

Zeitschrift: Bulletin de la Société botanique de Genève
Herausgeber: Société botanique de Genève
Band: 33 (1941)

Artikel: La sexualité relative des Chlamydomonas : exposé des expériences de MM. F. Moewus et R. Kuhn
Autor: Chodat, Fernand / Siebenthal, Roger de
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-1099463>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 17.04.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

La sexualité relative des *Chlamydomonas*

EXPOSÉ DES EXPÉRIENCES de
MM. F. MOEWUS ET R. KUHN

PAR

Fernand Chodat et Roger de Siebenthal

Introduction

CHAPITRE I.

La sexualité normale.

- § 1. — Espèces étudiées.
- § 2. — Méthodes pour la détermination du sexe.
- § 3. — Double nature du déterminisme sexuel.
- § 4. — Déterminisme sexuel génotypique.
 - A. Flagellogenèse
 - B. Chimiotactisme sexuel
- § 5. — Déterminisme sexuel phénotypique.

CHAPITRE II.

La sexualité relative.

- § 1. — Définition.
- § 2. — Démonstration expérimentale de la sexualité relative.
- § 3. — Spécificité, mutabilité et composition des gamones produits par chaque race.
- § 4. — Mesure des limites entre lesquelles se déroulent les phénomènes de la sexualité relative.

CHAPITRE III.

Nature chimique des gamones et des termones.

- § 1. — Observations initiales.
- § 2. — Dégradation de la protocrocine.
- § 3. — Remplacement des gamones et des termones par des produits chimiques définis.

Bibliographie

INTRODUCTION

Les belles observations faites par F. MOEWUS dans le domaine de la sexualité des algues méritent, à notre avis, d'être présentées aux biologistes de langue française. Ces recherches développent d'une façon remarquable le problème de la sexualité relative, introduit par M. HARTMANN en biologie. L'exposé que nous en faisons a pour but de résumer, en un seul article, les considérations de notre confrère et d'y joindre les résultats importants qu'il a obtenus avec la collaboration du chimiste R. KUHN. Ce mémoire n'est pas une traduction. Une sorte d'imprimatur, courtoisement concédée par notre collègue, Monsieur F. MOEWUS, justifiera la liberté que nous avons prise en composant cette rédaction. Pour en alléger le texte, nous avons choisi le style direct; cette forme de langage ne doit tromper personne: les faits et les interprétations relatés sont tirés des articles de MM. MOEWUS et KUHN.*

F. C. et R. de S.

*Institut de Botanique générale,
Université de Genève, décembre 1941.*

* La partie génétique du problème n'est pas englobée dans notre exposé.

CHAPITRE I.

LA SEXUALITÉ NORMALE.

§ 1. — Espèces étudiées.

Les espèces et les races de *Chlamydomonas* utilisées au cours des expériences que nous allons décrire sont les suivantes :

<i>Chlamydomonas Braunii</i>	(b)
<i>Chlamydomonas dresdensis</i>	(d)
<i>Chlamydomonas eugametos f. typica</i>	(t)
<i>Chlamydomonas eugametos f. simplex</i>	(si)
<i>Chlamydomonas eugametos f. synoica</i>	(sy)
<i>Chlamydomonas eugametos f. subheteroica</i> ..	(su)

Toutes ces espèces sont cultivées et conservées sur un milieu de culture agarisé.

§ 2. — Méthodes pour la détermination du sexe.

On rencontre dans le genre *Chlamydomonas* des espèces oogames (rares), anisogames et isogames. La détermination du sexe est immédiate chez les espèces oogames, dont l'œuf est une grande cellule immobile (par perte des cils); les gamètes mâles sont petits et mobiles.

Chez les espèces anisogames, on attribue généralement le caractère femelle aux macrogamètes mobiles et le caractère mâle aux microgamètes mobiles. Cette supposition peut être vérifiée en croisant l'espèce anisogame avec l'espèce oogame; c'est ainsi que furent déterminés les sexes du *Chl. Braunii*.

Le sexe des espèces isogames ne peut être défini que par rapport à celui d'une espèce anisogame ou isogame, dont les sexes ont été déjà déterminés. Nous donnerons le nom de "méthode en cascade"* à ces épreuves successives.

* Terme nouveau proposé par F. C. et R. de S.

Les travaux de MAINX (1931), HAMMERLING (1934), MOEWUS (1934), etc., ont permis l'élaboration d'une seconde méthode dite des "gamètes résiduels". Ce procédé se fonde sur deux observations principales :

1) Un clône monoïque ne fournit pas un nombre égal de gamètes mâles et de gamètes femelles. En voici la démonstration : si l'on place dans un vase de Pétri les cellules d'un clône monoïque, les gamètes qui se forment copulent aussitôt ; il reste cependant un certain nombre de gamètes qui n'ont point trouvé de partenaires et qu'on appellera gamètes résiduels. Ce fait montre qu'il y avait plus de gamètes d'un sexe que de l'autre. Répétons simultanément la même expérience dans plusieurs vases de Pétri en utilisant les cellules d'un clône monoïque. Si l'on combine alors les gamètes résiduels de ces divers vases de Pétri on observe, suivant les combinaisons, des figures de copulation. L'excédent des gamètes est une fois constitué par des mâles, l'autre fois par des femelles. Cette méthode permet donc de séparer dans l'espace les deux sexes d'un clône monoïque.

2) La sensibilité phototactique évolue rapidement chez les *Chlamydomonas* : cette évolution est en relation avec les étapes de la reproduction sexuée. On constate, en particulier, que la copulation s'effectue du côté opposé à la lumière ; les planozygotes tetraciliées de *Chlamydomonas* ont un phototactisme négatif ; les gamètes résiduels ont un phototactisme positif.

Voici la technique employée : l'espèce (*Chl. dresdensis*, par exemple), est cultivée durant huit semaines sur le milieu agarisé de KNOP (repiquage hebdomadaire). Le jour de l'expérience les cellules d'un clône sont suspendues dans la solution "Volvox" ; cette suspension est répartie dans un certain nombre de vases de Bovéri éclairés à la lumière artificielle et exposés à une température de 20°. Les cellules se meuvent bientôt et commencent à copuler par groupe. Ce processus se déroule très rapidement, de telle sorte qu'au bout de trois heures on n'observe plus aucun groupe. Les planozygotes

tetraciliées se sont rassemblées vers le bord le moins éclairé du vase, tandis que les gamètes résiduels nagent çà et là du côté éclairé. Un échantillon de gamètes résiduels est alors prélevé, dans chaque vase du côté éclairé. Une épreuve au iodure de potassium iodé montre que les éléments récoltés sont bien des gamètes biciliés et non des planozygotes tetraciliés. Des mélanges sont alors opérés avec les différents échantillons afin d'observer au faible grossissement microscopique la formation de zygotes. Le sexe est alors déterminé directement ou indirectement par la méthode en cascade. L'emploi des gamètes résiduels est précédé d'épreuves de triage phototactique, destinées à éliminer les planozygotes égarées parmi les gamètes résiduels. Ces derniers sont placés dans un verre de montre rempli d'eau distillée; seuls les gamètes traversent rapidement le liquide et se rassemblent sur le bord éclairé du verre de montre. Cette épreuve de purification sera répétée jusqu'à 12 fois.

§ 2. — Double nature du déterminisme sexuel.

On distingue deux sortes de déterminisme sexuel :
génotypique et phénotypique.

1) **Déterminisme génotypique.**

Les cellules d'organismes appartenant à ce type, sont immédiatement orientées vers l'un ou l'autre sexe, à la suite d'un acte caryologique.

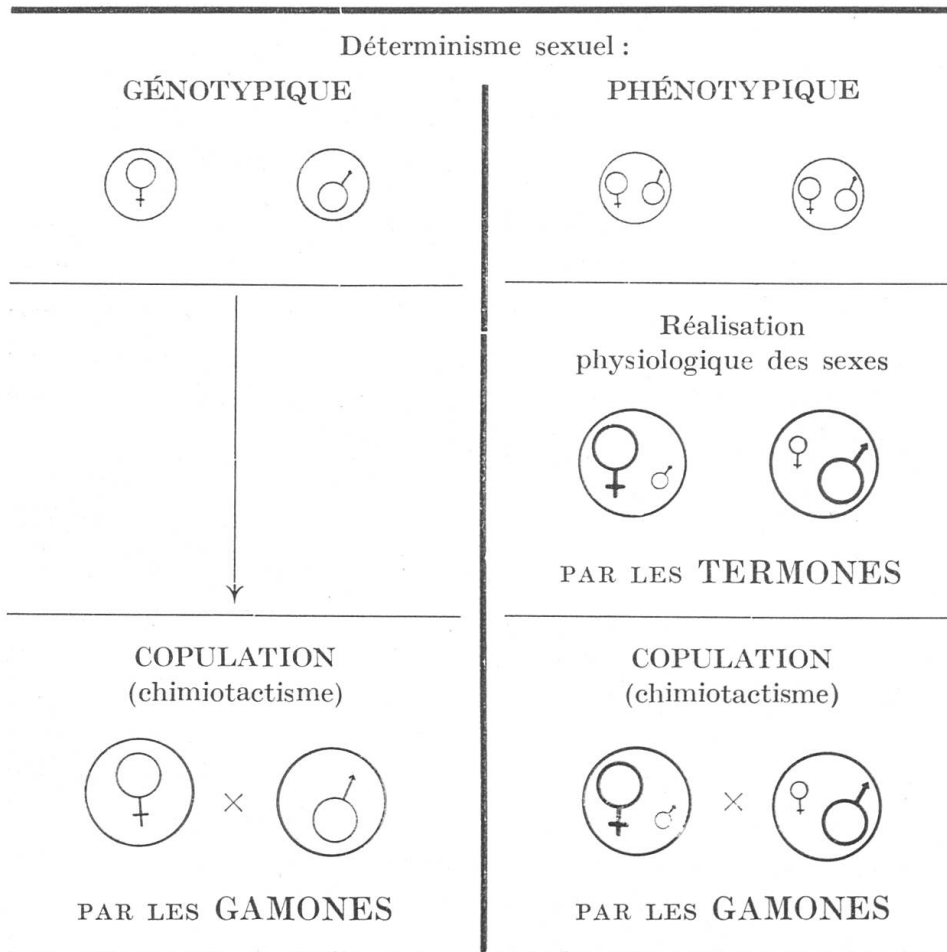
Dans ce cas, la fixité génotypique fait échapper les cellules aux influences des termones dont nous allons parler.

