U d'/of OTTAWA
39003003838918

610-1A-35

La

Conception Mécanique De la Vie

DU MÊME AUTEUR

LIBRAIRIE FÉLIX ALCAN

La Conception mécanique de la vie. Traduit de l'anglais par H. Mouton, 2e édition, 1 vol. in-16, avec 58 figures dans le texte.

Les Protéines. Traduit de l'anglais par H. Mouton, 1 vol. in-16, avec 52 figures dans le texte.

La Théorie des Phénomènes colloïdaux, 1 vol. in-16, avec 58 figures dans le texte.

La Conception Mécanique de La Vie

PAR

J. LŒB

Professeur à l'Université de Berkeley (États-Unis).

TRADUIT DE L'ANGLAIS PAR H. MOUTON

Avec 58 figures dans le texte.

QUATRIÈME ÉDITION

LIBRAIRIE FÉLIX ALCAN

108, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, PARIS

—

Tous droits de reproduction et d'adaptation réservés pour tous pays.

QH
311
.L714
1915

A LA MÉMOIRE

D'ALFRED GIARD

PRÉFACE

Les articles contenus dans ce volume ont été écrits à différentes occasions, le plus souvent pour répondre à une demande adressée à l'auteur de présenter au public les résultats de ses recherches. Le titre du volume souligne leur tendance générale à présenter l'analyse des phénomènes vitaux d'un point de vue purement physico-chimique. En raison de ce qu'ils sont liés dans une large mesure aux travaux personnels de l'auteur, des répétitions étaient inévitables, mais celles-ci peuvent servir, eu égard aux difficultés techniques que présentent certaines questions, à faciliter l'intelligence du sujet.

L'auteur adresse ses remerciements aux éditeurs et aux directeurs de périodiques qui lui ont donné l'autorisation de réimprimer ces articles : le professeur J. Mc Keen Cattell

de Columbia University, le professeur Albert-Charles Seward de l'Université de Cambridge (Angleterre), MM. Ginn et C° de Boston, G. P. Putnam's Sons de New-York et Londres, et la J. B. Lippincott Company, de Philadelphie.

Rockefeller Institute for Medical Research.

4 avril 1912.

LA CONCEPTION MÉCANIQUE DE LA VIE

I

LA CONCEPTION MÉCANIQUE DE LA VIE

I. — Introduction.

On se propose d'examiner ici le sujet suivant : nos connaissances actuelles nous donnent-elles quelque espoir que la vie, c'est-à-dire l'ensemble de tous les phénomènes vitaux, puisse être, en fin de compte, exposé sans ambiguïté en termes physico-chimiques? Si, après enquête sérieuse, la question doit être résolue par l'affirmative, notre vie sociale et éthique devra recevoir une base scientifique et nos règles de conduite devront être mises en harmonie avec les résultats de la biologie scientifique.

Il paraît bien que souvent le public tient pour certain que la « vérité » en biologie, et généralement en science, est du même ordre que la « vérité » dans certaines sciences *mentales*, c'est-à-dire que tout dépend de la manière d'argu-

1. Discours adressé au premier Congrès international des Monistes à Hambourg, le 10 septembre 1911 ; imprimé dans le *Popular Science Monthly*, ce discours est reproduit avec l'autorisation du professeur J. McKeen Cattell.

menter, est affaire de rhétorique, et que ce qui est regardé comme vrai aujourd'hui, on peut s'attendre avec quelque raison à ce que cela paraisse faux demain. Il arrive en science, surtout dans les sciences descriptives, telles que la paléontologie ou la zoologie, que des hypothèses sont émises, discutées et ensuite abandonnées. Mais il faut bien se rappeler que la biologie moderne est essentiellement une science expérimentale et non descriptive, et que ses résultats ne sont pas affaire de rhétorique, mais prennent toujours l'une des deux formes suivantes : ou bien il est possible de se rendre maître d'un phénomène vital au point de pouvoir le produire à volonté (tel est, par exemple, le cas pour la contraction d'un muscle isolé), ou bien on a réussi à trouver une relation numérique entre les conditions de l'expérience et le résultat biologique (par exemple, la loi sur l'hérédité de Mendel). La biologie, dans la mesure où on la fait reposer sur des résultats de ces deux groupes, ne peut régresser, mais doit faire des progrès.

II. — Les origines de la biologie scientifique.

La biologie scientifique ainsi définie commence avec la recherche entreprise par Lavoisier et Laplace (1780) pour voir si la quantité de chaleur développée dans le corps d'un animal à sang chaud est la même que celle qui se produit avec une bougie, lorsque la quantité de gaz carbonique formée est la même dans les deux cas. Ce fut la première tentative faite pour réduire

entièrement un phénomène vital, la production de la chaleur animale, à des processus physico-chimiques. Ce que ces deux chercheurs ont commencé avec des moyens primitifs, d'autres, Pettenkofer et Voit, Rubner, Zuntz, Atwater, l'ont, beaucoup plus récemment, complété. L'oxydation d'un aliment fournit toujours la même quantité de chaleur, de quelque façon qu'elle se produise, dans l'être vivant ou au dehors.

Il y a une lacune dans ces recherches. Les substances qui subissent l'oxydation dans l'être vivant — amidon, graisse, protéines — ne sont pas facilement oxydables à la température ordinaire. Pour être rapidement oxydées par l'oxygène de l'air, il leur faut la température de la flamme. Cette différence entre les oxydations chez l'être vivant et celles qu'on produit au laboratoire se manifeste également dans d'autres processus chimiques, tels que les réactions digestives ou hydrolytiques, qu'on n'a d'abord vus se produire rapidement hors de l'être vivant que dans des conditions incompatibles avec la vie. Cette différence a été comblée par les physico-chimistes qui ont montré que la même accélération des réactions qu'on obtient en élevant la température, on peut l'obtenir à une température plus basse en s'aidant de certaines substances spécifiques, auxquelles on donne le nom de catalyseurs. A ce progrès s'attachent avant tout les noms de Berzélius et de Wilhelm Ostwald. Les substances spécifiques qui accélèrent assez les oxydations à la température du corps pour per-

mettre le maintien de la vie sont appelées ferments d'oxydation.

Le travail de Lavoisier et Laplace ne marque pas seulement le début de la biologie scientifique, il atteint jusqu'au cœur du problème de la vie, car il semble bien que les oxydations jouent un rôle dans tous les phénomènes vitaux chez les organismes les plus élevés, s'ils n'en sont pas la base même.

III. — L'énigme de la vie.

Par « énigme de la vie », tout le monde n'entend pas la même chose. Mais tous, nous désirons savoir d'où vient la vie et ce qu'est la mort, car notre éthique doit être influencée dans une large mesure par la réponse faite à cette question. Nous ne sommes pas pour le moment capables de dire d'où vient la vie sur la terre. Nous savons que tout être vivant est capable de transformer des aliments en matière vivante, et nous savons aussi que non seulement on peut reproduire artificiellement les composés qui se forment chez l'animal, mais qu'on peut également reproduire au laboratoire, à leur température et avec leur vitesse, les réactions chimiques qui se produisent dans les êtres vivants. La lacune que nous ressentons le plus vivement dans nos connaissances, c'est l'ignorance où nous sommes jusqu'ici de la nature chimique de leurs catalyseurs (enzymes ou ferments). Rien ne fait présumer d'ailleurs aujourd'hui que la production artificielle de matière vivante soit en

dehors des choses que la science peut réaliser.

Cette conception ne doit pas être mise en opposition avec l'idée d'Arrhénius que des germes de dimension assez petite sont chassés à travers l'espace par la pression de radiation, et que ces germes, s'ils tombent sur de nouveaux corps cosmiques pourvus d'eau, de sels et d'oxygène, possédant d'ailleurs une température convenable, donnent lieu à une nouvelle évolution d'organismes. Certainement, la biologie retiendra cette idée; mais nous devons, je pense, poursuivre également la solution d'un autre problème qui est, ou bien de réussir à produire de la matière vivante, ou de trouver pourquoi cela n'est pas possible.

IV. — L'activation de l'œuf.

Nous ne sommes pas capables jusqu'ici de dire d'où vient la vie en général; nous avons seulement résolu un problème beaucoup plus modeste qui est de savoir comment, sous l'action du sperme, l'œuf donne un individu nouveau. Tout animal vient d'un œuf, et, chez le plus grand nombre des animaux, un nouvel individu ne peut se former que si une cellule-mâle, un spermatozoïde, pénètre dans l'œuf. Pourquoi le spermatozoïde provoque le développement de l'œuf en un individu nouveau, est une question qui, il y a douze ans encore, était entourée du même mystère que l'est aujourd'hui l'origine de la vie en général. Mais aujourd'hui nous pouvons affirmer que le problème de l'activation de l'œuf

a été pour la plus grande partie ramené à des phénomènes physico-chimiques. L'œuf est, dans l'état non fécondé, une simple cellule ne possédant qu'un noyau. Si aucun spermatozoïde n'y pénètre, il meurt en un temps relativement court, quelques heures chez certains animaux, quelques jours ou quelques semaines chez d'autres. Si, au contraire, un spermatozoïde pénètre dans l'œuf, celui-ci commence à se développer, c'est-à-dire que son noyau se divise en deux autres, et l'œuf qui ne se composait d'abord que d'une cellule en contient deux. Chaque noyau et chaque cellule se divisent ensuite encore en deux, et ainsi de suite. Ces cellules ont, dans beaucoup d'espèces, une tendance à rester à la surface de l'œuf ou à y venir, et l'œuf arrive à former une sphère creuse dont la paroi est formée d'un grand nombre de cellules. A la surface extérieure de cette sphère se forment des cils, et voilà l'œuf transformé en une larve libre et nageante. Alors un intestin se développe grâce à la multiplication des cellules dans une région de cette blastula, et peu à peu les autres organes, squelette, système vasculaire, etc., prennent naissance (V. pl. loin, fig. 3 à 10). Des embryologistes ont fait remarquer que de temps à autre les œufs non fécondés de certains animaux, tels que des oursins, des vers, ou même des oiseaux, montrent une tendance à une division nucléaire ou même cellulaire ; et R. Hertwig, Mead et Morgan ont réussi à produire artificiellement dans de tels œufs une ou plusieurs divisions cellulaires. Mais les divisions cellulaires n'aboutissent jamais dans

ces cas à la formation d'une larve, mais tout au plus à la formation d'une masse non régulière de cellules qui ne tarde pas à périr.

J'ai réussi, il y a douze ans, à provoquer le développement d'œufs non fécondés d'oursin en larves nageantes en les traitant par de l'eau de mer dont la concentration avait été accrue par addition d'une petite quantité convenablement

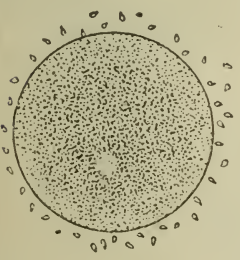


Fig. 1.

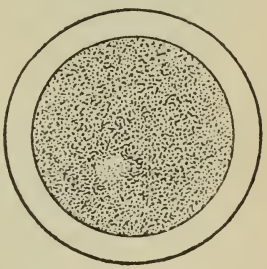


Fig. 2.

Fig. 1. — Œuf non fécondé d'oursin entouré de spermatozoïdes. On n'a représenté que la tête des spermatozoïdes, car au grossissement employé, les queues n'étaient pas visibles.

Fig. 2. — Le même œuf aussitôt après l'entrée du spermatozoïde. L'œuf est entouré d'un large cercle, la membrane de fécondation qui s'est formée sous l'influence du spermatozoïde. La formation de la membrane de fécondation peut être obtenue par un traitement purement chimique de l'œuf.

dosée de sel ou de sucre. Les œufs étaient laissés pendant deux heures dans la solution dont la pression osmotique avait été élevée jusqu'à un point déterminé. Reportés dans l'eau de mer ordinaire, ils se développaient et donnaient des larves dont une partie acquérait un intestin et un squelette. Le même résultat a été obtenu avec

les œufs d'autres animaux, étoiles de mer, vers et mollusques. Ces expériences montrent qu'il est possible de substituer des agents physico-chimi-

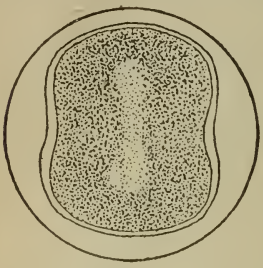


Fig. 3.

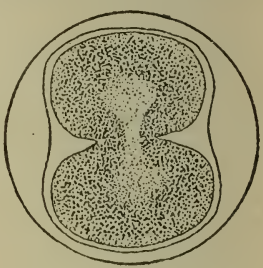


Fig. 4.

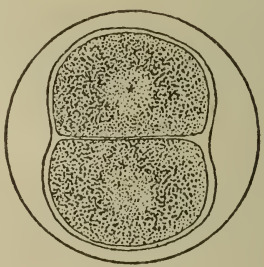


Fig. 5.

Fig. 3, 4 et 5. — Segmentation d'un œuf d'oursin, aboutissant à la formation de deux cellules (fig. 5). Les modifications qui conduisent de la figure 3 à la figure 5 s'accomplissent en une minute environ ou même plus rapidement. La segmentation se produit après la fécondation de l'œuf ou après qu'il a subi le traitement chimique décrit dans le texte.

ques à l'action du spermatozoïde vivant, mais elles n'expliquent pas jusqu'ici pourquoi le spermatozoïde provoque le développement de l'œuf, car, dans ces expériences, l'action du

spermatozoïde sur l'œuf se trouve très incomplètement imitée. Quand un spermatozoïde pénètre

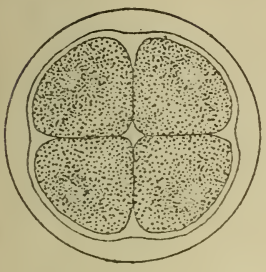


Fig. 6.

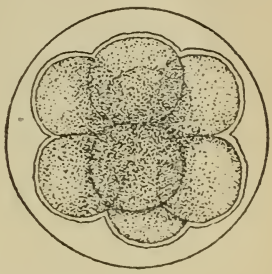


Fig. 7.

Fig. 6 et 7. — Œuf d'oursin divisé en 4, puis en 8 cellules.

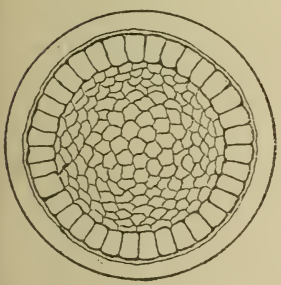


Fig. 8.

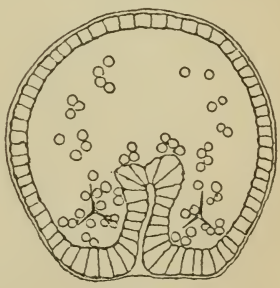


Fig. 9.

Fig. 8. — Blastula. Premier état larvaire de l'œuf d'oursin. A la surface des cellules se forment des cils et la larve, commençant à se mouvoir, gagne la surface de l'eau

Fig. 9. — Stade Gastrula. L'intestin commence à se former et la première indication du squelette apparaît sous forme de fins cristaux.

dans l'œuf, il détermine d'abord à la surface de l'œuf une modification d'où résulte la formation

de ce qu'on appelle la membrane de fécondation (fig. 1 et 2). Ce phénomène de formation de membrane qui avait toujours été considéré comme de médiocre importance, ne se produisait pas dans ma première méthode de traitement de l'œuf par l'eau de mer hypertonique. Il y a six ans que, expérimentant avec l'oursin de Californie, *Strongylocentrotus purpuratus*, j'ai réussi à trouver une méthode qui provoque dans l'œuf non fécondé la formation d'une membrane, et cela sans léser l'œuf. Cette méthode consiste à traiter les œufs pendant une ou deux minutes avec de l'eau de mer à laquelle on a ajouté une quantité déterminée d'acide butyrique (ou d'un autre acide gras monobasique). Si, au bout de ce temps, on reporte les œufs dans l'eau de mer normale, ils forment tous une membrane de fécondation, exactement de la même manière que si un spermatozoïde y avait pénétré. Cette formation de membrane, ou plutôt la modification de la surface de l'œuf qui conditionne la formation de la membrane, provoque le développement. Celui-ci ne peut d'ailleurs aller très loin à la température du laboratoire. Pour permettre au dévelop-

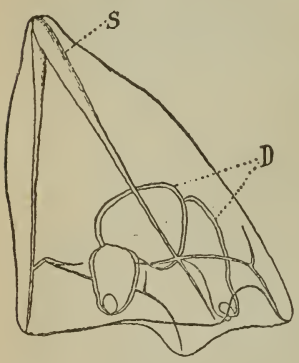


Fig. 10. — Stade Pluteus du *Strongylocentrotus purpuratus*. *S*, squelette ; *D*, intestin.

pement de se poursuivre plus longtemps, il est nécessaire de soumettre les œufs traités par l'acide butyrique à une seconde opération. Ici nous avons le choix entre deux méthodes. Ou bien, nous pouvons mettre les œufs pendant une demi-heure environ dans une solution hypertonique (contenant de l'oxygène libre), ou bien nous pouvons les laisser trois heures dans de l'eau de mer privée d'oxygène. Les œufs ramenés ensuite dans l'eau de mer normale oxygénée se développent tous, et, pour un grand nombre, le développement est aussi normal que si un spermatozoïde s'y était introduit.

Le résultat capital de ces recherches est donc que, pour provoquer le développement de l'œuf, il faut le soumettre successivement à deux traitements différents, dont le plus important est celui qui provoque la formation de la membrane. Dans certaines formes, comme l'étoile de mer, il peut suffire en effet de provoquer artificiellement la formation d'une membrane pour amener le développement de larves normales ; cependant, ici encore, le second traitement non seulement augmente le nombre des larves, mais en améliore également l'aspect, comme l'a constaté R. Lillie.

Maintenant, on peut se demander de quelle manière la formation d'une membrane provoque le développement de l'œuf. Une analyse du processus et de la nature des agents qui le déterminent conduit à ce résultat que l'œuf non fécondé possède une couche corticale superficielle qui doit être détruite avant que l'œuf puisse se déve-

lopper. Peu importe par quels moyens on aboutit à ce résultat. Tous les agents qui déterminent un certain type de destruction cellulaire, — ce qu'on appelle la cytolyse, — déterminent aussi le développement de l'œuf, à condition que leur action reste limitée à la couche superficielle de la cellule. Le traitement de l'œuf par l'acide butyrique qu'on a décrit plus haut ne sert qu'à amener la destruction de cette couche corticale. Dans les œufs de quelques animaux, on peut détruire cette même couche par une agitation mécanique de l'œuf, comme A.-P. Mathews l'a montré pour les œufs de l'étoile de mer, et comme je l'ai vu pour les œufs de certains vers. Dans le cas des œufs de grenouille, il suffit de percer cette couche corticale avec une aiguille, comme l'a vu Bataillon, dans ses belles expériences de l'an dernier[1]. Le mécanisme qui provoque le développement est, à ce qu'il semble, le même dans tous ces cas, à savoir la destruction de la couche corticale des œufs. On peut généralement obtenir cette destruction par l'action de certains agents chimiques qui jouent aussi un rôle en bactériologie ; mais on peut la produire également dans certains cas par des procédés mécaniques, tels que l'agitation ou la perforation de la couche corticale. On peut mentionner accessoirement que les sérums sanguins étrangers ont aussi une action cytolytique, et j'ai réussi à provoquer la formation d'une membrane, et par suite, le développement

1. Cette méthode ne réussit pas avec les œufs de poissons ; elle est, à ce qu'il semble, limitée dans ses applications, comme celle qui détermine le développement par agitation mécanique.

de l'œuf d'oursin en le traitant avec le sang de divers animaux, bœuf ou lapin, par exemple.

Récemment, Shearer a réussi à Plymouth à conduire le développement d'un grand nombre de pluteus parthénogénétiques obtenus par ma méthode jusqu'au delà de la métamorphose, et Delage a publié qu'il a amené deux larves d'oursins obtenues par parthénogénèse artificielle jusqu'au stade de maturité sexuelle. Nous pouvons donc dire que l'on a obtenu au moyen d'agents physico-chimiques une reproduction complète de l'action du spermatozoïde sur le développement.

J'ai réussi à montrer que le spermatozoïde provoque le développement de l'œuf d'oursin tout à fait de la même manière que ma méthode de parthénogénèse artificielle, c'est-à-dire en apportant dans l'œuf deux substances dont l'une agit à la façon de l'acide butyrique et amène la formation d'une membrane, tandis que l'autre joue le rôle de la solution hypertonique et rend possible le complet développement des larves. Pour en donner la preuve, en ce qui concerne l'œuf d'oursin, il est nécessaire d'employer du sperme d'une espèce étrangère, l'étoile de mer par exemple. Le spermatozoïde d'oursin pénètre dans l'œuf d'oursin avec une telle rapidité que presque toujours les deux substances sont introduites dans l'œuf. En employant, au contraire, pour féconder l'œuf d'oursin du sperme d'étoile de mer, la membrane se forme, dans un grand nombre de cas, avant que le spermatozoïde ait eu le temps de

pénétrer entièrement dans l'œuf. Par suite de la formation de la membrane, le spermatozoïde se trouve alors rejeté au dehors. Dans ces conditions, les œufs se comportent comme si l'on y avait seulement provoqué la formation de la membrane au moyen d'un agent artificiel, tel que l'acide butyrique. Ils commencent à se développer, mais ne tardent pas à montrer des signes de désintégration. Traités par une solution hypertonique, ils se développent et donnent des larves. En touchant le contenu de l'œuf, il peut arriver que le spermatozoïde y émette une substance qui liquéfie la couche corticale, détermine par là la formation d'une membrane, celle-ci s'opposant alors à ce que le spermatozoïde pénètre plus avant dans l'œuf. Mais s'il arrive, au contraire, que le spermatozoïde d'étoile de mer pénètre complètement dans l'œuf avant que la membrane ait commencé à se former, le spermatozoïde introduit également dans l'œuf la deuxième substance dont l'action correspond au traitement de l'œuf par la solution hypertonique. Dans ce cas, l'œuf peut continuer jusqu'au bout son évolution en larve.

F. Lillie a récemment confirmé ces faits en opérant sur l'œuf d'un ver, *Nereis*. Il mêlait du sperme et des œufs de *Nereis* et centrifugeait la masse. Dans un grand nombre de cas, les spermatozoïdes qui avaient commencé à pénétrer dans les œufs se trouvaient rejetés au dehors. Il en résultait qu'il se formait seulement une membrane, sans que le spermatozoïde pénétrât dans l'œuf. Cette formation de membrane provo-

quait un développement qui ne faisait que commencer, mais ne se poursuivait pas. Nous pouvons donc conclure que le spermatozoïde provoque le développement de l'œuf d'une manière analogue à celle qu'on observe dans la parthénogénèse artificielle. Il introduit dans l'œuf d'abord une substance qui en détruit la couche corticale comme le ferait l'acide butyrique, et en second lieu une autre substance dont l'action correspond à celle de la solution hypertonique sur l'œuf d'oursin après la formation de la membrane.

Demandons-nous comment la destruction de la couche corticale peut provoquer le début de développement de l'œuf. Cette question nous amène à considérer les processus d'oxydation. Il y a longtemps que j'ai montré que l'œuf d'oursin fécondé ne peut se développer qu'en présence d'oxygène libre : supprimons complètement l'oxygène, le développement s'arrête, mais il recommence aussitôt que cette substance est rendue. De cela et d'autres expériences analogues, j'ai conclu que le spermatozoïde provoque le développement en accélérant les oxydations dans l'œuf. Cette conclusion s'est trouvée confirmée par les expériences de O. Warburg et par celles que nous avons faites, Wasteneys et moi, et dans lesquelles on a vu que, grâce à la fécondation, la vitesse des oxydations dans l'œuf devient 4 ou 6 fois plus grande qu'auparavant. Warburg a pu montrer que l'on obtient une accélération des oxydations semblable à celle que produit la fécondation en provoquant simplement la formation d'une membrane au moyen de l'acide butyrique.

Ce qui pour le moment nous reste inconnu, c'est le moyen par lequel la destruction de la couche corticale de l'œuf accélère les oxydations. Il se peut que cette couche corticale agisse comme une croûte solide pour empêcher l'oxygène d'atteindre la surface de l'œuf et d'y pénétrer avec une vitesse suffisante. La solution de ce problème doit être réservée pour des recherches ultérieures.

Nous voyons donc que le processus d'activation de l'œuf par le spermatozoïde, qui était, il y a encore douze ans, plongé dans une complète obscurité, peut aujourd'hui recevoir, d'une manière pratiquement complète, une explication physico-chimique. En raison de la jeunesse de la biologie expérimentale, nous avons le droit d'espérer que ce qui a été fait pour cette question, le sera rapidement aussi pour des problèmes qui aujourd'hui se posent encore comme des énigmes.

V. — **Nature de la vie et de la mort.**

La nature de la vie et de la mort est une question qui intéresse le public plus peut-être qu'aucun autre problème purement théorique, et nous pouvons facilement comprendre que l'humanité n'a pas attendu la biologie expérimentale pour y trouver une solution. Cette solution revêtit la forme anthropomorphique qui caractérise toutes les explications de la nature dans la période préscientifique. On admit que la vie commence avec l'entrée dans le corps d'un « principe

vital » : que la vie de l'individu commence avec l'œuf, c'était naturellement chose inconnue à l'homme primitif ou préscientifique. On admit aussi que la mort était le résultat de la sortie du corps du « principe vital ».

Mais, scientifiquement, la vie commence (dans l'œuf d'oursin et peut-être dans tous les autres) avec l'accélération de la vitesse d'oxydation, et cette accélération a pour point de départ la destruction de la couche corticale de l'œuf. La vie des animaux à sang chaud — y compris l'homme — se termine quand les oxydations cessent dans l'organisme. Dès que les oxydations ont cessé quelques instants, les membranes superficielles des cellules, si elles sont assez riches en eau et de température assez élevée, deviennent perméables aux bactéries, et le corps est détruit par les microorganismes. Le problème du début et de la fin de la vie de l'individu est, du point de vue physico-chimique, clairement résolu. On n'est donc pas autorisé à prétendre qu'en plus de l'accélération des oxydations, le début de la vie de l'individu est déterminé par l'entrée dans l'œuf d'un « principe vital » métaphysique, et que la mort est déterminée, non seulement par la cessation des oxydations, mais par la sortie hors du corps de ce « principe ». Lorsque de l'eau s'évapore, nous trouvons suffisante l'explication que nous en donne la théorie cinétique des gaz, et — pour répéter une plaisanterie bien connue de Huxley — nous ne demandons pas qu'on invoque la disparition de l' « aquosité ».

VI. — Hérédité.

On peut bien affirmer que l'œuf est le porteur essentiel de l'hérédité. On peut amener un œuf à évoluer en larve sans employer de sperme, mais on ne peut faire évoluer un spermatozoïde en larve sans œuf. Le spermatozoïde ne peut influencer la forme du descendant que lorsque les deux formes sont très étroitement parentes. Si un œuf d'oursin est fécondé avec du sperme d'une espèce différente d'oursin, la forme larvaire possède des caractères paternels distincts ; mais si des œufs d'oursin sont fécondés au moyen de sperme d'une espèce plus éloignée, telle qu'une étoile de mer, il en résulte une larve d'oursin qui ne possède pas de caractères paternels, comme je l'ai trouvé et comme Godlewski, Kupelwieser, Hagedoorn et Baltzer ont pu le confirmer. C'est là un fait assez important pour les recherches ultérieures sur l'hérédité, en ce qu'il fait de l'œuf l'instrument principal de l'hérédité ; tandis que, selon toute apparence, le spermatozoïde en est réduit à transmettre certains caractères au descendant. Si la différence entre le spermatozoïde et l'œuf dépasse certaines limites, les effets du spermatozoïde sur l'hérédité ne se manifestent plus et il agit simplement en activant l'œuf.

