Zygospores et sexualité des Mucorinées

Objekttyp: **Chapter**

Zeitschrift: **Beiträge zur Kryptogamenflora der Schweiz = Matériaux pour la flore cryptogamique suisse = Contributi per lo studio della flora crittogama svizzera**

Band (Jahr): **3 (1908)**

Heft 1

PDF erstellt am: **19.05.2024**

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.
Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.
Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Ein Dienst der *ETH-Bibliothek*
ETH Zürich, Rämistrasse 101, 8092 Zürich, Schweiz, www.library.ethz.ch

http://www.e-periodica.ch

qui se désarticulerait. Chaque fragment remplit le rôle d'une spore et serait un fragment d'une conidie pluricellulaire. Pour van Tieghem, au contraire, chaque baguette représente un sporange allongé formant dans son intérieur des spores superposées. L'étude de la membrane poursuivie par Mangin[1]) nous révèle un fait qui, semble-t-il, parle en faveur de la théorie de van Tieghem; la membrane de chaque article de la baguette est formée de deux couches chimiquement différentes, la couche la plus profonde est formée de callose, l'externe est un mélange de cellulose et de composés pectiques. Mangin en conclut que les articles sont des spores formées à l'intérieur d'un sporange qui se désarticule comme le feraient certaines gousses lomentacées. Cependant Vuillemin[2]) objecte avec raison qu'il n'est pas possible de trouver dans une baguette de *Céphalidée* deux tissus vivants distincts, comme celui du fruit et de la graine; c'est le même protoplasma qui a fabriqué les calottes celluloso-pectiques raccordées à la gaine primitive et la couche profonde de la membrane de la spore. Toutefois il refuse d'attribuer aux segments la valeur de conidies, parce qu'elles se différencient simultanément. Il compare les baguettes à des diverticules d'un sporange de *Mucor*, et les appelle *mérisporocystes*.

Quoiqu'il en soit, les articles des bâtonnets se comportent comme des conidies; ils gonflent, s'arrondissent et germent en poussant un filament mycélien ramifié. La conception de Brefeld est encore la plus simple, la désarticulation des bâtonnets en conidies est du reste un fait que l'on peut comparer à ce qui arrive chez certaines algues filamenteuses.

Zygospores et sexualité des Mucorinées.

Généralités. Morphologie.

On sait que l'étude des zygospores chez les Mucorinées constitue un chapitre de mycologie particulièrement intéressant et qu'elle a provoqué de la part des botanistes de nombreux travaux, soit au point de vue morphologique, histologique ou physiologique. Il reste néanmoins bien des points à éclaircir, surtout en qui concerne les phénomènes plus intimes, ceux de l'étude des noyaux et du protoplasma.

Avant de donner, sur ce sujet, les résultats de mes recherches, je veux exposer, à grands traits, les travaux faits précédemment.

---

[1]) Mangin. Observations sur la membrane des Mucorinées. Journal de Botanique, t. 13, 1899.

[2]) Vuillemin. *Les Céphalidées*. Bull. Soc. Nancy, 3e série, vol. 3, 1902.

La reproduction sexuée par zygospores est un fait observé actuellement dans la plus grande partie des Mucorinées, bien qu'il n'ait pas encore été étudié chez toutes les espèces. Le mérite de sa découverte revient à Ehrenberg[1]) qui crut que les zygospores de *Sporodinia* étaient des sporanges issus de la conjugaison. Tulasne[2]) démontra que ces prétendus zygosporanges ne sont que des zygospores, c'est-à-dire un autre moyen de reproduction du *Sporodinia*, à opposer aux sporanges issus de filaments dichotomes. Depuis lors plusieurs botanistes, de Bary[3]), van Tieghem[4]), Bainier[5]), Vuillemin[6]) ont poursuivi les recherches sur le même sujet, et dernièrement Blakeslee[7]) a publié une remarquable étude qui éclaire d'un jour nouveau cette partie si intéressante de la biologie des Mucorinées.

Afin de s'entendre sur les termes, j'adopterai ceux qu'il emploie pour désigner les différents organes de la zygospore.

Il appelle *progamètes* les deux filaments renflés en massue qui entrent en conjugaison. Le progamète comprend:

1° L'extrémité, dont le contenu entre en conjugaison et constitue le *gamète* proprement dit.

2° Le reste de la branche, qui prend le nom de *suspenseur*.

Le progamète peut procéder de hyphes aériens quelconques, ou d'une branche spéciale distincte du reste des filaments sporangifères. Dans ce cas on distinguera des hyphes non sexués ou *sporangiophores* et des hyphes sexués ou *zygosphores*.

Les gamètes qui entrent en conjugaison sont tantôt de même grandeur *(isogames)*, tantôt de grandeur différente *(hétérogames)*. Selon de Bary et van Tieghem, on reconnaîtrait facilement deux sexes, le gamète femelle étant plus gros que le gamète mâle. Comme nous le verrons plus loin, ce n'est pas l'opinion de Blakeslee.

