

## LA SEXUALITÉ CHEZ LES MOUSSES,

par M. ÉM. MARCHAL.

Les bryologues descripteurs ont toujours accordé une grande importance aux caractères sexuels, dans l'établissement des groupements systématiques.

Aussi connaît-on aujourd'hui, pour l'immense majorité des espèces, la disposition morphologique des organes sexuels.

Nos connaissances sont, en revanche, très limitées quant au côté physiologique de la question.

C'est ce qui m'engage à résumer ici très brièvement deux ordres de faits nouveaux acquis au cours de recherches expérimentales que nous poursuivons, mon père et moi, depuis 1904, sur la sexualité chez les Mousses.

Le premier de ces objets concerne la sexualisation des spores (1).

Comparons, sous ce rapport, l'évolution d'un type dioïque, tel que le *Bryum caespiticium*, à celle d'un type non dioïque.

Comme nous l'avons montré expérimentalement, les spores du *Br. caespiticium*, morphologiquement toutes identiques, sont, au point de vue sexuel, hétérogènes. Il existe, dans une même capsule, à coup sûr, en nombre égal, des spores mâles et des spores femelles.

Les spores mâles en se développant donnent un proto-

---

(1) ÉL. et ÉM. MARCHAL. *Recherches expérimentales sur la sexualité des spores chez les Mousses dioïques*. Mémoire couronné. Mémoires de l'Académie Royale de Belgique — Classe des Sciences, 1906.

néma qui transmet cette polarité aux tiges sexifères qui en dérivent. Tous les produits, directs ou indirects, d'une spore mâle sont exclusivement et inébranlablement mâles. Il en est de même, en sens inverse, pour les spores femelles.

Chez une Mousse dioïque, dans tout le gamétophyte, qui est, comme on sait haploïdique, il y a donc unisexualité absolue.

Vient la fécondation qui réunit, dans le sporophyte, les deux polarités jusqu'ici séparées.

Ce sporophyte, qui est diploïdique, est bisexuel; nous en fournirons tout à l'heure la preuve en étudiant la sexualité des produits de son extension végétative. Mais, lors de la formation des spores, vraisemblablement en conséquence de la première division hétérotypique des cellules-mères, la disjonction sexuelle réapparaît et il se produit ainsi des tétrades dont deux spores sont mâles et deux femelles.

Celles-ci recommencent le même cycle.

J'insiste tout particulièrement sur ce fait que, chez les Mousses dioïques, les individus de sexe différent naissent sur des protonémas, propres, issus de spores différentes, parce que cette conception, née de l'expérimentation, n'est pas du tout celle des systématiciens.

Les traités généraux sur les Muscinées expriment, en effet, cette opinion contradictoire que, chez les Mousses dioïques, individus mâles et individus femelles naissent sur un même protonéma.

Suivons maintenant l'évolution d'une Mousse non dioïque — nous fixerons tout à l'heure la valeur de ce terme — et prenons comme exemple l'ontogénie d'une Hypnacée, l'*Amblystegium serpens*, que nous avons spécialement étudiée.

Ici, il y a, au point de vue de la sexualité, isosporie.

Toutes les spores sont identiques, elles renferment toutes, les deux polarités sexuelles et les transmettent aux gonophytes.

Nous avons observé expérimentalement que, chez une Mousse du type *Amblystegium serpens*, le protonéma secondaire issu des tiges, des feuilles bractéales, voire des cellules pariétales de l'anthéridie ou de l'archégone peut donner, en dernière analyse, naissance, à la fois, à des produits mâles et à des produits femelles.

Les cellules, points de départ de ces régénérations, étaient donc bisexuées et l'on peut affirmer qu'il n'y a de polarisé, dans ce cas, que les cellules sexuelles elles-mêmes. Au moment de la formation de ces dernières, vraisemblablement par un effet de latence du caractère opposé, l'une des polarités émerge seule, la mâle, dans la spermatide, la femelle dans l'oosphère.

La fécondation réunit à nouveau les deux sexes dans le sporophyte, mais au cours de la sporogénèse, il n'y a plus ici de ségrégation sexuelle ; les deux potentialités restent unies et se trouvent ainsi représentées dans chaque spore.

Le même cycle recommence.

Il existe, comme on le voit, une différence absolue entre une Mousse dioïque et une Mousse non dioïque.

Dans la première, spores, protonéma, plantes feuillées, c'est-à-dire tous les éléments de la phase haploïdique, sont polarisés sexuellement, tandis que, chez la seconde, tout le gamétophyte, les cellules sexuelles exceptées, est bisexué.

Il convient maintenant de fixer la valeur des termes dioïques et non dioïques en fonction des idées admises jusqu'ici.

La diécie, pour les bryologues descripteurs, correspond à la séparation des sexes sur des individus différents.