En ce qui concerne la transmission des caractères paternels, nous pouvons dire aujourd'hui que l'opinion des auteurs qui, avec Boveri, localisaient cette transmission non seulement dans

le noyau cellulaire, mais même dans un constituant spécial du noyau, les chromosomes, était correcte. La preuve en a été donnée par des faits trouvés au cours des recherches Mendéliennes. La loi fondamentale de Mendel, la loi de ségrégation, peut être exprimée sous sa forme la plus simple dans les termes suivants : si nous croisons deux formes qui ne diffèrent que par un seul caractère, tout hybride issu de cette union forme en nombre égal deux espèces de cellules sexuelles, deux espèces d'œufs si c'est une femelle, de spermatozoïdes si c'est un mâle. L'une des espèces est de type purement paternel, l'autre de type purement maternel. En examinant la structure du noyau et la matière dont il se comporte, on a vu que la possibilité d'une telle ségrégation des cellules sexuelles dans l'hybride peut aisément être reconnue à un stade donné de la formation des cellules sexuelles, si l'on admet que les chromosomes sont les porteurs des caractères des parents. On a une preuve de l'exactitude de cette hypothèse dans les recherches sur l'hérédité des qualités qui se manifestent le plus fréquemment dans un seul sexe, comme par exemple, le daltonisme qu'on rencontre de préférence chez les individus mâles d'une famille.

Il y a neuf ans que McClung a publié un mémoire qui résolvait, au moins dans ses parties essentielles le problème de la détermination du sexe. Chaque animal a un nombre déterminé de chromosomes dans ses noyaux cellulaires. Henking a trouvé que chez certaines formes d'insectes (*Pyrrhocoris*), il y a deux sortes de

spermatozoïdes qui diffèrent par le fait que les uns possèdent un nucléole, et que les autres n'en ont pas. Montgomery a ensuite montré que le nucléole de Henking était un chromosome accessoire. McClung, le premier, émit l'idée que ce chromosome accessoire était lié à la détermination du sexe. Vu l'importance de cette idée, nous reproduisons ses propres expressions :

C'est un fait très significatif et sur lequel presque tous les chercheurs sont d'accord que cet élément ne se rencontre que dans la moitié des spermatozoïdes. Si nous admettons que la chromatine est dans la cellule ce qui joue le rôle important en matière d'hérédité, il en résulte que nous avons deux espèces de spermatozoïdes différant les uns des autres d'une manière fondamentale. Nous devons donc nous attendre à trouver chez les rejetons deux espèces d'individus, en nombre presque égal dans des conditions normales et présentant entre eux des différences de structure marquée. Un examen attentif nous fait remarquer que rien ne divise ainsi les membres d'une espèce en deux groupes bien tranchés que les caractères sexuels, et nous sommes ainsi amenés logiquement à conclure que le chromosome particulier est intéressé dans cette répartition.

Il faut ici rappeler un fait qui ne semble pas avoir été pris en considération autant qu'il le mérite : c'est que, si dans les mitoses de maturation, il y a division des chromosomes, il doit y avoir deux espèces de spermatozoïdes, indépendamment de la présence du chromosome accessoire. Il est ainsi possible que, même en l'absence de tout élément spécialisé, un caractère mâle prépondérant dû à la « division qualitative des tétrades » s'attache à une moitié des spermatozoïdes.

Les recherches des années suivantes, spécialement le brillant travail de E. B. Wilson, Miss Stevens, T.-H. Morgan et autres a amplement confirmé la justesse de cette idée ingénieuse et

résolu dans ses parties essentielles le problème de la détermination du sexe.

D'après McClung, chaque animal forme en quantité égale des spermatozoïdes de deux sortes qui diffèrent les uns des autres par un chromosome. Les spermatozoïdes de l'une des sortes donnent tous naissance à des mâles, les autres à des femelles. Tous les œufs sont semblables chez ces animaux. Des recherches plus récentes, surtout celles de E. B. Wilson, ont fait voir qu'il en est ainsi chez de nombreux animaux.

De même qu'il y a chez beaucoup d'espèces animales deux sortes de spermatozoïdes et seulement une sorte d'œufs, il y a chez d'autres espèces deux sortes d'œufs et une seule sorte de spermatozoïdes; c'est ce qui arrive chez les oursins et chez certaines espèces d'oiseaux et de papillons (*Abraxas*). Chez ces animaux, le sexe est déterminé d'avance dans l'œuf et non dans le spermatozoïde. Il est intéressant de dire que, d'après Guyer, il existe chez l'homme deux sortes de spermatozoïdes et une seule sorte d'œufs; donc, chez l'homme, le spermatozoïde déterminerait le sexe.

Comment se fait cette détermination du sexe ? Plaçons-nous dans le cas qui se présente chez beaucoup d'insectes, d'après Wilson, et chez l'homme d'après Guyer, et où il y a deux sortes de spermatozoïdes pour une seule sorte d'œufs. D'après Wilson, tous les œufs non fécondés contiennent alors un chromosome dit sexuel, le chromosome *X*. Il y a deux espèces de spermatozoïdes, les uns possédant, les autres n'ayant

pas un chromosome *X*. Avec un nombre suffisamment grand d'œufs et de spermatozoïdes, la moitié des œufs sera fécondée par des sperma-

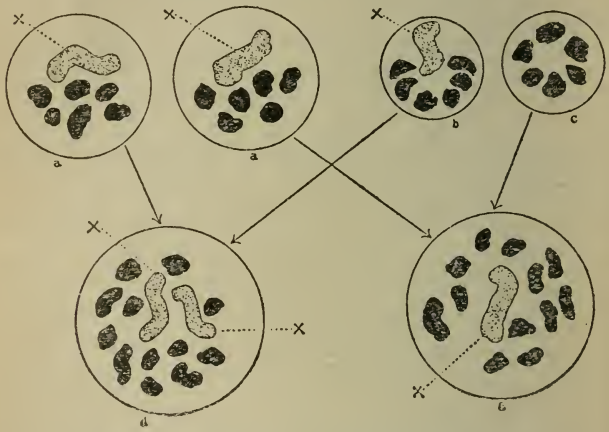


Fig. 11-16 (d'après E. B. Wilson). — Diagrammes figurant la détermination du sexe chez un insecte (*Protenor*). *a*, *a* sont les noyaux des œufs non fécondés. Chacun contient un chromosome sexuel marqué *X* ; les six autres taches noires sont les chromosomes que l'on suppose transmettre des caractères héréditaires non liés au sexe. *b* et *c* représentent les deux types de spermatozoïdes, *b* contenant un chromosome sexuel *X* et *c* n'en contenant pas.

d représente la constitution du noyau de l'œuf après sa fécondation par un spermatozoïde du type *b* contenant un chromosome sexuel. L'œuf contient alors deux de ces chromosomes et donnera naissance à une femelle. *e* représente de même le noyau d'un œuf fécondé par un spermatozoïde du type *c* (sans chromosome sexuel). Cet œuf fécondé ne contient donc qu'un chromosome sexuel et donnera par suite naissance à un mâle.

tozoïdes porteurs de chromosomes *X*, l'autre moitié par ceux qui en sont dépourvus. Ainsi, *après* la fécondation, une moitié des œufs con-

tiendra deux, et l'autre moitié un seul chromosome *X*. Les œufs qui n'en contiennent qu'un donneront naissance à des mâles, ceux qui en ont deux à des femelles, comme l'ont montré Wilson et d'autres chercheurs. Telle semble être la règle générale quand il y a deux sortes de spermatozoïdes avec une seule sorte d'œufs.

Ces observations font voir pourquoi il est impossible d'influencer le sexe d'un embryon en voie de développement en faisant agir des influences extérieures. Si, par exemple, chez l'être humain, c'est un spermatozoïde sans chromosome *X* qui pénètre dans l'œuf, cet œuf donnera naissance à un garçon, et si c'est un spermatozoïde pourvu d'un chromosome *X*, l'œuf donnera naissance à une fille. Comme un mâle produit toujours des spermatozoïdes des deux sortes, c'est une simple affaire de chance qu'il naisse un garçon ou une fille, et cela est d'accord avec la loi de probabilité que dans une population nombreuse, le nombre de naissances de garçons et de filles est par année sensiblement le même[1].

Ces découvertes résolvent également une série d'autres difficultés. Il y a des jumeaux qui naissent à deux d'un même œuf après fécondation. Des jumeaux de cette sorte sont toujours de

1. On a constaté que le nombre de naissances masculines dépasse d'un faible pourcentage celui des naissances féminines. Ce fait, s'il est exact, doit tenir à une cause secondaire, par exemple à une plus grande mobilité ou à une vie plus longue du spermatozoïde mâle. De nouvelles recherches sont nécessaires pour éclaircir cette question.

même sexe, comme on doit s'y attendre, puisque leurs cellules à tous deux ont le même nombre de chromosomes *X*.

Chez les pucerons, les abeilles et les fourmis, les œufs peuvent se développer avec ou sans fécondation. On savait que les œufs fécondés pouvaient donner naissance chez ces animaux seulement à des femelles et jamais à des mâles. On a trouvé que chez eux les œufs contiennent tous un seul chromosome sexuel, tandis que chez les mâles, on trouve deux sortes de spermatozoïdes, avec et sans chromosome sexuel. Pour le *Phylloxera* et les *Aphides*, Morgan et d'autres chercheurs ont montré avec certitude que les spermatozoïdes qui ne contiennent pas de chromosome sexuel ne peuvent pas vivre, et il en est de même probablement chez les abeilles et les fourmis. Si donc, chez ces animaux, un œuf se trouve fécondé, c'est toujours par un spermatozoïde contenant un chromosome *X*. L'œuf possède donc toujours alors après fécondation deux chromosomes *X* et d'un tel œuf ne peut naître qu'une femelle.

On sait depuis longtemps que chez les abeilles et les fourmis l'œuf non fécondé est aussi susceptible de développement, mais de ces œufs, ne peut provenir qu'un mâle. La raison en est que les œufs de ces animaux contiennent seulement un chromosome *X* et que d'œufs avec un chromosome ne peuvent naître que des mâles (au moins dans le cas des animaux chez lesquels il y a deux sortes de spermatozoïdes).

Le problème de la détermination du sexe a

donc trouvé une solution simple en même temps que la loi de ségrégation de Mendel en recevait une.

Chez beaucoup d'insectes et chez l'homme, les cellules de la femelle possèdent deux chromosomes sexuels. A un certain moment de l'évolution de l'œuf, la moitié des chromosomes abandonnent l'œuf (sous forme de « globule polaire »), et le nombre des chromosomes se trouve réduit de moitié. Chaque œuf ne garde donc qu'un chromosome *X* ou chromosome sexuel. Chez les mâles, les cellules n'ont primitivement qu'un seul chromosome *X* et chaque spermatozoïde primitif se divise en deux (en réalité en deux paires de) spermatozoïdes dont l'un est pourvu et l'autre dépourvu de chromosome *X*. Ce qu'on peut observer ici directement chez le mâle se produit dans chaque hybride ; pendant la division spéciale de la cellule sexuelle qu'on appelle maturation, il se produit chez l'hybride une division des chromosomes qui fait qu'une moitié seulement des cellules sexuelles reçoit la subtance héréditaire au sujet de laquelle diffèrent les deux formes pures d'origine.

Que ce n'est pas là une simple hypothèse, c'est ce que l'on peut voir dans les cas où le caractère héréditaire apparaît seulement, ou d'une manière prépondérante dans un seul sexe, comme pour l'insensibilité aux couleurs qui est le plus fréquente chez les individus mâles. Par le croisement d'un individu insensible aux couleurs avec un autre qui possède la vision normale des couleurs, l'hérédité des défauts du premier corres-

pond quantitativement dans les deux premières

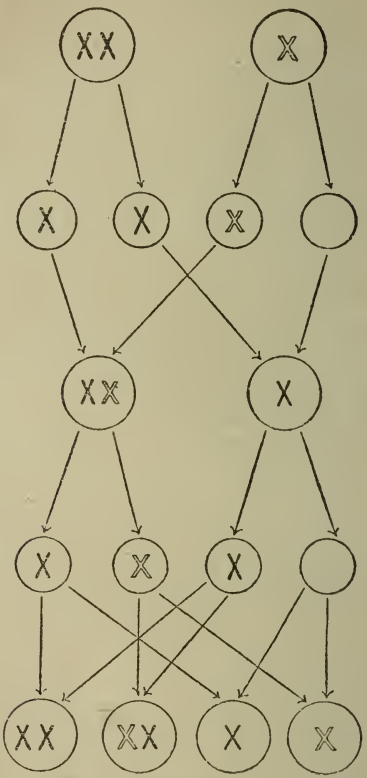


Fig. 17 (d'après E.-B. Wilson). — Diagramme représentant l'hérédité d'un caractère limité à un sexe (par exemple l'insensibilité aux couleurs chez l'homme ou la pigmentation de l'œil de *Drosophila*) dans l'hypothèse où le facteur de vision colorée normale (chez l'homme) ou la formation de pigment (chez *Drosophila*) est placé dans le chromosome sexuel. On admet qu'une femelle normale est accouplée avec un mâle insensible aux couleurs.

Première rangée; cellules somatiques des parents. Les cellules

générations à ce qu'on doit attendre en admettant que les substances chimiques qui déterminent la vision colorée sont contenues dans les

---

du corps de la femelle contiennent deux *X* ou chromosomes sexuels, dont chacun porte un facteur de développement de la perception normale des couleurs, puisqu'on admet que la femelle est normale. Le chromosome sexuel normal est indiqué par un X noir. Les cellules du corps du mâle insensible aux couleurs n'ont qu'un seul chromosome sexuel qui manque du facteur de perception colorée et est représenté par un X évidé.

Deuxième rangée; cellules sexuelles des parents. La femelle donne des œufs dont chacun possède un chromosome sexuel normal; le mâle donne deux sortes de spermatozoïdes, les uns possédant un chromosome sexuel normal et les autres n'en possédant pas du tout.

Troisième rangée; cellules somatiques des enfants. Les deux types d'enfants résultant de ce croisement sont représentés ici. L'un résulte de la pénétration dans l'œuf d'un spermatozoïde porteur d'un chromosome sexuel et l'autre de celle d'un spermatozoïde sans chromosome sexuel. Comme dans les deux cas l'œuf contient toujours un chromosome sexuel possédant le facteur de perception colorée, tous les enfants possèdent la vision normale.

La quatrième rangée contient un diagramme des diverses cellules sexuelles formées chez les enfants du premier couple. La femelle a deux espèces d'œufs, tous deux pourvus d'un chromosome sexuel, mais pourvu chez les uns, dépourvu chez les autres du facteur de perception colorée normale. Les deux types de spermatozoïdes formés chez le mâle ont, l'un, un chromosome sexuel pourvu du facteur de perception colorée; l'autre, pas de chromosome sexuel.

Cinquième rangée: cellules somatiques des petits-enfants. Cette rangée montre les résultats obtenus par l'accouplement des enfants. Il est évident que toutes les femelles nées dans ces conditions devraient posséder la vision colorée normale, tandis que la moitié des mâles en serait dépourvue. Cet accouplement a été réalisé sur une large échelle chez *Drosophila* par Morgan qui a vu que les résultats étaient d'accord avec ceux que permet de prévoir ce diagramme.

Chez l'homme, de pareils croisements pourraient être réalisés entre cousins et donneraient des individus insensibles aux couleurs dans la proportion qu'indique le diagramme.

chromosomes sexuels : Il manque à l'individu insensible aux couleurs, quelque chose qui doit exister chez celui qui jouit de la perception colorée normale; le facteur de vision colorée étant évidemment transmis par le chromosome sexuel, il ne peut apparaître dans la génération suivante d'individu insensible aux couleurs, parce que chaque œuf fécondé contient le facteur de perception colorée. Mais dans la seconde génération, la théorie demande que la moitié des individus mâles soient insensibles aux couleurs et c'est ce qui se vérifie chez l'homme. Chez une mouche (*Drosophila*), T. H. Morgan a trouvé un certain nombre de caractères également limités à un sexe et qui se comportent comme l'insensibilité aux couleurs; tel est par exemple le manque de pigment dans les yeux. Ces mouches ont normalement les yeux rouges. Morgan a observé une forme mutée à yeux blancs qui ne comprend que des mâles. Un individu à yeux blancs étant croisé avec une femelle à yeux rouges, la première génération donne des mouches qui ont toutes les yeux rouges, parce que toutes les mouches ont le facteur pigmentaire dans les cellules sexuelles d'où elles naissent; à la seconde génération, toutes les femelles et juste la moitié des mâles ont les yeux rouges, tandis que l'autre moitié des mâles a les yeux blancs comme l'exige la théorie.

De ces expériences d'élevage et de beaucoup d'autres dues à Correns, Doncaster et surtout Morgan, nous pouvons conclure avec certitude que les chromosomes sexuels sont les porteurs des

caractères héréditaires qui apparaissent d'une manière prépondérante dans un sexe. Nous disons prépondérante, parce que théoriquement nous pouvons prévoir des cas où l'insensibilité aux couleurs ou la couleur blanche des yeux apparaîtront également chez un individu femelle. Des expériences d'élevage ont montré que cette prévision théorique est justifiée. L'énigme de la loi de ségrégation de Mendel trouve sa solution dans ces expériences et incidemment du même coup le problème de la détermination du sexe qui est un cas spécial de la loi de ségrégation, comme Mendel l'avait déjà laissé entendre.

Le but principal que la science doit encore ici poursuivre, c'est de déterminer dans les chromosomes les substances chimiques auxquelles on doit rapporter la transmission héréditaire d'une qualité, et de découvrir le mécanisme par lequel ces substances donnent naissance au caractère héréditaire. Ici le terrain a déjà été fouillé. On sait que pour la formation d'un certain pigment noir, la coopération d'une substance, la tyrosine, et d'un ferment d'oxydation, la tyrosinase, est nécessaire. La transmission héréditaire par un mâle de la pigmentation noire doit se faire au moyen de substances transmises par le chromosome et qui déterminent la production de tyrosine ou de tyrosinase, ou de l'une et de l'autre. Nous pouvons donc dire que la solution de l'énigme de l'hérédité, a été poussée jusqu'à un point où tout développement ultérieur se poursuivra uniquement sur le terrain cytologique et physico-chimique.

Tandis qu'il y a douze ans encore, le champ de l'hérédité était un terrain occupé par la rhétorique et la métaphysique, c'est peut-être aujourd'hui le domaine le plus exactement et le plus rationnellement connu de la biologie, les faits pouvant y être prévus non seulement qualitativement, mais quantitativement.

VII. — Le caractère harmonieux des organismes.

Il n'est pas possible de montrer dans un exposé rapide que tous les phénomènes de la vie peuvent être soumis à une analyse physico-chimique. Nous avons choisi seulement les phénomènes de fécondation et d'hérédité, parce que ces phénomènes sont spécifiques pour les organismes vivants et sans analogues dans la nature inanimée ; et si nous pouvons nous convaincre que ces processus peuvent recevoir une explication physico-chimique, nous pouvons en attendre sûrement autant des processus pour lesquels il existe *a priori* des analogues dans la nature inanimée, tels que l'absorption et la sécrétion.

Nous devons toutefois traiter une question qui se présente d'elle-même non seulement aux profanes, mais aussi à tout biologiste, à savoir, comment on peut concevoir la merveilleuse « adaptation de chaque partie à l'ensemble » qui rend possible l'existence d'un organisme. Pour répondre à cette question, le métaphysicien trouve commode de mettre à côté des processus physico-chimiques quelque chose de spécifique qui soit

caractéristique de la vie seule : le « Zielstrebigkeit », l' « harmonie » des phénomènes, les « dominantes » de Reinke ou quelque autre chose semblable.

Avec tout le respect personnel dû aux auteurs de ces termes, mon opinion est que nous avons affaire ici, comme dans toutes les questions de métaphysique, à un jeu de mots. Qu'une partie est ainsi faite qu'elle serve à l' « ensemble », ce n'est là qu'une expression peu claire pour exprimer le fait qu'une espèce n'est capable de vivre — ou pour employer l'expression de Roux — n'est durable que si elle est pourvue d'un mécanisme automatique de défense personnelle et de reproduction. Si, par exemple, les animaux à sang chaud s'étaient formés sans circulation, ils n'auraient pas pu rester vivants, et c'est pour cette raison que nous n'en rencontrons jamais qui soient ainsi. Concevoir les faits d'« adaptation » n'est difficile qu'en apparence, et parce que nous n'avons que rarement ou jamais connaissance des nombreux organismes construits de manière défectueuse qui apparaissent dans la nature. Nous ferons comprendre par un exemple concret que le nombre d'espèces que nous observons n'est qu'une fraction infiniment petite de ceux qui peuvent naître et qui peut-être prennent naissance assez fréquemment, mais que nous ne voyons jamais parce que leur organisation ne leur permet pas de prolonger longtemps leur existence. Mœnkhaus a trouvé il y a dix ans qu'il est possible de féconder l'œuf de n'importe quel poisson de mer osseux avec le sperme d'un autre poisson

de mer osseux pratiquement quelconque. Les embryons ainsi obtenus ne vivaient, selon toute apparence, que très peu de temps. J'ai réussi cette année à faire vivre de tels hybrides entre poissons osseux assez différents pendant plus d'un mois. Il est donc clair qu'il est pratiquement possible de croiser n'importe quel téléostéen marin avec n'importe quel autre.

Il existe actuellement environ 10.000 espèces de téléostéens. En réalisant toutes les hybridations possibles, on obtiendrait 100.000.000 de types d'hybrides. De ces téléostéens, il n'y en a qu'un petit nombre, quelque chose comme 1 p. 100 qui soit viable. Dans mes expériences, il se formait dans les hybrides hétérogènes entre poissons osseux des yeux, un cerveau, des oreilles, des nageoires, un cœur qui battait, du sang et des vaisseaux sanguins ; mais ces hybrides ne vivaient jamais qu'un temps limité parce que la circulation sanguine ne s'établissait pas — bien que le cœur battît pendant des semaines — ou parce que, si elle s'établissait, elle ne durait pas longtemps.

Qu'est-ce qui empêche les embryons hétérogènes de poissons d'atteindre le stade adulte ? Le manque de « dominantes » propres ? C'est peu probable. J'ai réussi à produire le même type d'embryons défectueux dans un élevage pur de poissons osseux (*Fundulus heteroclitus*) en mettant les œufs pendant leur évolution dans de l'eau de mer où pour 50 centimètres cubes on ajoutait 2 centimètres cubes de cyanure de sodium à 1/100 p. 100. Cette substance diminue la vitesse

des oxydations et j'ai ainsi obtenu des embryons identiques dans tous leurs détails avec ceux qu'on obtient en croisant les œufs du même poisson avec le sperme de téléostéens fort éloignés, comme *Ctenolabrus* ou *Menidia*. Ces embryons qui vivaient environ un mois présentaient cette particularité de posséder un cœur qui battait et du sang, mais pas de circulation On est ainsi amené à penser que le manque d' « adaptation » et l'inaptitude à une vie durable des hybrides hétérogènes tient à ce qu'en vertu de la différence chimique qui existe entre le sperme et l'œuf, les processus chimiques dans l'œuf fécondé sont anormaux.

La possibilité d'hybridation va beaucoup plus loin que nous ne l'avons admis jusqu'ici. Nous pouvons faire développer des œufs d'échinodermes au moyen du sperme de formes très éloignées, telles que des mollusques ou des vers (Kupelwieser) ; mais de telles hybridations n'aboutissent jamais à la formation d'organismes durables.

Il n'y a donc pas d'exagération à dire que le nombre d'espèces qui existent aujourd'hui n'est qu'une fraction infiniment petite de celles qui peuvent et pourraient à l'occasion prendre naissance, mais qui échappent à notre connaissance parce qu'elles ne peuvent ni vivre, ni se reproduire. Il ne peut exister que le nombre limité d'espèces qui ne présentent pas de grosses désharmonies dans leur mécanisme automatique de préservation ou de reproduction. Désharmonies et essais défectueux sont de règle dans la nature, les systèmes harmonieusement coordonnés sont une rare excep-

tion. Mais de ce que ces derniers seuls nous apparaissent, nous recevons l'impression fausse que « l'adaptation des parties au plan de l'ensemble » est pour la nature animée une caractéristique générale et spécifique, par où elle diffère de la nature inanimée.

Si la structure et le mécanisme des atomes nous étaient connus, nous y reconnaîtrions probablement aussi un monde de merveilleuses harmonies et d'adaptations apparentes des parties à l'ensemble. Mais nous comprendrions rapidement dans ce cas que les éléments chimiques ne sont qu'un petit nombre de systèmes stables parmi un très grand nombre d'arrangements possibles, mais instables. Personne ne doute que les éléments chimiques stables ne soient le produit de forces aveugles. Il n'y a pas de raison pour se faire des systèmes stables dans la nature vivante une conception différente.

VIII. — **Le contenu de la vie.**

Du berceau à la tombe, le contenu de la vie est fait de désirs et d'espoirs, d'efforts et de luttes, et malheureusement aussi d'échecs et de souffrances. Cette vie intérieure pourrait-elle donc être soumise à une analyse physico-chimique. Malgré l'abîme qui nous sépare aujourd'hui d'un tel but, je pense qu'il peut être atteint. Aussi longtemps qu'un phénomène vital n'a pas trouvé son explication physico-chimique, il apparaît ordinairement inexplicable. Dès que le voile se

soulève, nous sommes toujours étonnés de n'avoir pas deviné d'avance ce qu'il cachait.

En ce qui concerne notre vie intérieure, une explication physico-chimique n'est pas hors du domaine des choses possibles; cela résulte du fait qu'il nous est déjà possible de faire reposer sur une base physico-chimique une explication des manifestations de l'instinct ou de la volonté animale dans des cas simples, et en particulier, au sujet des phénomènes que j'ai étudiés dans des mémoires antérieurs sous le nom de tropismes animaux.

Nous pouvons considérer comme l'exemple le plus simple de ces tropismes la tendance qu'ont certains animaux à voler ou à se diriger vers la lumière. Nous avons affaire dans ce cas à la manifestation d'un instinct, d'une impulsion à laquelle l'animal ne peut résister. Cet instinct aveugle auquel les animaux doivent obéir, bien qu'il puisse leur en coûter la vie, pourrait bien être expliqué par la même loi de Bunsen et Roscoë, qui explique dans la nature inanimée les effets photochimiques. Cette loi dit que, dans de larges limites, l'effet photochimique est proportionnel au produit de l'intensité de la lumière par la durée de l'illumination. Il n'est pas possible d'entrer ici dans tous les détails des réactions des animaux en question à la lumière; nous désirons seulement faire voir de quelle manière il serait possible que l'instinct des animaux pour la lumière se rattachât à la loi de Bunsen-Roscoë.

Il y a dans les yeux (et parfois aussi dans la peau) des animaux positivement héliotropiques,

c'est-à-dire de ceux qui vont instinctivement vers la source de lumière, des substances sensibles à la lumière qui, sous l'influence de celle-ci, sont altérées chimiquement. Les produits formés dans cette réaction influencent la contraction des muscles — le plus souvent indirectement, par l'intermédiaire du système nerveux central. Si l'animal n'est éclairé que d'un côté seulement, la masse de produits de la réaction photochimique formés par unité de temps est plus grande de ce côté que du côté opposé. Il en résulte que le développement d'énergie dans les muscles symétriques des deux côtés du corps devient inégal. Dès que la différence entre les masses des produits formés des deux côtés par la réaction photochimique atteint une certaine valeur, l'animal se trouve, aussitôt qu'il se meut, automatiquement forcé de se tourner vers la lumière. Dès qu'il est tourné de telle manière que son plan de symétrie soit dans la direction des rayons, les taches symétriques de sa surface sont frappées par la lumière, sous le même angle, et alors l'intensité de la lumière, et, par suite, la vitesse des processus photochimiques devient égale des deux côtés de l'animal. Il n'y a plus de raison pour que l'animal dévie du mouvement en ligne droite et il va droit suivant cette ligne vers la source de lumière. (On admet que dans ces expériences l'animal est sous l'influence d'une seule source de lumière et qu'il est positivement héliotropique.)