Le botaniste américain est parvenu à démontrer que pour un grand nombre d'espèces la différenciation des sexes va plus loin et il a pu observer et isoler des races qui, bien qu'incapables, en cultures pures, de produire des zygospores, en donnent aussitôt qu'on

---

[1]) Ehrenberg C., Verhandlung. der Gesellsch. Nat. Freunde. Berlin, Bd. 1.

[2]) Tulasne L. P., Ann. Sc. nat., série 5, t. VI.

[3]) De Bary A., Beiträge zur Morphol. und Physiol. der Pilze, V, I.

[4]) Van Tieghem, Ann. Sc. nat., 1895, 6e série, t. IV.

[5]) Bainier, Ann. Sc. nat., série 6, t. XV, et id., série 6, t. XIX.

[6]) Vuillemin, *Recherches morph. sur la membrane des zygospores.* Bull. Soc. Nancy, 3e série, t. L, 1903.

[7]) Blakeslee, *Sexual reproduction in the Mucorineae*, Proc. of the Amer. Acad. of Arts a. Sciences, v. XL, N° 4, 1904.

les met en présence l'une de l'autre. Ces deux races différentes sont désignées par Blakeslee au moyen des signes + et —. Dès lors il sera très naturel de partager les Mucorinées en deux catégories:

1° *Les Mucorinées homothalliques,* qui produisent des zygospores à partir du mycélium, provenant lui-même de spores d'un même sporange (ex. *Sporodinia*).

2° *Les Mucorinées hétérothalliques,* chez lesquelles on constate deux races + et —, et dont les zygospores ne se forment que si les mycéliums de ces deux races se trouvent en contact l'un de l'autre (ex. *Rhizopus nigricans*).

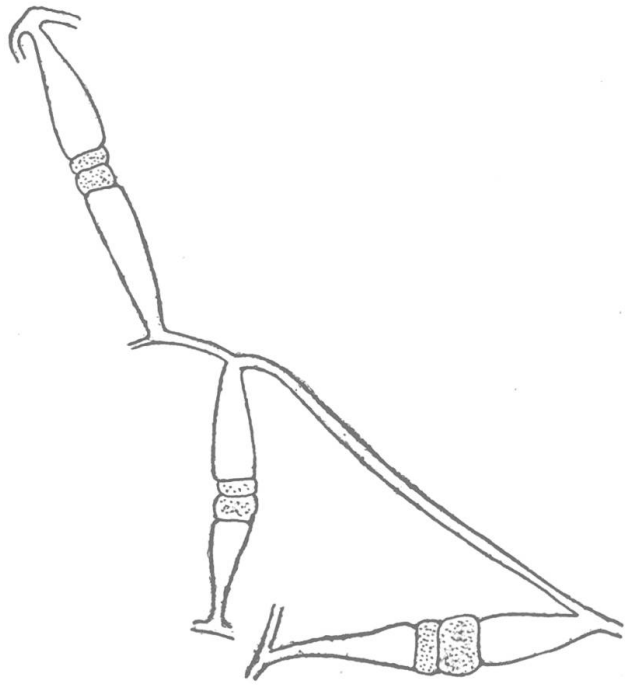

Fig. 19. Zygospores du *Rhizopus nigricans,* d'après Blakeslee.

Contrairement à l'opinion émise par de Bary et van Tieghem sur la différenciation morphologique des deux sexes, Blakeslee est d'avis que le signe + ou — ne correspond pas nécessairement à une végétation plus ou moins développée. D'autre part, il ne peut considérer les dimensions plus ou moins grandes des suspenseurs comme des caractères distinctifs des races + et races —. La différence dans la grosseur des progamètes n'est pas en relation avec le volume des gamètes. Le gamète plus petit peut être fixé à un suspenseur plus gros, ou vice-versa. La figure 15 planche 1 que nous reproduisons (fig. 19) du travail de Blakeslee illustre le fait. On peut constater que chez *Rhizopus nigricans*, qui est une espèce hétérothallique, le même filament mycélien porte des gamètes de grosseur différente.

Vuillemin[1]) partage cette manière de voir, il ne reconnaît pas une différence qualitative dans les deux branches copulatrices du *Mucor heterogamus*, par exemple. Les inégalités des deux éléments qui s'anastomosent, marquent plutôt un passage vers les *azygospores,* que vers des organes différenciés mâles et femelles: « L'inégalité des gamètes est ici le résultat d'une tendance de l'un d'eux à l'avorte-

[1]) Vuillemin, Progressus Rei botanicae, vol. 2, fasc. 1, p. 26 et 30.

ment, tendance qui mène à la disparition des zygospores et à la formation fréquente des azygospores ou d'autres organes conservateurs, sans connexion avec l'acte sexuel. »

D'après les expériences de Blakeslee, c'est justement dans les espèces hétérothalliques que la différence de sexe est la moins marquée, l'inégalité des deux branches n'ayant jamais été observée chez ces espèces.