2) **Déterminisme phénotypique.**

Les organismes ayant un déterminisme sexuel phénotypique ne possèdent pas de cellules strictement mâles ou strictement femelles, mais des éléments cellulaires neutres, c'est-à-dire potentiellement bisexués. Les caractères mâles et femelles seront réalisés physiologiquement.

Dans le cas du *Chlamydomonas*, la prédominance du caractère mâle sur le caractère femelle, ou femelle sur mâle, est occasionnée par l'intervention de substances particulières appelées termones; cette orientation peut être naturelle ou expérimentale.

TABLEAU N° 1
Types de la reproduction sexuée. (F. C. & R. de S.)



Notons au passage la difficulté qu'il y a, à se représenter, chez un être unicellulaire, les étapes successives du déterminisme sexuel phénotypique.

Des expériences nombreuses, qui seront en partie rapportées par la suite, ont permis de classer ainsi les six types de *Chlamydomonas* :

TABLEAU N° 2

Espèces à déterminisme sexuel GÉNOTYPIQUE	Espèces à déterminisme sexuel PHÉNOTYPIQUE
<i>Chlamydomonas braunii</i>	<i>Chlamydomonas dresdensis</i>
» <i>eugametos f. typica</i>	» <i>eugametos f. sinoïca</i>
» » <i>f. simplex</i>	» » <i>f. subheteroïca</i> *

§ 4. — Déterminisme sexuel génotypique.

L'exposé suivant résume l'analyse expérimentale des phases de la reproduction sexuée normale (cf. tableau no. 3).

Cycle naturel (*Chl. eugametos f. simplex*, espèce dioïque).

Pour étudier le cours de cette reproduction normale, nous partirons de cellules cultivées sur milieu agarisé. Les cellules vivant dans ces conditions sont aciliées. (Etat particulier nommé "Palmella" par WEST.)

Nous donnerons à ces cellules le nom de PRÉGAMÈTES**.

Mettons ensemble quelques-uns de ces prégamètes mâles et femelles, dans de l'eau exposée à l'air et à la lumière naturelle. En quelques minutes, les prégamètes acquièrent des cils (Flagellogenèse) et deviennent mobiles. Ces cellules sont cependant encore incapables de copuler. Après un nouveau temps d'éclairage, on constate que les éléments mâles et femelles se rapprochent par attraction sexuelle, copulent et forment une zygote. Le cycle normal est ainsi accompli. Nous distinguerons, dans la continuité apparente de ce cycle, deux étapes : celle de la formation des cils et celle des mouvements chimiotactiques. Les conditions particulières à chacune de ces

* Il s'agit là d'une espèce monoïque un peu particulière ; certaines cellules donnent naissance à plus de gamètes femelles que de gamètes mâles ; elles ont une tendance femelle. D'autres cellules donnent naissance à plus de gamètes mâles que femelles ; elles ont donc une tendance mâle. C'est en somme le cas d'une monoécie imparfaite.

** Terme nouveau proposé par F. C. et R. de S.

deux étapes sont mises en évidence par les expériences qui suivent.

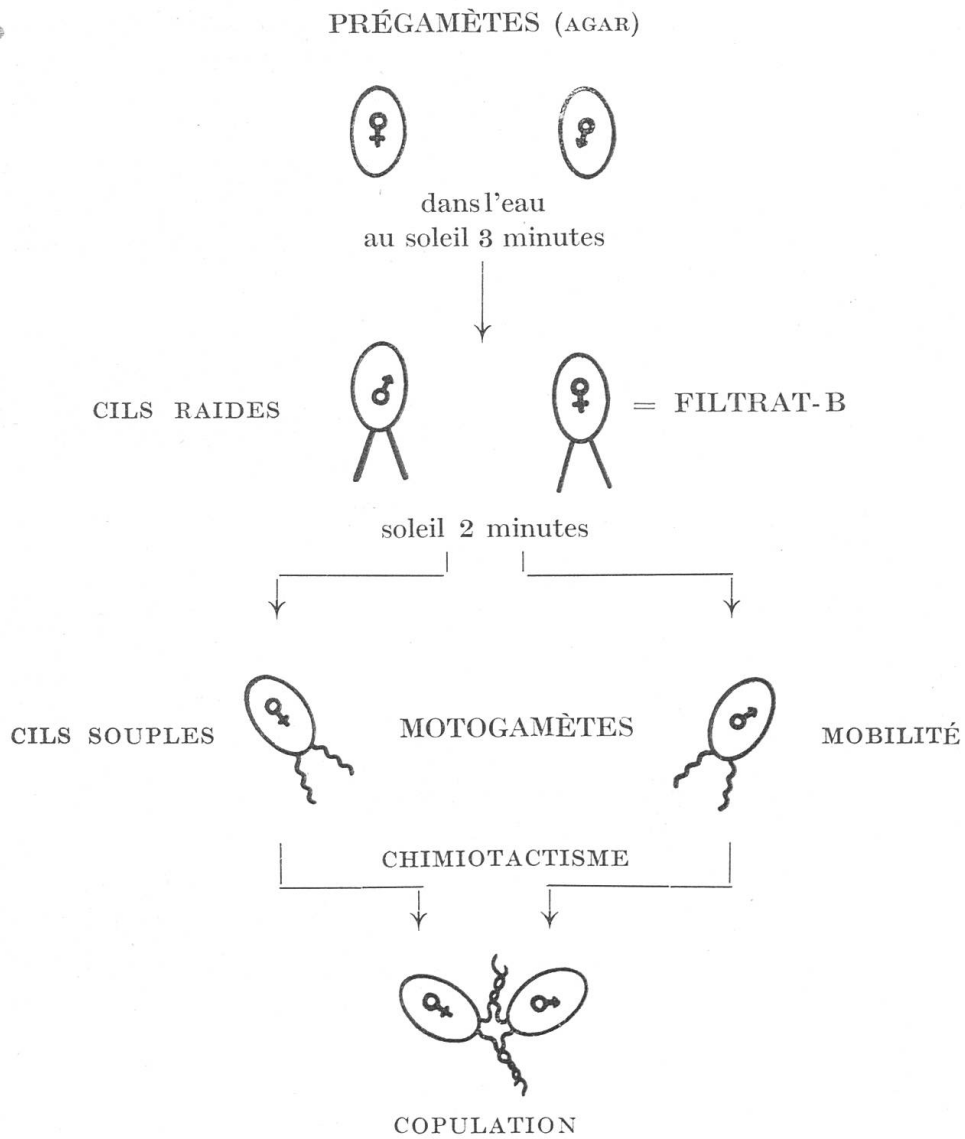
A. — Flagellogénèse.

Expérience 1.

Mettons des prégamètes dans de l'eau aérée, en présence de lumière naturelle. Après trois minutes d'éclairage, nous

TABLEAU N° 3.

Le cycle sexué normal (génotypique). D'après F. MÆWUS



pourrons constater le premier stade de la flagellogenèse : l'apparition de cils raides. Ces cils sont sans utilité motrice. Filtrons à ce moment le liquide où baignent les gamètes ; nous obtenons ainsi un filtrat, dit filtrat-B.

Un éclairage supplémentaire de deux minutes nous conduit au deuxième stade de la flagellogenèse : les cils raides deviennent souples ; dès lors l'algue se meut. Nous donnerons à ces cellules ciliées mobiles, mais non chimiotactiques, le nom de **MOTOGAMÈTES***.

Pour le moment cette mobilité n'est pas polarisée. Les motogamètes mâles et femelles ne sont pas attirés les uns vers les autres. Le phénomène particulier d'attraction sexuelle des gamètes ou tactisme, sera étudié dans le paragraphe suivant.

Expérience 2.

Les conditions expérimentales sont les mêmes que celles de l'expérience 1, mais la lumière est supprimée.

Résultat : flagellogenèse négative = pas de cils.

Expérience 3.

On supprime la lumière, l'air (O_2), mais on ajoute du glucose (ou autres sucres) au milieu aqueux.

Résultat : flagellogenèse négative = pas de cils.

Expérience 4.

A l'obscurité, en présence d'eau et d'air on ajoute du glucose.

Résultat : flagellogenèse positive = cils.

Expérience 5.

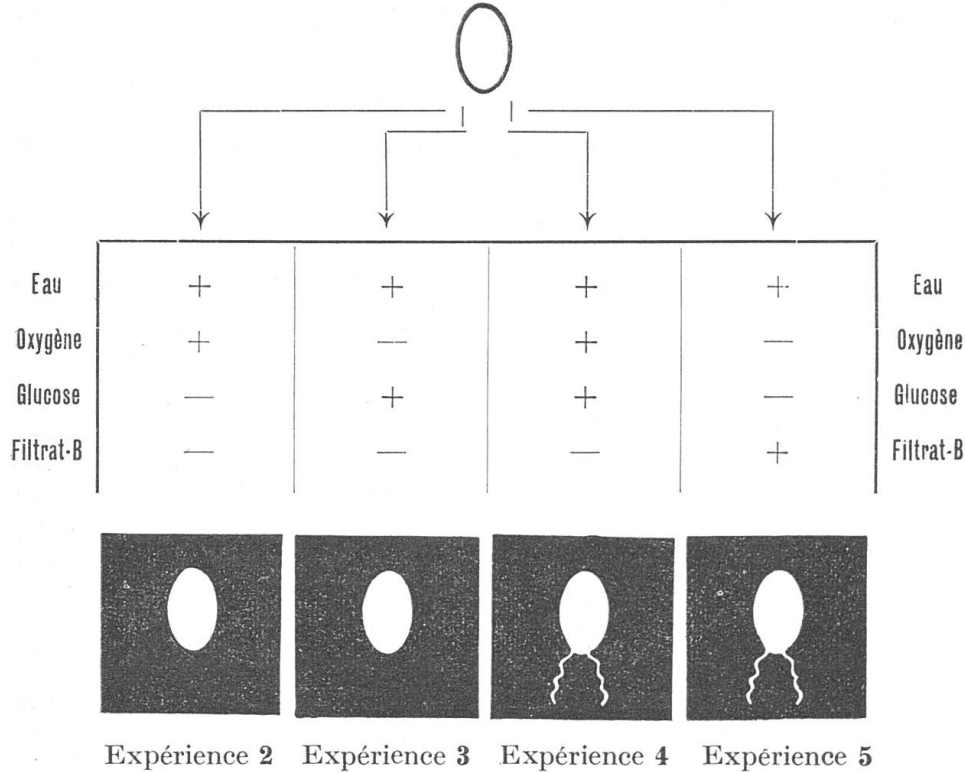
On supprime tous les facteurs précédents (lumière, air et sucre) mais on ajoute le filtrat-B.