J'ai montré dans une série d'expériences que les réactions héliotropiques des animaux sont identiques aux réactions héliotropiques des végé-

taux Il est bien connu que les plantes héliotro-

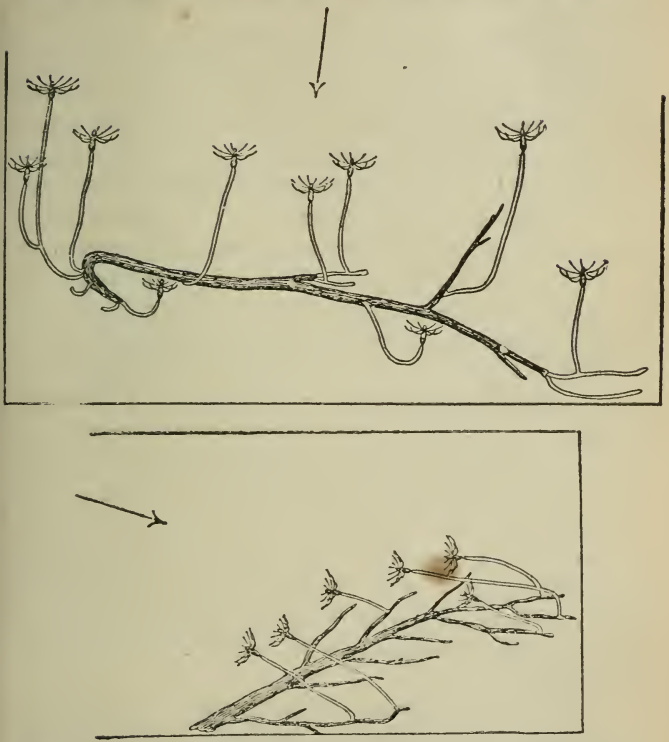


Fig. 18 & 19. — Héliotropisme positif des polypes d'*Eudendrium*. Les nouveaux pédoncules de polypes croissent tous dans la direction des rayons lumineux qui est indiquée dans chaque figure par une flèche (d'après nature). Ces animaux s'inclinent vers la lumière de la même manière que les tiges des plantes positivement héliotropiques dans les mêmes conditions.

piques qui sont fixées courbent leurs tiges vers la source de lumière jusqu'à ce que l'axe de symé-

trie de leur extrémité soit dans la direction des rayons lumineux. J'ai trouvé le même phénomène chez des animaux fixés, par exemple chez certains hydroïdes ou vers. Les organes végétaux mobiles, tels que les zoospores, se meuvent vers la lumière (ou en sens contraire si elles sont négativement héliotropiques), et l'on peut observer la même chose chez les animaux mobiles. Chez les plantes, ce ne sont que les rayons les plus réfrangibles, du vert au bleu, qui présentent ces effets héliotropiques, tandis que le rouge et le jaune sont peu ou pas actifs ; il en est de même pour les réactions héliotropiques des animaux.

Il a été constaté par Blaauw que, pour les courbures héliotropiques des plantes, le produit de l'intensité de la source de lumière par le temps nécessaire à obtenir une courbure héliotropique donnée est constant, et le même résultat a été obtenu en même temps par un autre botaniste, Fröschl. Il a été ainsi prouvé que la loi de Bunsen-Roscoë gouverne les réactions héliotropiques des végétaux. Le même fait a déjà été constaté pour ce qui concerne l'action de la lumière sur notre rétine.

Des mesures directes relatives à la possibilité d'appliquer la loi de Bunsen-Roscoë aux phénomènes de l'héliotropisme chez les animaux n'ont pas encore été faites. Mais un certain nombre de données rendent probable que la loi peut encore être appliquée ici. Le premier de ces faits est l'identité des réactions à la lumière chez les animaux et chez les végétaux. La seconde est une observation un peu grossière qui est d'accord avec

la loi de Bunsen-Roscoë. Aussi longtemps que l'intensité de la lumière ou la masse de substances photochimiques sur la surface de l'animal est petite, il doit s'écouler, d'après la loi de Bunsen, un temps relativement assez long avant que l'animal soit automatiquement orienté vers la lumière, puisque d'après cette loi, l'effet photochimique est proportionnel au produit de l'inten-

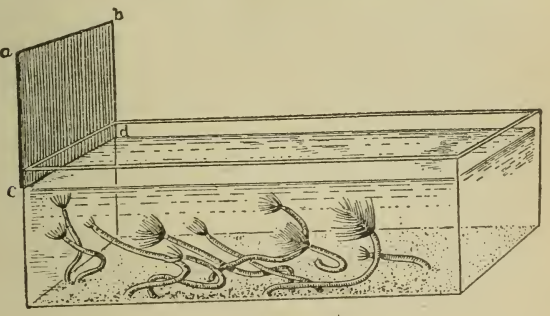


Fig. 20. — Héliotropisme positif d'un ver marin (*Spirographis*) (d'après nature). La lumière ne tombe sur l'aquarium que d'un seul côté et tous les vers inclinent leur tête vers la source de lumière, comme le feraient dans les mêmes conditions les tiges des plantes positivement héliotropiques.

sité de la lumière par la durée de l'illumination. Si, au contraire, l'intensité de la lumière est forte ou la masse active de substance photochimique considérable, il ne faudra qu'un temps très court pour que la différence dans la masse des produits de réaction photochimique des deux côtés de l'animal acquière la valeur nécessaire pour que l'animal se tourne automatiquement vers (ou à l'opposé de) la lumière. Les animaux se compor-

tent d'une manière conforme à cette prévision. Si la lumière est assez forte, les animaux se dirigent en ligne presque droite vers la source ; si l'intensité de la lumière est faible (ou la masse de substances photosensibles à la surface de l'animal médiocre), les animaux suivent une route irrégulière, mais se dirigent en fin de compte également vers la source, car la force directrice n'est pas entièrement supprimée. Il serait d'ailleurs nécessaire de s'assurer par des mesures directes dans quelles limites la loi de Bunsen-Roscoë régit ces phénomènes chez les animaux. Mais nous pouvons déjà affirmer avec certitude que l'instinct ou la volonté apparente de ces animaux se ramène à une modification de l'action des muscles sous l'influence de la lumière, et au terme métaphysique de « volonté », nous pouvons dans ces cas substituer avec certitude le terme chimique d'« action photochimique de la lumière ».

Nos désirs et nos espérances, nos échecs et nos souffrances ont leur source dans des instincts comparables à l'instinct qui pousse les animaux héliotropiques vers la lumière. Le besoin de nourriture et la lutte qu'il entraîne, l'instinct sexuel avec sa poésie et l'enchaînement de ses conséquences, l'instinct maternel avec les joies et les souffrances qu'il provoque, l'instinct du travail et beaucoup d'autres sont les racines sur lesquelles se développe notre vie intérieure. Pour quelques-uns de ces instincts, la base chimique est au moins suffisamment indiquée pour susciter l'espérance que leur analyse, du point de vue mécanique, n'est qu'une question de temps.

IX. — Éthique.

Si notre existence est basée sur le jeu de forces aveugles et n'est qu'une question de hasard ; si nous-mêmes ne sommes que des mécanismes chimiques, comment peut-il exister pour nous une éthique ? Il faut répondre que nos instincts sont les racines de notre éthique et que ces instincts sont héréditaires, exactement au même point que la forme de notre corps. Nous mangeons, buvons et nous reproduisons, non parce que l'humanité est tombée d'accord que c'est là une chose désirable, mais parce que, comme des machines, nous sommes forcés de faire ainsi. Nous sommes actifs, parce que nous sommes forcés de l'être par des processus qui se développent dans notre système nerveux central, et aussi longtemps que les êtres humains ne sont pas économiquement des esclaves, l'instinct d'accomplir une œuvre, l'instinct du travail détermine leur action. La mère aime ses enfants et en prend soin, non parce que les métaphysiciens pensent que cela est désirable, mais parce que l'instinct de prendre soin de son petit est en elle tout aussi exactement héréditaire que les caractères morphologiques du corps féminin. Nous recherchons la société des êtres humains et nous nous y plaisons parce que des conditions héréditaires nous obligent à faire ainsi. Nous luttons pour la justice et la vérité parce qu'instinctivement nous sommes poussés à rendre nos semblables heureux. Des conditions économiques, sociales, politiques, ou encore l'ignorance et la

superstition peuvent refréner les instincts héréditaires ou les faire dévier et créer alors une civilisation où se développe une éthique défectueuse ou restreinte. Il peut se produire des individus à qui une mutation a fait perdre tel ou tel instinct désirable, exactement comme chez les animaux une mutation peut faire perdre à des individus leur pigment, et les descendants de ces mutants peuvent, s'ils sont assez nombreux, abaisser l'état éthique de la communauté. Non seulement une conception mécanique de la vie est compatible avec l'éthique : elle semble être la seule conception de la vie qui puisse amener à comprendre où est la source de l'éthique.

II

LE ROLE DES TROPISMES EN PSYCHOLOGIE[1]

I

Une conception mécanique de la vie n'est complète que si elle comporte une explication physico-chimique des phénomènes psychiques. Certains auteurs prétendent que même si une analyse physico-chimique complète de ces phénomènes était aujourd'hui possible, elle laisserait inexpliqués les phénomènes « vraiment psychiques. » Nous sommes trop loin de ce but pour désirer entrer en discussion sur un tel objet. Nous pouvons tout au moins montrer pour un groupe limité de réactions animales qu'elles peuvent être expliquées rigoureusement d'un point de vue purement physico-chimique, je veux parler de phénomènes que les métaphysiciens classeraient sous la rubrique de « volonté » chez les animaux.

Les ouvrages de Schopenhauer et de E. von Hartmann m'ont intéressé au problème de la

1. Lecture faite au sixième congrès international de psychologie à Genève, 1909. (Traduit dans *Popular Science Monthly* par Miss Grace B. Watkinson.) Reproduit avec l'autorisation du professeur James McKeen Cattell.

volonté. Au temps où, étudiant, j'ai lu les recherches de Munk sur l'écorce cérébrale, j'ai pensé qu'elles pourraient servir de point de départ pour une analyse expérimentale de la volonté. Munk prétend avoir réussi à montrer que chaque impression mnémonique est localisée dans le cerveau du chien dans une cellule ou dans un groupe particulier de cellules, et qu'on peut, à volonté, extirper telle de ces impressions mnémoniques. Cinq années d'expérimentation sur les extirpations dans l'écorce cérébrale m'ont prouvé sans aucun doute que Munk a été victime d'une erreur et que la méthode des opérations cérébrales peut fournir des données relatives au trajet des nerfs dans le système nerveux central, mais qu'elle nous apprend peu de choses sur les processus dynamiques du cerveau.

L'étude de la psychologie comparée des animaux inférieurs chez lesquels le mécanisme de la mémoire est peu ou pas développé, paraît nous ouvrir une meilleure voie. Il m'a semblé qu'il serait un jour possible de découvrir les lois physico-chimiques qui régissent les mouvements en apparence irréguliers de ces animaux, et que les mots « volonté animale » n'expriment que notre ignorance des forces qui imposent aux animaux la direction de leurs mouvements en apparence spontanés d'une manière aussi rigoureuse que la gravité impose aux planètes leur mouvement. Si un sauvage en effet pouvait observer directement les mouvements des planètes et commençait à méditer sur ce sujet, il en viendrait probablement à cette conclusion qu'une « volonté

active » guide les mouvements des planètes, juste comme un observateur de hasard tend aujourd'hui à supposer qu'une « volonté » fait mouvoir les animaux dans une direction donnée.

La solution scientifique du problème de la volonté semble ainsi consister à trouver les forces qui déterminent les mouvements des animaux et à découvrir les lois selon lesquelles ces forces agissent. Expérimentalement, la solution du problème de la volonté peut prendre cette forme : obliger, sous l'influence d'agents externes, un certain nombre d'individus d'une espèce animale donnée à se mouvoir avec leur appareil locomoteur dans une direction déterminée. Ce n'est qu'après y avoir réussi que nous aurons le droit d'admettre que nous connaissons les forces qui, dans certaines conditions, semblent être pour le spectateur non prévenu la volonté de l'animal. Mais s'il n'y a qu'une partie des animaux qui se meuve dans la direction donnée, nous n'aurons pas réussi à trouver la force qui détermine avec précision la direction de leur mouvement.

Il y a lieu de faire une autre remarque. Lorsqu'un moineau vient se poser auprès d'une graine placée sur le sol, nous parlons d'un acte volontaire, mais si un moineau mort vient à tomber auprès de cette graine, cela nous paraît tout à fait différent. Dans ce dernier cas n'entrent en jeu que des forces purement physiques, tandis que dans le premier, se passent dans les organes des sens, les nerfs et les muscles de l'animal des réactions chimiques. Nous ne parlons d'acte

volontaire que lorsque ce dernier complexe, le mouvement naturel de locomotion, joue un rôle et ce n'est qu'à cette espèce de réaction que nous avons affaire dans la psychologie de la volonté.

II

Quelques expériences sur les pucerons ailés serviront d'introduction aux méthodes employées pour imposer aux animaux leurs mouvements de progression.

Pour obtenir le matériel nécessaire, des rosiers ou des cinéraires plantés en pot et couverts de pucerons sont introduits dans une chambre et placés devant la fenêtre fermée. En laissant les plantes se dessécher, les pucerons d'abord aptères deviennent des pucerons ailés. Après cette métamorphose les animaux quittent les plantes, s'envolent vers la fenêtre et restent là à se traîner sur le verre. On peut les y recueillir facilement en mettant un tube à essais au-dessous et en touchant par en dessus chaque insecte à son tour avec une plume ou un scalpel pour le faire tomber dans le tube. On peut obtenir de cette manière un nombre assez grand (vingt-cinq ou cinquante par exemple) de sujets convenables pour les expériences. On peut démontrer que le mouvement de ces animaux est rigoureusement dirigé vers la lumière pourvu que les animaux soient en bonne santé et que la lumière ne soit pas trop faible. On dispose les expériences de manière à n'avoir qu'une seule source de lumière, une source artificielle.

Les insectes s'orientent, la tête vers la source

de lumière et se dirigent vers elle en une ligne aussi droite que le leur permet l'imperfection de leur appareil locomoteur, s'approchant de cette source aussi près qu'ils le peuvent dans leur prison (le tube à essais). Quand ils atteignent l'extrémité du tube à essais placée vers la source de lumière, ils restent stationnaires en une masse étroitement serrée. Si l'on retourne le tube de 180°, les animaux se dirigent de nouveau vers la source de lumière jusqu'à ce que le verre arrête leur mouvement dans ce sens [1]. Chez ces animaux, la direction du mouvement de progression est juste aussi rigoureusement imposée par la source de lumière que la direction du mouvement des planètes est déterminée par la gravitation.

La théorie des mouvements que les aphides exécutent obligatoirement sous l'influence de la lumière est la suivante : deux facteurs gouvernent le mouvement de progression des animaux dans ces conditions, l'un est la structure symétrique de l'animal, l'autre l'action photochimique de la lumière. Nous les considérerons tous deux séparément. En ce qui concerne l'action photochimique de la lumière, nous savons aujourd'hui qu'un grand nombre de réactions chimiques de corps organiques sont accélérées par la lumière. Cela est vrai spécialement pour les oxydations [2].

1. Lœb, *Der Heliotropismus der Tiere und seine Uebereinstimmung mit dem Heliotropismus der Pflanzen*, Würzbourg, 1889. Traduit dans *Studies in General Physiology*, 1906.

2. Luther, *Die Aufgaben der Photochemie*, Leipzig, 1905 ; C. Neuberg, *Bioch. Zeitsch.*, XIII, 305, 1908 ; Lœb, *The Dynamics of Living Matter*, New-York, 1906. Voir de plus le travail de Ciamician, ainsi que celui de Wo. Ostwald (*Bioch. Zeitsch.*, 1907).

Une masse de faits dès maintenant considérable nous donne le droit d'admettre que l'action directrice exercée par la lumière sur les animaux et sur les plantes est, en dernière analyse, due au fait que la vitesse de certaines réactions chimiques dans les cellules de la rétine ou dans d'autres régions photosensibles des organismes est modifiée par la lumière. En faisant croître l'intensité de la lumière, la vitesse de certaines réactions chimiques, par exemple des oxydations, s'accroît.

Le second facteur est la structure symétrique de l'animal. L'anatomie grossière de l'animal nous révèle sa symétrie morphologique. Mais mon opinion est que cette symétrie existe au sens chimique aussi bien qu'au sens anatomique, c'est-à-dire que les régions symétriques du corps sont chimiquement identiques et ont le même métabolisme tandis que les régions non symétriques sont chimiquement différentes et ont en général un métabolisme quantitativement ou qualitativement différent. Pour donner un exemple de cette différence, il suffit de faire remarquer que les deux rétines, qui sont certainement symétriques, ont un métabolisme identique, tandis qu'une région de la peau qui n'est pas symétrique de la rétine a un métabolisme différent. Les divers points de la rétine sont aussi chimiquement dissemblables. Les observations sur le pourpre rétinien, les différences entre la sensibilité à la couleur de la *fovea centralis*, et des parties périphériques de la rétine indiquent que les points symétriques des deux rétines sont chimiquement

semblables, les points non symétriques chimiquement différents.

Si maintenant une quantité inégale de lumière tombe sur les deux rétines, les réactions photochimiques dans celle qui reçoit le plus de lumière sont plus rapides que dans l'autre. Il en est naturellement de même pour chaque paire d'éléments symétriques des surfaces photosensibles. Il faut ici se rappeler que ce n'est pas seulement dans les yeux, mais aussi dans diverses parties de la surface d'un grand nombre d'animaux qu'on a trouvé des substances photochimiques. Chez les Planaires, comme l'ont montré mes expériences ainsi que celles de Parker, ce ne sont pas seulement les yeux, mais aussi la peau qui est en certains points sensible à la lumière. S'il tombe alors plus de lumière sur une rétine que sur l'autre, les réactions chimiques seront aussi plus rapides dans l'une que dans l'autre, et par suite des modifications chimiques plus intenses se produiront dans l'un des deux nerfs optiques. S. S. Maxwell et C. D. Snyder ont démontré, indépendamment l'un de l'autre, que la vitesse de l'impulsion nerveuse a un coefficient de température de l'ordre de grandeur de celui qui caractérise les réactions chimiques. Nous pouvons en conclure que, lorsque les deux rétines (ou d'autres parties symétriques) sont éclairées avec une intensité inégale, des processus chimiques d'intensité pareillement inégale se produisent dans les deux nerfs optiques (ou dans les nerfs sensoriels des deux parties éclairées). Cette inégalité des processus chimiques se transmet

des nerfs sensitifs aux nerfs moteurs, et éventuellement aux muscles qui en dépendent. Nous en concluons qu'avec une illumination égale des deux rétines, les groupes symétriques de muscles des deux moitiés du corps doivent recevoir des excitations chimiques égales et par suite atteindre un égal degré de contraction, tandis que, quand la vitesse de réaction est inégale, les muscles symétriques d'un côté du corps sont mis en action plus fortement que du côté opposé. Le résultat d'une telle inégalité d'action de muscles symétriques des deux côtés du corps est un changement dans la direction des mouvements de la part de l'animal.

Le changement de direction du mouvement peut être le résultat soit de ce que la tête et par suite tout l'animal se tourne vers la lumière, soit de ce que tout ce mouvement s'effectue en sens opposé. La structure du système nerveux central est segmentaire et les segments céphaliques déterminent[1] généralement la manière dont se comportent les autres segments avec leurs parties accessoires.

Chez les pucerons ailés, les choses se passeront ainsi : supposons qu'il n'y ait qu'une source de lumière et que la lumière vienne frapper l'animal de côté. Naturellement, l'activité des muscles qui font tourner la tête ou le corps de l'animal vers la lumière s'accroîtra[2]. Il en résultera que la

1. Lœb, *Comparative Physiology of the Brain and Comparative Psychology*, New-York et Londres, 1900.

2. Si deux sources de lumière d'égale intensité sont à distance égale de l'animal, il se déplacera dans une direction perpendiculaire

tête, et avec elle tout le corps de l'animal se tournera vers la source de lumière. Dès que cela sera réalisé, les deux rétines seront également éclairées. Il n'y a donc plus à partir de ce moment aucun motif pour que l'animal tourne dans un sens ou dans l'autre. Il est ainsi guidé automatiquement vers la source de lumière. La lumière est dans ce cas la « volonté » de l'animal, et détermine la direction de son mouvement aussi exactement que la gravitation dans le cas d'une pierre qui tombe ou d'une planète qui se meut. L'action de la gravitation sur le mouvement d'une pierre qui tombe est directe, celle de la lumière sur la direction du mouvement des pucerons est indirecte, l'animal étant obligé à se mouvoir dans une certaine direction par l'intermédiaire d'une accélération de réactions photochimiques.

Nous désignerons maintenant comme positivement héliotropiques les animaux qui sont obligés de tourner la tête vers la source de lumière ou de se mouvoir vers elle, comme négativement héliotropiques ceux qui sont orientés ou dirigés dans leur mouvement à l'opposé de cette direction[1].

à la ligne qui joint les deux sources lumineuses, puisque sur cette ligne les deux yeux sont également influencés par la lumière. Sur ce point, comme l'a dit justement Bohn, la réaction héliotropique automatique des animaux diffère du mouvement d'un être humain qui va vers l'une des sources de lumière, le mouvement n'étant pas, dans ce cas, déterminé par l'héliotropisme.

1. Qu'un animal soit positivement ou négativement héliotropique, cela dépend du fait que la lumière amène une augmentation ou une diminution de tension des muscles. Pourquoi la lumière peut produire ces deux effets opposés, nous ne le savons pas encore.

Les pucerons ne sont ici qu'à titre d'exemple. On peut montrer les mêmes phénomènes d'héliotropisme positif avec une égale précision en se servant d'un grand nombre d'animaux, tant vertébrés qu'invertébrés. Nous ne pouvons naturellement énumérer ici tous ces cas. Le lecteur qui s'y intéresserait devrait consulter l'ensemble volumineux des travaux parus sur ce sujet. L'héliotropisme est extrêmement fréquent chez les larves d'animaux marins et d'insectes, mais on le rencontre aussi chez des animaux adultes.

Les animaux héliotropiques sont donc en réalité des machines photométriques. D'après les lois photométriques, l'intensité de la lumière varie comme le sinus de l'angle sous lequel la lumière frappe l'élément de surface de l'animal (ou comme le cosinus de l'angle d'incidence). La lumière oriente l'animal de telle manière que des éléments symétriques de sa surface photosensible soient frappés à peu près sous le même angle. En présence d'une seule source de lumière, cette condition se trouve remplie si l'axe de symétrie de l'animal se déplace dans la direction des rayons lumineux. Dans ce cas, la vitesse des réactions photochimiques est la même des deux côtés de l'animal et il n'y a pas de raison pour qu'il soit dévié de sa direction dans son mouvement de progression.

Des expériences sur l'héliotropisme des plantes ainsi que sur la perception de la lumière par notre rétine ont fait voir que l'effet de la lumière est proportionnel au produit de l'intensité par la durée d'illumination. Cette loi est identique

à la loi générale de Bunsen et Roscoë qui dit que l'effet chimique de la lumière est dans de larges limites proportionnel à ce produit. Nous ne savons pas encore si la loi de Bunsen est valable pour les animaux héliotropiques. S'il en était ainsi, nous devrions substituer cette loi à ce que les physiciens appellent la volonté chez ces animaux.

III

Les pucerons ailés servent d'exemple parce qu'ils remplissent la condition indiquée plus haut, c'est-à-dire que *tous* les individus sans exception vont vers la lumière. C'est pour une science mécanique un postulat de méthode que la loi ne comporte pas d'exception, ou que toute exception doit comporter une explication satisfaisante. On a bientôt vu que, comme on pouvait s'y attendre, tous les organismes dans leurs conditions normales d'existence ne sont pas également de bons sujets pour ces expériences. Beaucoup d'animaux ne sont pas du tout héliotropiques ; beaucoup montrent une réaction faible, d'autres une aussi nette que les pucerons ailés. C'est par suite un problème qui se pose de lui-même d'arriver à produire artificiellement l'héliotropisme chez des animaux qui, dans les conditions ordinaires, n'en présentent pas. Si dans un étang ou un lac d'eau douce, on récolte à midi ou dans l'après-midi avec un filet à plankton de petits crustacés, et qu'on les mette dans un aquarium éclairé d'un seul côté, on trouvera souvent que ces animaux

se déplacent dans le vase tout à fait au hasard et se distribuent irrégulièrement. Il y en a qui vont vers la source de lumière, d'autres dans la direction opposée, et la majorité peut-être ne se soucie pas de la lumière.

Le tableau change aussitôt si nous ajoutons à l'eau un peu d'acide, de préférence de l'acide carbonique qui pénètre facilement les cellules de l'animal. Ajoutons lentement à notre eau de l'eau chargée d'acide carbonique à raison de quelques centimètres cubes pour 50 centimètres cubes. Si la quantité ajoutée est convenable, tous les individus manifestent un héliotropisme positif très net, vont en ligne droite, autant que le permet l'imperfection de leurs mouvements de natation, vers la source de lumière et restent étroitement amassés sur la paroi éclairée du vase. Si l'on retourne celui-ci de 180°, les animaux reprennent leur route vers la nouvelle paroi éclairée. N'importe quel acide, et aussi l'alcool, agirait comme l'acide carbonique, mais moins énergiquement et beaucoup plus lentement. Les animaux qui étaient auparavant entièrement indifférents à la lumière, en deviennent esclaves sous l'action de l'acide carbonique[1].

Comment l'acide peut-il produire un tel résultat? Nous admettrons qu'il agit comme un sensibilisateur. La lumière produit des modifications chimiques, par exemple des oxydations, à la surface de l'animal, spécialement dans l'œil, comme on l'a indiqué dans le cas des pucerons. La masse

1. Loeb, *Pflüger's Archiv*, CXV, 564, 1906.

de substance photochimique soumise à l'action de la lumière est souvent relativement petite, si bien que quand la lumière touche un crustacé (copépode) d'un côté seulement, la différence entre les modifications chimiques sur les deux côtés du corps reste encore trop faible pour provoquer entre les muscles de l'un et de l'autre côté une différence de tension ou d'activité suffisante pour faire tourner l'animal vers la source de lumière. Mais, si nous ajoutons un acide, il pourra agir comme un catalyseur, de la même manière, par exemple, que dans la *catalyse des éthers*. Dans cette dernière catalyse, les acides n'agissent, d'après Stieglitz, qu'en augmentant la masse active de substance soumise à la modification chimique. Pour fixer provisoirement nos idées, nous admettrons que l'acide rend l'animal beaucoup plus positivement héliotropique en augmentant la masse active de substance photosensible. De cette manière, la même intensité de lumière qui auparavant ne produisait pas de réaction héliotropique peut maintenant en produire une qui soit positive et très forte, pour la raison que si l'animal n'est maintenant frappé que d'un seul côté par la lumière, la différence entre les produits de la réaction dans les deux rétines devient rapidement assez grande pour provoquer automatiquement une différence dans l'action des muscles des deux côtés du corps et une rotation de la tête vers la source de lumière.