Il serait téméraire, me semble-t-il, d'avoir sur ces questions des opinions arrêtées et absolues. Les faits suivants tendent à appuyer cette manière de voir.

Premièrement, je constate chez *Absidia Orchidis*, qui est hétérothallique, une hétérogamie dont l'intensité varie dans chaque cas, c'est-à-dire que, tantôt les progamètes, qui sont égaux, donnent tous deux des *fulcres*, tantôt l'un, le plus gros, que l'on pourrait considérer comme femelle, produit seul ces prolongements circinés. L'inégalité des gamètes, variable chez cette espèce hétérothallique, devient la règle chez *A. spinosa* (homothallique) où je constate toujours une hétérogamie, consistant dans le fait que les fulcres ne se forment jamais que sur un seul suspenseur, le plus gros.

Deuxièmement j'ai pu observer dans un cas, isolé il est vrai, que chez *A. Orchidis,* deux fulcres provenant du même progamète pouvaient de nouveau copuler, ce qui signifie que l'une des races peut se comporter de nouveau comme une espèce homothallique (voir fig. 51).

Il résulterait de ces constatations que les races + et — pourraient être considérées comme potentiellement homothalliques, mais que chez elles l'un des sexes se manifesterait seul en effaçant plus ou moins l'autre. Cela permet d'expliquer le fait observé par Blakeslee pour *Rhizopus nigricans,* chez lequel la différence de grandeur des gamètes serait bien un indice de sexualité.

Blakeslee a observé que des races de signes contraires, appartenant à des espèces différentes, pouvaient réagir entre elles. Les gamètes se rapprochent, il se forme deux cloisons qui séparent les gamètes de leur suspenseur; cependant le phénomène n'aboutit pas à la dissolution de la membrane mitoyenne et à la formation de l'œuf *(Hybrides imparfaits).*

Cette faculté de produire des hybrides imparfaits a une importance considérable; elle démontre que les Mucorinées homothalliques sont des plantes monoïques. En effet, si l'on met une de ces espèces en présence des races + et — d'une autre espèce, il y aura réaction de la plante homothallique à la fois avec la race + et la race —. De plus cette méthode a permis d'obtenir des zygospores chez un

certain nombre de Mucors, chez lesquels ces organes étaient encore inconnus.

On doit donc attribuer la reproduction sexuelle à un différentiel existant entre deux races, dont les filaments ou progamètes s'attirent en raison d'un tactisme particulier, appelé *zygotactisme* par Blakeslee, et *amphitactisme* par Vuillemin.

Est-ce à dire que les influences extérieures n'auraient aucun effet? La question fut successivement soulevée par de Bary[1]), Bainier[2]), Falk[3]), Klebs[4]), van Tieghem[5]), qui attribuèrent la formation des zygospores soit à l'absence, soit à la présence d'oxygène, soit à l'action de l'humidité ou des matières nutritives. Blakeslee lui-même a constaté que la concentration du milieu influe sur la formation des hybrides. Il a trouvé par exemple que le *Phycomyces nitens,* cultivé dans un milieu nutritif concentré, ne produit d'hybrides que s'il est en présence du *Mucor Mucedo;* d'autres espèces sont sans action.

La question des agents extérieurs est encore à élucider, surtout en ce qui concerne les espèces homothalliques.

Au point de vue morphologique, il existe des différences notables entre les zygospores, non seulement d'un genre à un autre, mais encore d'une espèce à l'autre. Bainier a décrit chez les Mucorinées un assez grand nombre de zygospores et il résulterait de cette étude que les caractères différentiels pourraient être utilisés dans la distinction des espèces. Vuillemin[6]) est d'avis que si l'appareil zygosporé peut dans certains cas donner des renseignements sur les affinités, cela ne va pas dans d'autres. C'est pour cette raison qu'on ne devra pas lui assigner une valeur prépondérante au point de vue taxonomique. Il faudra dans tous les cas savoir bien établir les homologies. Les appendices des zygospores, par exemple, sont loin d'être homologues; les fulcres des *Absidia*, naissant sur le suspenseur, ne correspondent ni aux appendices des *Phycomyces*, qui sont une production de la zygospore, ni aux cortications mycéliennes des *Mortierella.*

Recherches histologiques.

Les renseignements que nous possédons actuellement sur le phénomène intime de la fécondation chez les Mucorinées, sont non seulement incomplets, mais encore très contradictoires. Je résumerai,

---

[1]) De Bary, A., loc. cit. [2]) Bainier, loc. cit. [3]) Falk. [4]) Klebs. [5]) Van Tieghem, loc. cit.

