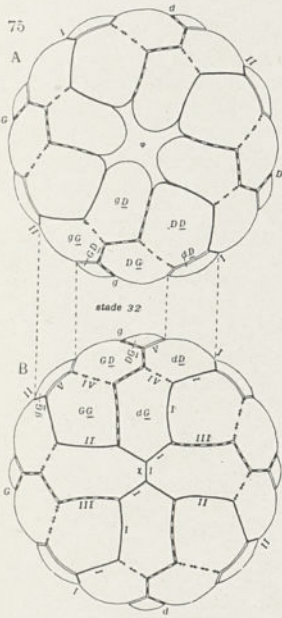
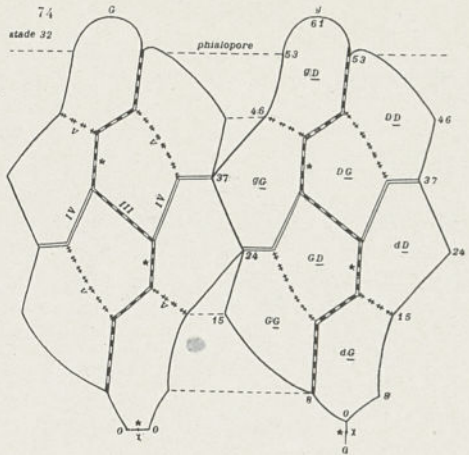
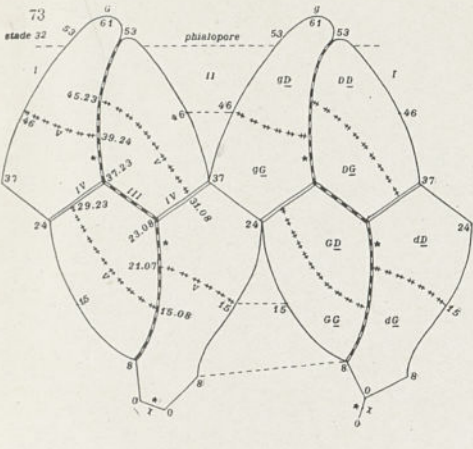
72



Ch. Janet del.

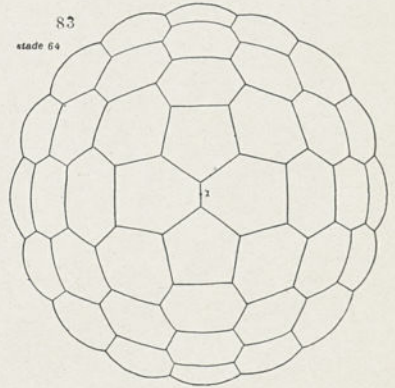
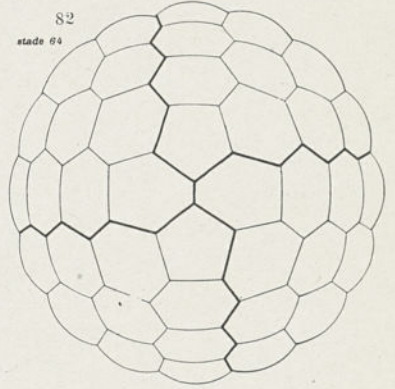
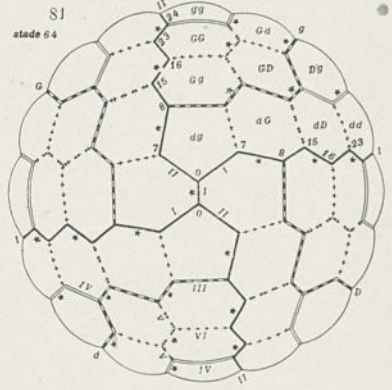
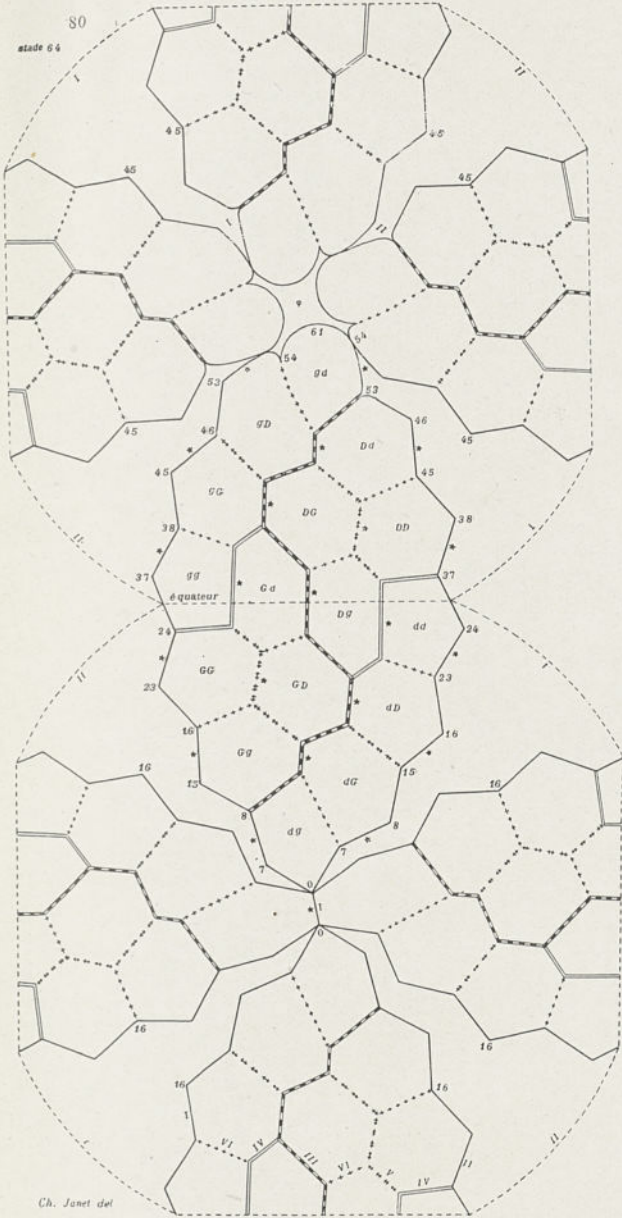
J. aurea