Résultat : flagellogenèse positive = cils.

Ces cinq expériences indiquent qu'un principe flagello-génétique, c'est-à-dire capable de faire apparaître des cils, se constitue ; elles précisent les conditions dans lesquelles il se

* Terme nouveau proposé par F. C. et R. de S.

TABLEAU N° 4
Résumé des conditions de la flagellogenèse (F. C. & R. de S.)



forme. Ce principe diffuse dans le liquide où sont suspendus les *Chlamydomonas*.

L'assimilation chlorophyllienne et la respiration sont nécessaires au *Chlamydomonas* pour l'élaboration de ce principe actif ou de ses précurseurs.

Si la lumière manque dans un milieu dépourvu de substance ternaire (exp. 2), le résultat est négatif, faute d'assimilation; il ne se forme pas de cils.

Il suffit d'ajouter à ce dernier système du sucre (exp. 4) pour obtenir un résultat positif. L'addition de sucre a remplacé l'assimilation chlorophyllienne.

En anaérobiose le résultat est négatif, même en présence de sucre, faute de respiration.

L'expérience 5 utilise un liquide comportant le principe flagellogénétique constitué (filtrat-B). Ce dernier agit dès lors

positivement et indépendamment des circonstances qui ont permis sa formation.

Dans toutes les expériences où la flagellogenèse a été positive, les prégamètes aciliés initiaux ont acquis des cils et sont devenus mobiles. Ces motogamètes sont cependant, pour le moment, incapables de copuler. Leur mobilité n'est pas polarisée.

B. — Chimiotactisme sexuel.

Nous avons vu, au début du précédent paragraphe, que deux motogamètes de sexe opposé, incapables de copuler, quoique mobiles, pouvaient s'unir sous l'influence de la lumière naturelle.

Procédons à des expériences qui permettront de dissocier ce phénomène. Soumettons les motogamètes obtenus à l'obscurité (exp. 4 et 5) à de la lumière rouge pendant un certain temps (cf. tableau no. 5). Un filtrat, dit filtrat-V, est recueilli après cette période. Des motogamètes de sexe opposé, traités par ce filtrat-V, ne manifestent pas d'attraction sexuelle. Les principes éventuellement contenus dans ce filtrat ne créent donc pas de chimiotactisme.

Eclairons maintenant le filtrat-V par de la lumière bleue pendant 20 minutes. La liqueur obtenue manifeste alors le pouvoir de polariser vers elle, le mouvement des gamètes mâles exclusivement.

Un principe générateur de chimiotactisme et de caractère femelle (gynogamone)*, est donc dissous dans cette liqueur. Nous le désignerons dorénavant par le symbole $K\text{♀}$ ou par la lettre G.

Après 30 minutes d'un nouvel éclairage à la lumière bleue, cette même liqueur n'attire plus que des gamètes femelles. Elle contient alors une substance génératrice de chimiotactisme et de caractère mâle (androgamone)*. Nous

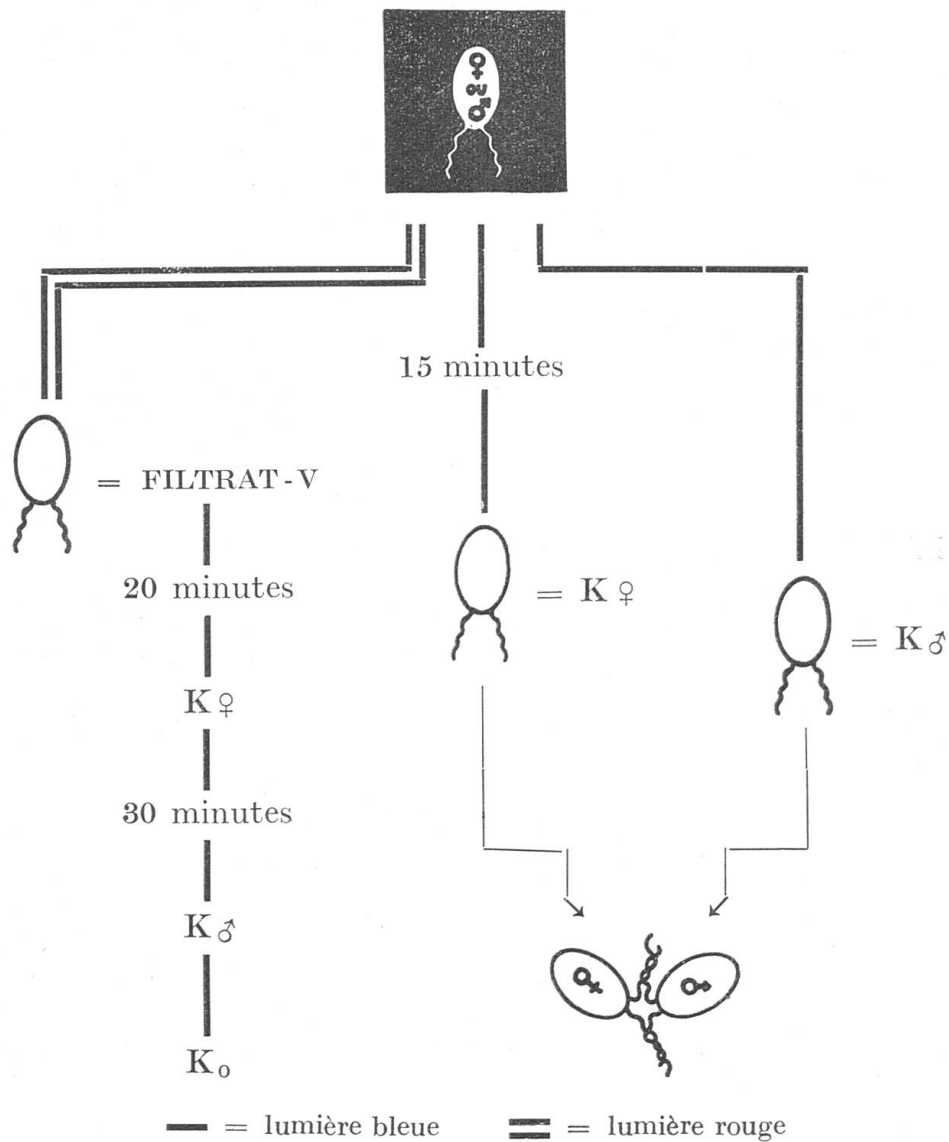
* Andro- et gyno-gamone; la distinction proposée par nous (F. C. et R. de S.) est critiquable puisque ces deux complexes ne diffèrent que par la proportion de leurs deux et uniques constituants communs, les cis- et transcrocétine. Nous conservons par utilité cette distinction terminologique.

la désignerons dorénavant par le symbole $K\delta$ ou par la lettre A.

Un plus long éclairage bleu de la liqueur engendre en elle la formation d'une substance incapable d'attirer les gamètes tant mâles que femelles; nous l'appellerons dorénavant substance K_0 .

TABLEAU N° 5.

Production expérimentale des gamones (d'après F. MÆWUS)



Il existe une seconde méthode pour obtenir le principe actif du filtrat-V. Il suffit de donner à des motogamètes, obtenus à l'obscurité en présence de glucose, 0,5% d'acétate de sodium. On filtre dans l'obscurité au bout d'une heure; cette liqueur a la même photosensibilité que le filtrat-V; la lumière bleue détermine dans cette liqueur la constitution successive des gynogamone, androgamone et substance K_0 .

Quel que soit le mode de formation du principe du filtrat-V, il peut être issu d'un motogamète mâle ou femelle. Il existe en conséquence quatre sortes de filtrat-V;

1. — issu d'un motogamète mâle traité par la lumière rouge;
2. — issu d'un motogamète femelle traité par la lumière rouge;
3. — issu d'un motogamète mâle traité à l'obscurité par l'acétate;
4. — issu d'un motogamète femelle traité à l'obscurité par l'acétate.

Ces quatre sortes de filtrats, possédant chacune une photosensibilité vis-à-vis de la lumière bleue, fourniront sous cette influence quatre sortes de substance K_0 .

Il convient maintenant de voir si les quatre produits initiaux (filtrat-V) sont identiques; la même question se pose à propos des quatre produits finaux K_0 .

Disons pour résumer que la lumière bleue en agissant sur le filtrat-V y déclenche la formation successive des principes suivants:

Filtrat-V \rightarrow gynogamone \rightarrow androgamone \rightarrow substance inactive
 $V \longrightarrow K_{\text{♀}} \longrightarrow K_{\text{♂}} \longrightarrow K_0$.

Supposons que les produits intermédiaires de cette série ($K_{\text{♀}}$ et $K_{\text{♂}}$) soient des mélanges des produits initiaux et finaux. Il suffit pour le prouver d'opérer des mélanges à partir des quatre filtrats-V et des quatre liqueurs K_0 . Rappelons ici qu'aucun de ces liquides ne polarise sexuellement les motogamètes. L'expérience montre alors, qu'un mélange en proportions définies, constitue une liqueur douée de vertus chiotactiques vis-à-vis des motogamètes mâles, quels que

soient d'ailleurs les filtrats-V et les liqueurs K_0 dont on est parti.