[6]) Vuillemin. *Importance taxonomique de l'appareil zygosporé des Mucorinées.* Bull. soc. mycol. Fr., tome XIX, 2e fasc. 1903.

avant d'exposer les résultats de mes recherches, les travaux des divers auteurs qui se sont occupés de cette question au point de vue histologique.

Dans les premiers stades du développement des gamètes, Léger[1]) remarque que ceux-ci renferment plusieurs centaines de petits noyaux dispersés dans un protoplasma homogène. Puis, lorsque plus tard, les deux parois, séparant les gamètes des suspenseurs, se sont formées, le protoplasma prend une structure lâche, en réseau, montrant dans son intérieur des noyaux de deux sortes. Les plus petits sont en voie de désorganisation; d'autres, plus gros, se groupent aux deux pôles de la zygospore, en deux masses sphériques, auxquelles Léger donne le nom de « *sphères embryonnaires* ». Les sphères seraient donc formées de substances nucléaires, entourant un globule d'huile. Au moment de la germination de la zygospore, les sphères embryonnaires grossissent, se touchent, puis se fusionnent. La membrane générale disparaît alors, et on voit la masse réunie donner naissance à une quantité de petits noyaux, qui se partagent en deux avant de passer dans le tube germinatif.

Gruber[2]) reprenant l'étude du même champignon *(Sporodinia)*, constate, comme Léger, l'existence d'un grand nombre de noyaux dans les premiers stades de la conjugaison. Cependant, pour les stades subséquents, il n'est plus d'accord avec les observations de son prédécesseur. En effet, plus tard, lorsque la zygote est formée, les noyaux se trouvent encore dispersés d'une façon régulière dans le protoplasma; cependant ils sont parfois plus serrés par place, le réseau protoplasmique étant inégal. Au bout de huit à quatorze jours les noyaux se sont rassemblés principalement à la périphérie, il en reste pourtant aussi à la partie centrale. Il ne les a jamais vu se fusionner et nie l'existence des sphères embryonnaires. Tous ces noyaux sont également petits et conservent leur position dans le protoplasma pendant 5 à 6 semaines.

L'étude de Gruber n'apporte donc aucun fait nouveau, puisque cet auteur n'a pu observer ni fusion, ni destruction de noyaux.

Les observations de Léger, déjà mises en doute par Dangeard et Istwanffi[3]), ne se trouvent pas confirmées par les travaux de Gruber, qui cependant, en se basant sur les recherches

---

[1]) Léger M., Revue générale de Botanique, 1895.

[2]) Gruber E., Ber. der deutsch. bot. Gesellsch., Bd. 19, Heft 2, p. 51.

[3]) Dangeard et Istwanffi, Le Botaniste, série 4, fasc. 6, 1895.

de Wager[1]), Stevens[2]) et Davis[3]) pour les *Péronosporacées*, prévoit pour *Sporodinia* une fusion de noyaux, semblable à celle que ces auteurs ont observée déjà chez *Cystopus* et *Peronospora*.

« Dass auch bei *Sporodinia* zwischen dem in Zentrum der Zygote zurückbleibenden Kernen eine Kopulation stattfindet, ist, wenn auch nicht direkt beobachtet, so doch sehr wahrscheinlich. »

Dangeard[4]) reprend la question et étudie les zygospores de *Mucor fragilis* et de *Sporodinia grandis*. Il déduit de ses observations que pour les deux espèces les branches anthéridiales *(progamètes)* doivent être considérées comme des *gamétanges* renfermant un grand nombre de gamètes, qui se fusionneraient deux à deux. Dans les zygotes en voie de formation, il décrit des noyaux de trois grandeurs différentes. Les plus petits sont ceux des gamètes primitifs, les moyens s'observent immédiatement après la copulation, les plus gros, enfin, sont également des noyaux de copulation, mais plus âgés. Pour cet auteur, les petits noyaux, s'accumulant surtout à la périphérie, près de la membrane, sont en voie de dégénérescence. Ce sont des noyaux qui, n'ayant pas trouvé à copuler, doivent disparaître.

Dans les recherches qui suivent, je me suis occupé exclusivement de *Sporodinia grandis*, bien que pour Dangeard cette espèce ne se prête pas bien à l'étude de la formation des zygospores, vu le grand nombre de noyaux contenus dans les progamètes. Je l'ai choisie néanmoins et pour les raisons suivantes: D'abord, elle a déjà été étudiée, elle m'offre l'avantage de pouvoir comparer mes observations à celles de mes prédécesseurs; ensuite ce champignon se prête, à mon avis, très bien à une étude histologique. On le rencontre très fréquemment en automne, sur les Agaricinées, et il se laisse très facilement isoler en cultures pures. En l'ensemençant sur du pain stérilisé, on peut à volonté lui faire produire des zygospores. Celles-ci apparaissent au bout de 3 à 4 jours; aussi peut-on, en les surveillant, les choisir à tous les stades de la fusion des gamètes.