IRIS - LILLIAD - Université Lille 1 le 8 et de 16 cellules



Ch. Janet del.

Planche 9

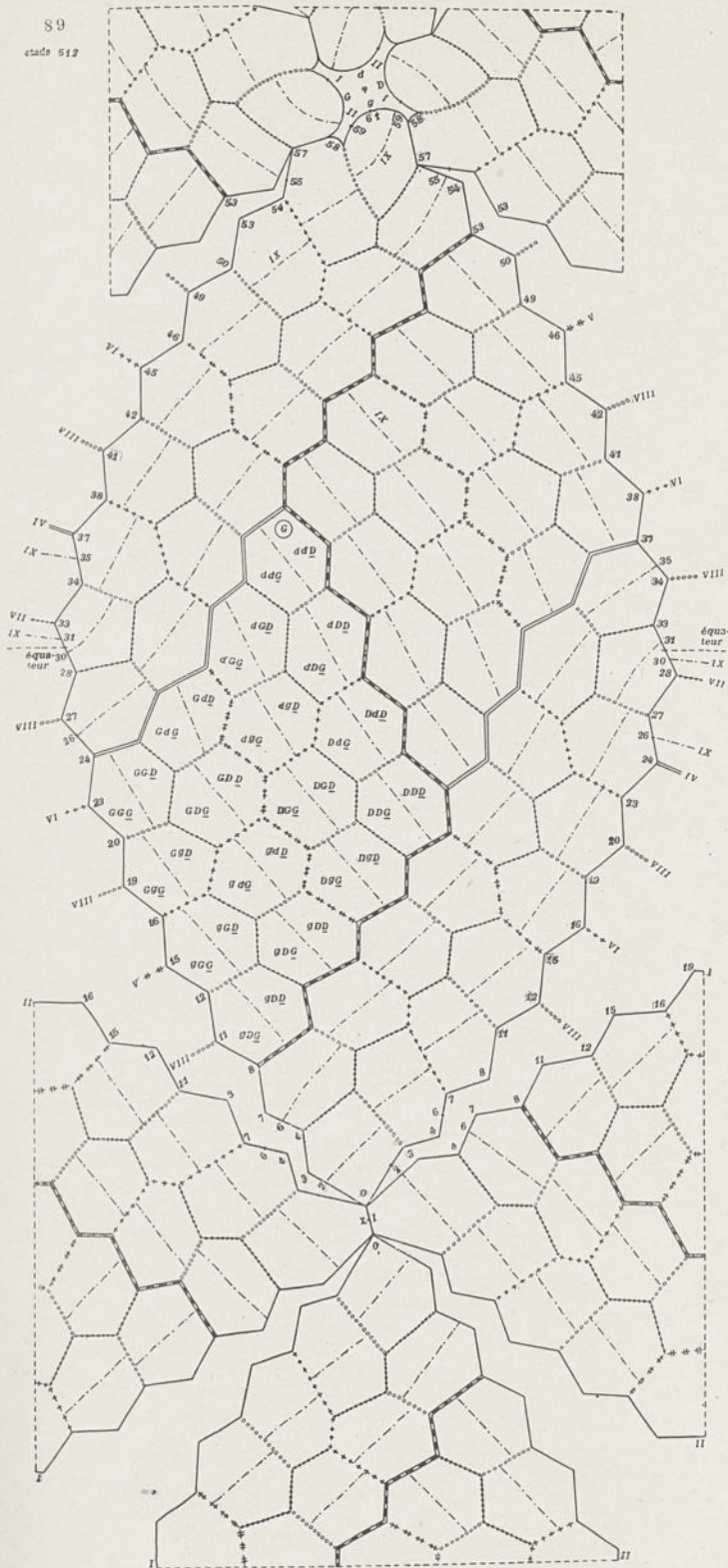


*J. aurea*  
Stade de 64 cellules





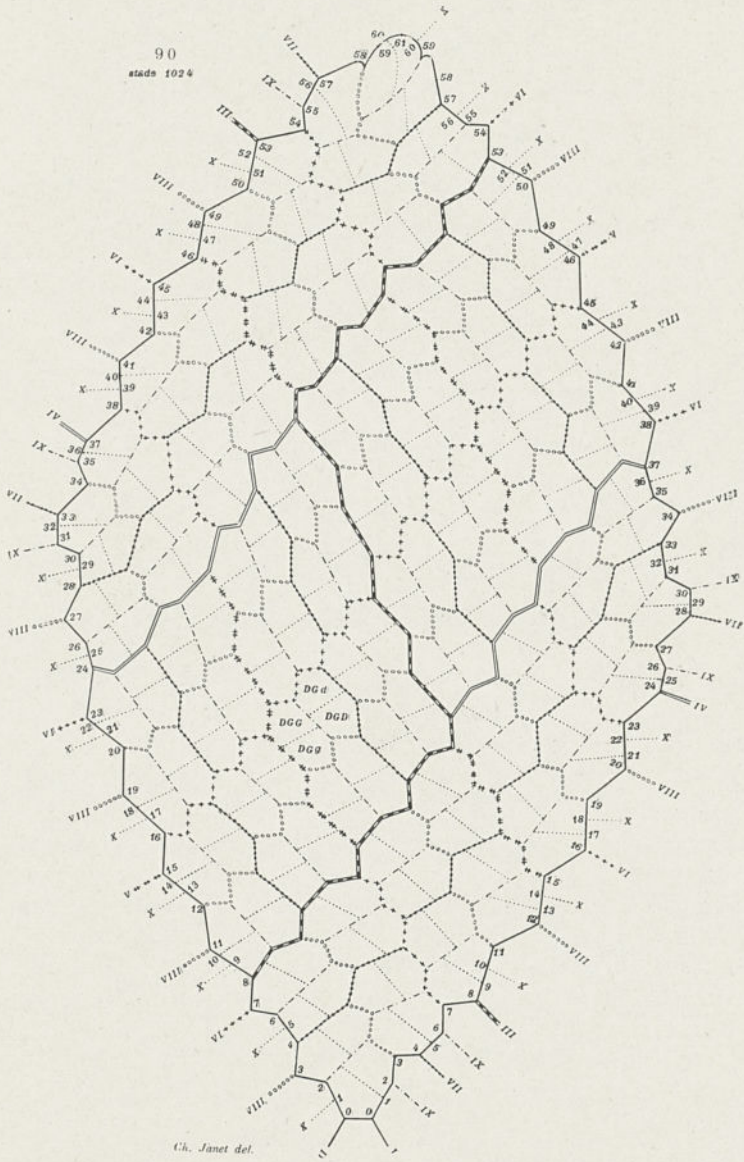
89  
étape 512



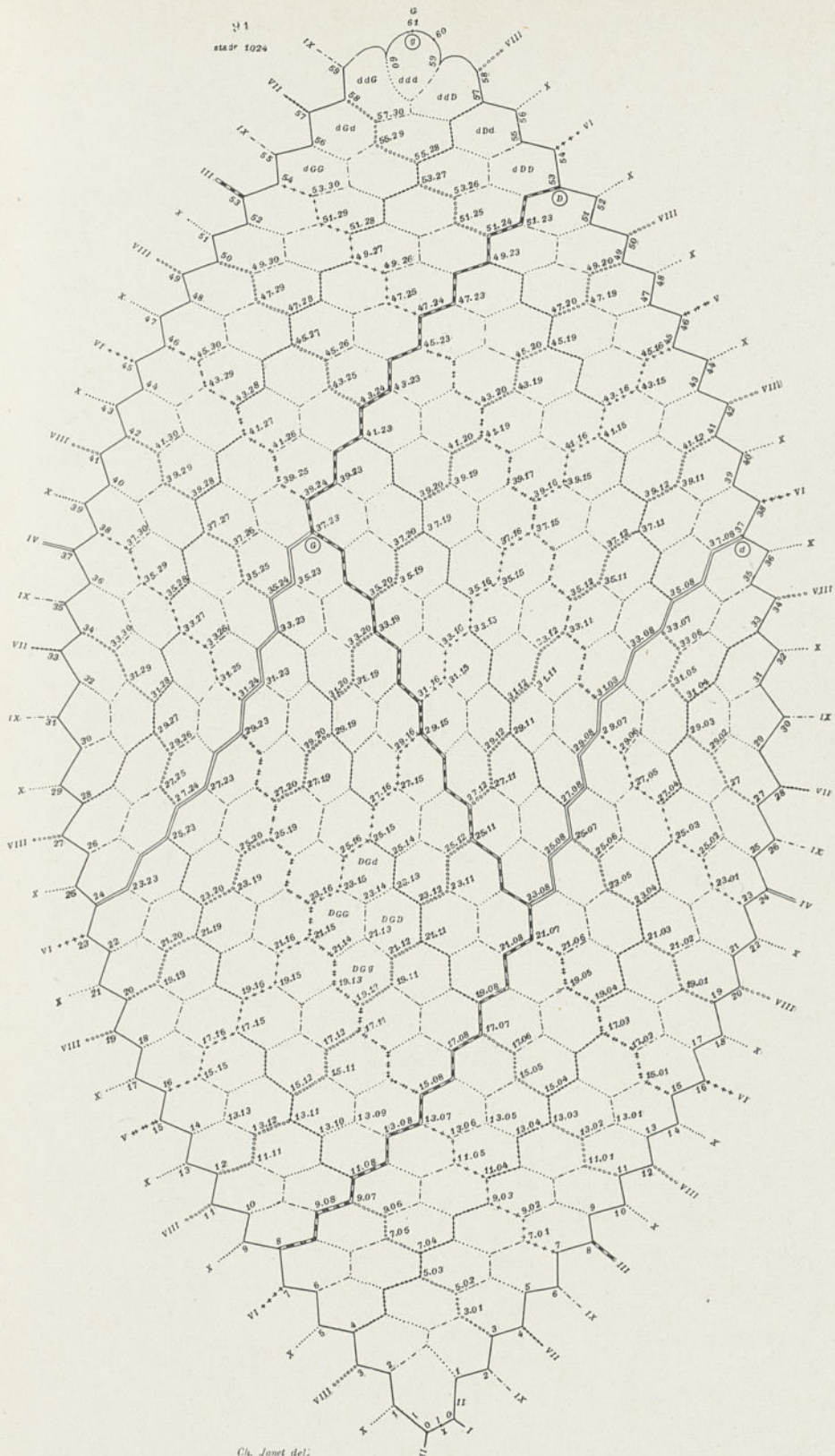
J. aurea

Stade de 512 cellules