Disons que ce mélange se comporte comme s'il contenait un gynogamone. Une seconde expérience montre qu'un mélange établi suivant d'autres proportions, constitue une liqueur douée de vertus chimiotactiques vis-à-vis des motogamètes femelles, quels que soient d'ailleurs les filtrats-V et les liqueurs K_0 dont on est parti. Ce dernier mélange se comporte comme s'il contenait un androgamone.

Gynogamone = 3 volume de filtrat-V + 1 volumes de liqueur K_0
 Androgamone = 1 » » » + 3 » » »

Signalons que ces proportions ne sont valables que pour la constitution des gamones de *Chl. simplex*. Nous reprendrons plus loin cette question de la spécificité.

Il va de soi que les tests de la valeur chimiotactique des mélanges sont opérés dans des conditions définies, notamment en ce qui concerne la concentration des cellules mises en jeu : $2.10^6 \pm 4.10^4$

Ces expériences ont prouvé l'identité des quatre filtrats-V entr'eux et celle des quatre liqueurs K_0 entr'elles.

Il reste à prouver que ces mélanges artificiels doivent leur activité de gynogamone et d'androgamone à des complexes qui sont les mêmes que ceux des sécrétions naturelles. Traitons par la lumière bleue ou violette un androgamone normal et un androgamone obtenu artificiellement par mélange ; tous deux perdent simultanément, après un temps d'éclairage déterminé, leur pouvoir chimiotactique mâle et deviennent inactifs (K_0). Ces deux complexes sont donc bien identiques.

Les expériences que nous venons de décrire sont relatives aux modifications subies par des filtrats. Des résultats identiques peuvent être obtenus en éclairant directement par de la lumière bleue, des suspensions de motogamètes. Ces derniers émettent après 15 minutes d'éclairage, une substance chimiotactique femelle ($K_{\text{♀}}$) qui se transforme après 5 minutes d'un éclairage supplémentaire en une substance chimiotactique mâle ($K_{\text{♂}}$).

Résumé : l'attraction sexuelle apparaît lorsque des subs-

tances à caractère chimiotactique sont présentes dans le liquide d'expérience. Ces substances dérivent d'un principe inactif formé par les motogamètes et progressivement modifié par les radiations bleues ou violettes; on passe ainsi, d'une façon irréversible du stade gynogamone au stade androgamone.

§ 5. — Déterminisme sexuel phénotypique.

Le moment est venu d'analyser les phases de la reproduction sexuée normale (croisements hétérosexués) d'une espèce à déterminisme sexuel phénotypique, le *Chlamydomonas eugametos f. synoïca* (espèce monoïque).

Les phases du cycle de la reproduction sexuée naturelle de cette espèce sont apparemment les mêmes que celles décrites dans l'espèce précédente: *Chl. eugametos f. simplex*, espèce dioïque dont les gamètes sont intégralement mâles ou femelles.

Ce cycle de l'espèce monoïque comporte cependant des phénomènes physio-génétiques particuliers; les expériences qui suivent les mettront en évidence.

Faisons agir sur les motogamètes de l'espèce monoïque *Chl. eugametos f. synoïca*, l'androgamone ($K\delta$) de l'espèce dioïque *Chl. eugametos f. simplex*. Nous constatons bientôt que *tous* les gamètes *synoïca* ont acquis le caractère mâle.

Reprenons les motogamètes du *Chl. eugametos f. synoïca* et faisons agir cette fois-ci sur eux, le gynogamone ($K\varphi$) du *Chl. eugametos f. simplex*. Nous constatons bientôt que *tous* les gamètes *synoïca* sont devenus femelles.

Nous assistons dans la première expérience à un phénomène de masculinisation et dans la seconde à un phénomène de féminisation de gamètes sexuellement encore indifférenciés.

Les expériences antérieures, faites avec *Chl. simplex*, nous avaient appris que les liquides contenant les gynogamones et androgamones conféraient aux motogamètes l'attraction sexuelle. Or, voici que ces mêmes liquides, appliqués aux motogamètes *synoïca* les féminisent ou les masculinisent. Le plus simple est de supposer que ces liquides contiennent en

plus de gamones, des principes différents, les uns masculinisants, les autres féminisants. Disons par anticipation, qu'il s'agit des TERMONES, à l'action desquels les motogamètes d'espèces génotypiques (*Chl. simplex*, par exemple) échappent nécessairement; l'orientation mâle ou femelle des gamètes d'une espèce dioïque résulte, on l'a rappelé, d'un acte d'ordre caryologique.

Nous avons dit plus haut que les gamones sont spécifiques; c.-à.-d. que le complexe propre à polariser les motogamètes d'une espèce est *immédiatement* inactif sur les motogamètes d'une autre espèce. Il n'en est plus de même en ce qui concerne les termones. Ce manque de spécificité est un argument de plus pour distinguer les principes responsables du chimiotactisme de ceux responsables des actions masculinisante et féminisante.

CHAPITRE II

LA SEXUALITÉ RELATIVE

§ 1. — Définition

Lorsque deux gamètes de même sexe s'unissent et forment une zygote, on dit qu'il y a sexualité relative. Ces cas de conjugaison homosexuée ont été étudiés par HARTMANN déjà en 1909. Cet auteur a fourni en 1923 une explication du phénomène. En voici le sommaire : « chaque cellule sexuelle est en réalité bisexuée et possède les déterminants mâle et femelle ». La cellule de ces races à déterminisme phénotypique ne devient mâle ou femelle que par prédominance d'un de ces caractères sur l'autre. Il est alors évident que chaque gamète mâle reste *pro parte* femelle, et que, réciproquement chaque gamète femelle reste *pro parte* mâle. Ce déséquilibre est toujours du même ordre de gran-

deur pour une race donnée; en revanche, il varie d'une race à une autre; il en résulte que la puissance sexuelle tant des gamètes mâles que des gamètes femelles, n'est pas la même chez toutes les races. Une cellule mâle très faible peut se comporter comme un élément femelle vis-à-vis d'un mâle fort. Cette différence raciale de la puissance sexuelle des gamètes mâles et femelles est l'essence même de la sexualité relative.

§ 2. — Démonstration expérimentale de la sexualité relative.

Réunissons les gamètes femelles d'une race avec les gamètes femelles de toutes les autres races et observons les conjugaisons réalisées.

Il est indispensable pour cette opération de disposer de lots de gamètes tous mâles ou tous femelles et cela pour chacune des races. On utilisera dans ce but la méthode de triage décrite précédemment (p. 4). Les expériences qui suivent ont été faites au moyen des six paires de gamètes suivantes :

<i>Chl. Braunii</i>	b♀	b♂
<i>Chl. dresdensis</i>	d♀	d♂
<i>Chl. eugametos f. typica</i>	t♀	t♂
<i>Chl. eugametos f. simplex</i>	si♀	si♂
<i>Chl. eugametos f. synoica</i>	sy♀	sy♂
<i>Chl. eugametos f. subheteroica</i>	su♀	su♂

Les combinaisons de ces gamètes seront faites dans les conditions de concentration décrites plus haut. Cette rigueur est nécessaire pour mesurer ultérieurement la puissance sexuelle de chaque race.

Les croisements inscrits sur l'échiquier du tableau no. 6 appellent les remarques suivantes: trois sortes de figure de copulation sont à distinguer :

Fig. 1 représente une agglutination des gamètes par paires.

TABEAU N° 6

L'échiquier des croisements

	$b_{\varphi}(4)$	$d_{\varphi}(3)$	$t_{\varphi}(3)$	$si_{\varphi}(2)$	$sy_{\varphi}(1)$	$su_{\varphi}(1)$	$su_{\sigma}(1)$	$sy_{\sigma}(1)$	$si_{\sigma}(2)$	$t_{\sigma}(3)$	$d_{\sigma}(3)$	$b_{\sigma}(4)$
$b_{\varphi}(4)$	—	—	—	R_1	R_2	R_2	H_3	H_3	H_3	H_3	H_3	N_3
$d_{\varphi}(3)$	—	—	—	—	R_1	R_1	H_3	H_3	H_3	H_3	N_3	H_3
$t_{\varphi}(3)$	—	—	—	—	R_1	R_1	H_3	H_3	H_3	N_3	H_3	H_3
$si_{\varphi}(2)$	R_1	—	—	—	—	—	H_3	H_3	N_3	H_3	H_3	H_3
$sy_{\varphi}(1)$	R_2	R_1	R_1	—	—	—	H_2	N_2	H_3	H_3	H_3	H_3
$su_{\varphi}(1)$	R_2	R_1	R_1	—	—	—	N_2	H_2	H_3	H_3	H_3	H_3
$su_{\sigma}(1)$	H_3	H_3	H_3	H_3	H_2	N_2	—	—	—	R_1	R_1	R_2
$sy_{\sigma}(1)$	H_3	H_3	H_3	H_3	N_2	H_2	—	—	—	R_1	R_1	R_2
$si_{\sigma}(2)$	H_3	H_3	H_3	N_3	H_3	H_3	—	—	—	—	—	R_1
$t_{\sigma}(3)$	H_3	H_3	N_3	H_3	H_3	H_3	R_1	R_1	—	—	—	—
$d_{\sigma}(3)$	H_3	N_3	H_3	H_3	H_3	H_3	R_1	R_1	—	—	—	—
$b_{\sigma}(4)$	N_3	H_3	H_3	H_3	H_3	H_3	R_2	R_2	R_1	—	—	—

2

4

1

3

— = Pas de copulation.
 H = Cas hybrides.
 N = Cas normaux.
 R = Cas sexualité relative.

① = Quadrant n° 1.
 (3) = « Valence » 3 (accompagnant les symboles).
 2 = Puissance d'attraction 2 des gamètes.
 (accompagnant les lettres).

Fig. 2 représente une agglutination des gamètes par groupe de 10-20 cellules.

Fig. 3 représente une agglutination des gamètes par groupe de 100 cellules et plus.

Les chiffres 1, 2, 3 seront dorénavant utilisés pour désigner les différentes puissances d'attraction sexuelle correspondant à ces trois figures. Le chiffre 0 représente l'absence de copulation.

$$0 < 1 < 2 < 3$$

Il convient encore de distinguer parmi les cas inscrits sur le tableau no. 6 :

1) ceux de copulations hétérosexuées ; elles peuvent être intraraciales = cas normal (N) ou bien interraciales = cas hybride (H).