Quant aux méthodes de fixation et de coloration, la suivante m'a donné les meilleurs résultats: Les zygospores aussitôt récoltées, sont plongées dans le fixateur de Flemming, dans lequel je les laisse pendant toute la journée. Pour éviter la contraction du protoplasma, qui se produit toujours lorsque le matériel passe dans l'alcool absolu, j'ai baigné celui-ci pendant plusieurs heures dans des solutions dont

---

[1]) Wager H., Ann. of Bot. X, N° 39, 1896, et vol. XIII, N° 52, 1899, et vol. XIV, N° 54, 1900.

[2]) Stevens F. L., Bot. Gazette, vol. XXVIII, N° 3 et 4, 1899.

[3]) Davis Brad. Moore, Bot. Gazette, vol. XXIX, N° 5, 1900.

[4]) Dangeard, Le Botaniste, série 3—6, 1906.

la teneur en alcool augmentait insensiblement jusqu'à l'alcool absolu. Après un séjour d'une journée dans le colorant (safranine 1 % dans l'eau d'aniline), les zygospores sont lavées à l'alcool absolu, jusqu'à ce que celui-ci ne se colore plus. On les soumet alors à une succession de solutions, formées par des mélanges d'alcool absolu et de xylol, dans lesquelles la proportion de xylol augmente jusqu'au xylol pur. La dernière solution est un mélange de xylol et de paraffine.

Dans les jeunes stades, mes observations concordent avec celles des auteurs précités. Les deux progamètes montrent un protoplasma fortement vacuolisé, très dense, cependant, aux extrémités qui se touchent. A ce moment, les noyaux, très petits et nombreux, sont dispersés un peu partout d'une manière régulière (Pl. I, fig. 1). Peu après on remarque souvent que l'un des progamètes pénètre plus ou moins dans l'autre. Il y a là une différence de forme qui est peut-être l'indice d'une sexualité (Pl. I, fig. 2 *a*). Cette pénétration, du reste, varie selon les individus examinés. J'ai pu, dans de rares cas, il est vrai, observer une masse plus considérable, que je considère comme un des noyaux fécondants. Quoique la densité du protoplasma très grande, à ce moment, rende l'observation des noyaux plus difficile, j'ai pu distinguer dans la masse en question deux parties très rapprochées formant un double noyau semblable à celui que décrit René Maire dans son travail sur les Basidiomycètes.[1])

Peu après que les deux parois séparant les gamètes de leur suspenseur *(tympans)* sont formées, la résorption de la membrane mitoyenne commence. Elle débute tout d'abord vers le centre, puis se propage jusqu'à la périphérie (Pl. I, fig. 3).

La membrane mitoyenne disparue, le protoplasma reste encore dense dans la partie médiane et les petits noyaux y sont assez nombreux. Il n'est pas rare, à ce moment, de rencontrer deux noyaux disposés symétriquement des deux côtés de la membrane qui vient de disparaître (Pl. II, fig. 4). A l'intérieur de ceux-ci il est facile de distinguer deux masses plus colorées qui sont très probablement des chromosomes. Les noyaux sont assez gros et mesurent 4 à 6 μ de diam. (y compris le protoplasma dense qui les entoure). Tant que le protoplasma central n'est pas homogène, les deux noyaux reproducteurs restent éloignés l'un de l'autre.

Comme le note Dangeard[2]), le protoplasma, dans les stades subséquents, est plus dense au contact des parois, et la section de la

---

[1]) René Maire, Thèse, Nancy, 1902.

[2]) Dangeard, loc. cit.

zygospore présente la forme d'une lentille biconvexe (Pl. II, fig. 5). Plus tard, les membranes des tympans s'étant de nouveau distendues, la cellule tend à s'arrondir; le protoplasma constitue alors un réseau presque régulier, un peu plus serré cependant à la partie périphérique qu'au centre. C'est le moment de la division des petits noyaux, qui sont disséminés un peu partout, quoique plus nombreux près des parois. Dans ce stade, la division a lieu partout, aussi bien dans l'intérieur de la zygospore que dans le suspenseur. On peut en observer tous les stades et constater, dans bien des cas, que chaque petit noyau est lui-même formé de deux petites masses très rapprochées qui se divisent simultanément. C'est la division double qui a été observée par Maire pour les noyaux des Basidiomycètes.