Planche 13



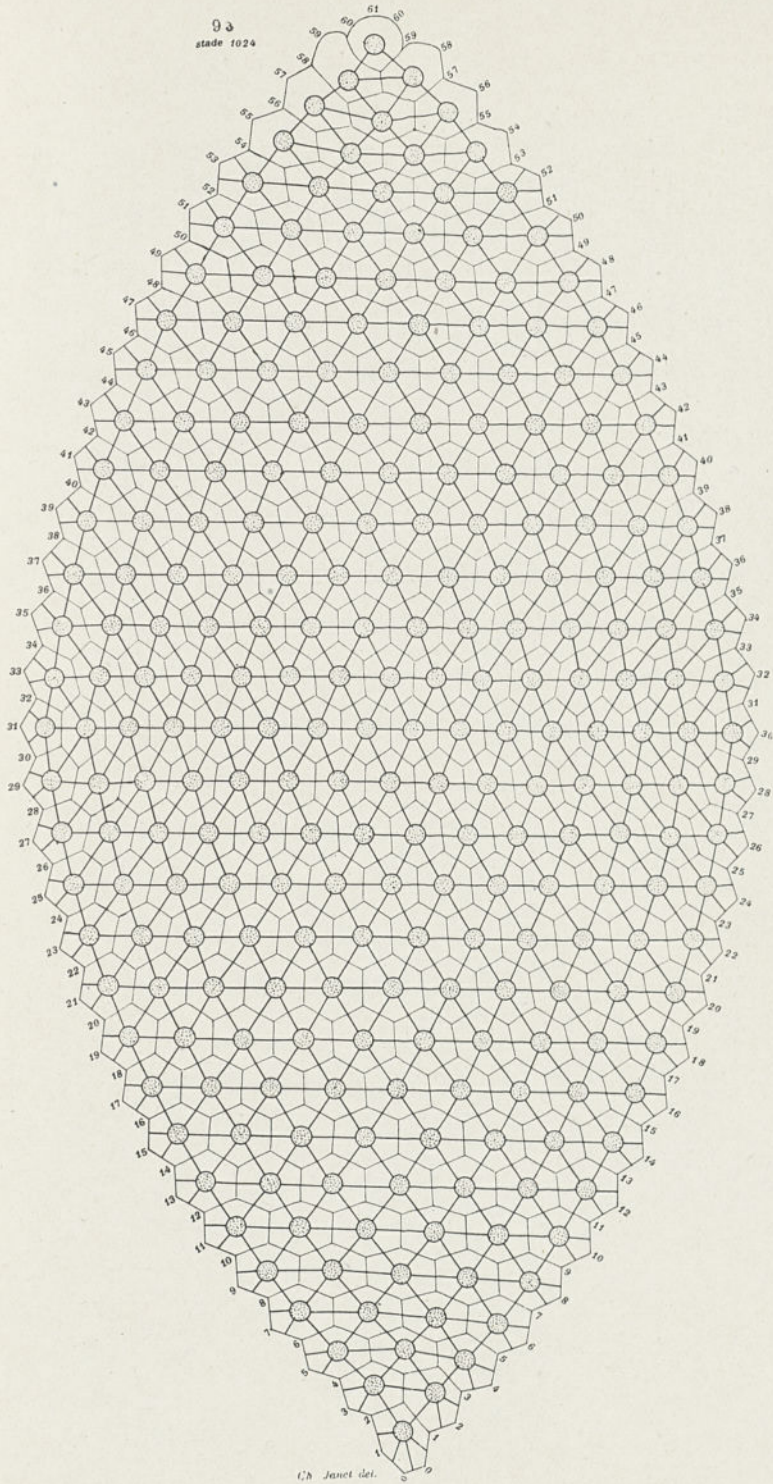
J. aurea  
Stade de 1024 cellules



IRIS - LILLIAD - Université Lille 1. aurea  
Stade de 1024 cellules

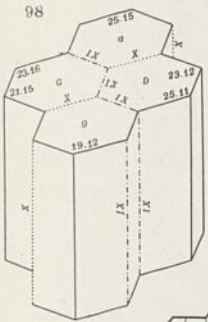
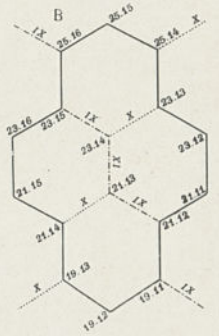
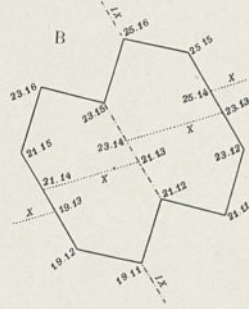