Dans certaines formes, par exemple, dans *Daphnia* et chez certains copépodes marins, un

abaissement de température accroît aussi la tendance à l'héliotropisme positif. Si une simple addition d'acide est insuffisante pour rendre les Daphnies positivement héliotropiques, on peut souvent y arriver en abaissant en même temps la température.

IV

Les animaux qui présentent un fort héliotropisme positif et ceux qui ne réagissent pas du tout à la lumière n'offrent pas de difficultés à l'observateur. Au contraire, certains zoologistes ont trouvé difficile à expliquer la manière dont se comportent les animaux qui sont entre ces deux cas extrêmes. Par exemple, un auteur a écrit que pour une grande intensité lumineuse, les lois de l'orientation héliotropique se vérifient, mais que si la lumière diminue, l'animal réagit à la lumière par la méthode « d'essai et d'erreur ». Du point de vue chimique, la manière dont les animaux se comportent pour une faible intensité de lumière est aisée à comprendre. Si un animal positivement héliotropique est éclairé d'un seul côté, une rotation de la tête vers la source lumineuse ne se produira inévitablement que si la différence de vitesse de certaines réactions photochimiques atteint pour les deux yeux une certaine valeur. Si l'intensité de la lumière est suffisante et que la masse active de substance photochimique soit assez grande dans l'animal, il ne faut que peu de temps, par exemple une fraction de seconde, pour que la différence entre

les masses de produits de réaction formés des deux côtés de l'animal atteigne une valeur suffisante pour rendre inévitable la rotation de la tête vers la source de lumière. L'animal devient alors esclave de la lumière ; autrement dit, il peut à peine dévier de la direction des rayons lumineux, car s'il écarte la tête même pour une fraction de seconde de cette direction, la différence dans les produits des réactions photochimiques dans les deux rétines devient si grande que la tête revient automatiquement dans la direction de la source. Mais si l'intensité de la lumière ou la sensibilité de l'animal est plus petite, l'animal peut se détourner pendant une période plus longue de la direction des rayons. Il peut alors arriver que les animaux atteignent le côté éclairé du vase qui les renferme, mais ils n'y vont pas directement en ligne droite, et suivent, au contraire, une route en zigzag ou tout à fait irrégulière. Il n'y a donc pas une différence qualitative, mais quantitative dans la manière dont réagissent à une lumière forte ou faible les animaux héliotropiques, et il est par suite inexact de dire que le mouvement des animaux est dirigé vers la source lumineuse quand l'éclairage est intense, mais que pour un éclairage plus faible, ce qui se produit est essentiellement différent.

Il y a encore un autre point à considérer. Nous avons vu que l'acide augmente la sensibilité de certains animaux à la lumière, peut-être en augmentant la masse active de substance photochimique. Tout animal produit constamment des acides dans ses cellules, en particulier

des acides carbonique et lactique, et ces acides augmentent la tendance des animaux aux réactions héliotropiques. Il est probable qu'il y a aussi production de substances d'effet opposé, qui diminuent la sensibilité héliotropique des animaux. Des fluctuations dans la vitesse de production de ces substances produiraient aussi des variations de sensibilité héliotropique des animaux. Si, par exemple, la masse active de substance photosensible dans un copépode est relativement petite, une augmentation temporaire de la production de gaz carbonique pourrait augmenter assez la sensibilité de l'animal à la lumière pour le déterminer à se mouvoir pendant une période de quelques secondes droit vers la source. Puis, la production d'acide carbonique décroissant, l'animal redeviendrait indifférent à la lumière et se déplacerait dans une direction quelconque. Alors, la quantité d'acide carbonique venant à croître de nouveau, l'animal se dirigerait de nouveau pendant peu de temps vers la lumière. Des animaux ainsi faits se rassemblent finalement du côté éclairé du vase qui les contient, la somme algébrique des mouvements accomplis dans les autres directions tendant vers zéro d'après la loi du hasard. Mais il est bien évident que ces animaux ne viendront pas en ligne droite vers la source lumineuse. Un auteur qui n'a pas une tendance à interpréter chimiquement et physiologiquement les variations dans la manière dont se comportent de semblables animaux, ne peut naturellement expliquer comment elles se produisent. S'il est forcé de trouver une

explication, il conclura en proposant qu'il s'agit « d'essais et d'erreurs » ce qui n'est pas plus chimique ou scientifique que les explications des métaphysiciens en général.

Il y a des auteurs qui n'ont, semble-t-il, travaillé qu'avec des animaux qui n'étaient pas très fortement héliotropiques et dont la sensibilité à la lumière oscillait autour d'un seuil d'excitation, comme on l'a décrit plus haut. Ces animaux n'étaient pas un bon matériel pour des expériences d'héliotropisme et il est nécessaire d'accroître d'abord leur sensibilité à la lumière si l'on veut étudier sur eux les lois d'action de la lumière.

Je pense également que ce sont des observations faites sur des animaux insuffisamment sensibles à la lumière qui ont amené de nombreux auteurs à affirmer que les animaux héliotropiques ne se placent pas d'eux-mêmes dans la direction des rayons lumineux[1], mais qu'ils doivent d'abord apprendre à connaître la bonne orientation. Une expérience très décisive contredit cette assertion : les larves de *Balanus perforatus* se développent entièrement dans l'obscurité. Si l'on met un ovaire contenant des larves mûres dans un verre de montre contenant de l'eau de mer et placé dans l'obscurité, les larves se mettent en liberté, et si l'on vient ensuite à donner de la lumière, elles vont toutes aussitôt du côté du verre tourné vers la fenêtre. Elles possèdent donc un héliotropisme très nettement positif, avant d'avoir subi l'influence de la lumière.

1. Pourvu qu'il n'y ait qu'une source de lumière.

J'ai souvent vu, en mettant en expérience des pucerons ailés, qu'après avoir manifesté quelques fois la réaction héliotropique, ils réagissent ensuite à la lumière plus rapidement que tout d'abord. On pourrait interpréter cela comme un cas d' « éducation ». S'il ne s'agit pas là d'une diminution d'adhérence visqueuse des pattes ou de la suppression de tout autre facteur purement mécanique qui retarde la vitesse du mouvement, le phénomène peut être dû à la production d'acide carbonique ou lactique dû à l'activité musculaire[1].

V

Déjà dès 1889, j'avais fait remarquer que la sensibilité à la lumière d'un animal varie suivant les différentes conditions physiologiques, et que, par suite, dans les conditions naturelles, l'héliotropisme ne se rencontre souvent qu'à certains stades du développement ou dans certains états physiologiques d'un animal. J'ai indiqué plus haut que chez les pucerons on ne peut obtenir de réactions héliotropiques que lorsque ces animaux ont acquis des ailes et abandonné leur plante. L'influence des changements chimiques qui se produisent dans les animaux sur l'héliotropisme est beaucoup plus distincte dans les larves de

1. Le phénomène dit de l' « escalier » dans l'excitation du muscle est aussi attribué, et probablement à bon droit, à la formation d'acide. Ce phénomène, qui consiste en un accroissement de l'intensité de la contraction à chaque excitation nouvelle, est d'ailleurs comparable à l'accroissement de vitesse de réaction dans les expériences décrites ici, s'il ne lui est identique.

Porthesia Chrysorrhœa. Les larves sortent des œufs avant l'hiver et passent cette saison dans un nid à l'état de jeunes larves. L'adoucissement de la température au printemps les fait sortir du nid, et il en est de même quand il y a en hiver un réchauffement de la température. Quand les larves sortent ainsi du nid, elles présentent un fort héliotropisme positif et je n'ai jamais trouvé dans les conditions naturelles d'animaux dont la sensibilité héliotropique fût plus forte que celle des jeunes larves de *Chrysorrhœa*. Mais dès que ces animaux ont une fois pris de la nourriture, leur héliotropisme positif disparaît et ne se rétablit que si on les affame à nouveau[1]. Dans ce cas, il est évident que les modifications chimiques, directement ou indirectement liées à la nutrition, amènent une diminution permanente ou une disparition de la réaction photochimique. Chez les fourmis et les abeilles, l'influence de certaines substances sur les organes sexuels semble être le facteur qui détermine la production de l'héliotropisme positif. Les fourmis ouvrières ne montrent pas de réactions héliotropiques, tandis que chez les mâles et les femelles, au moment de la maturité sexuelle, se développe un héliotropisme positif net, dont l'intensité va en croissant.

C'est un fait bien connu que pendant la maturité sexuelle, il se forme des substances spéciales qui influencent divers organes. Par exemple,

1. Loeb. *op. cit.*, p. 24. (Le dernier fait a échappé à plusieurs auteurs.)

Leo Lœb a observé que les substances mises en liberté par la rupture d'un follicule ovarien déterminent dans l'utérus non gravide une sensibilité spéciale, qui fait que sous l'influence d'une excitation mécanique quelconque, il forme une caduque. Il aurait pu ainsi faire développer à volonté des caduques dans des utérus non gravides, tandis qu'en l'absence de circulation dans le sang de substance folliculaire, l'utérus ne réagirait pas de cette manière.

C'est un phénomène fréquent que des animaux soient positivement héliotropiques à certains états larvaires et soient à d'autres états ou insensibles à la lumière ou même négativement héliotropiques. Je ne ferai pas ici un exposé plus long de ces faits pour lesquels je renverrai à mes publications antérieures.

Ce changement dans la sensibilité héliotropique que déterminent certains produits du métabolisme dans le corps de l'animal est d'une grande portée biologique. J'ai fait remarquer dans des publications antérieures que c'est à un changement de cette nature que les jeunes larves ci-dessus mentionnées de *Chrysorrhœa* doivent la vie. Quand les jeunes larves sont réveillées de leur sommeil hibernal par les rayons du soleil de printemps, elles sont positivement héliotropiques. Leur héliotropisme positif ne leur laisse pas la liberté de leurs mouvements, mais les force à grimper en ligne droite à l'extrémité d'une tige ou d'un arbre. Ainsi trouvent-elles les premiers bourgeons. De cette manière, l'héliotropisme les guide vers la nourriture. Mais si elles

restaient ensuite héliotropiques, elles demeureraient invariablement attachées à l'extrémité des rameaux et mourraient de faim. Mais, comme nous l'avons indiqué, dès qu'elles ont mangé, elles perdent leur héliotropisme positif. Elles peuvent donc ramper vers le bas et le besoin de mouvement [1] qui caractérise si souvent les animaux les oblige à descendre jusqu'à ce qu'elles aient atteint une nouvelle feuille, dont l'odeur et le contact par l'excitation qu'ils provoquent, arrêtent le mouvement de marche de la machine et remettent en activité les organes de la nutrition.

Le fait que les fourmis et les abeilles deviennent positivement héliotropiques à l'époque de leur maturité sexuelle joue un rôle important dans l'économie vitale de ces créatures. Comme on le sait, l'accouplement de ces animaux se produit pendant ce qu'on appelle le vol nuptial. J'ai trouvé que chez les fourmis mâles et femelles d'un nid, l'héliotropisme positif va constamment en croissant jusqu'au moment du vol nuptial et que la direction de leur vol suit la direction des rayons du soleil. J'ai eu l'impression que le vol nuptial n'est qu'une simple conséquence d'un très haut degré de sensibilité héliotropique. Il semble en être de même chez les abeilles d'après les expériences suivantes décrites par Kellogg. Les abeilles étaient toutes prêtes à s'envoler de la boîte vitrée dont on faisait usage pour l'expérience dès qu'on enlevait brusquement l'enveloppe

1. La cause physico-chimique de ce « besoin de mouvement », qu'on peut remarquer chez beaucoup d'insectes et de crustacés, nous est encore inconnue.

qui maintenait cette boîte dans l'obscurité et qu'on y laissait pénétrer la lumière par en haut. La sensibilité héliotropique des animaux était si grande qu'ils grimpaient vers le haut à l'intérieur de la boîte, en suivant la direction des rayons lumineux et n'étaient pas capables de chercher l'orifice de la boîte et d'accomplir le vol nuptial. Ainsi, d'après ces observations, les abeilles sont au moment du vol nuptial des machines positivement héliotropiques.

Ces observations peuvent servir d'exemples de la manière dont l'analyse des phénomènes vitaux de certains animaux montre les tropismes parmi les éléments de ces phénomènes. On trouvera beaucoup d'observations de nature semblable chez Georges Bohn, Parker, Radl[1] et dans mes travaux.

VI

Sous l'influence de la théorie de la sélection naturelle, beaucoup de zoologistes et de psychologues ont accepté l'opinion que tout ce qu'un animal fait, il le fait pour son plus grand intérêt. La doctrine exacte de l'hérédité fondée par Mendel et qui a pris position de science organisée en 1900 réduit cette idée à sa juste valeur. Il est seulement vrai que les espèces qui posséderaient des tropismes capables de rendre impossibles leur reproduction et leur conservation disparaîtraient.

1. Radl, *Der Phototropismus der Tiere*, Leipzig, 1903.

Le galvanotropisme donne de ce fait un exemple très net. En faisant passer dans une auge remplie d'eau un courant galvanique, et en mettant des animaux dans l'auge, on peut observer pour beaucoup d'entre eux qu'ils prennent une orientation en relation avec la direction du courant et qu'ils se meuvent dans le sens de ce courant ou en sens opposé. C'est ce phénomène qu'on appelle galvanotropisme. Pour le galvanotropisme, les lignes ou les courbes de courant jouent le même rôle que les rayons lumineux pour l'héliotropisme. Au point où ces lignes de courant pénètrent dans les cellules[1] se trouvent concentrés des ions qui influencent les réactions chimiques. Le nombre des espèces qui montrent des réactions galvanotropiques typiques n'est pas si grand que le nombre des espèces qui possèdent un héliotropisme typique. C'est, selon moi, le résultat de la différence physique qui existe entre l'action de la lumière et celle du courant électrique. La lumière agit essentiellement sur la surface libre d'un animal, tandis que le courant électrique affecte toutes les cellules et les nerfs. Ainsi l'action du courant sur la peau se complique et se modifie de l'action qu'il exerce en même temps sur les troncs nerveux et sur le système nerveux central. D'où un résultat beaucoup plus compliqué que celui de l'action de la lumière où la peau et la rétine seules interviennent essentiellement. Pour cette raison, un galvanotropisme

1. Ou bien où le mouvement des ions dans la cellule se trouve retardé.

net se rencontre plus souvent chez les organismes à structure simple, comme sont, par exemple, les organismes mono-cellulaires, que chez les vertébrés, bien qu'on puisse faire aussi la preuve de son existence chez ces derniers.

Le galvanotropisme est d'ailleurs uniquement un phénomène de laboratoire. A l'exception de quelques individus qui dans les dernières années sont tombés entre les mains de physiologistes travaillant sur le galvanotropisme, il n'y a pas d'animal qui ait jamais l'occasion d'être sous l'influence du courant électrique. Et cependant le galvanotropisme est une réaction remarquablement commune chez les animaux. On pourrait difficilement trouver un fait qui soit plus directement en contradiction avec l'opinion que les réactions chez les animaux sont déterminées par leurs besoins ou par la sélection naturelle.

On pourrait être conduit à supposer que le galvanotropisme et l'héliotropisme ne sont pas comparables. Ce sont cependant en fait des phénomènes de la même catégorie avec cette restriction déjà mentionnée plus haut que la lumière n'agit généralement que sur la surface de la peau tandis que le courant électrique influence toutes les cellules du corps. Comme on l'a déjà fait observer, les complications parasites, dues à cette dernière circonstance disparaissent pour la plus grande part quand on travaille avec des organismes mono-cellulaires, et l'on doit s'attendre à ce que les réactions galvaniques et héliotropiques se ressemblent davantage dans ce cas à condition de travailler avec des organismes qui

soient sensibles aux deux influences. Cette attente se réalise. Les algues de l'espèce *Volvox* sont à la fois héliotropiques et galvanotropiques. Les recherches que, Holmes et moi, nous avons faites sur l'héliotropisme et celles de Bancroft sur le galvanotropisme de ces êtres indique que le mécanisme de ces deux sortes de réactions est le même chez les *Volvox* et qu'elles se montrent déterminées au même degré.

Claparède soulève cette objection que les réactions galvanotropiques sont purement imposées tandis que les réactions héliotropiques sont commandées par l'intérêt de l'animal[1]. Mais cette opinion n'est pas d'accord avec les faits. La raison pour laquelle l'héliotropisme peut parfois être utilisé, comme nous l'avons vu, tandis que le galvanotropisme est sans valeur biologique, est que le courant électrique n'existe pas dans la nature. On peut d'ailleurs montrer également que l'héliotropisme est précisément aussi dépourvu d'utilité pour beaucoup d'animaux que le galvanotropisme. J'ai, par exemple, fait remarquer, il y a vingt ans, que certaines variétés d'animaux qui ne peuvent pas du tout vivre à la lumière, comme par exemple les larves de — « *goatmoth* » — qui vivent sous l'écorce des arbres, peuvent montrer un héliotropisme positif. J'ai trouvé, d'autre part, que le crabe, *Cuma Rathkii*, qui vit dans la boue du port à Kiel, manifeste quand on le retire de la boue et qu'on l'amène à la

1. Claparède, « Les tropismes devant la psychologie. » *Journ. f. Psychologie u. Neurologie*, XIII, 150, 1908.

lumière un héliotropisme positif. Il est donc exactement aussi incorrect d'affirmer que les réactions héliotropiques sont commandées par l'intérêt biologique de l'animal que de le prétendre pour le galvanotropisme. Nous devons donc nous libérer d'abord de toute surestimation de la sélection naturelle et accepter les conséquences de la théorie d'hérédité de Mendel, d'après laquelle il y a lieu de regarder l'animal comme un agrégat de qualités héréditaires indépendantes.

VII

On a essayé de prouver que les organismes sont accordés à une certaine intensité lumineuse, et qu'ils règlent leur héliotropisme de manière à atteindre invariablement cette intensité de lumière qui correspond le mieux à leur bien être. J'ai pensé que c'est là aussi une suggestion imposée aux chercheurs par une application exagérée de la théorie de la sélection naturelle. J'ai expérimenté sur un grand nombre d'animaux ; mais en déterminant clairement les conditions physiques de l'expérience, je n'ai jamais trouvé une seule indication d'une telle adaptation. Dans tous les cas, on a vu les animaux positivement héliotropiques manifester cette propriété pour toute intensité de lumière à partir du seuil d'excitation. Ainsi les pucerons ailés, ou les larves aptères de *Chrysorrhœa*, ou les copépodes qu'on a rendus héliotropiques au moyen des acides, vont vers la lumière, que ce soit celle qui vient directement du soleil, ou la lumière réfléchie du

ciel, ou celle d'une lampe faible pourvu qu'elle dépasse la valeur d'intensité limite (seuil) néces-

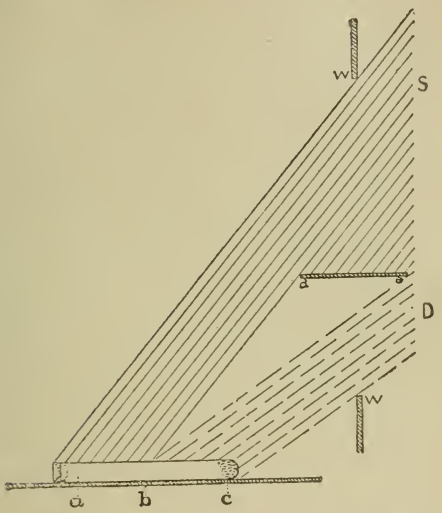


Fig 21. — Dispositif pour montrer que les animaux positivement héliotropiques se meuvent vers la source de lumière, même si, cela faisant, ils vont de la pleine lumière du soleil à l'ombre. *W W* est une fenêtre à travers laquelle tombe la lumière *S* du soleil. Une planchette *d e* empêche les rayons *S* du soleil d'atteindre la partie *b c* de la table voisine de la fenêtre et cette partie est dans l'ombre. Elle ne reçoit que la lumière diffuse *D* du jour.

On met sur la table un tube à essais *a c* à angle droit du plan de la fenêtre. Au début de l'expérience, les animaux, par exemple des pucerons ailés, sont tous en *a*. Ces animaux viennent tout d'abord vers la fenêtre, mais au lieu de s'arrêter en *b*, ils continuent leur mouvement et passent de la lumière du soleil à l'ombre, se dirigeant vers la source, jusqu'à ce qu'ils atteignent l'extrémité *c* du tube voisine de la fenêtre, mais placée à l'ombre, où ils demeurent indéfiniment.

saire à la réaction. J'ai pu montrer ainsi que des animaux héliotropiques vont vers la source de

lumière, même si les conditions sont telles que cela les mène de la pleine lumière vers l'ombre[1]. Je n'ai jamais observé un « choix » d'une intensité convenable de lumière.

Ce qu'il y a probablement derrière ces interprétations du « choix d'une intensité convenable de lumière », c'est le fait que, dans certaines conditions, les produits de réaction formés par l'action photochimique de la lumière peuvent s'opposer à l'héliotropisme positif. J'ai trouvé un cas très net de ce genre chez les larves nouvellement écloses de *Balanus perforatus*, qui sont positivement héliotropiques. Si elles sont placées à la lumière d'une lampe à mercure en quartz (d'Heraüs), très riche en ultra-violet, les larves positivement héliotropiques deviennent aussitôt négativement héliotropiques. Pour ces expériences, il faut ne mettre les larves que dans une masse d'eau de mer peu profonde.

Même dans une forte lumière non aussi riche en rayons ultra-violets que la lumière de la lampe à mercure, on peut parfois transformer de positif en négatif l'héliotropisme des animaux. C'est ce qui arrive, par exemple, pour les larves de *Polygordius*. Mais il serait faux de parler dans ce cas d'une adaptation des animaux à une certaine intensité de lumière. C'est simplement, selon

1. Souvent même sans un instant d'arrêt. Chez les animaux sensibles aux différences (voir chap. suiv.), il se produit dans cette expérience un arrêt au moment du passage de la lumière à l'ombre, mais ils n'en vont pas moins aussitôt dans la direction de la source. Le lecteur trouvera un compte rendu plus détaillé de cette expérience dans mon livre : *la Dynamique des phénomènes de la vie.*

moi, un cas où un produit de métabolisme, ou bien modifie l'action photochimique, ou bien influence le système nerveux central de façon que l'excitation de la rétine par la lumière affaiblisse au lieu de le renforcer le tonus musculaire.

Les autres erreurs sont peut-être dues en partie aux conditions expérimentales compliquées dans lesquelles des auteurs se sont placés au lieu de les choisir simples. Ils se servent, par exemple, d'un prisme creux rempli d'encre dans le but de pouvoir obtenir un affaiblissement progressif de l'intensité lumineuse. Dans la demi-obscurité ainsi produite, l'intensité de la lumière reste souvent au-dessous ou au voisinage du seuil d'excitation, et les auteurs deviennent victimes d'une classe d'erreurs que nous avons signalées en parlant de l'influence des intensités trop faibles de lumière.

VIII

Les phénomènes héliotropiques sont déterminés par les vitesses relatives des réactions chimiques qui se produisent au même moment dans les éléments symétriques de la surface d'un animal. Il y a une seconde classe de phénomènes qui sont déterminés par une variation brusque de la vitesse des réactions chimiques dans les mêmes éléments de surface. C'est chez des vers tubicoles marins dont les branchies sont exposées à la lumière qu'on a signalé les réactions les plus nettes à une variation brusque d'intensité lumineuse. Si l'intensité lumineuse dans l'aquarium

vient à subir une brusque diminution, les vers rentrent rapidement dans leurs tubes. Une augmentation brusque de lumière ne produit rien de tel. Avec d'autres formes, telles que les planaires par exemple, une diminution brusque de l'intensité lumineuse amène une diminution de mouvement. Ces animaux se rassemblent de préférence dans les endroits où l'intensité lumineuse est relativement faible. J'ai appelé ce mode de réaction qui marque la sensibilité aux variations d'intensité d'une excitation, sensibilité différentielle (Unterschiedsempfindlichkeit, differential sensibility) pour le distinguer des tropismes [1].

Il est à peine nécessaire de faire remarquer ici que les effets de rapides changements d'intensité, quand ils sont considérables, peuvent aisément compliquer et rendre complètement indistincts les phénomènes héliotropiques. Dans les Hypotriches et autres infusoires, la sensibilité différentielle est très considérable en ce qui concerne un attouchement brusque ou une altération brusque du milieu chimique et comme les vers tubicoles, ils réagissent très rapidement par un mouvement en arrière. Leurs organes locomoteurs n'étant pas symétriques, mais arrangés avec une dissymétrie particulière, ils ne peuvent après un mouvement de progression reculer suivant la direction même de ce mouvement, mais dévient dans une direction

1. Loeb, « Ueber die Umwandlung positiv heliotropischer Tiere, u. s. w. » *Pflüger's Archiv*, 1893. Voir aussi les récentes recherches de Georges Bohn, *La naissance de l'intelligence*, Paris, 1909 ; « Les essais et les erreurs chez les étoiles de mer », *Bull. Inst. gén. psychol.*, 1907 ; « Intervention des réactions oscillatoires dans les Tropismes », *Ass. fr. pr. l'av. des Sc.*, 1907.

oblique, et il est par suite aisé de comprendre que ces animaux ne fournissent pas le meilleur matériel pour démontrer les lois de l'héliotropisme, étant donné surtout que leur sensibilité photochimique est faible. Jennings [1] s'est cependant servi de préférence d'observations sur de tels organismes pour combattre la théorie des tropismes. Exactement comme l'action d'un courant, l'action de la lumière est différente suivant qu'elle est constante ou intermittente. Si nous désirons ramener toutes les réactions animales à des lois physico-chimiques, nous devons faire entrer en considération, à côté des tropismes, non seulement les faits de sensibilité différentielle, mais tous les autres faits qui exercent une influence sur ces réactions. L'influence de ce mécanisme que nous appelons « mémoire associative » appartient aussi à cette catégorie, mais nous ne pouvons discuter cela davantage ici même. Le lecteur pourra se reporter à mon ouvrage [2] aussi bien qu'aux plus récents travaux de Bohn, *La naissance de l'intelligence* [3] et *La nouvelle psychologie animale* [4]. Considérons encore que les « idées » peuvent agir, tout aussi bien que le font les acides pour l'héliotropisme de certains animaux, pour accroître la sensibilité à certaines excitations, et qu'elles peuvent ainsi produire des mouvements semblables à ceux des tro-

1. Jennings, *The Behaviour of Lower Organisms*, 1906.

2. *Comparative Physiology of the Brain and Comparative Psychology*. New-York et Londres, 1900.

3. Paris. *Biblioth. de philosophie scientifique*, 1909.

4. Paris, *id.*, 1911.

pismes, c'est-à-dire des mouvements dirigés vers un but.