Dangeard a dû interpréter cette disposition comme une fusion de gamètes. Il est facile de se convaincre cependant qu'il s'agit bien d'une division. Tout d'abord le phénomène s'observe, comme je l'ai dit, dans les suspenseurs, il y est même rendu plus visible par la densité moins grande du protoplasma. On peut, en outre, voir entre les noyaux qui s'éloignent un protoplasma plus compact correspondant au fuseau achromatique; il est d'autant moins marqué que la division est plus ancienne (Pl. II, fig. 5).

Le rôle probable des noyaux qui s'accumulent à la phériphérie est de présider à la formation de la membrane; ils fonctionnent donc indépendamment des noyaux reproducteurs. Je n'en ai point trouvé en voie de dégénérescence comme l'indique Dangeard.

Pendant ce temps, les deux gros noyaux se sont rapprochés et déjà les épaississements en sculptures, que l'on remarque sur la zygospore mûre, apparaissent. On voit, plus tard, ces noyaux se toucher, puis s'unir en une seule masse occupant exactement le centre. Cette dernière présente tantôt quatre corpuscules rapprochés deux à deux et correspondant au *synkarion* de Maire, tantôt seulement deux. Enfin, dans les stades avancés, on ne distingue plus qu'un seul corpuscule autour duquel le protoplasma rayonne. La figure 7 de la Pl. III montre les diverses structures de ces noyaux dans les stades successifs de leur fusion.

Si on compare, maintenant, ces résultats avec ceux de Maire, on peut s'imaginer l'évolution de la façon suivante:

La spore renferme des énergides à 2 chromosomes, elle donne naissance à un mycélium dont les noyaux ont aussi deux chromosomes. Les noyaux copulateurs de même structure se réunissent en un synkarion, noyau double à quatre chromosomes, apparaissant ensuite sous la forme d'une masse unique.

A quel moment s'opère la réduction chromatique? La question ne peut être résolue que par des études plus approfondies.

Un autre point à élucider est de savoir ce que devient le noyau de la zygospore à la germination. Blakeslee nous a montré comment se comportaient les spores lors de la ségrégation des sexes. Les études histologiques pourraient apporter sur cette question un jour nouveau, d'autant plus que les zygospores ne se comportent pas de même pour toutes les espèces. Chez *M. Mucedo,* le sporange qui naît de la germination de la zygospore donne des spores qui toutes donneront des thalles du même signe. D'autres fois, comme chez *Phycomyces nitens,* la même zygospore peut fournir des végétations *homothalliques* et *hétérothalliques.*

On comprend qu'avec la technique primitive qu'employait Léger, et qui consistait dans des coupes directes ou des dissections à l'aide de deux aiguilles, il lui ait été impossible d'observer en détail des fusions de noyaux. Dans ce genre de recherche, des coupes minces et en séries sont indispensables, on ne les obtient que par le procédé du paraffinage.

Grâce à cette méthode, la présence des noyaux est relativement facile à constater, et je ne doute pas qu'en employant les procédés de double coloration, on ne parvienne à la solution des diverses questions du problème de la sexualité des Mucorinées. Si les noyaux copulateurs ont échappé à Dangeard et à Gruber, ne doivent-ils pas l'attribuer déjà à un défaut de fixation du protoplasma?

J'ai pu aussi vérifier facilement l'existence des cristaux de *mucorine* dont parle Dangeard. Ils sont de deux sortes, les uns petits et nettement cristallins, les autres, plus gros, comme gonflés, ont perdu toute apparence cristalline. Bien que leur dimension égale souvent celle des gros noyaux, on ne saurait cependant les confondre avec ceux-ci (Pl. II, fig. 5).

De ce qui précède, il ne s'en suit pas que les recherches de Dangeard, inexactes, en vérité, pour ce qui concerne *Sporodinia grandis,* le soient forcément pour *Mucor fragilis.* Ce qui me porterait à le croire, c'est que je n'ai jamais rencontré de noyau central unique dans les coupes faites chez les zygospores d'une autre espèce, le *Mucor Moelleri,* mais au contraire plusieurs noyaux, dispersés régulièrement dans les mailles d'un réseau protoplasmique uniforme. Ces observations, quoique n'ayant pas été menées d'une façon aussi suivie que pour *Sporodinia,* parlent pourtant en faveur d'une diversité dans le mode de fécondation chez les *Mucorinées.*

Les travaux de Wager[1]), Stevens[2]), Davis[3]), sur les *Péronosporées,* montrent aussi que dans une même famille les choses peuvent se passer différemment. Ainsi dans l'*Albugo candida,* le *Cystopus Portulacae,* le *C. Ficariae,* un seul noyau au milieu de l'oogone se fusionne à celui de l'anthéridie et se divise ensuite; l'oospore est plurinuclée. Dans le *Peronospora parasitica,* l'oospore reste uninuclée. Chez *Cystopus Bliti,* il existe un grand nombre de noyaux dans l'anthéridie.