A cette condition d'ordre purement morphologique, il faut ajouter la condition physiologique que les axes sexifères naissent aux dépens de protonémas issus de spores différentes.

Quant à la non diécie, elle comporte tous les cas, et ils sont nombreux, où les deux sexes peuvent être produits aux dépens d'un même protonéma.

Les modalités morphologiques de la non diécie sont nombreuses : c'est la synécie, réunion des organes mâles et des organes femelles dans la même fleur ; la monécie, avec présence de fleurs mâles et de fleurs femelles sur le même axe, et ce qu'on pourrait appeler la fausse diécie, qui consiste en la séparation des fleurs mâles et des fleurs femelles sur des axes différents issus d'un même protonéma.

Il est évident que, seule, l'étude du développement peut permettre de distinguer les dioïques vrais des faux dioïques.

Ce contrôle physiologique, nous l'avons réalisé déjà pour quelques cas critiques.

C'est ainsi que nous pouvons affirmer que le *Funaria hygrometrica* est non dioïque, malgré les opinions contradictoires émises au sujet de cette espèce, qu'il en est de même pour l'*Ephemerum serratum*, etc.

La seconde question sur laquelle je désirerais attirer votre attention est celle de l'intervention possible de l'aposporie dans les manifestations du sexe chez les Mousses (1).

---

(1) ÉL. et EM. MARCHAL. *Aposporie et Sexualité chez les*

Sachs a le premier montré que l'on peut obtenir, chez le *Ceratodon purpureus*, le développement d'un protonéma aux dépens de certaines cellules de la capsule et du pédicelle.

Plus tard, Stahl, Correns et d'autres réussirent à provoquer la régénération du sporophyte chez quelques espèces de Mousses.

Mais toutes ces observations se sont bornées à la constatation de la production d'un protonéma aposporique.

Nous avons été plus heureux et possédons, à l'heure actuelle, en culture suivie, une douzaine de Mousses issues de régénérations de sporophytes et sur lesquelles nous avons pu effectuer des constatations d'un très réel intérêt.

Envisageons, tout d'abord, le cas d'une espèce dioïque, le *Bryum caespiticium* de tout à l'heure, par exemple.

La capsule non mûre, sectionnée de cette espèce, placée en liquide minéral nutritif, à la lumière, avec les précautions minutieuses qu'exige ce genre de cultures, émet, aux dépens de certaines cellules périphériques, au bout d'un mois environ, un protonéma qui, bientôt, produit des tiges feuillées, sexifères.

La sexualité des fleurs de ces gonophytes aposporiques est remarquable : ces fleurs sont toutes, tout au moins potentiellement, bisexuées, synoïques, ce qui est en contradiction absolue avec les caractères normaux de la plante, qui est, comme nous l'avons montré plus haut, strictement dioïque.

La bisexualité du sporophyte s'affirme donc dans les

*Mousses* (Bull. de l'Académie royale de Belgique. Classe des sciences, n° 7, 1907).

ÉI. et ÉM. MARCHAL. *Aposporie et Sexualité chez les Mousses*, II (Bull. de l'Académie royale de Belgique, n° 12, 1909).

produits de son extension végétative et l'on peut poser en principe que, chez cette Mousse, la phase haploïdique est strictement unisexuée, tandis que la phase diploïdique est, comme la théorie chromosomique le faisait d'ailleurs pressentir, bisexuée.

Mais, si les tiges sexifères aposporiques produisent des fleurs munies d'organes mâles et femelles apparemment bien constitués, elles sont incapables d'assurer la reproduction de l'espèce par sporulation.

La fécondation ne s'accomplit, en effet, jamais chez cette race bivalente.

Les mousses dioïques, d'origine aposporique, sont irrémédiablement stériles et ne peuvent s'étendre que par voie asexuelle.

Tout autres sont les phénomènes, dans le cas d'une espèce non dioïque, telle que l'*Amblystegium serpens*.

Cette Hypnacée régénère assez facilement de capsule; le protonéma aposporique ainsi obtenu est vigoureux et donne rapidement des tiges feuillées et des fleurs.

Ces dernières sont tout à fait normales : la monécie qui est la règle chez cette espèce se manifeste sans altération.

Non seulement les gonophytes aposporiques ne présentent aucun trouble dans leur sexualité mais, chose beaucoup plus remarquable encore, il en est de même de leur fertilité : l'*Amblystegium serpens* bivalent nous a donné de nombreux sporophytes.

La nature intime de ces sporophytes nous a longuement préoccupés. *A priori*, on pouvait leur assigner l'une ou l'autre des origines suivantes :

1°) Ils pouvaient provenir du développement, sans fécondation, d'une oosphère aposporique. Celle-ci étant, de par son origine, diploïdique semblait pouvoir se développer sans l'apport du contingent nucléaire mâle.