2) ceux de copulations homosexuées ; elles ne peuvent être qu'interraciales (R).

L'expérience nous apprend que :

1) Les copulations N et H donnent toujours les figures 2 ou 3, jamais la figure 1.

2) les copulations R donnent toujours les figures 1 ou 2, jamais la figure 3.

3) à l'exception des espèces *synoica* et *subheteroica*, toutes les copulations hétérosexuées, tant inter- qu'intraraciales, offrent la figure de réaction maximale 3.

4) les copulations $sy\delta \times sy\varphi$ et $su\delta \times su\varphi$ présentent la figure de réaction 2 (non maximale).

Les observations 3 et 4 ont permis à MOEWUS de considérer les races *synoica* et *subheteroica* comme sexuellement les plus faibles, et de leur attribuer en conséquence, et d'une manière arbitraire, la « valence » minimum 1. La valence est exprimée, dans le tableau no. 6 par le chiffre placé entre parenthèses. Les gamètes des espèces *synoica* et *subheteroica* seront symbolisés comme suit :

$$sy\delta (1) \quad sy\varphi (1) \quad su\delta (1) \quad su\varphi (1)$$

Cette « valence » conventionnelle exprime l'intensité de réaction des gamètes.

La question qui se pose est alors la suivante : quelles sont les « valences » attribuables aux autres races, par rapport aux espèces paramètres *sy* et *su* ?

Inscrivons pour cela dans le tableau no. 7 les puissances d'attraction observées au cours des croisements suivants :

1. — *sy*♀ et *su*♀ avec tous les gamètes femelles des autres races (copulations homosexuées).
2. — *sy*♂ et *su*♂ avec tous les gamètes femelles des autres races (copulations hétérosexuées).

TABLEAU N° 7

Gamètes	Sy ♀ ou Su ♀	Sy ♂ ou Su ♂	Σ	Valences
d ♀	1	3	4	3
t ♀	1	3	4	3
si ♀	0	3	3	2
sy ♀	0	2	2	1
su ♀	0	2	2	1
b ♀	2	3	5	4

La puissance d'attraction mesurée dans les copulations homosexuées n'exprime qu'une partie de la puissance réelle de l'attraction sexuelle des gamètes considérés. Cette même remarque est encore vraie pour les copulations hétérosexuées. En revanche, la somme de ces deux puissances partielles fournit pour un gamète la valeur réelle de sa puissance d'attraction sexuelle.

En appliquant ce raisonnement*, nous trouvons dans la colonne Σ les chiffres correspondant à ces valeurs réelles d'attraction.

* Le raisonnement employé pour mettre en évidence ces « valences » est quelque peu différent de celui utilisé par MOEWUS. Nous l'avons adopté parce qu'il nous a paru moins équivoque.

Considérant que la « valence » minimum 1 a été donnée par convention aux espèces *synoica* et *subheteroica* (qui ont le plus faible Σ) il est logique d'attribuer dès lors :

la « valence » 2	à l'espèce	<i>simplex</i>
»	»	3 » » <i>dresdensis</i>
»	»	3 » » <i>typica</i>
»	»	4 » » <i>Braunii</i>

En considérant le tableau no. 6, on s'aperçoit que les 144 combinaisons réalisées peuvent être réparties dans 4 quadrants :

1. — les copulations homosexuées femelles.
2. ou 3. — les copulations hétérosexuées.
4. — les copulations homosexuées mâles.

Le tableau montre encore que :

a) un gamète de valence élevée (4) ne copule pas avec un autre gamète de même sexe et de valence élevée (4 ; 3).

b) un gamète de valence élevée (4) copule par sexualité relative avec un autre gamète de même sexe et de valence faible (2 ; 1).

c) un gamète de valence élevée (4) copule par hybridation avec un autre gamète de sexe opposé et de valence moyenne (3 ; 2 ; 1).

d) un gamète de valence élevée (4) copule normalement avec un gamète de sexe opposé et de valence élevée (4).

Le tableau no. 6 groupe les phénomènes tels qu'ils nous apparaissent. Il y aura lieu d'indiquer plus loin (p. 26 et suiv.) les conjonctures biochimiques particulières à chacune de ces réactions.

Le problème que nous abordons maintenant concerne aussi bien la sexualité normale que la sexualité relative et constitue, pour cette raison, une parenthèse dans le chapitre de la sexualité relative.

§ 3. — Spécificité, mutabilité et composition des gamones produits par chaque race.

A. Spécificité. — Les gamones libérés par une race sont sans efficacité sur une autre race.

Faisons agir, en effet, le gynogamone d'une race déterminée sur les motogamètes femelles de cette même race; les gamètes formés attirent dès lors les gamètes mâles de leur propre espèce. Le gynogamone employé est sans effet immédiat sur les motogamètes d'une autre race. Les mêmes remarques s'appliquent à l'autre sexe.

Il en résulte qu'il doit y avoir autant de types de gamones que de races. Cette spécificité des gamones semble donner, au premier abord, un démenti à la notion de sexualité relative.

B. Mutabilité. — Nous avons vu dans le cycle normal du *Chl. simplex* que la lumière transformait, après des temps déterminés, une sécrétion inactive (filtrat-V) en gynogamone ($K\text{♀}$), puis en androgamone ($K\text{♂}$).

Cette évolution s'accomplit en deux temps successifs d'irradiation: celui après lequel le filtrat-V agit comme gynogamone; celui après lequel le gynogamone agit comme androgamone. Le premier temps d'irradiation équivaut au temps de formation du gynogamone, alors que le temps de formation de l'androgamone correspond à la somme de ces deux temps.

D'autres expériences montrent que des transformations pareilles se répètent chez toutes les races, mais que les temps de formation des gamones diffèrent. Les chiffres du tableau no. 8 représentent les durées en minutes propres à chaque race.

La notion de spécificité des filtrats chimiotactiques a été établie, ci-dessus, dans les conditions très restreintes d'une réaction sexuelle *immédiate*. En fait, des expériences prouvent qu'à la lumière cette spécificité disparaît après un temps déterminé.

TABLEAU N° 8

Filtrat-V tiré de :	b	d	t	si	sy	su
Temps d'irradiation nécessaire pour devenir K ♀	0-4	10-12	10-12	18-22	30-32	30-32
Temps d'irradiation nécessaire pour devenir K ♂	88-90	80	80	68-72	56-58	56-58

Laissons pour cela les filtrats des 12 sortes de gamètes à la lumière bleue ou violette, et observons, par exemple, après combien de minutes ils rendent chimiotactiques les motogamètes (mâles et femelles) du *Chl. eugametos f. simplex*. Ces résultats sont consignés dans le tableau no. 9.

TABLEAU N° 9

Activation par les filtrats de :	b ♀	d ♀	t ♀	si ♀	sy ♀	su ♀	su ♂	sy ♂	si ♂	t ♂	d ♂	b ♂
des gamètes si ♀	18	10	10	0								
après minutes :	à 24	à 14	à 14	à 4								
des gamètes si ♂	70	58	58	46	38	38	8	8	0			
après minutes :	à 74	à 64	à 64	à 50	à 44	à 44	à 12	à 12	à 4			

Au bout de temps divers, les filtrats-V de certaines espèces se comportent vis-à-vis des motogamètes *simplex* femelle et *simplex* mâle, comme s'ils étaient identiques aux gamones produits par cette espèce.

Un examen plus détaillé des résultats inscrits sur le tableau no. 8, nous permettra de préciser le phénomène de mutabilité des gamones.

Rappelons que le filtrat-V de l'espèce *Braunii* devient

gynogamone pour les motogamètes de cette espèce au bout de 4 minutes d'irradiation. Le filtrat-V de l'espèce *simplex*, qui est identique à celui de l'espèce *Braunii*, réclame 22 minutes d'irradiation pour devenir gynogamone vis-à-vis des motogamètes de l'espèce *simplex*. Il est logique de penser qu'en prolongeant l'irradiation du filtrat-V de *Braunii* de 18 minutes, on lui fasse acquérir les qualités du gynogamone de l'espèce *simplex*. En d'autres termes, on pourrait muter à volonté le gynogamone *b* en gynogamone *si*. Un raisonnement analogue s'applique à d'autres couples d'espèces. Les résultats expérimentaux consignés au tableau no. 9, confirment cette hypothèse. On peut aller plus loin et prévoir par le calcul les temps nécessaires à ces mutations. Considérons, par exemple, le passage d'un gynogamone à l'autre dans le couple *Braunii* × *simplex* : le temps nécessaire pour que le gynogamone *Braunii* se transforme en gynogamone *simplex* est égal au temps de formation du gynogamone *simplex* diminué du temps de formation du gynogamone *Braunii*, soit :

$$K_b^{\text{♀}} \longrightarrow K_{si}^{\text{♀}} = (V_{si} \longrightarrow K_{si}^{\text{♀}}) - (V_b \longrightarrow K_b^{\text{♀}})$$

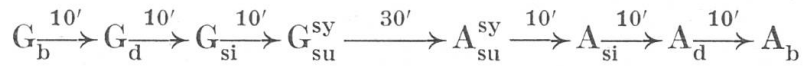
Un raisonnement analogue permet de calculer les temps de mutation nécessaires pour passer du gynogamone d'une espèce aux gyno- et androgamones de certaines autres espèces, et de l'androgamone d'une espèce aux androgamones d'autres espèces. Toutes ces possibilités ne sont cependant pas réalisables. Les cas possibles se limitent à ceux où le temps de formation du second gamone est supérieur à celui du premier ($B > A$).