Il est à prévoir que de pareilles variations se retrouveront chez les diverses Mucorinées et qu'une technique plus perfectionnée permettra d'élucider d'une manière définitive tous les points encore obscurs à l'heure qu'il est.

Membrane des zygospores.

Le travail le plus complet sur cette question est sans contredit celui de Vuillemin[4]), et il convient d'en donner un rapide aperçu:

Il existe deux théories sur l'origine des membranes des zygospores. Dans la première, la zygospore est considérée comme une cellule nue, dont les enveloppes protectrices constituent une membrane unique, à structure hétérogène, à développement discontinu (Théorie uniciste).

Dans la seconde, la zygospore est comparée à une cellule endogène, se formant comme un œuf dans l'intérieur d'un oogone. Les membranes sont alors emboîtées, l'interne appartient seule à la zygospore, tandis que l'externe provient de gamètes conjugués (Théorie dualiste).

Vuillemin, après avoir repris cette étude ab ovo, constate dans la membrane la présence d'au moins cinq assises, qu'il désigne comme suit:

1° *La matrice* de la membrane; c'est l'assise la plus interne. Elle est mince, d'aspect granuleux, se colore en brun rougeâtre par l'acide sulfurique et l'iode, en violet sous l'influence de l'hématoxiline. Elle joue, à la fois, le rôle d'assise génératrice de la membrane et d'intermédiaire entre le protoplasma actif et les couches protectrices définitives, organisées et inertes.

2° *L'assise cartilagineuse,* ainsi appelée parce qu'elle rappelle un

---

[1]) Wager, Ann. of Bot., X, N° 39, 1896; id. vol. XIII, N° 52, 1899.

[2]) Stevens, Bot. Gazette, vol, XXVIII, Nos 3 et 4, 1899; id., vol. XXXII, 1901.

[3]) Davis, Bot. Gazette, vol. XXIX, N° 5, 1900.

[4]) Vuillemin, *Recherches morphologiques sur la membrane des zygospores.* Bull. Soc. sc. Nancy, 1903, 3e série, v. 4.

cartilage. Elle est épaisse, réfringente et élastique. Selon Mangin[1]) elle donne nettement les réactions de la cellulose, après oxydation préalable dans un mélange d'acide chlorhydrique et de potasse.

3° *La cuticelle médiane.* C'est une mince pellicule revêtant l'assise cartilagineuse; sa résistance à l'action de l'acide sulfurique permet de la différencier facilement.

4° *L'assise charbonneuse,* assez puissante, se reconnaît à son défaut d'élasticité, à sa fragilité et à sa coloration souvent sombre et noirâtre. Mangin admet qu'elle est constituée par une cellulose imprégnée ou recouverte de substances albuminoïdes. (Fig. 20 *a . c*).

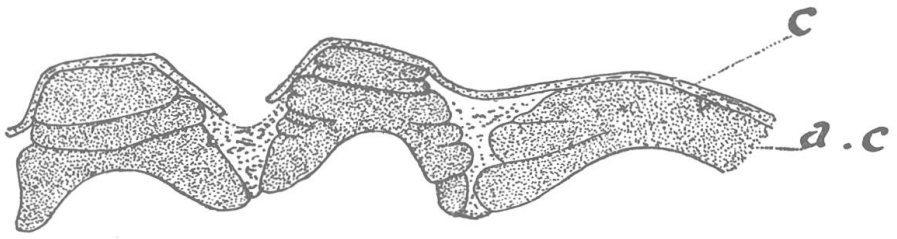

Fig. 20. Membrane de la zygospore montrant l'assise charbonneuse (*a . c*) et la cuticelle externe (d'après Vuillemin).

5° *La cuticelle externe,* assise superficielle mince, parfois élastique, pâle et appliquée à la précédente; ou bien cassante, noire, inextensible. On la trouve aussi fenêtrée ou réduite en lambeaux. (Fig. 20, *c*).

De Bary et Woronine[2]), Brefeld[3]), A. Fischer[4]) désignent sous le nom d'*exospore* ce qui correspond à la couche charbonneuse non distinguée des cuticelles; c'est l'*épispore* de Schroeter. La couche cartilagineuse correspond à l'*endospore.*

Van Tieghem[5]) adopte les mêmes termes, mais les réserve aux assises de la membrane propre plus interne. La couche cartilagineuse correspond à l'*exospore* de van Tieghem, l'*endospore,* par contre, désigne la matrice.

Vuillemin a constaté que la formation de la membrane n'est pas liée à la fécondation. En effet, ces épaississements se forment sur les azygospores comme sur les zygospores, et chez ces dernières ils se

[1]) L. Mangin, *Observations sur la membrane des Mucorinées.* (Journal de Bot., 1899, t. XIII).

[2]) De Bary et Woronine, *Beiträge zur Morphol. u. Physiol. der Pilze,* V. III et II.