L'apogamie serait apparue ici comme un phénomène régulateur rétablissant, dans le sporophyte, le nombre normal de chromosomes que l'aposporie avait doublé dans la phase sexifère.

2°) Ils pouvaient résulter d'une fécondation entre cellules sexuelles aposporiques. Chacune de celles-ci étant diploïdique, le sporophyte, né de leur union, devait, dans ce cas, être tétraploïdique.

L'étude cytologique de notre matériel nous a montré que c'est la seconde hypothèse qui est la vraie.

Nous avons trouvé, lors de la division du tissu arché-sporial, un nombre de chromosomes égal à quatre fois celui de la phase sexifère dans l'espèce normale.

Au cours de la sporogénèse ce nombre est ramené à  $2n$  dans les spores. Celles-ci fixent définitivement la race bivalente.

Mais les phénomènes d'aposporie ne se limitent pas, chez l'*Amblystegium serpens*, à la production d'une race à  $2n$  chromosomes ; une étape nouvelle peut être franchie dans la voie de l'augmentation du nombre des éléments représentatifs.

Nous avons obtenu la régénération de capsules tétraploïdiques : le protonéma a donné des gazonnements feuillés très peu vigoureux qui ont fleuri, mais sont restés jusqu'ici stériles.

Deviendront-ils fertiles dans la suite ? C'est ce que l'avenir nous indiquera.

Quoi qu'il en soit, d'ailleurs, de ces gonophytes à  $4n$ , le fait de la fertilité des gonophytes à  $2n$  chez l'*Amblystegium* et chez plusieurs autres espèces (*Amblystegium subtile*, *Barbula muralis*, etc.) suffit pour faire ressortir la différence essentielle existant chez les Mousses, entre les types dioïques et non dioïques.

Les races bivalentes, issues des premiers, ont une sexualité anormale, leurs fleurs sont bisexuées mais restent stériles : la reproduction par spores est impossible ; seule l'extension végétative s'accomplit.

Les races diploïdiques issues des espèces non dioïques, au contraire, sont à sexualité normale et se montrent fertiles ; elles peuvent se fixer par la sporogénèse.

La question de la reproduction des formes aposporiques est intéressante non seulement au point de vue des problèmes de biologie générale qu'elle soulève, mais encore au point de vue spécial de la Bryologie.

Il y a tout lieu d'admettre, en effet, que la régénération du sporophyte s'accomplit en dehors des conditions artificielles de l'expérimentation, qu'elle est non seulement possible, mais peut-être même relativement fréquente dans la nature.

Nous avons montré qu'à la suite de traumatismes variés qui peuvent très bien se réaliser en nature (écrasement, section du sporophyte) plusieurs espèces donnent lieu à des développements aposporiques. Bien plus, nous étudions, en ce moment, une forme synoïque, stérile du *Bryum atropurpureum*, trouvée sur un mur à Gembloux, qui n'est qu'un dérivé aposporique naturel du type dioïque.

La possibilité de l'existence, dans la nature, de Mousses d'origine aposporique, permettra d'interpréter certaines particularités ontogéniques laissées jusqu'ici inexpliquées.

Les cas de polygamie observés chez certains *Bryum*, par exemple, ne sont peut-être que le résultat de la coexistence d'un type dioïque et de ses produits synoïques d'aposporie. La stérilité parfois fréquente de cer-

taines formes dioïques qui ne s'étendent que par voie végétative peut être due, soit à l'absence d'un des sexes, soit au fait que l'on se trouve en présence de types aposporiques.

Au point de vue des caractères de l'appareil reproducteur, l'aposporie doit donc être considérée comme un facteur important et nouveau de la variabilité.

Mais l'état diploïdique retentit, en outre, sur l'organisation générale de la plante.

Une étude comparative nous a montré que la nature diploïdique se traduit par une augmentation notable dans les dimensions des cellules et des noyaux, ainsi que par un accroissement de volume de certains organes, spécialement des organes reproducteurs. Ces particularités peuvent constituer un critérium de différenciation entre les types normaux et les dérivés de l'aposporie.

Tels sont, très rapidement esquissés, les faits qu'il m'a paru intéressant de signaler à l'attention des savants confrères qui m'ont fait le grand honneur de m'écouter.

---

CONTRIBUTION A LA GÉOGRAPHIE BOTANIQUE  
DU JURASSIQUE BELGE : DISPERSION DE L'EQUISETUM MAXIMUM,

par A. VERHULST.

Si les vallées du jurassique sont dues au plissement, à l'érosion ou même à la réunion de ces deux causes, peu importe pour l'étude qui nous occupe. Il nous suffit de constater en ce moment que *le calcaire de Longwy*(1)

---

(1) Dumont.