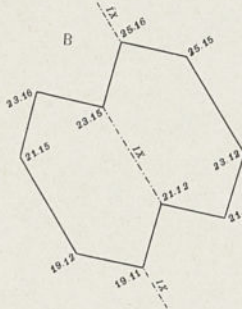
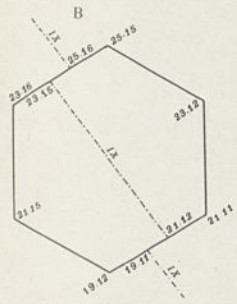
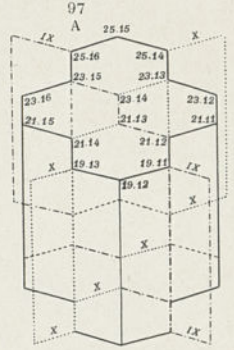
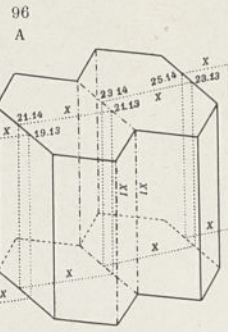
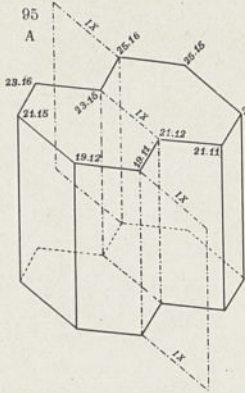
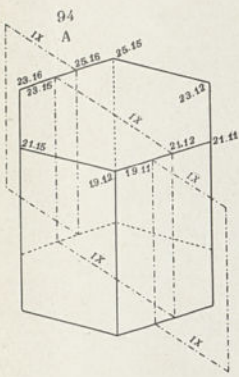




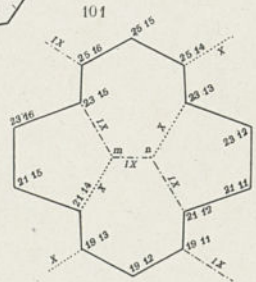