La formule générale ci-dessous, dans laquelle A et B représentent les espèces d'un couple, généralise le calcul pour les deux sexes et toutes les espèces. Seuls les cas possibles fournissent un résultat positif.

$$K_A^{\text{♂ ou ♀}} \longrightarrow K_B^{\text{♂ ou ♀}} = (V_B \longrightarrow K_B^{\text{♂ ou ♀}}) - (V_A \longrightarrow K_A^{\text{♂ ou ♀}})$$

Les valeurs réelles obtenues dans ces expériences de

mutabilité, et exprimées en minutes, sont résumées dans la série suivante :



C. Composition. — Nous avons vu que les gamones sont constitués par des mélanges de filtrat-V et de liqueur K_0 ; nous savons également que ces mélanges diffèrent d'espèce à espèce. Il convient maintenant de préciser pour chacune d'elles la composition de son mélange spécifique. L'espèce *Chl. eugametos f. simplex* servira de base à ces mesures ; une expérience rapportée plus haut (p. 14), permettait d'attribuer au gynogamone de cette espèce la composition suivante : 3 volumes filtrat-V + 1 volume liqueur K_0 . Nous savons d'autre part, qu'il faut irradier par de la lumière bleue durant 20 à 25 minutes* le filtrat-V pour le transformer en gynogamone. Cette irradiation a pour effet de convertir le principe du filtrat-V, d'une façon progressive et intégrale, en liqueur K_0 (cf. § 4. C. - et les considérations chimiques qui suivront). En conséquence, ces 20 à 25 minutes sont nécessaires pour opérer la transformation du 25 % des principes contenus dans le filtrat-V en substances de la liqueur K_0 . Une irradiation de 40 à 50 minutes opérée sur le gynogamone le transforme en androgamone. Ce temps correspond à celui de la transformation de 50 % du principe du filtrat-V en substances de la liqueur K_0 , puisque l'androgamone est un mélange de 25 parties du filtrat-V + 75 parties de liqueur K_0 . S'il a fallu pratiquement 75 minutes pour transformer en substance K_0 75 % du principe du filtrat-V, il faut environ 1 minute d'irradiation pour transformer 1 % de V en K_0 . Connaissant alors les « temps de mutation » indiqués plus haut, il sera facile de les convertir en pourcentage de la substance transformée. Cette méthode permet de fixer la composition de chaque mélange correspondant à un gynogamone ou à un androgamone. Le tableau no. 10 résume les propositions de ce paragraphe.

* Ces chiffres diffèrent de ceux figurés au tableau no. 8 (marge d'erreur expérimentale).

TABLEAU N° 10

	% V	% K ₀
Chl. Braunii ♀	95	5
Chl. dresdensis ♀	85	15
Chl. eugametos f. typica ♀	85	15
Chl. » f. simplex ♀	75	25
Chl. » f. synoica ♀	65	35
Chl. » f. subheteroïca ♀	65	35
Chl. » f. subheteroïca ♂	35	65
Chl. » f. synoica ♂	35	65
Chl. » f. simplex ♂	25	75
Chl. » f. typica ♂	15	85
Chl. dresdensis ♂	15	85
Chl. Braunii ♂	5	95

§ 4. — Mesures des limites entre lesquelles se déroulent les phénomènes de la sexualité relative.

Les différences de la puissance sexuelle, observées d'une race à l'autre pour les gamètes d'un même sexe, sont à la base de la sexualité relative. Cette considération (Ch. II - § 1) mérite d'être reprise au point de vue quantitatif.

Choisissons une paire quelconque de géniteurs, l'un fonctionnant comme femelle, l'autre comme mâle. Cette tournure du langage nous permet de négliger les qualificatifs mâle et femelle, inappropriés dans les expériences de croisements homosexués. Chacun de ces géniteurs élabore un gamone, constitué par mélange du principe du filtrat-V (en abrégé filtrat-V) et de la substance contenue dans la liqueur K₀ (en abrégé K₀). Calculons la différence entre les teneurs en filtrats-V des gamones de chaque géniteur. Répétons ce calcul pour les teneurs en K₀. Ces deux différences seront conventionnellement inscrites sous forme de quotient. Nous aurons par exemple, dans le cas de la paire : *Chl. Braunii* ♀ × *Chl. Braunii* ♂ :

géniteur fonctionnant comme femelle: 95% de V + 5% de K₀
 géniteur fonctionnant comme mâle : 5% de V + 95% de K₀
 différence des valeurs V = 95 — 5 = 90
 différence des valeurs K₀ = 95 — 5 = 90,
 soit conventionnellement 90/90.

Pour une autre paire de géniteurs, *Chl. Braunii* ♀ × *Chl. simplex* ♂, nous obtiendrons:

géniteur fonctionnant comme femelle: 95% de V + 5% de K₀
 géniteur fonctionnant comme mâle : 25% de V + 75% de K₀
 différence des valeurs V = 95 — 25 = 70
 différence des valeurs K₀ = 75 — 5 = 70,
 soit conventionnellement 70/70.

Consignons ensuite dans un tableau (no. 11) les quotients obtenus de cette façon pour les 144 croisements théoriques (6 espèces).

Les documents expérimentaux fournis par le tableau no. 6, nous permettent de pointer sur le tableau no. 11, les cas réalisables de copulation homosexuée c. à d. de sexualité relative (casiers cernés d'un trait gras). On observe alors que tous ces cas sont caractérisés par des quotients dont les chiffres sont 20 ou 30.

Rappelons ici que les copulations s'effectuent suivant trois figures, auxquelles on a donné plus haut les chiffres 1, 2, 3 et qui correspondent en définitive à des différences d'attraction sexuelle (cf. chap. II, § 2).

Complétons alors le tableau no. 11 en inscrivant dans chaque casier le chiffre correspondant au type de figure réalisée; le chiffre 0 indique qu'il n'y a pas eu de copulation.

La confrontation, à l'intérieur de chaque casier, de ces deux sortes d'indications, révèle des faits nouveaux: on trouve le chiffre 0 dans les casiers où sont inscrits les quotients 10/10; le chiffre 1 dans ceux où sont inscrits les quotients 20/20; le chiffre 2 dans ceux où sont inscrits les quotients 30/30; le chiffre 3 dans ceux où sont inscrits des quotients allant de 40/40 à 90/90. Tous les cas de sexualité relative sont caractérisés par les chiffres 1 ou 2, ce qui revient à dire

TABLEAU N° 11 (d'après F. Mœvus)

	b ♀ (4) 95/5	d ♀ (3) 85/15	t ♀ (3) 85/15	si ♀ (2) 75/25	sy ♀ (1) 65/35	su ♀ (1) 65/35	su ♂ (1) 35/65	sy ♂ (1) 35/65	si ♂ (2) 25/75	t ♂ (3) 15/85	d ♂ (3) 15/85	b ♂ (4) 5/95
b ♀ (4) 95/5	0/0	10/10 0	10/10 0	20/20 1	30/30 2	30/30 2	60/60 3	60/60 3	70/70 3	80/80 3	80/80 3	90/90 3
d ♀ (3) 85/15	10/10 0	0/0	0/0	10/10 0	20/20 1	20/20 1	50/50 3	50/50 3	60/60 3	70/70 3	70/70 3	80/80 3
t ♀ (3) 85/15	10/10 0	0/0	0/0	10/10 0	20/20 1	20/20 1	50/50 3	50/50 3	60/60 3	70/70 3	70/70 3	80/80 3
si ♀ (2) 75/25	20/20 1	10/10 0	10/10 0	0/0	10/10 0	10/10 0	40/40 3	40/40 3	50/50 3	60/60 3	60/60 3	70/70 3
sy ♀ (1) 65/35	30/30 2	20/20 1	20/20 1	10/10 0	0/0	0/0	30/30 2	30/30 2	40/40 3	50/50 3	50/50 3	60/60 3
su ♀ (1) 65/35	30/30 2	20/20 1	20/20 1	10/10 0	0/0	0/0	30/30 2	30/30 2	40/40 3	50/50 3	50/50 3	60/60 3
su ♂ (1) 35/65	60/60 3	50/50 3	50/50 3	40/40 3	30/30 2	30/30 2	0/0	0/0	10/10 0	20/20 1	20/20 1	30/30 2
sy ♂ (1) 35/65	60/60 3	50/50 3	50/50 3	40/40 3	30/30 2	30/30 2	0/0	0/0	10/10 0	20/20 1	20/20 1	30/30 2
si ♂ (2) 25/75	70/70 3	60/60 3	60/60 3	50/50 3	40/40 3	40/40 3	10/10 0	0/0	0/0	10/10 0	10/10 0	20/20 1
t ♂ (3) 15/85	80/80 3	70/70 3	70/70 3	60/60 3	50/50 3	50/50 3	20/20 1	20/20 1	10/10 0	0/0	0/0	10/10 0
d ♂ (3) 15/85	80/80 3	70/70 3	70/70 3	60/60 3	50/50 3	50/50 3	20/20 1	20/20 1	10/10 0	0/0	0/0	10/10 0
b ♂ (4) 5/95	90/90 3	80/80 3	80/80 3	70/70 3	60/60 3	60/60 3	30/30 2	30/30 2	20/20 1	10/10 0	10/10 0	0/0

que ces copulations résultent d'une attraction sexuelle faible ou moyenne entre les géniteurs.

On peut encore tirer une seconde conclusion des données réunies dans le tableau no. 11. Pour la bien saisir, il y a lieu de rappeler les faits suivants : deux gamètes se rapprochent (chimiotactisme) pour copuler, en raison des gamones qu'ils élaborent chacun. Or, nous l'avons vu, le gynogamone comporte une fraction (variable suivant les espèces) de la substance constituant principalement l'androgamone et vice-versa.

Ecrivons pour abréger :

$$\text{gynogamone} = V + k_0$$

$$\text{androgamone} = v + K_0$$

V = même substance que v , mais en plus grande quantité.

K_0 = même substance que k_0 , mais en plus grande quantité.

Si la différence $V-v$ n'est que de 10 %, il n'y a pas de chimiotactisme et conséquemment pas de copulation. Les deux géniteurs sont pratiquement sans affinité l'un pour l'autre. Cette observation s'applique également à la formule : K_0-k_0 .