[3]) Brefeld, *Bot. Untersuch.*, Heft 4.

[4]) A. Fischer, Rabenhort's Kryptogamenflora v. Deutschl., Bd. I, Abt. 4.

[5]) Van Tieghem, Ann. Sc. nat. 1875, 6e série, v. 4, et Traité de Botanique, vol. 2.

différencient déjà avant la fusion complète des gamètes. C'est ce qui détermine Vuillemin à s'opposer à l'idée dualiste de l'origine de la membrane. « Nous n'avons aucune raison, dit-il, de considérer soit la cuticelle externe, soit l'assise charbonneuse comme des membranes appartenant en propre aux gamètes, et les couches plus profondes comme un produit spécial de la zygospore, puisque la première n'est pas toujours individualisée et que la seconde n'est jamais parvenue au terme de sa croissance au moment de l'abouchement des protoplasmes. »

Il résulte de l'étude histologique qui précède que la zygospore, dans sa période de conjugaison, renferme simultanément deux noyaux copulateurs et une multitude de petits noyaux qui, loin de se désorganiser, se divisent activement et vont à la périphérie. Il y a tout lieu de croire que le rôle de ces derniers est indépendant des noyaux reproducteurs et consiste à présider à la formation des membranes. Ceci expliquerait l'observation de Vuillemin, et il ne saurait être surprenant de voir la membrane se différencier avant la fusion des gamètes.

La théorie dualiste plus probable est aussi plus logique, si l'on considère l'analogie qui existe entre les Péronosporacées et les Mucorinées, dans le mode de fécondation et le développement de l'œuf. Cette analogie n'a, du reste, pas échappé à Vuillemin[1]), bien qu'il la trouve très lointaine. Il ressort des travaux de Dangeard[2]) que c'est bien en dedans de la membrane primitive que se différencient les autres enveloppes de la zygospore.

Mes observations corroborent celles de Dangeard; comme lui, j'ai vu les protubérances naître sous la forme de petits anneaux, tout d'abord distincts, accollés à l'intérieur de la membrane primitive. Puis ces anneaux prennent la forme de cônes creux et se réunissent à leur base au moyen d'une membrane continue de même nature que les protubérances annulaires. Dans les stades suivants, la cuticelle externe se déchire sous la pression exercée par les protubérances qui grandissent (Pl. II, fig. 5, et Pl. III, fig. 6 et 8).

En définitive, on distingue très nettement dans la zygospore mûre deux membranes épaisses se détachant facilement l'une de l'autre: l'*épispore* de Dangeard, épineuse et cutinisée, (= assise charbonneuse + cuticelle externe de Vuillemin), et l'*endospore*, épaisse, légèrement ondulée et de nature cellulosique (= assise cartilagineuse + cuticelle médiane + matrice) (fig. 27). La *cuticelle externe* correspond à

---

[1]) Vuillemin, Bull. Soc. bot. de Fr., t. XXXIII, 1886.

[2]) Dangeard, Le Botaniste, 3e et 6e fasc., 1906, p. 250.

la membrane primitive des deux gamètes, elle est devenue rigide, incapable de s'accroître puisqu'elle est de bonne heure séparée du protoplasma, et se fendille sous la pression des couches internes.

Membrane des tympans.

Léger[1]) signale au centre du *tympan*, c'est-à-dire de la membrane qui sépare la zygospore du suspenseur, un épaississement biconvexe, perforé d'un trou auquel aboutit une sorte de petit canal. Vuillemin, qui n'a pas remarqué cette disposition, observe par contre au milieu du tympan une sorte de ponctuation aréolée, dont les deux chambres sont en partie comblées par des bourrelets hyalins apparemment gonflés.

Peu importe, du reste, la structure de ces perforations; il est un fait certain, c'est qu'elles ont été observées et qu'elles permettent les échanges nutritifs entre le suspenseur et la zygospore. Pour ma part, je ne les ai pas vues, mais, par contre, j'ai constaté que la membrane pouvait, dans certains cas, se fermer tardivement ou même pas du tout. Ainsi dans la Pl. III, fig. 8, qui représente une jeune zygospore au moment de la fécondation, la membrane mitoyenne est entièrement résorbée, la cellule a repris sa forme arrondie et l'un des tympans est fermé, tandis que l'autre présente au centre une large ouverture.

Cette disposition parle en faveur d'une formation successive de la membrane du tympan, s'effectuant de la périphérie au centre. Le protoplasma, qui est plus dense près des parois, est au contraire fortement vacuolisé vers le centre, précisément à l'endroit où la membrane fait défaut. Ceci constitue un fait qui vient à l'appui de l'opinion émise plus haut sur le rôle des noyaux et du protoplasma dans l'élaboration de la membrane de la zygospore.

---

[1]) Léger M., Revue générale de Botanique, 1895.