IX

A côté de la lumière et du courant électrique, la gravitation a aussi une influence d'orientation sur un grand nombre d'animaux. La majorité de ces animaux sont contraints à détourner la tête de la direction du centre de la terre et à se diriger vers le haut. On a longtemps ignoré de quelle manière l'orientation des cellules par rapport au centre de gravité de la terre pouvait influencer la vitesse des réactions chimiques, mais on a eu l'idée qu'un élargissement ou une diminution des surfaces de réaction pouvait former chaînon essentiel de liaison entre ces phénomènes. Si l'on admet que dans des cellules ainsi sensibles au géotropisme, il y a deux phases (par exemple deux fluides pas ou difficilement miscibles ou un solide et un liquide) de densité différente, qui réagissent l'un sur l'autre, une réaction se produit à la surface de contact. Chaque accroissement de cette surface accroît la masse des molécules réagissantes ; une modification des surfaces pourrait avoir le même effet. Enfin, il peut encore se présenter un autre cas qui se trouve peut-être réalisé dans les tiges et les racines végétales. Si dans les éléments sensibles au géotropisme, il existe deux masses de gravité spécifique différente, dont une seule réagisse sur la sève qui coule au centre ou à la périphérie du tronc, les cellules placées à la face supérieure

d'un tronc couché horizontalement posséderont une vitesse de réaction différente de celles qui sont à la face inférieure, puisque dans les premières les substances spécifiquement les plus lourdes sont dirigées vers le centre du tronc, tandis que dans les dernières ce sont les plus légères qui ont la même position. En conséquence, il y aura un côté dont la croissance sera plus rapide que celle de l'autre côté, d'où l'origine de la courbure géotropique[1]. Dans un œuf de grenouille, nous pouvons actuellement montrer directement l'existence de deux substances de masse spécifique différente et nous pouvons étudier la manière dont elles se comportent, puisqu'elles diffèrent dans ce cas par la couleur.

On a observé chez les animaux que l'orientation par rapport au centre de la terre est souvent moins rigoureuse après l'ablation de l'oreille interne. Mach le premier a émis l'opinion que les otolithes en sont peut-être la cause. Ils doivent, pense-t-il, exercer une pression sur les organes terminaux des nerfs sensoriels et toute variation de cette pression peut entraîner une modification de la position de l'animal. On admet généralement que cette idée a été contrôlée par l'expérience, mais je ne puis en tomber entièrement d'accord bien que j'aie le premier décrit des expériences qui paraissent appuyer la théorie des otolithes de Mach. J'ai trouvé que lorsqu'on enlève les otolithes de l'oreille interne d'un requin

1. Chapitre des « Tropismes » dans la *Dynamique de la matière vivante*.

avec une curette tranchante, l'orientation normale de l'animal en souffre, mais si on se borne à enlever les otolithes de l'oreille interne au moyen d'un courant d'eau de mer modéré, l'orientation n'en subit pas un dommage aussi net.

Dans le dernier cas, il reste douteux que toute la poussière d'otolithes ait été chassée de l'oreille. Le problème a été résolu par des expériences sur les carrelets qui ne possèdent qu'une seule grosse otolithe qu'on peut facilement enlever de l'oreille. E.-P. Lyon a réalisé ces expériences qui montrent que de cette opération il ne résulte pas de trouble d'orientation. Nous pouvons donc conclure que dans mes expériences d'enlèvement des otolithes par grattage, le trouble d'orientation a résulté de la lésion des terminaisons nerveuses dans les oreilles. Nous n'avons donc pas le droit de maintenir que l'orientation des animaux par rapport à la direction du centre de gravité de la terre est réglée par la pression des otolithes sur les extrémités nerveuses, mais bien que cette régulation se produit dans les terminaisons nerveuses elles-mêmes, et probablement comme résultat de l'existence à leur intérieur de deux phases de masse spécifique différente qui réagissent l'une sur l'autre. Un changement d'orientation des cellules par rapport au centre de gravité de la terre entraîne une modification des phases d'où résulte, d'une des manières indiquées plus haut, un changement de vitesse de réaction. J'ai depuis lors examiné les travaux sur la fonction des otolithes et des statolithes, et je suis arrivé à la conclusion que tous les auteurs qui

affirment que l'ablation des otolithes trouble l'orientation géotropique des animaux ont été victimes de la même erreur que moi. Ils ont blessé ou enlevé des terminaisons nerveuses. Dans le seul cas où l'ablation des otolithes sans déchirure ou sans autre lésion des terminaisons nerveuses peut être justement admise, il n'y a pas de trouble d'orientation.

Tandis que dans mon propre travail, je m'efforce de ramener les réactions complexes des animaux aux réactions plus simples telles que celles des végétaux et finalement aux lois physico-chimiques, la tendance opposée a autrefois eu cours. Il y a des botanistes, comme Haberlandt, Némec, et Fr. Darwin qui s'efforcent de montrer que les réactions plus simples des plantes peuvent se ramener aux réactions plus complexes des animaux. Au lieu de faire dériver aussi directement que possible les réactions tropiques des plantes de la loi d'action de masse ou de la loi de Bunsen et Roscoë, ils s'efforcent de montrer que des « organes sensoriels » existent dans les cellules végétales et Francé attribue même à celles-ci une « âme » et une « intelligence ». Je pense que, pour être logiques, ces auteurs doivent baser la loi d'action de masse sur l'hypothèse que les molécules et les ions possèdent des « organes sensoriels, une âme et une intelligence ». Il n'est probablement pas nécessaire de développer l'idée qu'il vaut mieux, pour les progrès de la science, faire dériver les phénomènes les plus complexes de composants plus simples que de procéder à rebours. Puisqu'une « explication » consiste sim-

plement à présenter un phénomène comme une fonction bien déterminée des variables dont il dépend, ce n'est pas selon moi un progrès, quand on rencontre dans la nature une fonction de deux variables, d'affirmer, sans en donner de preuves suffisantes, qu'elle dépend d'un nombre de variables plus grand.

Ces auteurs expliquent les réactions géotropiques des plantes en disant que, dans certaines cellules, il y a des grains d'amidon qui jouent le rôle des otolithes chez les animaux. Ils pensent que ces grains d'amidon exercent une pression sur des organes sensoriels ou sur des terminaisons nerveuses dans les cellules végétales et supposent que la « sensation de pression » de la plante donne lieu à la courbure géotropique. Je ne puis m'opposer à admettre que les grains d'amidon changent de place avec la position de la cellule, et je suis aussi prêt à accorder pour le moment que les grains d'amidon forment l'une des deux phases dans la cellule ; mais je ne vois pas de nécessité à admettre à côté de cela l'existence d'organes sensoriels intracellulaires qui perçoivent la pression des grains d'amidon. C'est, à mon sens, une complication inutile de rapports qui sont simples.

X

Les progrès des sciences naturelles dépendent de la découverte de rapports rationnels ou de lois naturelles simples. Nous trouvons qu'il y a en biologie deux classes de chercheurs, qui se dis-

tinguent par leur attitude vis-à-vis des lois simples ou des rapports rationnels. Les uns semblent avoir pour but de nier l'existence de telles lois, et chaque cas nouveau où une loi simple ne s'applique pas tout d'abord leur est une occasion de faire remarquer l'inexactitude de la loi. L'autre groupe de chercheurs a pour but de découvrir, non de discréditer des lois. Quand il leur arrive de découvrir une loi simple généralement applicable, ils savent qu'une exception apparente ne renversera pas la loi, mais qu'elle offre peut-être l'occasion d'une nouvelle découverte et d'une extension de la loi ancienne. Les lois de Mendel ont été brillamment confirmées dans un grand nombre de cas. Dans quelques cas cependant on constate des exceptions apparentes, dont il n'a pas toujours été possible de reconnaître d'abord la raison. Un premier groupe de chercheurs a reconnu que ces aberrations ne sont pas la preuve de l'inexactitude des lois de Mendel, mais qu'elles sont simplement le résultat de complications secondaires et souvent minimes ; ces chercheurs ont fait, partant de là, de nouvelles et fructueuses découvertes. Le rôle de l'autre groupe de chercheurs a été de s'efforcer de diminuer l'importance des lois de Mendel, et par là de retarder les progrès de la science.

Le cas est le même dans le domaine des tropismes. Les tropismes et les réactions analogues sont les éléments dont est pavé le chemin qui conduit à une conception rationnelle des réactions psychologiques des animaux, et je pense, par suite, qu'il est de l'intérêt du progrès scienti-

fique de poursuivre le développement de la théorie des tropismes animaux. Le fait que, dans un courant électrique, un même animal se meut souvent d'une façon différente que sous l'influence de la lumière, trouve son explication, pour l'observateur auquel la chimie physique est familière, dans le fait que le courant électrique produit des variations dans la concentration des ions à l'intérieur aussi bien qu'à la surface, tandis que l'action chimique de la lumière est essentiellement limitée à la surface. Certains auteurs pourtant négligent de considérer cette différence dans l'action des deux agents et se servent de la différence dans le mode de réaction de certains organismes à la lumière et au courant électrique, pour affirmer qu'il n'est pas permis de parler des tropismes comme de phénomènes régis par des lois générales; en d'autres termes, ils nient l'intérêt des tropismes. Les animaux sont en général construits symétriquement et les éléments moteurs des deux côtés du corps agissent généralement symétriquement. Par suite, l'orientation héliotropique, par exemple, se produit à peu près comme nous l'avons indiqué plus haut. Mais il y a des animaux, qui se meuvent latéralement, comme certains crabes tels que le « *fiddler-crab* ». Holmes a trouvé que ces crustacés vont aussi en marche latérale vers la lumière. Jennings en tire la conclusion suivante : « La position symétrique est un accident, non le fait fondamental de la réaction. »

En d'autres termes, il se sert de ces observations de Holmes pour montrer que le rôle attri-

bué à la symétrie n'a pas d'importance pour la théorie des tropismes. Je serais plutôt porté à adopter une autre conclusion : c'est que dans les crabes en question, il y a tout d'abord une connexion de la rétine avec les organes locomoteurs tout à fait différente de celle qu'on rencontre chez les autres crustacés, et ensuite qu'il y a là, en ce qui concerne la fonction des deux rétines, une particularité qui fait qu'elles n'agissent pas comme des éléments de surface symétriques. Je pense qu'il y a là de nouvelles découvertes à faire[1].

XI

Ces données peuvent suffire à faire comprendre à quel point de vue je me place. Pour moi, le but est de rendre les faits psychologiques accessibles à l'analyse au moyen de la chimie physique. Dans cette voie, il est actuellement possible de réduire une série de réactions, les tropismes, à de simples relations rationnelles. Beaucoup d'animaux dont le corps est symétrique non seulement dans sa forme, mais dans sa composition chimique, sont par là tenus de prendre une certaine orientation par rapport à certaines directions d'action, par exemple, celles de la lumière, d'un courant électrique, de la gravité, de la diffusion des substances chimiques. Cette orientation

1. J'en attends d'ailleurs qu'elles ne feront que confirmer les lois de l'héliotropisme. Cette attente est basée sur des faits analogues relatifs aux pleuronectides, faits que je ne puis d'ailleurs exposer ici. Personne ne soutiendra probablement d'ailleurs que l'existence des pleuronectides renverse toutes les lois relatives à la structure symétrique des animaux.

est automatiquement réglée d'après la loi d'action de masses. L'application de cette loi à cette série de réactions est ainsi rendue possible. Je considère comme inutile d'abandonner le terme de « psychologie comparée », mais le contenu de la psychologie comparée doit être, à mon avis, sous l'influence des travaux exposés ci-dessus, différencié du contenu de la psychologie spéculative. Je suis d'ailleurs aussi d'avis que le développement ultérieur de ce sujet tombera plutôt aux mains des biologistes auxquels la chimie physique est familière que dans celles des spécialistes en psychologie et en zoologie, car on ne peut pas en général espérer que les zoologistes et les psychologues auxquels manquent des connaissances physicochimiques soient attirés par le sujet des tropismes. Permettez-moi en terminant d'ajouter quelques remarques relatives à l'application possible des recherches sur les tropismes.

Je pense que la recherche des conditions qui produisent les tropismes peut être de grande importance pour la psychiatrie. Si nous pouvons au moyen d'un acide provoquer chez un animal indifférent d'ordinaire à la lumière, un héliotropisme qui l'attire irrésistiblement vers la flamme, si un résultat semblable peut dépendre d'une sécrétion des glandes génitales, nous nous trouvons, je crois, en présence d'un groupe de faits dans lequel on peut soumettre à l'expérience et étudier des phénomènes analogues à ceux de la psychiatrie.

Ces expériences peuvent également avoir une valeur du même ordre pour l'éthique. La plus

haute manifestation de l'éthique, je veux dire, l'acte d'êtres humains sacrifiant leur existence pour une idée, ne peut se comprendre ni du point de vue utilitaire, ni du point de vue de l'impératif catégorique. Il serait possible que, sous l'influence de certaines idées, il se produisît des modifications chimiques, par exemple des sécrétions internes dans le corps, capables d'accroître la sensibilité à certaines excitations à un degré tellement inaccoutumé que l'homme devienne l'esclave de ces excitations, exactement comme les copépodes le deviennent de la lumière quand on ajoute de l'acide carbonique dans leur eau. Depuis que Pawlow et ses élèves ont réussi à produire chez le chien la sécrétion salivaire au moyen de signaux optiques et acoustiques, il ne peut plus nous sembler étrange que ce que le philosophe appelle une « idée » soit un processus qui peut déterminer dans le corps des modifications chimiques.

III

QUELQUES DONNÉES ET QUELQUES CONCEPTIONS FONDAMENTALES RELATIVES A LA PHYSIOLOGIE COMPARÉE DU SYSTÈME NERVEUX CENTRAL[1].

1. L'intelligence de phénomènes compliqués dépend d'une analyse qui les résout en leurs composants élémentaires simples. Si nous nous demandons quels sont, dans la physiologie du système nerveux central les composants élémentaires, notre attention est attirée sur une classe de processus appelés réflexes. Un réflexe est une réaction causée par une excitation externe, et qui aboutit à un mouvement coordonné, par exemple la fermeture de la paupière quand un corps étranger touche la conjonctive ou le rétrécissement de la pupille sous l'action de la lumière. Dans chacun de ces cas, des modifications se produisent dans les terminaisons nerveuses sensorielles et amènent une modification dans l'état des nerfs. Cette modification arrive au système nerveux central, passe de là aux nerfs moteurs et aboutit aux fibres musculaires

1. Réimprimé de Loeb, J., *Comparative Physiology of the Brain and Comparative Psychology* (1899) avec l'autorisation de MM. G.-P. Putnam's Sons, New-York et Londres.

dont elle produit la contraction. Ce passage d'une région excitée au système nerveux central avec retour aux muscles périphériques porte le nom de réflexe. Il y a eu en physiologie une tendance croissante à faire des réflexes la base de l'analyse des fonctions du système nerveux central, et l'on a par suite attaché beaucoup d'importance aux processus qui leur sont liés et aux mécanismes nécessaires aux réflexes.

Le mot réflexe suggère une comparaison entre la moelle épinière et un miroir. Les excitations sensorielles sont censées se réfléchir de la moelle épinière vers les muscles; la destruction de la moelle épinière devrait par suite rendre le réflexe impossible, exactement comme la destruction du miroir empêche la réflexion de la lumière. Cette comparaison du processus réflexe dans le système nerveux central avec la réflexion de la lumière est du reste devenue depuis longtemps vide de sens, et il y a aujourd'hui peu de physiologistes qui en employant le mot réflexe pensent à son sens originel. En revanche, un autre caractère des réflexes a pris dans leur conception une importance prédominante, c'est la *finalité* d'un grand nombre de mouvements qui en dépend. La fermeture de la paupière et le rétrécissement de la pupille sont éminemment utiles en protégeant la cornée du contact dangereux des corps étrangers et la rétine des effets fâcheux d'une grande lumière. On a aussi insisté sur un autre caractère frappant de ces réflexes. Les mouvements qui se produisent sont si bien enchaînés et coordonnés

qu'une intelligence paraît intervenir pour les concevoir et les exécuter. Cependant, le fait qu'une grenouille décapitée peut avec la patte enlever une goutte d'acide acétique sur sa peau suggère la nécessité d'une autre explication. Un éminent psychologue a soutenu qu'on doit considérer les réflexes comme les effets mécaniques d'actes de volition des générations passées[1]. La cellule ganglionnaire semble la seule place où de tels effets mécaniques puissent s'emmagasiner. On l'a donc considérée comme l'élément le plus essentiel du mécanisme réflexe, les fibres nerveuses étant regardées, probablement à juste titre, plutôt comme des conducteurs.

Les auteurs, aussi bien ceux qui soutiennent la finalité de l'acte réflexe que ceux qui ne voient en lui qu'un processus physique, ont invariablement regardé la cellule ganglionnaire comme le porteur principal des structures nécessaires à la production des mouvements coordonnés complexes dans l'acte réflexe.

J'aurais eu aussi peu qu'aucun autre physiologiste une tendance à douter de la justesse de cette conception si l'établissement de l'identité des réactions des animaux et des plantes à la lumière n'avait montré que cette manière de voir n'était pas soutenable et n'avait offert du même coup une conception différente des réflexes Le vol de la mouche vers la flamme est un processus réflexe typique. La lumière excite les organes sensoriels périphériques, l'excitation

1. Il n'existe aucun fait expérimental à l'appui de cette idée.

est transmise au système nerveux central et de là aux muscles des ailes, et la mouche se précipite en volant dans la flamme. Ce processus réflexe est en tous points analogue aux effets héliotropiques de la lumière sur les organes végétaux. Les plantes ne possédant ni nerfs ni ganglions, l'identité de l'héliotropisme animal et végétal ne peut qu'amener à cette conclusion : les effets héliotropiques doivent dépendre de conditions communes à la fois aux animaux et aux plantes. A la fin de mon livre sur l'héliotropisme[1], j'ai exprimé cette opinion dans les termes suivants : « Nous avons vu que, chez les animaux qui sont pourvus de nerfs, les mouvements d'orientation vers la lumière sont exactement déterminés par les mêmes conditions extérieures et dépendent de la même manière des formes extérieures du corps que chez les plantes qui n'ont pas de nerfs. Ces phénomènes d'héliotropisme ne peuvent par suite dépendre de qualités *spécifiques* du système nerveux central. On a d'autre part fait cette objection que la destruction des cellules ganglionnaires arrête les processus réflexes. Mais cet argument n'est pas décisif, parce que l'arc nerveux réflexe est chez les animaux supérieurs le seul pont protoplasmique entre les organes sensoriels de la surface du corps et les muscles. Si nous détruisons les cellules ganglionnaires du système nerveux central, nous interrompons la continuité de la con-

1. Loeb, J., *Der Heliotropismus der Tiere und seine Uebereinstimmung mit dem Heliotropismus der Pflanzen.* Würzbourg, 1890. Une note préliminaire sur ces expériences a paru en janvier 1888.

duction protoplasmique entre la surface du corps et les muscles et il n'y a plus de réflexe possible. Puisque les cylindre-axes nerveux et les cellules ganglionnaires ne sont rien de plus que des formations protoplasmiques, nous sommes autorisés à ne considérer en eux que les propriétés générales du protoplasme, à moins que nous ne trouvions que les phénomènes ne peuvent être expliqués par ces propriétés seules.

2. On a présenté cette autre objection que bien que les végétaux dépourvus de système nerveux possèdent des réflexes, l'existence de cellules ganglionnaires chez les animaux rend nécessaire chez eux la présence de mécanismes réflexes spéciaux. Il est donc nécessaire de rechercher s'il n'existerait pas des animaux chez lesquels des réflexes coordonnés continueraient encore à exister après la destruction du système nerveux central. On ne peut s'attendre à un tel phénomène que dans des formes animales où la transmission directe des excitations de la peau au muscle ou l'excitation directe du muscle sont possibles, en outre de la transmission par l'arc réflexe. C'est ce qui arrive, par exemple, chez les vers et les ascidies. J'ai réussi[1] à démontrer chez *Ciona intestinalis* la conservation des réflexes complexes après ablation du système nerveux central[2].

1. Loeb, J., *Untersuchungen zur physiologischen Morphologie der Tiere*, II, Würzbourg, 1892.

2. Cet animal ferme son ouverture orale quand on le touche. C'est un réflexe comparable à la fermeture de la paupière quand on touche la cornée. Le système nerveux central de l'animal n'est formé que d'un ganglion. Après son ablation, l'orifice oral continue à se fermer sous l'influence d'une excitation mécanique.

Ainsi une étude de physiologie comparée met en lumière le fait que l'irritabilité et la conduction sont les seules propriétés essentielles aux réflexes et ce sont là deux propriétés communes au protoplasme entier. Les organes irritables de la surface du corps et la disposition des muscles déterminent le caractère de l'acte réflexe. La supposition que le système nerveux central ou que les cellules ganglionnaires sont le support spécifique des mécanismes réflexes ne peut être admise. Mais devons-nous maintenant en conclure que les nerfs sont chose superflue et inutile? Certainement non : leur importance réside dans le fait qu'ils sont des conducteurs plus rapides et plus sensibles que le protoplasme non différencié. A cause de ces qualités des nerfs, un animal est plus capable de s'adapter à un changement de conditions qu'il ne lui serait possible de le faire s'il en était dépourvu. Une telle propriété d'adaptation est absolument nécessaire à des animaux libres.

3. Quelques auteurs donnent à l'explication de tous les réflexes une base psychologique, mais la majorité des chercheurs n'expliquent ainsi qu'un certain groupe de réflexes, ceux qu'on nomme instinctifs. Les instincts sont définis de diverses manières, mais de quelque manière que la définition soit exprimée, il semble qu'on ait pensé que ce sont des réflexes héréditaires si adaptés à leur fin et de caractère si complexe qu'aucune abréviation venant de l'intelligence et de l'expérience ne pourrait leur avoir donné naissance. A cette classe de réflexes appartient l'habitude

que possèdent certains insectes, de déposer leurs œufs sur les matières dont les larves ont ensuite besoin comme nourriture. Si nous considérons que la mouche femelle ne fait plus attention à ses œufs après la ponte, nous ne pouvons nous lasser d'admirer avec quel soin apparent la nature prend soin de la conservation de l'espèce. Comment l'acte d'un tel insecte peut-il être déterminé, sinon par les mystérieuses structures qui ne peuvent être contenues que dans les cellules ganglionnaires ? Comment pouvons-nous expliquer l'hérédité de tels instincts si nous admettons comme un fait que les cellules ganglionnaires ne sont que des conducteurs d'excitation ? Il était impossible, soit d'établir une mécanique des instincts, soit d'expliquer leur hérédité d'une manière simple, en partant du point de vue ancien ; mais notre conception rend une explication possible. Parmi les éléments qui composent les instincts complexes, les tropismes (héliotropisme, chimiotropisme, géotropisme, stéréotropisme) jouent un rôle important. Ces tropismes sont identiques chez les animaux et les végétaux. Leur explication dépend d'abord de l'irritabilité spécifique de certains éléments de la surface du corps, et en second lieu, des caractères de symétrie du corps. A la surface du corps, des éléments symétriques jouissent de la même irritabilité, des éléments non symétriques, d'une irritabilité inégale. Ceux qui sont plus près du pôle oral sont plus irritables que ceux qui sont voisins du pôle aboral. Ces conditions obligent un animal à s'orienter par rapport à la source d'excitation de telle

manière que des points symétriques de la surface du corps subissent une excitation égale. De cette manière, les animaux sont amenés sans intervention de leur volonté propre vers la source d'excitation ou dans la direction opposée. Il n'y a dans tout cela rien à faire pour la cellule ganglionnaire que de conduire l'excitation, fonction que pourrait remplir toute sorte de protoplasme. Pour l'hérédité des instincts, il est seulement nécessaire que l'œuf contienne certaines substances qui déterminent les différents tropismes et les conditions capables de produire la symétrie bilatérale de l'embryon. Le mystère dont on a entouré la cellule ganglionnaire, non seulement a conduit à une conception peu claire de ces processus, mais a fait de plus obstacle à l'essai d'en trouver l'explication.

Il est évident qu'il n'y a pas de ligne de démarcation nette entre les réflexes et les instincts. Nous voyons que les auteurs préfèrent parler de réflexes lorsqu'il est question des réactions de diverses parties ou organes d'un animal à des excitations extérieures, et qu'ils emploient le mot instinct lorsque la réaction concerne l'animal dans son ensemble (comme dans le cas des tropismes).

4. Si le mécanisme d'un grand nombre d'instincts s'explique par les tropismes, qui sont communs aux animaux et aux végétaux, et si le rôle des cellules ganglionnaires se limite, comme dans tous les processus réflexes, à la transmission des excitations, nous sommes forcés de nous demander quelles sont les conditions

qui déterminent les mouvements coordonnés dans les réflexes, et en particulier dans ceux qui sont le plus compliqués. En supposant dans les cellules ganglionnaires l'existence de structures compliquées, mais inconnues et peut-être impossibles à connaître, on obtenait auparavant une limite commode à toute recherche dans cette direction. En supprimant cette supposition, nous sommes conduits à rechercher quelles sont les conditions qui peuvent déterminer le caractère coordonné des mouvements réflexes. Des expériences sur le galvanotropisme des animaux suggèrent qu'il peut y avoir une relation simple entre l'orientation de certains éléments moteurs dans le système nerveux central et la direction des mouvements du corps déterminés par l'action de ces éléments. Il y a peut-être là une base rationnelle pour les recherches futures sur les mouvements coordonnés [1].

5. Nous devons donc enlever aux cellules ganglionnaires tout rôle spécifique dans les mouvements spontanés, exactement comme nous le leur avons enlevé en ce qui concerne les réflexes simples et instinctifs. Par mouvements spontanés, nous entendons des mouvements déterminés en apparence par des conditions intérieures du système vivant. Rigoureusement

1. Depuis que ceci a été écrit, von Uexkuell a trouvé une loi qui pénètre dans l'explication du mécanisme de la coordination ; c'est qu'un muscle se montre plus excitable à l'état de repos, moins excitable à l'état de contraction. Comme la contraction d'un groupe de muscles exige le relâchement du groupe antagoniste, le caractère coordonné de l'action locomotrice semble devenir intelligible (1912).

parlant, il n'y a pas dans un animal de mouvement qui soit exclusivement déterminé par des conditions intérieures, puisque l'oxygène de l'air et un certain intervalle de température sont toujours nécessaires pour conserver l'activité du corps, même pendant un court intervalle de temps.

Nous devons établir une distinction entre les mouvements spontanés simples et conscients. Parmi les premiers, nous considérerons deux sortes de processus, les processus spontanés non périodiques et les processus spontanés rythmiques ou automatiques. Ces derniers sont pour nous importants à considérer. La respiration et la contraction du cœur appartiennent à cette catégorie. Les mouvements respiratoires semblent indiquer que l'activité automatique *peut* avoir son origine dans les cellules ganglionnaires, et l'on en a conclu que tous les mouvements automatiques sont l'effet de structures spécifiques des cellules ganglionnaires. Des recherches récentes ont d'ailleurs transporté le problème des contractions rythmiques spontanées du champ de la morphologie dans celui de la chimie physique. Les qualités particulières de chaque tissu sont en partie dues au fait qu'il contient certains ions (Na, K, Ca et d'autres) en proportions définies. En modifiant ces proportions, on peut conférer à un tissu des propriétés qu'il ne possède pas ordinairement. Si dans les muscles moteurs du corps on augmente le nombre des ions Na et qu'on diminue celui des ions Ca, les muscles peuvent se contracter rythmiquement comme le

cœur. Ce n'est que la présence des ions Ca dans le sang qui empêche les battements rythmiques des muscles dans notre corps. Comme ces muscles ne renferment pas de cellules ganglionnaires, il est certain que la propriété de contraction rythmique spontanée n'est pas due à un caractère morphologique spécifique de telles cellules, mais à des conditions chimiques définies qui ne sont pas l'apanage exclusif des cellules ganglionnaires [1].

Le caractère coordonné des mouvements automatiques a souvent été expliqué par l'hypothèse d'un « centre de coordination » qui est supposé exercer une sorte de fonction de police vis-à-vis des divers éléments et veiller à ce que leurs mouvements s'exécutent correctement. Mais les observations sur les animaux inférieurs montrent que la coordination des mouvements automatiques a pour cause le fait que l'élément dont la période est la plus rapide force les autres à adopter son propre rythme. La spontanéité non périodique est encore moins que la spontanéité périodique une fonction des cellules ganglionnaires. Les zoospores des algues, qui n'ont pas de cellules nerveuses, montrent une spontanéité égale à celle des animaux, porteurs de cellules ganglionnaires.