Dès que la différence atteint 20 %, l'inégalité des concentrations suffit pour déclencher un cheminement des géniteurs l'un vers l'autre ; il y a chimiotactisme et conséquemment copulation. Or, chez les espèces présentement étudiées, des différences du potentiel d'attraction sexuelle de cet ordre de grandeur, existent entre des gamètes de même sexe, mais appartenant à des races différentes. Le phénomène de sexualité relative en résulte. Il se répète encore dans le cas où l'inégalité des concentrations atteint 30 %. Des inégalités supérieures à cette valeur n'ont été observées qu'entre des géniteurs de sexe opposé (copulation hétérosexuée inter- et intraraciale). Nous avons ainsi établi pour les espèces étudiées les limites entre lesquelles se déroulent les phénomènes de sexualité relative.

CHAPITRE III

NATURE CHIMIQUE DES GAMONES ET DES TERMONES

§ 1. — Observations initiales.

L'identification chimique des substances actives, présentes dans les sécrétions de gamètes, s'est développée à la suite de la remarque suivante: une préparation de caroténoïdes bruts, obtenue à partir de carottes et de feuilles, avait été abandonnée durant un certain temps à l'air et à la lumière. Or, voici que des extraits aqueux de cette préparation, agissent à la manière des sécrétions de gamètes femelles de *Chlamydomonas eugametos*. Ces mêmes extraits aqueux, soumis à un éclaircissement plus long, manifestent ensuite les propriétés des substances inconnues libérées par les gamètes mâles.

La collaboration d'un chimiste spécialisé dans l'étude des caroténoïdes, Richard KUHN, permit à Franz MOEWUS, de mettre à profit cette première remarque.

L'analyse directe des produits fournis par la cellule était impossible en raison de leur extraordinaire dilution. Un examen spectroscopique des humeurs secrétées par les gamètes, permit cependant d'y reconnaître la présence d'un pigment de constitution chimique analogue à celle du pigment tiré du safran (*Crocus sativus*): la crocine. Cette première vérification est complétée par une épreuve physiologique: une solution préparée à partir des cristaux de la crocine de safran, transforme en motogamètes les prégamètes de *Chlamydomonas*. Cette solution agit encore à la dilution fabuleuse de 1: 250.000.000.000.000! Un simple calcul montre que cinq molécules de crocine suffisent pour activer quatre prégamètes.

Ces premières enquêtes délimitent nettement le territoire chimique à explorer; il s'agit des caroténoïdes et plus particulièrement de la crocine. L'étude chimique de cette molécule et des dislocations qu'elle présente, fera l'objet du paragraphe suivant.

§ 2. — Dégradation de la proto-crocine.*

Partons d'une molécule qui est le précurseur de la crocine, la protocrocine; les ruptures successives dont elle est l'objet sont au nombre de quatre :

1. — Une scission oxydante qui transforme la protocrocine en une molécule de crocine et deux molécules de picrocrocine; cette scission a eu lieu deux fois dans la molécule symétrique de la protocrocine; la rupture se fait au niveau d'une double liaison; par fixation de 2 O (ou de 4 OH) la double liaison est remplacée par des groupes C=O. Ils constituent dans la partie donnant la picrocrocine des fonctions aldéhydiques; dans la partie donnant la crocine, cet oxygène se trouve fixé sur un carbone portant déjà une fonction —O—R, ce qui donne naissance au groupe O=C—O—R, soit la fonction ester caractérisant deux fois la crocine.

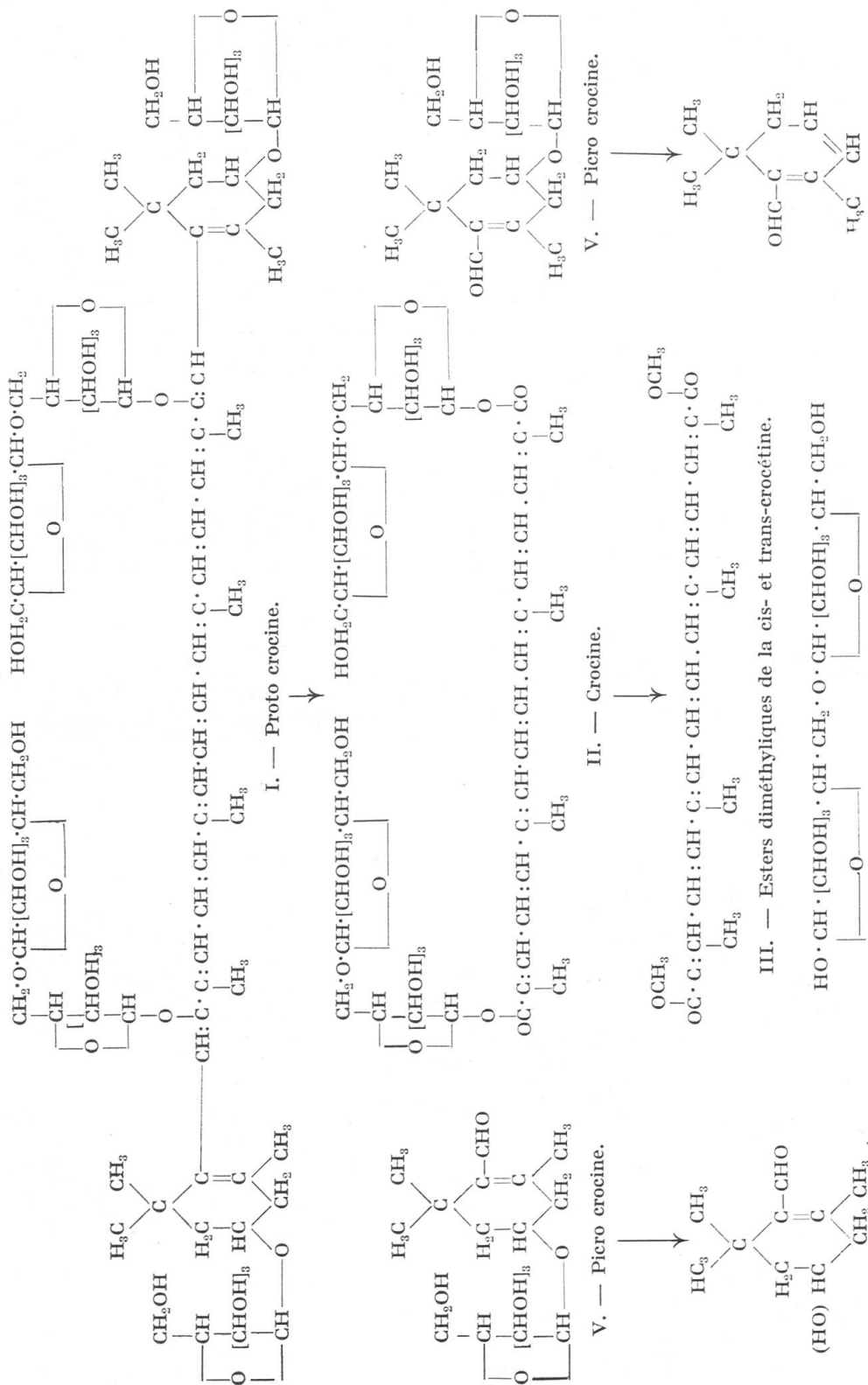
2. — L'hydrolyse de la picrocrocine; la scission de cet hétéroside fournit un monose (glucose). En fait, le sucre de la picrocrocine, fournie par les algues, est différent de celui de la picrocrocine du safran.

La scission de la picrocrocine, opérée *in vitro*, par un acide ou une lessive diluée, fournit à côté du sucre, un aglucone, le safranal des chimistes, soit la 2.6.6.-triméthyl $\Delta^{1.3}$ dihydrobenzaldéhyde. Cette molécule possède un pouvoir masculinisant. Cette action physiologique est cependant dix fois moins grande que celle de l'aglucone qui se constitue dans la nature; l'organisme opère, en effet, la scission de la picrocrocine par un ferment hydrolysant, l'émulsine. L'aglucone qui résulte de cette hydrolyse, authentique androtermonone, est la 4-oxy-2.6.6. triméthyl Δ^1 tétrahydrobenzaldéhyde.

Nous reviendrons plus loin sur la signification biologique de cette hydrolyse (enzymatique *in natura*).

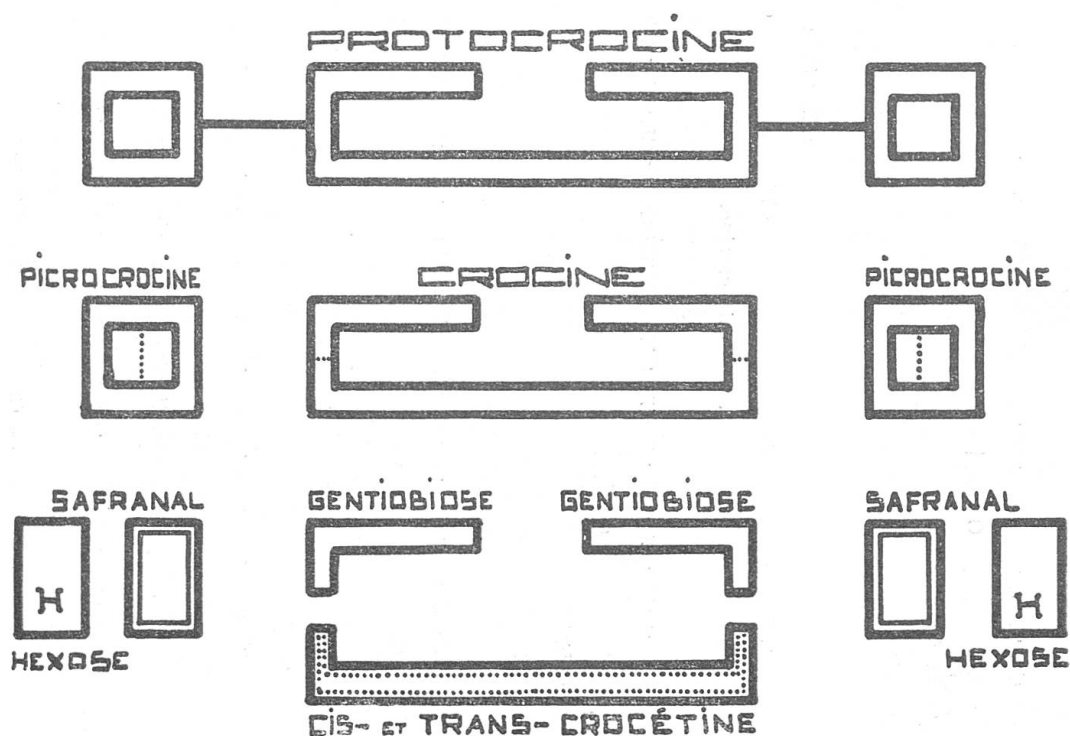
*Nous remercions M. E. CHERBULIEZ, Professeur de chimie pharmaceutique à l'Université de Genève, pour l'aide qu'il nous a apportée dans la rédaction de ce paragraphe.