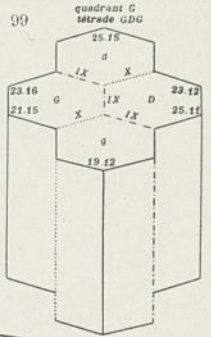
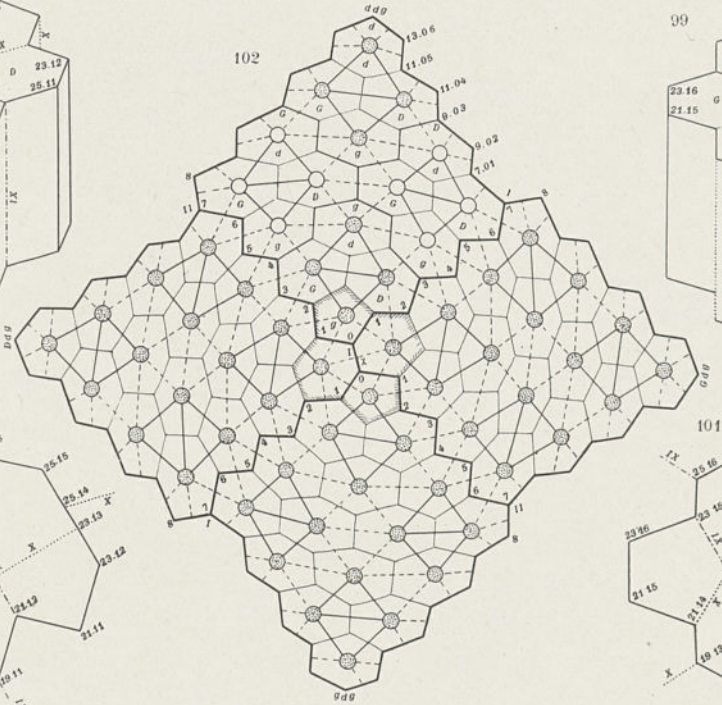


*J. aurea*

Schéma du quadrant, au stade de 1024 cellules. Les faisceaux de plasmodesmes sont supposés réduits, chacun, à un plasmodesme unique.  
IRIS - LILLIAD - Université Lille 1



102



Ch. Janet del.