6. Nous n'avons pas touché jusqu'ici au problème le plus important de la physiologie qui est de rechercher par quel mécanisme s'accomplissent

1. Loeb, J., *American Journal of Physiology*, III, 327 et 383, 1900.

ces complexes de phénomènes qu'on appelle psychiques ou conscients. Notre méthode de recherche doit être la même que dans le cas des instincts et des réflexes. Nous rechercherons les processus physiologiques élémentaires qui composent les phénomènes compliqués conscients. Il y a des physiologistes et des psychologues qui considèrent la finalité de l'acte psychique comme son élément essentiel. Si un animal ou un organe réagit comme le ferait dans les mêmes circonstances un homme raisonnable, les auteurs déclarent que nous avons affaire à un phénomène de conscience. De cette manière, beaucoup de réflexes, surtout des actes instinctifs, sont considérés comme actes psychiques. On a même attribué la conscience à la moelle épinière, parce que beaucoup de ses réactions sont adaptées à une fin. Nous verrons dans les chapitres suivants que beaucoup de ces réactions sont plutôt des tropismes, qui se produisent de la même manière chez les végétaux. Les végétaux doivent donc avoir une vie psychique, et, en vertu de ce raisonnement, nous devrions aussi en attribuer une aux machines, puisque les tropismes ne dépendent que d'arrangements purement mécaniques. En dernière analyse, nous arriverions ainsi à pourvoir les molécules et les atomes de qualités mentales. Nous pourrions fonder cette opinion sur le simple fait que les phénomènes de développement embryologique et en général d'organisation présentent un degré de finalité qui peut même surpasser celui d'un acte réflexe ou instinctif, ou conscient. Et pourtant nous ne considérons pas

les phénomènes de développement comme dépendant de la conscience.

D'autre part, des physiologistes qui ont apprécié le caractère insoutenable de ces spéculations métaphysiques ont estimé que le seul parti à prendre était d'abandonner l'étude des mécanismes attachés à la conscience et d'étudier exclusivement les résultats des opérations cérébrales. Ce serait là jeter le grain avec la paille. L'erreur des métaphysiciens n'est pas de s'être attachés à l'étude de problèmes fondamentaux, mais d'avoir employé de mauvaises méthodes de recherche et substitué un jeu de mots à une explication basée sur des faits. Si la physiologie du cerveau rejette son problème fondamental qui est de découvrir les processus élémentaires qui rendent la conscience possible, elle abandonne ce qu'elle a de plus intéressant. Mais pour obtenir des résultats, il faut s'éloigner des erreurs des métaphysiciens et faire reposer les explications sur des faits et non sur des mots. La méthode doit être la même pour la psychologie animale que pour la physiologie cérébrale. Elle doit consister en une recherche exacte du processus fondamental qui intervient dans tous les phénomènes psychiques comme composant élémentaire. *Ce processus est, à mon avis, l'activité de la mémoire associative ou de l'association*. La conscience n'est qu'un mot pour désigner des phénomènes déterminés par la mémoire associative. Par mémoire associative, je désigne le mécanisme par lequel une excitation produit non seulement les effets qui résultent de la nature et de la structure spé-

cifique de l'organe irritable, mais encore ceux d'autres excitations ayant antérieurement agi sur l'organisme au même moment exactement ou à peu près que l'excitation considérée [1]. Lorsqu'un animal peut être éduqué ou instruit, il possède la mémoire associative. On peut montrer avec ce critérium que les Infusoires, les Cœlentérés et les Vers ne possèdent pas trace de mémoire associative. Dans certains groupes d'Insectes (fourmis, guêpes, abeilles, par exemple) on peut démontrer l'existence de la mémoire associative. C'est une tâche relativement aisée de rechercher parmi les représentants des divers groupes d'animaux lesquels possèdent et lesquels ne possèdent pas la mémoire associative. Notre critérium peut donc être d'un grand secours au développement de la psychologie comparée.

7. Notre critérium met fin à l'opinion métaphysique que toute matière, et par suite tout animal est pourvu de conscience. Nous sommes amenés à cette idée théorique que certaines espèces animales seulement possèdent la mémoire associative et sont pourvues de conscience, et cette propriété n'apparaît chez elles que lorsqu'elles ont atteint un certain stade du développement ontogénique. Cela vient de ce que la mémoire associative dépend d'arrangements mécaniques qui n'existent que chez certains animaux, et chez ceux-ci, seulement quand ils ont atteint un certain développement. Le fait que certains verté-

1. Loeb, J., « Beiträge zur Gehirnphysiologie der Würmer », *Pflügers Archiv*, LVI, 247, 1894.

brés perdent leur faculté de mémoire associative par la destruction des hémisphères cérébraux, cet autre fait que les vertébrés chez lesquels la mémoire associative est peu ou pas du tout développée (par exemple le requin ou la grenouille) ne montrent que peu ou pas de différence dans leurs réactions après la perte des hémisphères cérébraux sont d'accord avec cette opinion. Le fait que certains animaux possèdent seuls les arrangements mécaniques nécessaires à la mémoire associative, et par suite la conscience, n'est pas indépendant de celui que certains animaux seuls possèdent des arrangements mécaniques qui réunissent en un même point de la rétine les rayons issus d'un point lumineux. La liquéfaction des gaz est un exemple de changement brusque de condition par changement d'une seule variable ; il n'est pas surprenant qu'il y ait des changements brusques dans le développement phylogénique et ontogénique des organismes alors que ceux-ci possèdent de si nombreuses variables sujettes à se modifier, et si l'on songe à la facilité avec laquelle les colloïdes subissent des changements d'état.

Il devient évident que la découverte du mécanisme de la mémoire associative est la grande découverte à faire dans le domaine de la physiologie cérébrale et de la psychologie. Mais il est en même temps évident que ce mécanisme ne peut être découvert ni par des méthodes histologiques, ni par des opérations sur le cerveau, ni par la mesure de temps de réaction. Nous devons nous rappeler que tous les phénomènes vitaux

Universitas
BIBLIOTHECA

peuvent se ramener en fin de compte à des mouvements ou à des modifications qui se produisent dans des substances colloïdales. La question se pose de savoir quelles sont les propriétés des substances colloïdales qui rendent possible le phénomène de mémoire associative. Pour la solution de ce problème, l'expérimentation physico-chimique doit être combinée avec les expériences sur la physiologie du protoplasme. C'est des mêmes sources que nous pouvons espérer la solution de l'autre problème fondamental de la physiologie cérébrale, je veux dire celui du processus de transmission des excitations.

IV

LES DESSINS D'ADAPTATION CHEZ LES POISSONS ET LE MÉCANISME DE LA VISION[1].

Le mécanisme de l'action du cerveau nous est entièrement inconnu. Nous sommes incapables de porter nos regards dans le cerveau en action et les résultats objectifs de l'action cérébrale sont généralement de nature si différente de celle de l'excitation externe qui les provoque que nous ne pouvons le plus souvent rien en conclure sur la nature des processus qui s'accomplissent dans le cerveau.

Des résultats qu'il obtint d'expériences faites sur des chiens, Munk conclut autrefois qu'il y a une projection de la rétine dans une partie de l'écorce cérébrale qu'il a appelée sphère visuelle et que l'extirpation de certaines parties de cette sphère amène la cécité de parties correspondantes de la rétine. J'ai répété ces expériences sans en pouvoir confirmer les conclusions. En se basant sur d'excellentes observations de pathologie humaine, Henschen a d'ailleurs récem-

1. Ce chapitre a paru dans le *Physiologisches Centralblatt.* XXV, nº 22, 1912. Il est donné ici surtout à titre de conception du mécanisme qui réagit certains processus cérébraux.

ment fourni la preuve qu'une telle projection en somme existe, mais qu'elle est placée dans une partie de l'écorce différente de celle où Munk la croyait, je veux dire dans l'*area striata* (couches striées). Minkowski a pu confirmer par des expériences sur le chien les conclusions de Henschen. Ces observations et ces expériences suggèrent qu'il est possible que dans la vision il y ait une image formée non seulement sur la rétine, mais dans l'écorce cérébrale.

L'hypothèse que la vision a pour base la formation d'une image dans le cerveau est appuyée par un groupe de faits qui, à ma connaissance, n'ont jamais été considérés à ce point de vue.

Il est bien connu depuis assez longtemps que beaucoup d'animaux, en particulier certains poissons, adaptent la nature et la disposition de leurs couleurs au fond sur lequel ils arrivent à se trouver. Ce fait a été largement utilisé pour la théorie de la sélection naturelle. Il me semble que les mêmes faits fournissent également la preuve qu'une image des objets se forme dans le cerveau. Pouchet a fait voir, il y a de nombreuses années que l'adaptation des poissons au fond cesse dès qu'on leur enlève les yeux, ou qu'on empêche la formation d'une image rétinienne en rendant troubles les milieux réfringents de l'œil. Ce fait (confirmé par de nombreux observateurs) prouve que l'harmonie constatée entre la couleur et les dessins de la peau des poissons et leur milieu est établie par l'intermédiaire de l'image rétinienne, en d'autres termes que ce que l'on appelle adaptation des poissons à leur milieu ne vient

que d'une transmission à la peau de l'image rétinienne.

Il a d'ailleurs été observé que la destruction des fibres et des ganglions optiques dans le cerveau a la même action que l'extirpation des yeux, et l'on a enfin démontré que la section des fibres sympathiques qui se rendent aux cellules pigmentaires de la peau empêche également la formation d'une image du fond sur la peau. Ainsi nous connaissons le chemin par lequel l'image rétinienne est amenée jusqu'à la peau des poissons. Un point d'arrêt sur cette route est la terminaison des fibres optiques dans le cerveau. Puisque nous avons pu prouver l'existence d'une image de l'objet sur la rétine des poissons, puisqu'il est démontré que la figure obtenue sur la peau des poissons est une reproduction de l'image rétinienne, mais non de l'objet même (dans le cas présent, le fond), puisque d'ailleurs la transmission de l'image rétinienne à la peau se fait par l'intermédiaire du nerf optique, il s'ensuit que l'image doit traverser les stations centrales du nerf optique pendant son cheminement vers la peau.

Une image consiste en un certain nombre de points présentant des intensités lumineuses différentes et dont l'arrangement mutuel est défini et caractéristique de l'objet. Sumner a montré que certains poissons sont capables de reproduire sur leur peau des dessins assez compliqués (par exemple, un damier) formant le fond de l'aquarium. La reproduction du dessin est quelque peu imparfaite, mais si nous tenons compte des fac-

teurs secondaires qui la perturbent, le fait reste que les dessins de la peau sont une reproduction assez acceptable du dessin du fond. Il y a donc un arrangement défini des images des différents points lumineux du fond sur la rétine et un arrangement semblable des images des points lumineux sur la peau des poissons. Nous pouvons considérer chaque point de l'image rétinienne comme un point lumineux ou comme un point excitateur produisant un point-image correspondant dans les ganglions optiques primaires par l'action des fibres nerveuses qui le relient à ces ganglions. Chaque point-image dans les ganglions optiques primaires peut être à son tour considéré comme un point lumineux ou excitateur qui, par le moyen d'une fibre nerveuse spéciale, influence, soit un seul, soit un petit groupe de chromatophores de la peau. En raison de ce fait que la rétine est une mosaïque, nous ne pouvons bien concevoir la transmission de l'image rétinienne à la peau autrement qu'en supposant que l'arrangement relatif de chacun des points est conservé dans les fibres optiques et dans les ganglions terminaux du nerf optique. Dans cette supposition, il doit y avoir dans le ganglion optique primaire une distribution des intensités stimulatrices qui corresponde à la distribution des points-images de la rétine et qui pourra être à son tour appelée une image.

Ces observations faites sur les poissons et les conclusions qu'on en a tirées ici suggèrent l'idée que la vision est une sorte de téléphotographie.

V

QUELQUES FAITS ET QUELQUES PRINCIPES DE MORPHOLOGIE PHYSIOLOGIQUE[1].

I. — Hétéromorphose[2].

Les divers organes des animaux supérieurs ont un arrangement déterminé ; des épaules naissent les bras et du bassin les jambes, et nous ne voyons jamais des jambes se former aux épaules ni des bras à partir du bassin. Chez les animaux inférieurs l'arrangement des organes est tout aussi déterminé.

La figure 22 donne le diagramme d'un hydroïde, *Antennularia antennina*, très commun dans la baie de Naples. D'un faisceau de racines ou stolons s'élève à une hauteur de six pouces ou plus une tige verticale. De ce tronc principal sortent de minces et courtes branches régulièrement disposées qui portent des polypes sur leur côté supérieur.

1. Ce chapitre est emprunté aux *Biological Lectures* faites au Marine Biological Laboratory à Woods Hole, en 1893. avec l'autorisation de Ginn et C°.

2. *Untersuchungen zur physiologischen Morphologie der Tiere.* I. Heteromorphosis, Würzbourg, 1891. II. Organbildung und Wachstum, Würzbourg, 1892. Traduit dans *Studies in General Physiology*.

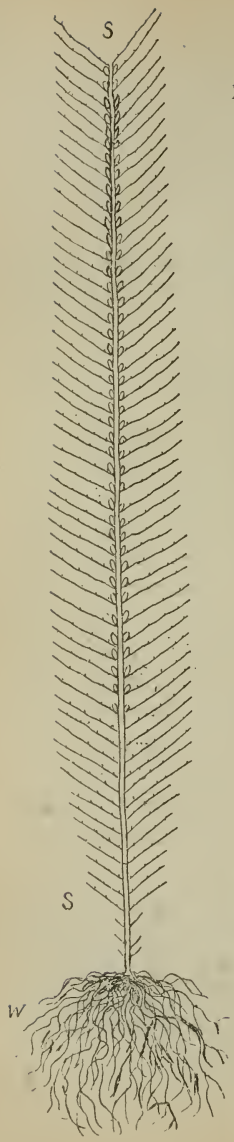


Fig. 22. — Un morceau de tige normale d'*Antennularia antennina*, hydroïde de la baie de Naples, à peu près en grandeur naturelle. *S*, *S*, tige. *W*, stolons ou racines.

Fig. 23. — Diagramme de la régénération normale d'un morceau *a b* d'*Antennularia* suspendu verticalement dans l'eau. Ce morceau forme des racines *W* à l'extrémité inférieure *b* et une nouvelle tige *S* à l'extrémité supérieure *a*. L'ancien arrangement normal des organes est ainsi reconstitué par le processus de régénération.

Fig. 24. — Diagramme de la régénération hétéromorphique chez *Antennularia*. Un morceau détaché *a b* du tronc est suspendu dans une position renversée, c'est-à-dire l'extrémité radicale *b* en haut et l'extrémité supérieure *a* en bas. Dans ce cas, l'extrémité apicale *a* forme des racines *W* et l'extrémité basale *b* une nouvelle tige qui croît vers le haut.

Fig. 23.

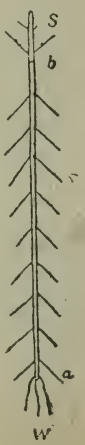


Fig. 24.

Nous ne trouvons jamais chez cet animal une racine naissant du sommet ou à la place d'une branche, ni des polypes attachés au côté inférieur d'une branche.

L'observation de ces faits suggère cette question. Quelles sont les conditions qui font qu'une seule espèce d'organes peut se former en certains points du corps? Il s'est trouvé que j'ai pu obtenir la réponse à cette question en recherchant tout d'abord s'il était possible ou non de faire croître tel organe que l'on voulait d'un animal à telle place que l'on désirait. Au cas où cela serait possible, la question à résoudre était de savoir si les mêmes conditions qui permettent de changer expérimentalement la disposition des organes sont aussi celles qui en déterminent la disposition dans l'état naturel. L'hydroïde, *Antennularia antennina*, dont il a été question, a paru fournir un sujet favorable à l'expérimentation en ce qui concerne la solution de ce problème et l'on a fait les expériences simples qui suivent.

Un morceau *a b* (fig. 23) d'*Antennularia* fut détaché et suspendu verticalement dans l'eau d'un aquarium, l'extrémité apicale *a* en haut et l'extrémité radicale *b* en bas. On a vu qu'au bout de peu de jours l'extrémité radicale *b* avait formé de petites racines *W*, qui s'accroissaient vers le bas et l'extrémité apicale *a* un nouveau tronc *S*.

Un morceau semblable fut détaché d'un autre exemplaire et fut suspendu la tête en bas dans l'aquarium (fig. 24). L'extrémité radicale *b*, qui

ici se trouvait en haut, forma un nouveau tronc *S*, et l'extrémité apicale *a*, qui était en bas, forma des racines *W*. Dans le tronc de formation nouvelle, l'arrangement des organes était le même que dans l'animal normal, c'est-à-dire que les branches qui s'en détachaient obliquement vers le haut portaient des polypes sur leur face supérieure. Ceci nous montre qu'il est possible de remplacer une tige par une racine et une racine par un apex. Ce phénomène de substitution d'un organe à un autre, je l'ai appelé hétéromorphose. Si le morceau détaché d'*Antennularia*, au lieu d'être placé verticalement dans l'aquarium, avait été disposé horizontalement, il serait arrivé quelque chose d'encore plus remarquable : les branches du côté inférieur se seraient mises à croître tout d'un coup verticalement vers le bas et ces éléments à croissance dirigée vers le bas n'auraient pas continué à être des branches, mais seraient devenus racines (fig. 25). Ceci peut être mis en évidence par des réactions physiologiques, les racines s'attachant à la surface des corps solides, par exemple le verre de l'aquarium, tandis que jamais les tiges ne manifestent une telle réaction : Les parties nouvelles qui se développent sur les branches placées au côté inférieur du tronc s'attachent aux corps solides avec lesquels elles viennent en contact. Elles sont d'ailleurs positivement géotropiques (c'est-à-dire qu'elles se dirigent vers le centre de la terre) tandis que les branches ne montrent jamais de géotropisme positif. Les branches du côté supérieur ne se transforment pas en racines. Ou bien elles périssent,

ou bien elles donnent naissance à de longues et minces tiges parfaitement droites qui s'accroissent verticalement vers le haut. Ces tiges sont en général trop minces pour porter des branches, mais en certains points de la surface supérieure du tronc principal, naissent de nouvelles tiges

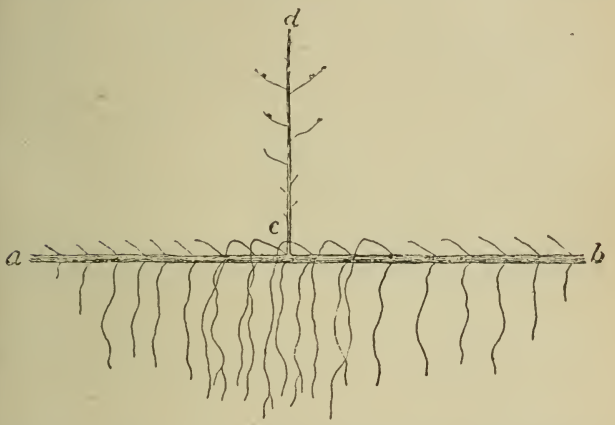


Fig. 25. — D'après nature. Régénération d'un morceau détaché *a b* d'une tige d'*Antennularia* placé horizontalement dans l'eau. Les branches du côté inférieur, qui avaient cessé de croître, s'allongent vers le bas en stolons et s'attachent aux corps solides. Au côté supérieur, une nouvelle tige *c d* croît verticalement vers le haut.

(*c d*, fig. 25) qui s'accroissent verticalement vers le haut et produisent les petites branches typiques qui portent des polypes.

Si nous plaçons le tronc dans une position oblique (fig. 26), le sommet *a* vers le haut, de chaque partie de ce tronc principal naissent de nouvelles tiges et des racines, mais avec cette diffé-

rence que les tiges se forment toujours du côté de l'élément de tronc placé au-dessus, et les racines du côté qui est au-dessous. Si le tronc est placé obliquement, l'extrémité radicale en haut,

Fig. 26. — Diagramme de la régénération d'un morceau *a b* de tige d'*Antennularia* placée obliquement dans l'eau. Du côté supérieur de la tige *a b*, de nouvelles tiges *S*, *S'*, *S''* s'accroissent verticalement vers le haut, tandis que du côté inférieur de cette tige, de nouvelles racines *W*, *W'*, *W''* se forment à l'opposé des nouvelles tiges.

L'influence de la gravitation s'est manifestée seulement chez *Antennularia antennina* et non dans d'autres formes d'*Antennularia*.

les branches du côté inférieur s'accroissent sous forme de racines, et à l'extrémité la plus élevée se forme comme d'ordinaire une tige.

Quels sont les résultats qui sont communs à toutes ces expériences? Les tiges naissent tou-

jours de l'extrémité ou de la face supérieures d'un élément, et les racines naissent toujours de l'extrémité ou de la face inférieures d'un élément. Ces faits ne peuvent être expliqués qu'en admettant que dans ce cas la gravitation détermine la place où naissent les organes.

Nous pouvons maintenant nous demander si l'action de cette force, la gravitation, commande également l'arrangement naturel des organes, de telle manière en particulier que les racines apparaissent seulement à la base de la tige et jamais au sommet ou à la place d'une branche. Je pense qu'il en est ainsi. En raison de son géotropisme négatif, le tronc s'accroît verticalement vers le haut. La gravitation ne laisse les racines se développer à aucune autre place qu'à la partie inférieure des organes, c'est-à-dire, dans les conditions normales, à la base de la tige. La même force oblige les polypes à se former seulement sur le côté supérieur des branches, et ainsi la disposition générale des organes est commandée par la gravitation. Mais comment la gravitation fait-elle croître les branches sur le côté supérieur et les racines sur le côté inférieur d'un tronc couché? C'est une question sur laquelle nous reviendrons plus loin.

La figure 27 donne la représentation d'un exemple d'hétéromorphose dans *Margelis*, hydroïde commun à Woods Hole, sur lequel on a effectué une autre série d'expériences.

Si l'on détache une tige ou un petit morceau de tige de cet hydroïde et qu'on le place dans un récipient contenant de l'eau de mer, en le pro-

tégeant soigneusement contre toutes sortes de mouvements, il se fait dans l'organisme un curieux changement. La plus grande partie — et dans quelques cas toutes les parties — des tiges qui touchent le verre donnent naissance à des racines qui se développent et très rapidement couvrent une large surface du verre. De cette manière, l'extrémité apicale de la tige peut

Fig. 27. — Hétéromorphose chez *Margelis*, hydroïde. En *a* et en *b*, où les extrémités des tiges touchent le fond de l'aquarium se forment de nouvelles racines ou stolons.

continuer à croître en un organe tout à fait différent, je veux dire une racine. Tout organe qui n'est pas en contact avec un corps solide donne naissance à des polypes. Même la racine principale, si elle n'est pas en contact avec un corps solide, cesse de croître en tant que racine, mais donne naissance à un grand nombre de petits polypes qui apparaissent à l'extrémité de longs pédoncules. La figure 27, que M. Tower a eu l'amabilité de me dessiner, montre une branche qui a formé de cette manière des racines à ses

sommets et des polypes sur ses racines. La tige a touché le fond du récipient avec ses extrémités apicales *a* et *b*. A ces extrémités se sont formées des racines. Du côté supérieur de la racine primitive qui n'était pas en contact avec le verre se développent ensuite de petits polypes. Tout point qui était en contact avec des corps solides a

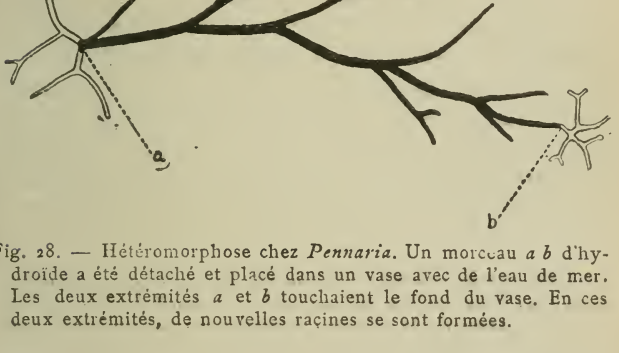


Fig. 28. — Hétéromorphose chez *Pennaria*. Un morceau *a b* d'hydroïde a été détaché et placé dans un vase avec de l'eau de mer. Les deux extrémités *a* et *b* touchaient le fond du vase. En ces deux extrémités, de nouvelles racines se sont formées.

donné naissance à des racines, et tout point en contact avec l'eau de mer à des polypes.

Ce n'est pas la seule espèce d'hydroïdes où l'on ait obtenu à Woods Hole des formes semblables d'hétéromorphose. Une autre espèce, *Pennaria*, s'y montre tout aussi favorable. Dans *Pennaria*, j'ai réussi à produire à plusieurs reprises des racines aux deux extrémités d'une petite tige qui ne produisait pas de polypes (fig. 28) [1].

1. Dans une Tubulariée, j'ai pu obtenir le résultat opposé, c'est-à-dire obtenir un animal qui se terminait à ses deux extrémités par

Dans ces expériences sur *Margelis* et sur *Pennaria*, les organes mis en contact avec des corps solides, s'ils continuent à croître, le font sous forme de racines. Les organes entourés d'eau de tous côtés s'ils continuent à croître le font sous forme de polypes. Chez *Margelis*, le contact avec un corps solide joue le même rôle que la gravitation dans le cas d'*Antennularia*. De quelle manière le contact peut exercer une influence, c'est ce qu'on verra plus loin; mais ici, il faut parler d'un autre point. Chez *Antennularia*, la gravitation non seulement détermine le point d'origine des divers organes, mais encore la direction dans laquelle ils s'accroissent; la tige, croissant vers le haut, est négativement géotropique; la racine, croissant vers le bas, est positivement géotropique. Dans *Penna-*

un polype et qui n'avait pas de racine. Weismann paraît admettre, dans son *Plasma germinatif*, que ce dernier résultat doit s'expliquer par le principe de la sélection naturelle, en raison de ce qu'un animal sans polypes ne pourrait continuer à vivre; par suite, il serait impossible de produire des racines aux deux extrémités. Chez *Pennaria*, cette soi-disant impossibilité se trouve réalisée. On pourrait dire que ces racines dans *Pennaria* peuvent ultérieurement donner naissance à des polypes: cela ne s'est pas produit dans le cas spécial que j'ai observé, bien que cela se fasse en règle générale; mais il en va de même dans le cas de *Tubularia*, où des polypes se forment aussi sur les racines. On pourrait peut-être dire que la formation des racines est dans *Pennaria* absolument nécessaire pour certains motifs; mais il est exactement aussi facile de produire des polypes aux deux extrémités. Même s'il était possible de mettre ces faits d'accord avec les principes de la sélection naturelle, la morphologie causale ou physiologique n'y gagnerait rien, les causes qui déterminent les formes des animaux ou des plantes étant seulement les diverses formes de l'énergie, au sens où ce mot est employé par les physiciens et n'ayant rien à faire avec la sélection naturelle.

ria, la nature du contact non seulement détermine le point d'origine des divers organes, mais encore la direction dans laquelle ils s'accroissent. Si nous amenons un polype de *Pennaria* en voie de développement au contact d'un corps solide, le polype commence à croître en s'écartant de ce corps et le nouveau pédoncule devient très rapidement presque perpendiculaire à la partie de la surface avec laquelle il s'est trouvé en contact.