TABLEAU No 12



3. — L'alcoolyse de la crocine en un ester diméthylque de la crocétine et deux molécules de gentiobiose. La crocine est un di-ester d'un genre un peu particulier dans lequel la fonction ester résulte de l'union d'un reste acide avec un alcool représenté dans ce cas par la fonction OH héli-acétalique du gentiobiose. L'alcoolyse est une réaction au cours de laquelle un reste alcoolique d'un ester est remplacé par celui d'un autre alcool, sous l'action de ce dernier alcool. La molécule de la crocine étant symétrique, cette alcoolyse a lieu deux fois et conduit donc à l'ester *di*-méthylque de la crocétine.

TABLEAU N° 13



4. — Isomérisation de l'ester crocétique ; il s'agit d'une transformation cis-trans, du type de la transformation de l'acide maléique (forme cis) en acide fumarique (forme trans). Comme la molécule de la crocétine contient de nombreuses doubles liaisons conjuguées, il y a ample matière à des transpositions de ce genre.

Parmi les substances résultant de ces quatre opérations, dont trois (1, 3 et 4) sont catalysées par la lumière, cinq molécules ont de l'importance au point de vue biologique :

1. — la crocine (pigment du safran)
2. — la picrocrocine (principe amer du safran)
3. — le safranal (principe odoriférant du safran)
4. — l'ester diméthylque de la *cis*-crocétine
5. — l'ester diméthylque de la *trans*-crocétine.

§ 3. — Remplacement des gamones et des fermones par des produits chimiques définis.

Le rôle physiologique des molécules issues de la dislocation de la protocrocine s'établit en les substituant aux produits biologiques présents dans les divers filtrats. Pour la clarté du sujet, nous définissons comme précédemment, chaque fluide biologique par son mode d'obtention expérimentale. Il va de soi que les équivalents chimiques découverts pour les filtrats seront aussi valables pour les sécrétions naturelles, produites par les gamètes éclairés par la lumière solaire.

Le résultat de ces expériences peut être résumé comme suit :

A. — Les cellules qui ont été conservées à l'obscurité (état pré-gamète) secrètent une humeur qui est inactive, tant pour la flagellogenèse que pour le chimiotactisme. Le principe de cette humeur est la *protocrocine*.

B. — Le filtrat-B est obtenu à partir d'une suspension de cellules mobiles, mais sexuellement non polarisées (état motogamète); ces motogamètes avaient été obtenus en traitant par la lumière blanche (3 heures) une suspension de pré-gamètes dans de l'eau distillée. Le filtrat-B est actif au point de vue de la flagellogenèse; à son contact, des gamètes aciliés acquièrent des cils à l'obscurité et en anaérobiose. Le principe actif du filtrat-B est la *crocine* dont nous avons déjà mentionné l'extraordinaire activité biologique.

C. — Le filtrat-V est obtenu à partir d'une suspension de motogamètes formés à l'obscurité, puis traités à la lumière rouge. Cette liqueur est inactive au point de vue du chimiotactisme. Elle contient de la *cis-crocétine*, détachée par alcoololyse de la crocine sous l'influence de radiations à grandes

longueurs d'ondes. Ces remarques s'appliquent également au filtrat-V obtenu avec l'acétate de sodium.

D. — Le gynogamone est obtenu en éclairant par de la lumière bleue ou violette le filtrat-V. Le complexe formé a le pouvoir de polariser les gamètes mâles; il est chimiotactique. Chimiquement parlant, il s'agit d'un mélange résultant de l'isomérisation progressive de la cis-crocétine sous l'influence des radiations à courte longueur d'onde. Le stade gynogamone est caractérisé par une concentration encore grande de la forme cis- et une concentration faible de la forme trans-. La proportion cis-,trans- du gynogamone n'est pas la même pour toutes les espèces de *Chlamydomonas*. Dans l'espèce *Chl. Braunii*, par exemple, la composition du gynogamone sera de 95 % de cis- et 5 % de trans-.

E. — L'androgamone est obtenu en éclairant le gynogamone par de la lumière bleue ou violette. La propriété de ce complexe est de polariser les gamètes femelles. L'androgamone est constitué des mêmes éléments chimiques que le gynogamone, mais en proportions différentes. L'isomérisation catalysée par la lumière bleue a progressé et la proportion de trans-crocétine l'emporte cette fois sur celle de cis-crocétine. Les proportions de ce mélange varient également selon les espèces. Dans le cas du *Chl. Braunii*, il y a 5 % de cis- pour 95 % de trans-.

Le problème des concentrations respectives en cis- et trans-crocétine nous ramène à celui des sensibilités spécifiques. Les mélanges, dont les proportions sont consignées au tableau no. 10, ont été refaits, en remplaçant le % de filtrat-V par un % équivalent de cis-crocétine et le % de liqueur K_0 par un % équivalent de trans-crocétine. Or, voici que ces solutions synthétiques se comportent, au point de vue physiologique, (chimiotactisme) exactement comme les androgamones et les gynogamones des diverses espèces. Il y a là une confirmation splendide des notions précédemment acquises sur la nature des gamones !

F. — La liqueur K_0 , obtenue en irradiant par de la lumière bleue ou violette l'androgamone, n'exerce plus de pou-

voir chimiotactique. Le temps d'illumination par des lumières à courte longueur d'onde a été suffisant pour opérer intégralement l'isomérisation de la *cis-crocétine* en *trans-crocétine*. La liqueur K₀ qui contient 100 % de *trans-crocétine* n'est plus active au point de vue chimiotactique, de même que le filtrat-V qui comporte 100 % de *cis-crocétine*.

G. — Le gynotermone féminise tous les motogamètes d'une espèce monoïque ; on vérifie sa présence en faisant agir sur ces derniers, le gynogamone d'une espèce dioïque (à déterminisme sexuel génotypique). Si la sécrétion du gamète femelle, fournisseur du gynogamone, ne contenait qu'un mélange de *cis-* et *trans-crocétine*, elle n'aurait point d'action féminisante ; cette propriété est due à un principe, le gynotermone qui accompagne dans la sécrétion les isomères *crocétiques* ; il s'agit de l'hétéroside *picrocrocine* obtenu lors de la scission oxydante de la *protocrocine*. Contrairement à ce qui se passe pour les gamones, la même molécule de *picrocrocine* agit comme gynotermone vis-à-vis des motogamètes de *toutes* les espèces monoïques.

H. — L'androtermone masculinise tous les motogamètes d'une espèce monoïque quelconque ; on vérifie sa présence en faisant agir sur ces derniers l'androgamone d'une espèce dioïque (à déterminisme sexuel génotypique). Le mélange *cis-/trans-crocétine* est accompagné d'un principe supplémentaire, responsable de la masculinisation, *dihydro-oxysafranal*. Cette molécule provient de l'hydrolyse enzymatique de l'hétéroside *picrocrocine* et en constitue l'aglucone. Le principe masculinisant dérive donc de la scission du principe féminisant ; les gamètes mâles sont les seuls qui possèdent le ferment approprié à cette hydrolyse ! Les gamètes femelles, qui en sont dépourvus, sont donc incapables de libérer cette molécule aux propriétés masculinisantes. La présence d'un ferment suffit ici à créer une différence d'ordre sexuel !

Telles sont les différentes molécules chimiques responsables des phénomènes de flagellogénèse, de chimiotactisme et de masculinisation ou féminisation des algues du genre *Chlamydomonas*.

BIBLIOGRAPHIE

- HARTMANN, Max. — « Untersuchungen über relative Sexualität » Biol. Zbl. (1925) Bd. 45.
- HARTMANN, Max. — « Beiträge zur Sexualitätstheorie ». Sitzungsberichte d. Preussischen Akad. der Wissenschaften, Phys.-Math. Klasse, XX (1934).
- MAINX, F. — « Die Sexualität als Problem der Genetik. Versuch eines kritischen Vergleiches der wichtigsten Theorien ». Fischer, Jena, 1933.
- MOEWUS, Franz. — « Untersuchungen über die Sexualität und Entwicklung von Chlorophyceen ». Archiv f. Protistenkunde Bd 80 (1933) 469-526.
- MOEWUS, Franz. — « Faktorenaustausch, insbesondere der Realisatoren bei *Chlamydomonas*-Kreuzungen » Ber. d. Deutsch. bot. Gesellsch. Bd. 54 (1936) 45-57.
- MOEWUS, Franz. — « Methodik und Nachträge zu den Kreuzungen zwischen *Polytoma*-Arten und zwischen *Protosiphon*-Rassen » Zsch. induct. Abstammungs- und Vererbungslehre, Bd. 73 (1937) 63-107.
- MOEWUS, Franz. — « Vererbung des Geschlechtes bei *Chlamydomonas eugametos* und verwandten Arten ». Biol. Zbl. 58 (1938) 516-536.
- MOEWUS, Franz. — « Carotinoide als Sexualstoffe von Algen ». Jahrbüch. f. wissenschaftliche Botanik Bd. 86 (1938) 753-783.
- MOEWUS, Franz. — Untersuchungen über die relative Sexualität von Algen ». Biol. Zbl. 59 (1939) 40-58.
- KUHN, R. — « Über die Befruchtungssubstanzen und geschlechtsbestimmenden Stoffe bei Pflanzen und Tieren ». Angewandte Chemie (1940) Nr. 1/2, 1-6.
- KUHN, R. und LOW, I. — « Androtermon von *Chlam. eugametos* » Ber. deutsch. chem. Ges. 74 (1941) 219-231.
-