J. aurea

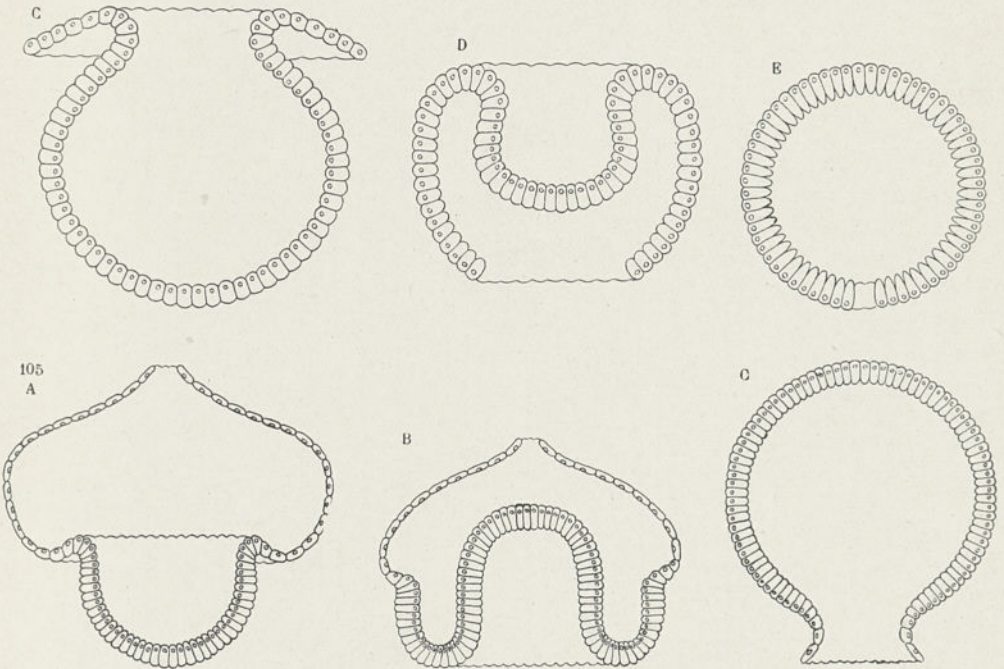
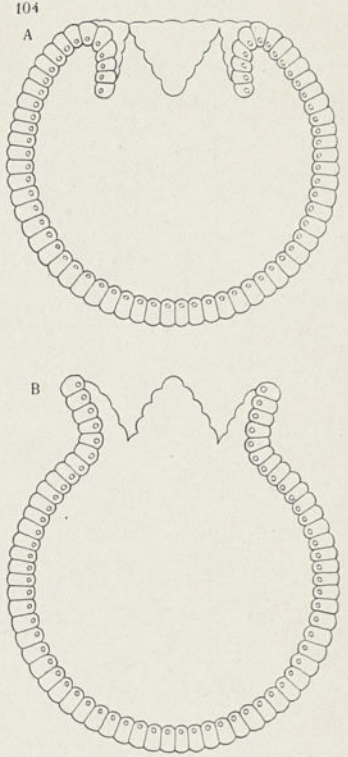
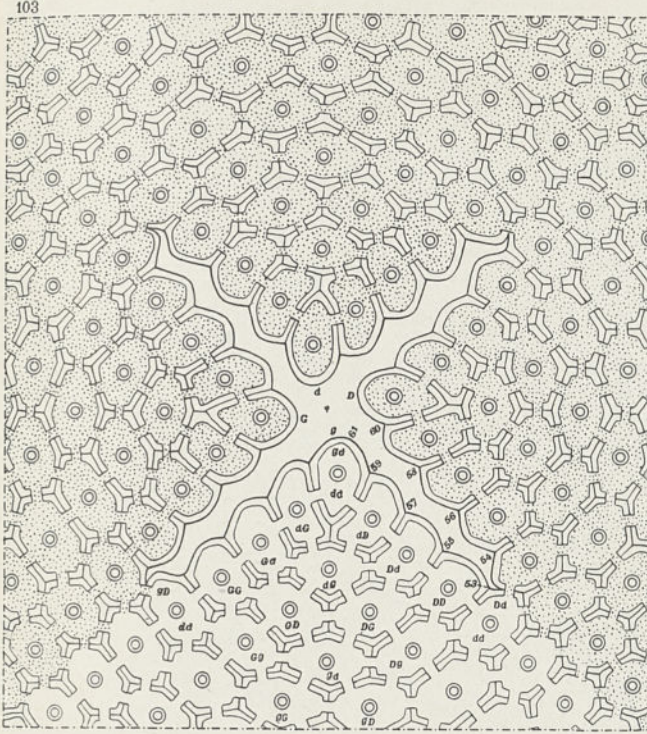
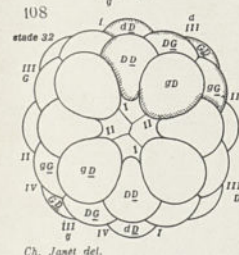
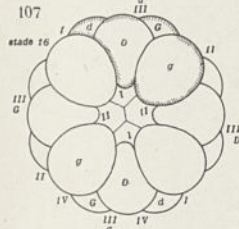
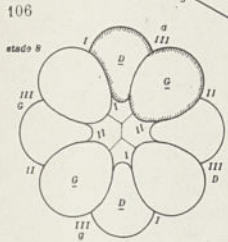
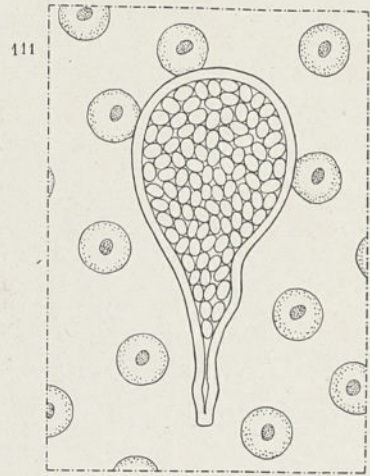
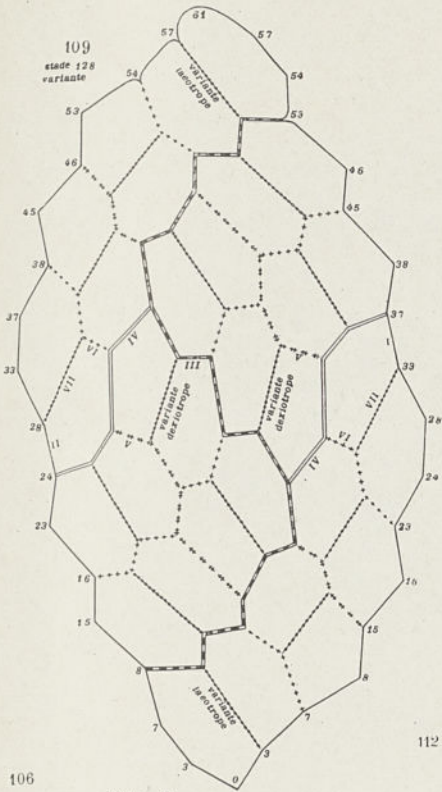


Fig. 103 et 104. — *J. aurea*

Fig. 105. — *V. globator*



Ch. Janot del.