J'ai nommé stéréotropisme cette forme d'irritabilité. Nous pouvons parler d'un stéréotropisme positif dans le cas de la racine et d'un stéréotropisme négatif dans le cas du polype. Ici encore nous pouvons nous demander si le contact avec des corps étrangers qui, dans ces expériences, détermine l'arrangement des divers organes ne peut avoir le même effet dans le développement naturel de l'organisme. Je pense qu'il en est ainsi. Le stéréotropisme négatif force les polypes à s'éloigner en croissant du fond dans l'eau et par suite les parties entourées d'eau ne forment que des polypes. Le stéréotropisme positif force les racines en contact avec le fond à s'y attacher et par suite les parties en contact avec le fond ne donnent naissance qu'à des racines. Ainsi il arrive que, dans les circonstances ordinaires, nous ne trouvons de racines dans cet animal qu'à la base où il touche le fond. Dans d'autres hydroïdes, le point d'origine de divers organes est déterminé par la lumière et dans d'autres encore nous trouvons des relations plus compliquées.

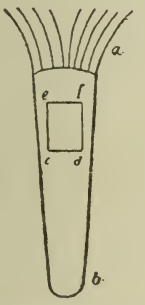
On pourrait penser après ce qui précède que de tels cas d'hétéromorphose ne se rencontrent que chez les hydroïdes, mais il n'en est pas ainsi. Nous en trouvons de pareils chez les Tuniciers. Une ascidie solitaire, *Ciona intestinalis*, a des taches oculaires autour des deux ouvertures dans la cavité pharyngienne. Si nous lui faisons une incision, il se forme des taches oculaires des deux côtés de la coupure [1].

II. — Polarisation.

En poursuivant les expériences précédentes, j'ai observé que, chez beaucoup d'animaux, je ne pouvais arriver à produire aucune sorte d'hétéromorphose. Ces animaux montraient, en ce qui concerne la formation des organes, un phénomène avec lequel nous sommes familiarisés pour l'aimant. Si nous brisons un aimant en morceaux, chaque morceau a un pôle nord du côté où l'aimant complet en possédait un. Il y a de même des animaux dont chaque morceau produit à chaque extrémité l'organe vers lequel elle était dirigée dans les conditions normales. Nous pouvons dans ces cas parler de polarisation. L'exemple le plus net nous en est fourni par une actinie, *Cerianthus membranaceus*.

1. Depuis que ceci a été écrit, des phénomènes d'hétéromorphose ont été obtenus chez beaucoup d'animaux. Herbst a trouvé que chez les crustacés une antenne peut être amenée à se former à la place d'un œil enlevé ; Van Duyne, Bardeen et Morgan ont observé des phénomènes d'hétéromorphose chez des Planaires, et ainsi de suite (1912).

Si nous découpons un morceau rectangulaire, *c d e f*, de la paroi du corps de *Cerianthus*, de nouveaux tentacules commencent aussitôt à croître sur ce morceau, mais seulement du côté *e f* (fig. 29), qui était tourné du côté oral de l'animal. Rien de pareil ne se produit sur les côtés *c e*, *d c* ou *f d*. La production de tentacules se fait



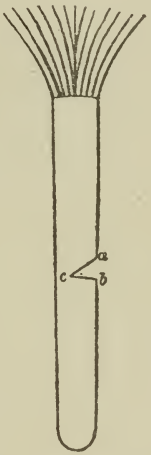


Fig. 29. — Schématique. Lorsqu'un morceau *c d e f* est découpé de la paroi du corps de *Cerianthus*, anémone de mer, de nouveaux tentacules se forment seulement au côté supérieur *e f* du morceau découpé.

Fig. 30. — Schématique. Lorsqu'une incision *a c b* est faite dans le corps de *Cerianthus*, de nouveaux tentacules se développent seulement sur la lèvre inférieure *c b*.

avant le début de toute autre régénération. On observe la même polarisation dans la modification suivante de l'expérience précédente. Si nous faisons une incision, *a c b* (fig. 30) sur la paroi du corps de l'actinie, il n'y a que la lèvre infé-

rieure *c b* qui produise des tentacules, tandis que la lèvre supérieure *a c* n'en produit aucun. Les deux parties se cicatrisent de telle manière qu'il se forme seulement la moitié d'une bouche entourée de ses tentacules *b* (fig. 31). Il est curieux de voir comment se comportent ces tentacules si nous leur offrons des parcelles de viande. Ils s'efforcent alors d'introduire ces parcelles dans le nouveau disque oral où devrait être la bouche, et ce n'est qu'après un effort de plusieurs minutes qu'ils s'arrêtent dans cette vaine tentative. J'ai cherché, mais sans succès, s'il serait de quelque manière possible de produire des tentacules à l'extrémité aborale d'un morceau découpé de l'animal.

Hydra se comporte en ce qui concerne la polarisation un peu autrement que *Cerianthus*. Si nous faisons une incision dans le tronc, il se forme un nouveau pôle oral tout entier, mais ce n'est là qu'une autre forme sous laquelle se manifeste la polarisation.

Un bon nombre d'animaux reproduisent seulement, pour autant que nous savons, les organes perdus, mais ne montrent aucune espèce d'hétéromorphose. Nous voyons donc que, tandis que chez certains animaux nous pouvons produire une hétéromorphose, dans d'autres il existe une polarisation absolument établie qui nous permet de produire seulement la régénération des parties perdues avec la disposition qui existe chez l'animal normal. Dans ce cas, nous devons admettre que des conditions *internes* inconnues déterminent l'arrangement des membres.

En outre des exemples d'hétéromorphose ou de polarisation qui se présentent séparément, nous trouvons des cas dans lesquels les deux phé-

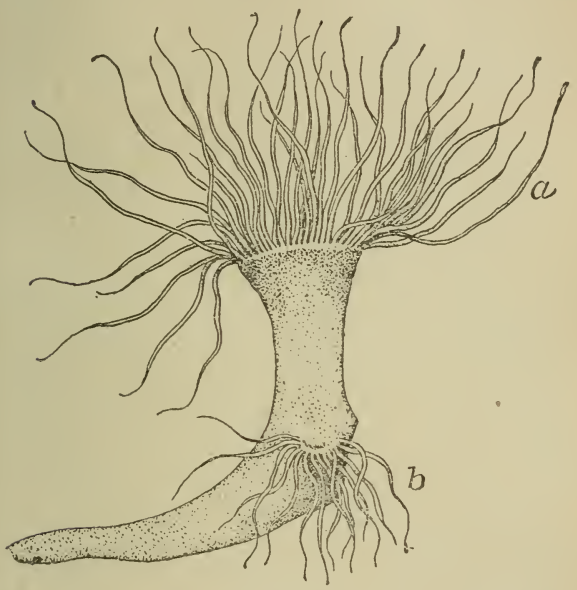


Fig. 31. — D'après nature. Formation d'une seconde tête dans *Cerianthus* après incision latérale en *b*. Il n'y a qu'une fraction du nombre normal de tentacules qui se forment. Cette fraction correspond à la fraction de la périphérie atteinte par l'incision. Il ne se forme pas de nouvelle bouche, mais si l'on présente au groupe de tentacules en *b* un morceau de viande, ils s'en saisissent et le pressent contre la place où devrait être la bouche, montrant ainsi le caractère purement mécanique de toutes ces réactions.

nomènes s'observent chez le même animal. Si nous découpons un morceau suffisamment large d'une tige de *Tubularia mesembryanthemum*,

et si nous le plaçons sur le fond d'un vase plein d'eau soigneusement protégé contre les vibrations, l'extrémité antérieure du morceau donne naissance à un nouveau polype, l'extrémité postérieure à une racine ; mais si nous suspendons la tige de telle manière que l'extrémité postérieure ne touche pas la surface du verre et soit suffisamment pourvue d'oxygène, cette extrémité produit alors un polype et nous avons un vrai cas d'hétéromorphose (fig. 32). Dans tous les cas, le polype de l'extrémité orale se forme le premier, et un temps relativement long (une ou plusieurs semaines) s'écoule avant que se forme le polype aboral. Dans un cas toutefois, j'ai pu amener la tige à former un polype à l'extrémité aborale aussi rapidement qu'à l'extrémité orale, et cela en empêchant ou en retardant la formation du polype oral. C'est ce qu'on peut réaliser en dimi-

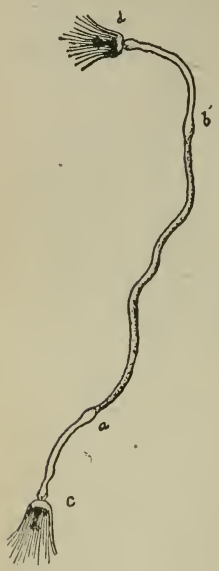


Fig. 32. — Hétéromorphose chez *Tubularia*. D'après nature. La *Tubularia* normale se termine à une extrémité par un stolon, à l'autre par une tête ou polype. Si l'on découpe un morceau *a b* et qu'on le suspende dans l'eau, une nouvelle tête ou polype *c* et *d* se forme à chaque bout. Nous pouvons ainsi produire un animal qui se termine par une tête aux deux extrémités du corps, tandis que l'animal représenté dans la figure 28 se termine aux deux bouts par un stolon ou pied.

nuant la quantité d'oxygène à l'extrémité orale. Dans ces conditions, les polypes aboraux étaient produits aussi rapidement que les polypes oraux [1].

III. — Les mécanismes de la croissance chez les animaux.

Dans le but d'arriver à expliquer les phénomènes de l'organisation, nous devons nous demander ce que sont les forces physiques qui déterminent la formation d'un nouvel organe. Nous savons que les sources premières d'énergie pour toutes les fonctions des organismes vivants sont des transformations chimiques. La question se pose ainsi : peut-on établir une relation entre les forces chimiques et les changements visibles qui s'effectuent dans la formation d'un nouvel organe ? La réponse à cette question est à chercher dans la connaissance des mécanismes de la croissance. Il est très remarquable que les mécanismes de la croissance laissent une page à peu près blanche dans l'histoire de la morphologie et de la physiologie animale. Je ne puis rapporter ici que le petit nombre d'expériences que j'ai effectuées à ce sujet ; mais heureusement cette question a été très soigneusement étudiée pour les végétaux et, comme mes expériences montrent que les conditions de croissance sont, au moins dans une certaine mesure, les mêmes chez les animaux

1. Il a été depuis trouvé indépendamment par Godlewski et par moi-même qu'en liant la tige d'une Tubulaire, les polypes se forment simultanément aux deux bouts (1912).

que chez les végéraux, nous avons une amorce de base pour notre travail.

Voici une brève esquisse du mode de croissance des plantes. Avant que la cellule s'accroisse, elle forme des substances qui attirent l'eau du milieu environnant, ou comme disent les physiciens, elle forme des substances qui rendent dans la cellule la pression osmotique plus élevée que les substances dont elles sont formées. Les parois de la cellule, ou plutôt la couche protoplasmique qui limite la paroi cellulaire possède des propriétés osmotiques particulières, en vertu desquelles elle se laisse librement traverser par les molécules d'eau, tout en s'opposant au passage de beaucoup de sels solubles dans l'eau. Il en résulte que lorsque des substances de pression osmotique élevée se forment à l'intérieur de la cellule, l'eau passe de l'extérieur à l'intérieur jusqu'à ce que la pression osmotique soit égale en dedans et en dehors. La paroi cellulaire s'étend, et, d'après Traube, de nouvelle matière se solidifie dans ses interstices élargis, rendant ainsi l'accroissement permanent. Ce mode de croissance est peut-être le plus net dans les graines en germination. L'accroissement de la température au printemps produit dans les graines des substances de pression osmotique plus élevée (attirant l'eau plus fortement) que les substances dont elles tirent leur origine. Il en résulte que l'eau entre dans la graine, la pression de l'eau dans les cellules de la graine étend leurs parois et la graine s'accroît. Les changements chimiques et osmotiques sont les sources

de l'énergie nécessaire pour surmonter la résistance à la croissance[1].

Dans le but de voir si je pourrais déterminer les causes mécaniques de la croissance chez les animaux, j'ai commencé à Naples des expériences sur *Tubularia mesembryanthemum*. J'ai pris de longues tiges appartenant à une même colonie et je les ai distribuées dans une série de vases contenant de l'eau de mer à diverses concentrations. Dans quelques-uns de ces vases, la concentration a été augmentée par l'addition de chlorure de sodium, et dans d'autres elle a été abaissée par addition d'eau distillée. D'après les lois de l'osmose, la quantité d'eau absorbée par les cellules de ces Tubulaires varie avec la concentration de l'eau de mer, la quantité en étant plus grande dans les solutions les plus diluées et moindre dans les plus concentrées. Si donc les mécanismes d'accroissement sont identiques chez les animaux et les végétaux, nous devons nous attendre à ce que plus l'eau de mer sera diluée, plus rapide sera l'accroissement de la tige de Tubulaire. Naturellement, ceci se limite là où l'eau commence à avoir un effet délétère. On a trouvé en fait que, dans certaines limites de concentration, l'accroissement de longueur des tiges pendant une même période atteignait son maximum dans l'eau de mer la plus diluée et son minimum dans l'eau de mer la plus concentrée. Il est remarquable que le maximum de croissance

1. La substance dont la formation amène le gonflement peut être un acide. J'ai observé que les acides amènent un gonflement des muscles et l'on a vu depuis que c'est là un phénomène général.

ne se rencontre pas dans l'eau de mer de concentration normale, mais dans l'eau de mer plus diluée bien qu'il puisse naturellement n'en être pas ainsi pour tous les animaux. La courbe suivante (fig. 33) donnera une idée de la relation entre la croissance et la concentration de l'eau de mer pour *Tubularia*. Les quantités contenues de chlorure de sodium contenues dans 100 cen-

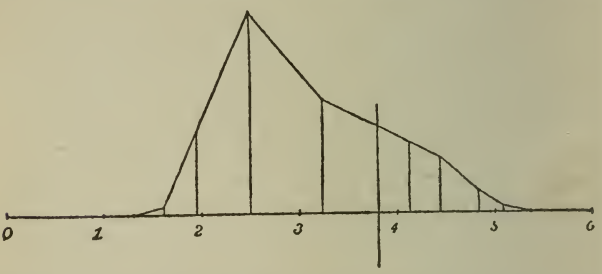


Fig. 33. — Courbe représentant l'influence de l'eau de mer diluée. Les abscisses représentent la concentration, les ordonnées la croissance correspondante par unité de temps. La croissance maximum a lieu pour une concentration de 2 à 3 p. 100 de sel, tandis que la concentration normale est indiquée par la ligne verticale placée entre 3 et 4 p. 100.

timètres cubes d'eau de mer sont représentées sur l'axe des abscisses, les valeurs des accroissements sont portées ordonnées.

Ces expériences et d'autres analogues, dont il ne peut être question ici faute de place, montrent que la croissance des animaux est déterminée par les mêmes forces mécaniques que celle des plantes. A une telle conclusion semble s'opposer le fait que beaucoup de cellules végétales

ont des parois solides, tandis que ce n'est pas le cas pour la plupart des cellules animales. Les parois cellulaires solides ne déterminent pas toutefois le caractère particulier de la croissance. Ce caractère est déterminé en premier lieu par les processus chimiques intérieurs à la cellule, qui ont pour résultat l'augmentation de pression osmotique, et en second lieu par les qualités osmotiques de la couche extérieure du protoplasme, laquelle se laisse traverser librement par l'eau mais non par tous les sels qui y sont dissous. Ces deux qualités sont indépendantes de la paroi cellulaire solide, et je ne vois pas de raison pour qu'une cellule animale ne possède pas de la même manière qu'une cellule végétale ces deux propriétés capitales.

Il était nécessaire de faire reposer sur des processus connus l'explication donnée ci-dessus du mécanisme de la croissance de la cellule animale. On était donc conduit à rechercher si, en cas de croissance, se produisent des processus chimiques qui fassent naître des substances de pression osmotique plus élevée que celles d'où elles viennent. Chacun sait que l'exercice des muscles augmente leur volume. On n'a pas donné de ce fait une explication satisfaisante. Si mon interprétation du mode de croissance était correcte, on devrait s'attendre à ce que, pendant l'activité du muscle, il y ait formation de substances qui produisent une pression osmotique plus élevée que celles d'où elles tirent leur origine. C'est exactement ce qui arrive. Ranke a récemment montré que le sang d'une grenouille tétanisée

perd de l'eau et que cette eau est absorbée par les muscles. Dans des expériences qui ont été faites par Miss E. Cooke dans mon laboratoire, nous avons pu montrer directement que pendant l'activité, la pression osmotique à l'intérieur de la paroi cellulaire augmente. Nous avons déterminé la concentration d'une solution de NaCl, ou plutôt de ce qu'on appelle le mélange de Ringer, dans lequel un gastrocnémien de grenouille ne subit ni gain ni perte d'eau. Nous avons trouvé que, tandis que la concentration pour le gastrocnémien au repos était d'environ 0,75 à 0,85 p. 100, elle variait pour le gastrocnémien préalablement tétanisé de vingt à quarante minutes de 1,2 à 1,5 p. 100 [1].

L'accroissement de pression osmotique à l'intérieur de la paroi cellulaire conduit pendant l'activité normale à une perte d'eau du sang et de la lymphe, et comme conséquence à un accroissement en volume. Le même muscle, aussitôt que son activité cesse, commence à diminuer de volume. L'activité joue donc dans la croissance du muscle le même rôle que la température dans la croissance de la graine.

J'ai cherché à établir si la segmentation, comme la croissance en général, est influencée par la

1. Cet accroissement de la pression osmotique est probablement dû à la formation d'un acide. Deux ans après la publication de cette conférence, j'ai montré que le muscle se gonfle dans une solution isosmotique, si cette solution est acide. Le travail récent de Pauli et Handovsky montre que le gonflement a pour cause la formation d'un sel entre l'acide et une base faible, qui est une protéine. Le sel de protéine est plus fortement dissocié que la protéine à l'éta de base

quantité d'eau contenue dans la cellule. Si nous diminuons la quantité d'eau dans l'œuf d'oursin, la segmentation est retardée et si nous employons de l'eau de mer à une concentration suffisamment élevée, elle peut être entièrement arrêtée. La quantité d'eau contenue dans la cellule joue donc encore un autre rôle dans le processus d'organisation et influence le processus de division cellulaire.

IV. — Production artificielle de monstruosités doubles ou multiples dans les oursins.

L'idée que la formation de l'embryon vertébré est une fonction de la croissance a été mise par His à la base de ses recherches embryologiques. Dans un travail magistral, His a montré comment l'inégalité de croissance détermine la différenciation des organes. Dans le blastoderme de poulet, par exemple, le premier pas dans la formation de l'embryon est un processus de plissement. Ainsi se forment un repli céphalique, un repli caudal, une gouttière médullaire et le système de plis amniotiques. D'après His, tous ces processus de plissement sont dus simplement aux inégalités de croissance, le centre du blastoderme croissant plus rapidement que la périphérie. On peut voir très simplement qu'un tel processus de croissance inégale doit conduire précisément à la formation d'un système de plis tel que nous le trouvons dans le blastoderme de poulet. Si nous prenons une mince feuille plate de caoutchouc, et que nous la placions sur une plan-

che à dessin, nous pouvons imiter une croissance plus grande dans le centre en plaçant deux attaches non loin l'une de l'autre dans le milieu de la feuille et en les tirant dans des directions opposées. Nous obtiendrons ainsi l'image d'une croissance inégale où le centre croît plus rapidement que la périphérie. Si maintenant nous fixons les attaches sur la planche de manière que le caoutchouc dans le milieu reste tendu, nous obtenons le même système de plis qu'on voit chez l'embryon de poulet. J'indique ce moyen de démontrer les effets d'une croissance inégale parce que les idées de His ont toujours été mises en doute par quelques morphologistes.

His a posé cette question : Pourquoi la croissance est-elle différente dans les différentes parties du blastoderme ? Mais au lieu d'en chercher la réponse au point de vue physiologique, il y a répondu au point de vue morphologique. D'après lui, les diverses régions de l'œuf non segmenté correspondent déjà aux différentes régions de l'embryon différencié. Mais cette théorie des régions germinatives préformées, comme on l'appelle, ne répond pas à la question : pourquoi certaines parties de l'embryon croissent-elles plus vite que d'autres ? Elle n'est pas néanmoins nécessairement en opposition avec la théorie de la croissance qu'on vient d'exposer précédemment. Partant de l'idée de His, nous pouvons bien imaginer que les diverses régions de l'œuf sont chimiquement quelque peu différentes et que ces différences chimiques entre les régions germinatives déterminent les différences de croissance du

blastoderme. Ainsi les phénomènes d'hétéromorphose montreraient que, chez certains animaux au moins, l'arrangement de régions germinatives préformées peut être changé par la gravitation, la lumière, l'adhérence, etc.

On pourrait se demander cependant ce qui, du point de vue de la mécanique morphologique détermine l'arrangement des diverses régions germinatives dans l'œuf. Si nous répondons « l'hérédité », on ne peut, de ce point de vue, faire usage d'une telle explication. Notre sang a une température d'environ 37°, mais bien que cette température ait été celle de nos parents, la température de notre sang n'est pas un héritage, mais le résultat de certains processus chimiques s'accomplissant dans nos tissus. Il est cependant possible que les forces moléculaires qui s'exercent entre les diverses substances chimiques de l'œuf déterminent une séparation de ces substances et par suite soient l'origine des dispositions fondamentales dans le futur embryon.

Driesch a fait voir [1] qu'en secouant un œuf d'oursin au stade de 4 cellules, ces 4 cellules peuvent être séparées et que chacune d'elles est capable de donner naissance à un embryon complet qui ne diffère que par la taille de l'embryon normal. Si la théorie des régions germinatives préformées avec ses modifications ultérieures était vraie, nous devrions nous attendre à voir chacune des cellules isolées donner seulement un quart d'embryon. Mais on a dit que l'isolement artifi-

1. *Zeitschrift f. wissensch. Zoologie*, t. LIII, LV.

ciel d'une cellule de segmentation détermine un processus de post-génération ou de régénération. Driesch toutefois a changé la manière dont se fait la première segmentation en soumettant l'œuf à une pression unilatérale. De cette manière, les noyaux sont amenés à des places un peu différentes de celles qu'ils auraient occupées dans le cas d'une segmentation normale. Il en est cependant résulté des embryons normaux. On pourrait toutefois objecter que la préformation des régions germinatives existait dans le protoplasme et non dans le noyau. J'ai fait une série d'expériences aux résultats desquels on ne peut faire les objections précédentes. Comme elles n'ont pas encore été publiées, j'en donnerai une description un peu étendue, bien que je ne puisse ici en exposer tous les détails.

J'ai mis des œufs d'oursin, de dix à vingt minutes après la fécondation, dans l'eau de mer diluée de 100 p. 100 par addition d'eau distillée. Dans cette solution, les œufs absorbaient tant d'eau que la membrane éclatait (*m*, fig. 34) et qu'une partie du protoplasme en sortait sous la forme d'une goutte (*b*, fig. 34) qui cependant demeurait souvent en rapport avec le protoplasme resté à l'intérieur de la membrane, lorsqu'on reportait les œufs dans l'eau de mer normale. Les œufs donnaient naissance à deux jumeaux adhérents, la partie rejetée *b* du protoplasme se développant aussi bien que la partie restée à l'intérieur de la membrane en un embryon normal et parfaitement complet. La partie du protoplasme qui d'abord avait réuni les deux gouttes donnait nais-

sance au lien par lequel les deux jumeaux étaient joints l'un à l'autre. Naturellement, il est arrivé souvent que par accident ou par suite d'un mouvement rapide, les deux jumeaux se sont séparés et se sont alors développés en embryons isolés parfaitement normaux. Comme nous ne pouvons admettre que dans tous les cas c'est la même portion du protoplasme qui s'échappe, nous devons

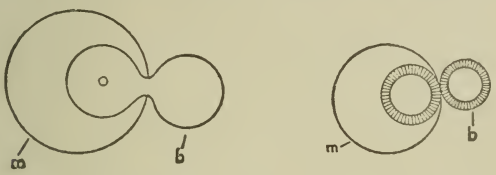


Fig. 34 et 35. — La figure 34 montre l'œuf fécondé d'oursin (*Arbacia*) placé dans l'eau de mer diluée. Le protoplasme se gonfle jusqu'à ce que la membrane *m* éclate et qu'une partie du protoplasme *b* s'écoule au dehors ; chacune des deux gouttelettes peut se développer en une blastula, de sorte que de l'œuf unique peuvent naître deux larves, comme le montre la figure 35.

conclure que toute partie du protoplasme peut donner naissance à des embryons parfaitement développés, sans égard à des régions germinatives préformées[1]. Dans beaucoup d'œufs, un écoulement de protoplasme s'est produit à plusieurs reprises. Dans ces conditions, chacune des gouttes du protoplasme peut donner naissance à un embryon, et j'ai obtenu non seulement des

1. D'après les données de plus récentes expériences, il est possible après tout que seules puissent se développer en embryons normaux les parties qui contiennent les diverses régions germinatives (1912).

embryons doubles, mais de triples et de quadruples croissant liés ensemble.

Il est remarquable que le développement de ces monstruosités se fait à peu près suivant la même loi que celui de l'embryon normal, pourvu qu'elles soient bien pourvues d'oxygène et également mises à l'abri des microbes et des infusoires. Le développement dans la plupart des œufs est si régulier et si typique que l'apparence est celle d'un arrangement préétabli en quelque manière. Il est d'ailleurs parfaitement possible que cet arrangement consiste en une séparation de différentes substances liquides dans l'œuf par suite des propriétés moléculaires de ces liquides. Une telle séparation peut naturellement être appelée une préformation de régions germinatives, mais ce serait là quelque chose de tout à fait différent de ce qu'on désigne actuellement sous ce nom.

V. — **Remarques théoriques.**

1. Tous les phénomènes vitaux sont déterminés par des processus chimiques. Que nous ayons affaire à la contraction d'un muscle, au processus de sécrétion, à la formation d'un embryon, ou simplement d'un organe, le cas est exactement le même. L'une des étapes que doit parcourir la morphologie physiologique, c'est de montrer dans chaque cas le chaînon qui relie les processus chimiques à la formation des organes. J'ai essayé de montrer que, dans quelques cas au moins, le chaînon considéré consistait en changements de pres-

sion osmotique déterminés par les changements chimiques qui s'accomplissent dans un organe en voie de croissance.

Mais ce fait seul n'expliquerait pas pourquoi nous observons des différences dans la forme des organes. Pour le comprendre, nous devons avoir présent à l'esprit que les processus de croissance doivent nécessairement être différents pour différents organes, par exemple pour la formation d'une racine et d'une tige. Comme la croissance est un processus qui consomme de l'énergie pour surmonter les résistances qu'il rencontre, des différences de croissance ne peuvent être déterminées que par l'inégalité, ou des quantités d'énergie mises en liberté dans les organes considérés ou des résistances à la croissance. Des différences dans l'énergie peuvent être le résultat de la diversité des processus chimiques qui déterminent la croissance. Nous sommes donc conduits à l'idée que des différences dans les formes des divers organes doivent être déterminées par des dissemblances dans leur constitution chimique, ou, si leurs constitutions chimiques sont semblables, par des différences dans la résistance à la croissance. Que des organes différents par la forme le soient aussi souvent au point de vue chimique, c'est un fait bien connu. La formation de l'urée dans le foie et la synthèse de l'acide hippurique dans les reins sont les conséquences de différences chimiques.

Nous sommes ainsi amenés par les mécanismes de croissance à une conclusion qui forme le noyau de la théorie de l'organisation de Sachs, à savoir

que « les différences dans la forme des organes sont accompagnées de différences dans leur constitution chimique et que, d'après les principes de la science, nous devons rattacher les premières aux dernières ». Il y a, d'après Sachs, au moins autant de « spezifische Bildungsstoffe » dans une plante qu'elle contient d'organes différents[1].