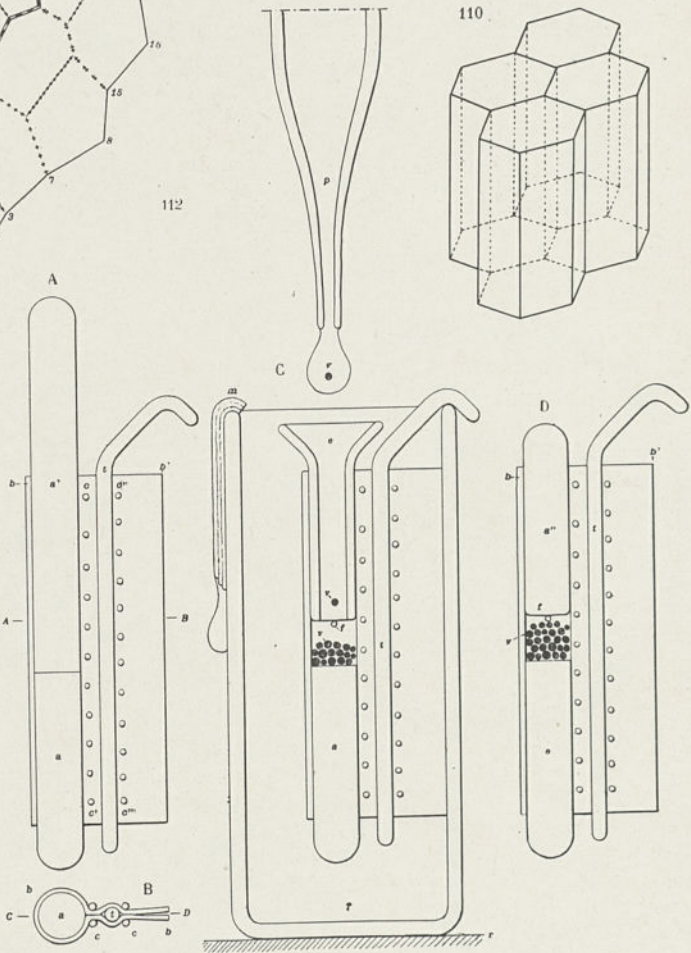
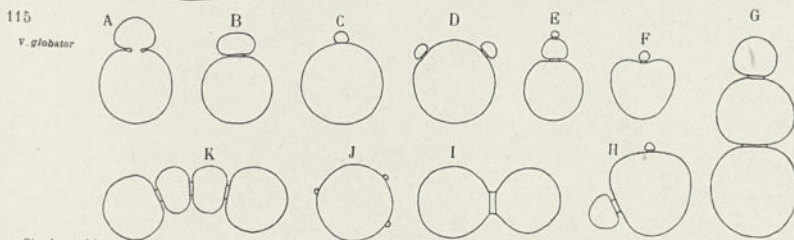
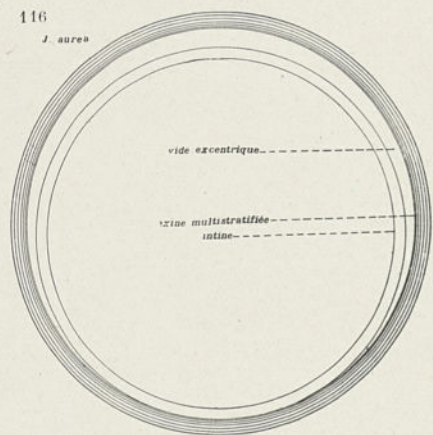
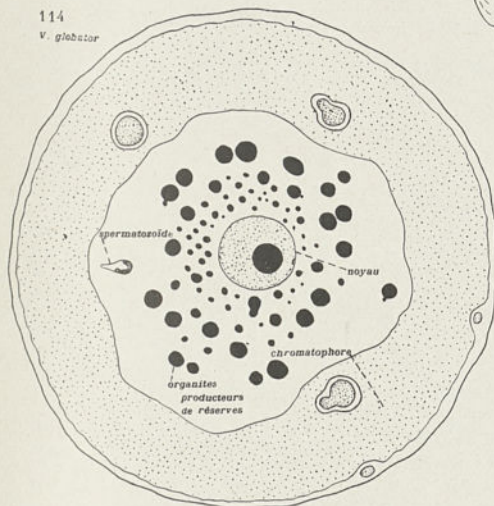
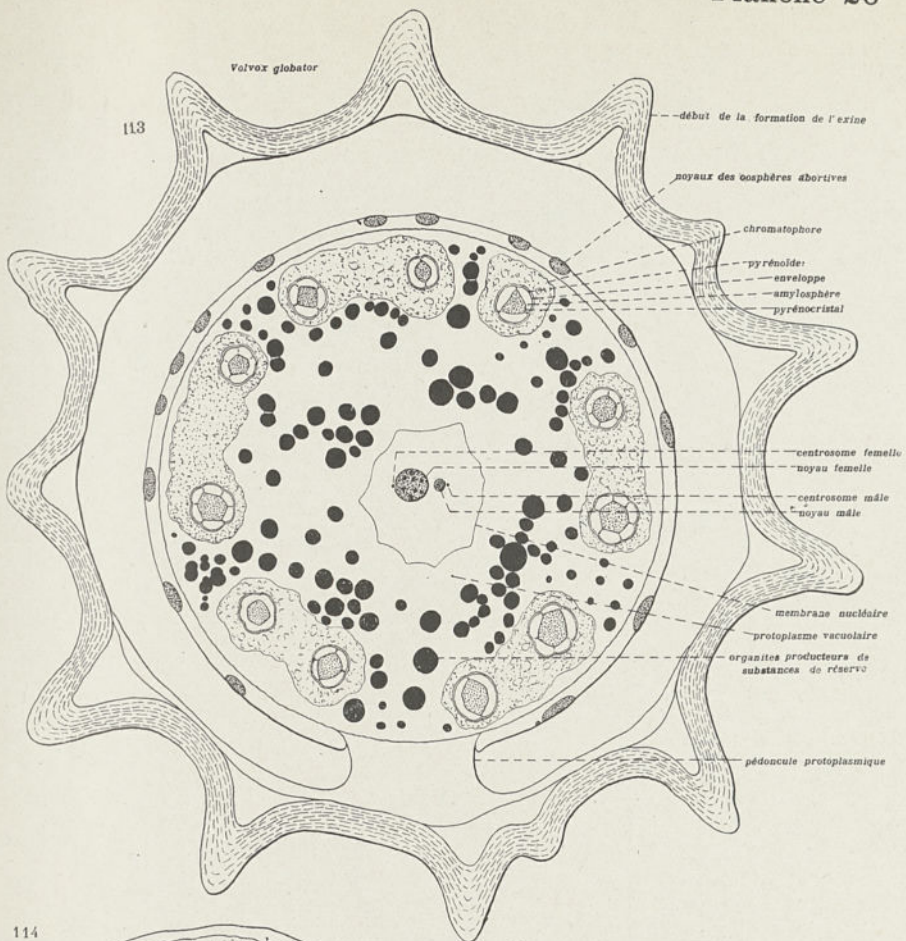
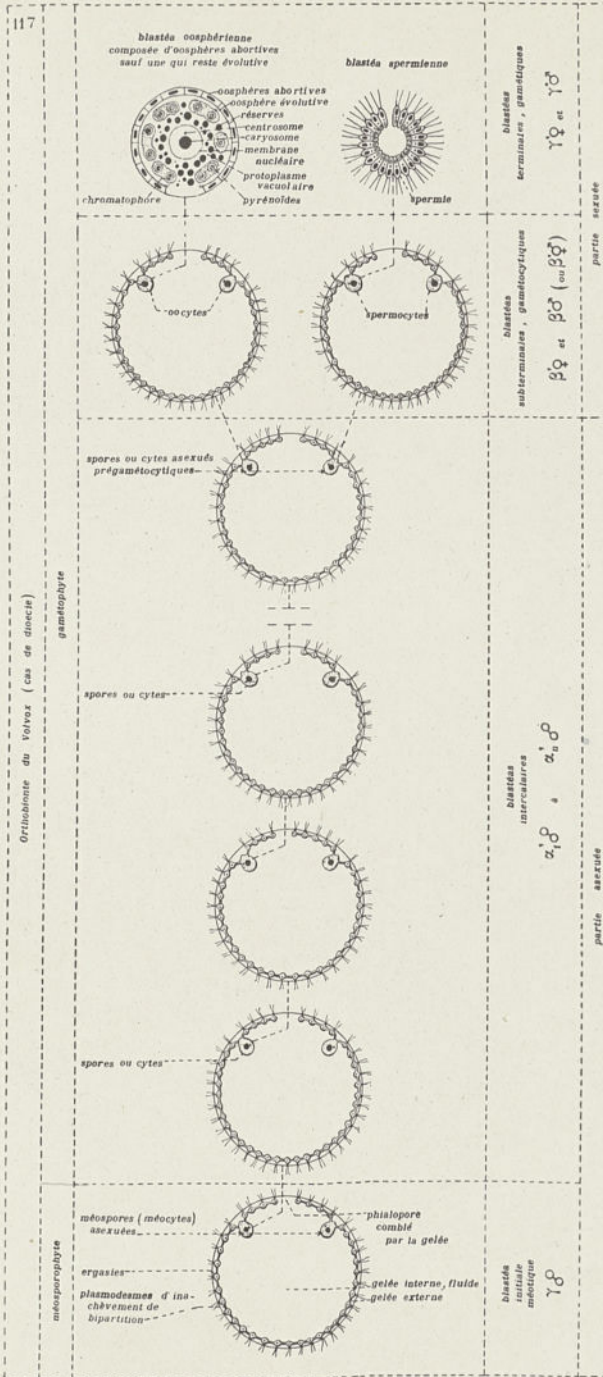


Fig. 109 à 111. — *J. aurea*.



Ch. Janet del.

IRIS - LILLIAD - Université Lille 1  
 Fig. 113 a 115. — *V. globator*  
 Fig. 116. — *J. aurea*



Ch. Janet del.

Schéma de l'orthobionte du Volvox