2. En adoptant la théorie de Sachs et en l'appliquant à la morphologie animale, nous avons à éviter une erreur qui a souvent été commise dans le cas de bonnes théories, et qui consiste à s'efforcer d'expliquer des cas spéciaux que compliquent des conditions inconnues. Huyghens a expliqué par sa théorie de la lumière les phénomènes de réfraction, mais il ne pouvait expliquer les sensations de couleur, et ne l'a pas cherché. Pour ces phénomènes, la théorie des ondes de la lumière reste vraie, mais les sensations de couleur ne dépendent pas seulement du mouvement ondulatoire de l'éther, mais aussi de la structure physique et chimique de la rétine. Je pense qu'on peut dire en toute certitude que chaque animal a des substances germinatives spécifiques et que les substances germinatives diffèrent chimiquement d'un animal à l'autre. Les qualités chimiques d'un œuf de poulet font qu'il ne peut donner naissance qu'à un poulet. Mais ce serait une erreur d'espérer pour le moment expliquer comment la nature chimique inconnue du germe détermine tous les organes et tous les caractères

1. J. Sachs, *Stoff und Form der Pflanzenorgane*, Gesammelte Abhandlungen, II, 1893.

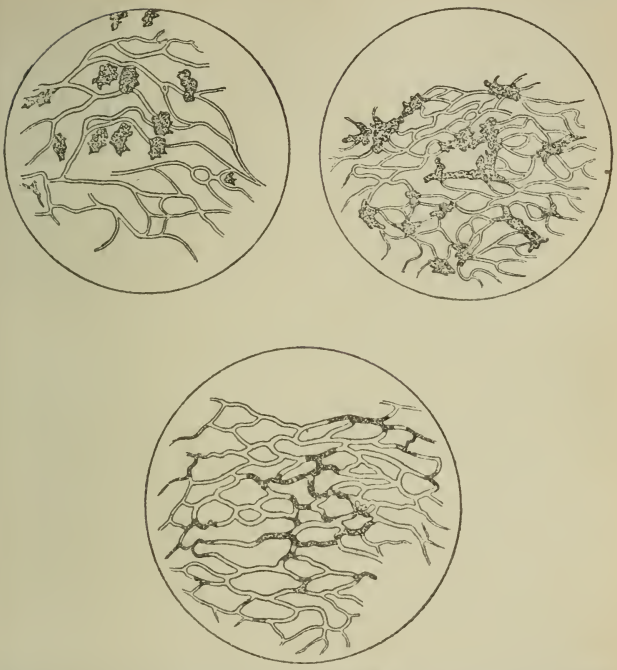


Fig. 36, 37 et 38.— D'après nature. Origine de la disposition colorée du sac vitellin d'un embryon de poisson (*Fundulus heteroclitus*). La figure 36 représente les vaisseaux sanguins à la surface du sac vitellin à un stade primitif du développement. Les cellules pigmentaires noires n'occupent, par rapport aux vaisseaux sanguins, aucune position définie. La figure 37 se rapporte au même œuf quelques jours plus tard. Nous constatons ici que quelques cellules pigmentaires montrent une tendance à ramper sur les vaisseaux sanguins. La figure 38 est encore relative au même œuf pris quelques jours plus tard encore. Les cellules pigmentaires se sont entièrement appliquées sur les vaisseaux sanguins et leur ont formé une gaine. Les chromatophores rouges n'ont pas été figurés dans ce dessin.

Cette observation est la première qui montre que les tropismes jouent un rôle dans l'arrangement des organes du corps.

différents qui sont propres à l'espèce. Par exemple, dans le sac vitellin de l'embryon de *Fundulus*, le pigment se dispose de manière à donner un dessin tigré. Nous pouvons dire que cette disposition peut être due à un certain arrangement des molécules ou des complexes de molécules (déterminants) qui donnent naissance aux parties colorées du sac vitellin, mais j'ai trouvé que cette coloration se forme d'une manière beaucoup plus simple. Les cellules pigmentaires naissent irrégulièrement à la surface du vitellus. Le pigment est au point de vue chimique étroitement allié à l'hémoglobine, et par suite sa formation peut être tout d'abord reliée à celle des globules sanguins. Toutefois l'arrangement des cellules pigmentaires pendant les premiers jours du développement n'est en rien capable de produire des dessins d'aucune sorte. Elles sont placées aussi bien sur les parois des vaisseaux sanguins que dans les espaces intercapillaires (fig. 36). Mais plus tard toutes les cellules pigmentaires viennent ramper sur la surface des vaisseaux sanguins voisins (fig. 38). J'ai réussi à faire voir par l'expérience que ce sont probablement certaines substances contenues dans le sang qui déterminent cette réaction. Ces substances, si elles diffusent d'un vaisseau sanguin et viennent à toucher un chromatophore font en fin de compte cheminer, en agissant sur la tension superficielle, le protoplasme de ce chromatophore jusque sur les vaisseaux sanguins. Les vaisseaux s'entourent ainsi d'une gaine de chromatophores, tandis que, dans les intervalles

entre les vaisseaux sanguins, ces cellules pigmentées disparaissent ; de cette manière, les chromatophores se disposent en bandes. Peut-être est-ce à de pareils changements dans la tension superficielle et non à un arrangement préformé dans le germe qu'il faut rapporter les dispositions colorées des animaux. Nous ne connaissons pas les processus qui déterminent la coloration chez les animaux qui la doivent à des couleurs d'interférence, mais la tâche de relier une telle coloration chez l'adulte à un arrangement semblable des molécules dans le plasma germinatif mettrait à trop rude épreuve même un génie tel que celui d'Huyghens, et si l'on ne peut établir une telle relation, la théorie est inutile.

3. Les raisons pour lesquelles les racines croissent au bas de la tige d'*Antennularia* et les tiges dans la partie la plus élevée ne pourront être données que quand les conditions physiques et chimiques spéciales à l'intérieur de la tige d'*Antennularia* auront été étudiées. Nous ne pouvons pour le moment que faire des suppositions. Il est possible que les substances radicales hypothétiques de Sachs possèdent une masse spécifique supérieure à celle des substances qui forment les branches, et qu'ainsi elles prennent dans la cellule la position la plus basse. Comme le développement ne peut se produire qu'à la surface extérieure d'une tige ou d'une branche, des racines ne peuvent croître, dans cette hypothèse, qu'à la partie inférieure et des tiges qu'à la partie supérieure d'un élément. Mais on peut faire encore d'autres hypothèses que nous devons passer sous

silence ici. Dans le cas de *Margelis* et d'autres hydroïdes, il se pourrait que le contact avec des corps solides amène un accroissement de surface des éléments touchés lorsqu'ils contiennent des substances radicales spécifiques, et que le contraire se produise pour les éléments qui contiennent les substances caractéristiques des polypes. La conséquence en serait l'accroissement de surface des racines lorsqu'elles viennent en contact avec un corps solide, tandis qu'il ne se développerait que des polypes dans la direction opposée. J'ai trouvé en effet dans quelques formes de Naples que les racines d'hydroïdes qui poussent librement dans l'eau se mettent à croître beaucoup plus rapidement et à se ramifier beaucoup plus abondamment quand elles sont mises en contact avec des corps solides. Mais dans chacun de ces cas nous devons, pour tenter une explication, attendre que pour chaque forme les conditions physiques et chimiques aient été étudiées. Pour les mêmes raisons, je ne veux pas chercher à discuter les causes qui déterminent la polarisation d'animaux tels que *Cerianthus*. Il suffira de proposer cette hypothèse que, dans les animaux polarisés, les tissus ou les cellules peuvent avoir une structure particulière qui permette aux substances formatrices spécifiques de se déplacer ou de s'arranger seulement dans une direction, tandis que dans le cas d'hétéromorphose le déplacement ou l'arrangement peut se faire dans toutes les directions ou dans plusieurs.

4. L'œuf d'oursin dans les conditions normales ne donne naissance qu'à un embryon. Cette

circonstance est simplement due à la forme géométrique du protoplasme, qui, dans les conditions normales, est celle d'une sphère. Si nous déterminons dans les œufs une cassure, le protoplasme qui se trouve en dehors de la membrane de l'œuf et celui qui reste à l'intérieur prennent la forme sphérique en raison de la tension superficielle de cette matière. Quand il en est ainsi, il se forme en général des jumeaux s'il se produit deux cavités de segmentation distinctes, et seulement un embryon si les deux cavités sont en communication. Ce qui arrive dans le premier ou dans le second cas dépend de l'état moléculaire de la partie du protoplasme reliant les deux gouttes. Le nombre des embryons qui se forment à partir d'un œuf n'est donc pas déterminé par la préformation de régions germinatives dans le protoplasme ou le noyau, mais par la forme géométrique de l'œuf et par l'état moléculaire du protoplasme, en raison de ce que ces conditions déterminent le nombre des blastulas. Dans mes expériences, j'ai obtenu des embryons doubles et triples lorsque l'œuf a formé deux ou trois gouttelettes ou sphères, dont chacune donne naissance à une blastula. Dans les expériences de Driesch, une seule cellule d'un œuf au stade à quatre cellules forme nécessairement un embryon complet après qu'elle a été isolée et qu'elle a pris la forme d'une sphère ou d'un ellipsoïde. Naturellement, il doit y avoir une limite au nombre des embryons que peut produire un seul œuf ; mais cette limite est due non à la préformation, mais à d'autres condi-

tions dont la principale est qu'avec une trop petite masse de protoplasme, la formation d'une blastula devient impossible pour des raisons purement géométriques, telles qu'un minimum de taille nécessaire aux cellules de segmentation[1]. Sans formation de la blastula, il n'est naturellement pas possible d'obtenir les stades ultérieurs, qui sont conditionnés par la blastula.

J'ai choisi pour ces études le nom de Morphologie physiologique, leur but étant de rattacher les lois de l'organisation à la source commune de tous les phénomènes vitaux, je veux dire l'activité chimique de la cellule. On a indiqué à propos des mécanismes de la croissance comment ce résultat peut être obtenu.

Mais le but de la Morphologie physiologique n'est pas seulement analytique. Elle a un autre but plus élevé qui est synthétique ou constructif : c'est de former avec les éléments de la nature vivante de nouvelles combinaisons, exactement comme le physicien et le chimiste forment de nouvelles combinaisons avec les éléments de la nature non vivante.

1. J'ai constaté que la plus petite taille est d'environ un huitième de la masse de l'œuf d'oursin et je ne pense pas qu'elle soit très loin de la limite.

VI

SUR LA NATURE DU PHÉNOMÈNE DE FÉCONDATION [1]

I

La biologie expérimentale est une science très récente. Ce n'est que depuis peu de temps que les biologistes ont commencé à prendre conscience de l'incertitude de conclusions qui ne sont pas appuyées et vérifiées par des expériences convenables.

Leeuwenhook démontra en 1677 l'existence dans le sperme d'éléments mobiles, qu'on appelle spermatozoïdes. Il pensa que les spermatozoïdes représentaient le futur embryon. La majorité de ses contemporains admettait que les spermatozoïdes étaient des organismes parasites qui n'avaient rien à faire avec la fécondation. L'idée que les spermatozoïdes ne sont pas des parasites l'emporta lorsqu'il fut démontré, cent soixante ans plus tard environ, que ces éléments naissent des cellules du testicule.

Que le sperme était nécessaire à la féconda-

1. Réimprimé des *Biological Lectures* données à Woods Hole en 1899, avec l'autorisation de Ginn et Cie., Boston.

tion de l'œuf, c'était là un fait trop évident pour échapper même à des biologistes qui ne faisaient jamais une expérience ; mais que les spermatozoïdes et non le liquide étaient l'élément essentiel du sperme, c'était ce que l'expérience seule pouvait établir. On admettait généralement qu'un contact direct entre le sperme et l'œuf n'était pas nécessaire à la fécondation, et qu'une subtance volatile contenue dans le sperme, l'imaginaire *aura seminalis* y suffisait. Que le contact entre le sperme et l'œuf était réellement nécessaire à la fécondation, cela fut d'abord expérimentalement démontré par Jacobi (1764) qui prouva que les œufs de poisson ne peuvent être fécondés que si le sperme est mis avec eux en contact direct, et aussi par Spallanzani qui, pendant l'accouplement, munit des grenouilles mâles d'une sorte de caleçon et se convainquit que, dans ces conditions, les œufs restaient non fécondés bien que l'*aura seminalis* eût la possibilité d'agir sur eux. Ce fut la fin du règne de l'*aura seminalis*.

Il était réservé à deux expérimentateurs, Prévost et Dumas (il s'agit du célèbre chimiste) de prouver que les spermatozoïdes sont les éléments essentiels du sperme. Ils firent cette simple expérience de filtrer le sperme et démontrèrent que le sperme dont les spermatozoïdes ont été retenus par le filtre a perdu son pouvoir de féconder les œufs. Mais cela même ne convainquit pas beaucoup de biologistes descripteurs et neuf ans plus tard, K. E. von Baer exprime précisément l'opinion que les spermatozoïdes

n'ont rien à faire avec la fécondation. En 1843, l'entrée du spermatozoïde dans l'œuf fut directement observée par Barry et ce fait a été depuis vérifié par une quantité innombrable d'observateurs pour les œufs de toutes sortes d'animaux. Il semble qu'on peut dire sans exagérer que si la méthode expérimentale avait été généralement employée en biologie, il n'aurait probablement pas fallu un si grand nombre d'années, presque deux siècles, pour établir le simple fait que le spermatozoïde est l'élément essentiel du sperme.

L'observation du fait capital que le spermatozoïde doit pénétrer dans l'œuf pour le féconder ne donnait pas une explication du mécanisme de l'activation de l'œuf. Quatre théories, ou pour mieux dire, quatre idées au moins, ont été émises à ce sujet.

La première théorie de la fécondation de l'œuf est morphologique. D'après elle, c'est la structure morphologique du spermatozoïde à laquelle il faut rapporter le phénomène de la fécondation.

La seconde théorie est chimique. D'après elle, ce n'est pas un élément morphologiquement ou structuralement défini du spermatozoïde qui amène le développement de l'œuf, mais un constituant chimique. Contre cette seconde manière de voir, Miescher a élevé cette objection que, d'après ses recherches, les composants de l'œuf et du spermatozoïde sont les mêmes. Je ne pense pas que cette objection soit solide. Nous savons que de simples variations dans la configuration de la molécule ont un effet énorme sur les phé-

nomènes vitaux. C'est ce que montre, entre autres travaux, celui de Emile Fischer sur la relation entre la configuration moléculaire des sucres et leur propriété de fermenter. Lorsque Miescher fit ses expériences, de telles possibilités ne lui étaient pas familières. Miescher n'était au reste pas en état d'établir si les spermatozoïdes contiennent ou non des enzymes.

La troisième théorie est une théorie physique (Bischof). Elle admet qu'il existe dans le spermatozoïde un état de mouvement particulier qui se transmet à l'œuf et provoque son développement. Il faut dire d'ailleurs que cette idée n'est pas très différente de la conception chimique, car elle admet pour le spermatozoïde exactement ce que Liebig admet pour les enzymes. Liebig pensait que les enzymes devaient leur propriété de déterminer la fermentation aux mouvements de certains atomes ou groupes d'atomes.

La quatrième conception est celle du *stimulus* qui a été émise par His. Dans cette manière de voir, l'œuf est considéré comme une machine définie qui, si on la met en marche, exécute son travail d'une certaine manière. Le spermatozoïde est le stimulus qui détermine l'œuf à commencer son développement. Il y a lieu de dire à l'égard de cette conception du stimulus qu'elle laisse de côté ce point capital de savoir si le stimulus apporté par le spermatozoïde est de nature physique ou chimique, et en ce sens naturellement la conception du stimulus n'est rien d'autre qu'une répétition déguisée de la théorie physique ou chimique de la fécondation.

Toutes ces théories sont si vagues qu'il n'y a pas lieu d'être surpris qu'aucune d'elles n'ait amené de nouvelles découvertes. Lorsqu'on désire faire des découvertes en biologie, il faut partir d'observations et de faits précis, et non de vagues spéculations. Parmi les observations, les plus importantes sont celles qui ont trait à la parthénogénèse. Il y a longtemps qu'on a observé que les œufs non fécondés du ver à soie peuvent se développer parthénogénétiquement. Il était d'ailleurs connu que les pucerons peuvent sans fécondation donner naissance à de nouvelles générations. Le fait le plus marquant relatif à la parthénogénèse animale est dû à Dzierzon qui découvrit que les œufs non fécondés d'abeille se développent et donnent naissance à des mâles tandis que les œufs fécondés produisent des femelles. Il semble qu'il en soit de même chez les guêpes. Il est, d'autre part, certain que la parthénogénèse se rencontre chez quelques crustacés.

Un début de développement parthénogénétique a été observé chez un grand nombre d'animaux dont l'évolution s'accomplit dans l'eau de mer, hors du corps de la femelle. On a vu qu'au bout d'un séjour assez long dans l'eau de mer, des œufs peuvent se diviser en deux ou trois cellules, mais pas davantage. On a trouvé d'autre part çà et là, dans des ovaires de mammifères, des œufs segmentés en un petit nombre de cellules [1]. Ces faits et l'existence d'une certaine classe de

1. Hertwig, O., *Die Zelle und die Gewebe*, p. 239, Iéna, 1893.

tumeurs ovariennes, appelées tératomes, suggèrent la possibilité d'une parthénogénèse, au moins partielle, des œufs de mammifères. Mais tous ces phénomènes étaient considérés comme pathologiques. On pourrait d'ailleurs admettre que nous ne pouvons utiliser ces faits avec quelque degré de certitude dans une théorie de la fécondation, et que la certitude ne peut résulter dans ce cas que de l'expérience. Et ce n'est que très récemment que de telles expériences ont été réalisées.

II

J'ai observé, il y a huit ans, que si l'on porte des œufs fécondés d'oursin dans une eau de mer dont la concentration a été augmentée par addition d'un sel neutre, ils sont incapables de se segmenter, mais que les mêmes œufs retirés de cette eau après y avoir passé environ deux heures, se segmentent tout d'abord en un grand nombre de cellules au lieu de se diviser successivement en deux, quatre, huit, seize cellules, etc. Il est naturellement nécessaire dans cette expérience de choisir de l'eau de mer convenablement concentrée. Voici l'explication de ce fait. L'eau de mer concentrée détermine dans l'état du noyau un changement qui permet la division et la séparation des chromosomes dans l'œuf [1]. Aussitôt qu'un œuf est ramené dans l'eau de mer nor-

1. Loeb, J., « Experiments on Cleavage ». *Journ. of Morph.*, VII, 1892.

male, il se divise en autant de cellules de segmentation qu'il y a eu de noyaux ou de masses chromatiques distinctes formées d'avance dans l'œuf. Morgan a fait la même expérience sur des œufs non fécondés d'oursin et a trouvé que ces œufs traités pendant plusieurs heures par l'eau de mer concentrée, étaient capables de subir un début de segmentation lorsqu'on les ramenait dans l'eau de mer normale. Un petit nombre d'œufs se divisaient en deux ou quatre cellules, et dans quelques cas la division allait jusqu'à soixante cellules environ, mais jamais des larves ne naissaient de ces œufs. Morgan [1] s'est servi des mêmes concentrations que Norman [2] et moi avions employées dans nos expériences antérieures. J'avais ajouté à 100 centimètres cubes d'eau de mer environ 2 grammes de sel marin. Norman les remplaçait par 3,5 gr. de $MgCl^2$ et Morgan employait la même concentration. Mead [3] a fait sur *Chaetopterus* une observation assez voisine de celle de Morgan. Il a trouvé qu'en ajoutant une très petite quantité de KCl à l'eau de mer, il pouvait obliger les œufs non fécondés de *Chaetopterus* à expulser leurs globules polaires. La substitution d'un peu de NaCl à KCl ne produisait pas le même effet. En continuant mes études sur l'in-

1. Morgan, T.-H., « The Action of Salt Solutions, etc. » *Arch. f. Entwickelungsmechanik*, VIII, 1899.

2. Norman, W. W., « Segmentation of the Nucleus without Segmentation of the Protoplasm. » *Arch. f. Entwickelungsmechanik*, III, 1896.

3. Mead. A., « The Rate of Cell-Division and the Function of the Centrosome. » *Woods Hole Biol. Lectures*, 1898.

fluence des sels sur les phénomènes vitaux, j'ai été conduit à cette donnée que la manière dont se comporte le protoplasme est influencée dans une large mesure par les ions contenus dans les solutions où sont plongées les cellules. C'est une chose bien connue que dans une solution d'un sel, par exemple de chlorure de sodium, nous avons non seulement des molécules de NaCl en solution, mais un certain nombre de molécules de ce sel divisées en ions Na (atomes de Na chargés d'une certaine quantité d'électricité positive) et en ions Cl (atomes de Cl chargés de la quantité équivalente d'électricité négative). Lorsqu'un œuf est placé dans l'eau de mer, les divers ions y pénètrent en proportions déterminées par leur pression osmotique et par la perméabilité du protoplasme. Il est probable qu'une partie des ions peut se combiner aux protéines du protoplasme. En règle générale, les qualités physiques de ces protéines (l'état auquel elles se trouvent et leur propriété d'absorber de l'eau) sont déterminées par les proportions relatives des divers ions présents dans le protoplasme ou combinés aux protéines[1]. En modifiant les proportions relatives de ces ions, nous modifions les propriétés physiologiques du protoplasme et nous pouvons ainsi conférer à un tissu des propriétés qu'il ne possède pas ordinairement. J'ai trouvé, par exemple, qu'en modifiant la quantité d'ions sodium et calcium contenus dans les muscles moteurs du

1. Loeb, J., « On Ion-Protein Compounds and Their Rôle in the Mechanics of Life-Phenomena. » *Amer. Journ. of Physiol.*, III, 1900.

corps, on pouvait en obtenir des contractions rythmiques comme celles du cœur. Il ne faut pour cela qu'augmenter le nombre d'ions sodium dans le muscle ou réduire le nombre d'ions calcium ou faire les deux opérations simultanément[1]. En partant de cette observation et d'autres semblables, j'ai pensé qu'en modifiant la constitution de l'eau de mer, on pourrait peut-être amener les œufs, non seulement à commencer à se segmenter, mais à se développer en larves vivantes, semblables en tous points à celles que donnent les œufs fécondés.

Trois procédés semblaient se présenter pour arriver à ce résultat : le premier consistait en une simple modification de la composition de l'eau de mer sans changement de pression osmotique ; le second en une augmentation de pression osmotique par addition d'une certaine quantité de sel à l'eau de mer, le troisième en une combinaison des deux procédés précédents. Le premier procédé ne m'a pas fourni le résultat désiré[2]. Toutes les solutions artificielles variées que j'ai préparées n'ont eu pour résultat que d'amener la division des œufs en un petit nombre de cellules, sans que j'aie pu obtenir de blastulas. J'ai alors cherché ce que donnerait un accroissement de concentration de l'eau de mer en ajoutant du chlorure de magnésium. Je n'ai pas obtenu de cette manière de meilleurs résultats

1. C'est aux ions Ca de notre sang que nos muscles moteurs doivent de ne pas se contracter rythmiquement comme le cœur.

2. Des expériences postérieures ont cependant donné des résultats positifs. Voir le chap. suivant.

que Morgan. Un très petit nombre d'œufs commencèrent à se diviser, mais ne dépassèrent pas les premiers stades de la segmentation. J'ai alors cherché à combiner les deux procédés. La pression osmotique ordinaire de l'eau de mer est estimée à peu près égale à celle d'une solution 5/8 normale de NaCl ou 10/8 normale de $MgCl^2$. J'ai trouvé, après un grand nombre d'expériences, qu'en mettant pendant deux heures des œufs non fécondés d'oursin dans un mélange de 60 centimètres cubes de solution 20/8 normale de $MgCl^2$ et de 40 centimètres cubes d'eau de mer, ils commençaient à se développer lorsqu'on les reportait ensuite dans l'eau de mer normale. Ces œufs atteignent le stade blastula. Je ne pense pas que personne ait antérieurement vu des blastulas produites par des œufs non fécondés. Comme ces œufs n'ont pas de membrane, les mouvements amiboïdes des cellules de segmentation produisent très fréquemment une rupture des liaisons entre les diverses parties d'un seul et même œuf, et les contours de l'œuf deviennent extrêmement irréguliers. Les blastulas montrent généralement le même contour que l'œuf possède au stade morula. Il était d'ailleurs rare que toute la masse de l'œuf se développât en une seule blastula. La rupture des liaisons entre les diverses cellules de segmentation amenait en général la formation de plus d'un embryon par œuf. Les résultats étaient dans une certaine mesure semblables à ceux que j'avais obtenus par la rupture d'œufs fécondés d'oursin. Dans ce dernier cas, une partie du protoplasme sortait de l'œuf, mais était ca-

pable de se développer. Ces parties d'œuf extérieures n'avaient pas de membrane et montraient naturellement quelque irrégularité dans leur contour, mais l'irrégularité était alors beaucoup moindre que celle que j'observais dans les œufs non fécondés de mes récentes expériences. Bien que j'aie ainsi réalisé mon désir de voir les œufs non fécondés d'oursin atteindre le stade blastula, je n'ai pu cependant les maintenir assez longtemps en vie pour qu'ils arrivent jusqu'au pluteus. Ils se développaient plus lentement que les œufs normaux et mouraient généralement le second jour.

Je me proposai alors de trouver une solution qui permît aux œufs d'atteindre le stade pluteus. Je vis qu'on pouvait y arriver en réduisant la quantité de chlorure de magnésium et en augmentant la quantité d'eau de mer. En mettant les œufs non fécondés pendant environ deux heures dans un mélange à parties égales de solution 20/8 normale de $MgCl^2$ et d'eau de mer, ces œufs, reportés ensuite dans l'eau de mer normale, non seulement arrivaient au stade blastula, mais atteignaient les stades gastrula et pluteus. Les blastulas nées de ces œufs paraissaient beaucoup plus saines et plus normales que celles du liquide plus riche en $MgCl^2$ antérieurement employé. Naturellement, comme ces œufs non fécondés n'avaient pas de membrane, il n'arrivait que rarement que toute la masse de l'œuf ne donnât qu'un seul embryon. Des embryons quadruples, triples, doubles, se formaient beaucoup plus souvent que des embryons simples. Les contours

extérieurs de chaque blastula étaient beaucoup plus voisins de la sphère que dans l'expérience précédente. Les œufs atteignaient le stade pluteus au second jour (soit beaucoup plus tard que les œufs fécondés). J'ai ainsi réussi à obtenir le développement des œufs non fécondés d'oursin, jusqu'au même stade où l'on peut amener le développement des œufs fécondés en aquarium. Je n'ai pas réussi jusqu'ici à obtenir dans les vases de mon laboratoire un développement d'œufs fécondés qui dépassât le stade pluteus.

Bien que je ne puisse viser à entrer dans les détails techniques de ces expériences, je dois dire quelques mots des précautions que j'ai prises en vue d'éviter la possibilité que des spermatozoïdes se trouvent dans l'eau de mer[1]. Le lecteur qui s'intéresserait à ce côté technique des expériences trouvera tous les détails utiles dans mon mémoire de l'*American Journal of Physiology*[2]. Je n'indiquerai ici que les points suivants :

1. Ces expériences étaient exécutées après que la saison de ponte était pratiquement terminée.

2. On prenait contre la contamination possible des mains, des vases, des instruments par des spermatozoïdes les précautions usitées en bactériologie.

1. Il peut paraître étrange aujourd'hui que j'aie eu affaire à de telles objections ; mais lorsqu'ont paru mes premières publications sur la parthénogénèse artificielle, très peu de biologistes ont bien voulu croire à la justesse de mes observations. On a imaginé à ce sujet les causes d'erreur les plus absurdes.

2. Loeb, J., « On the Artificial Production of Normal Larvae from the Unfertilized Eggs of the Sea-Urchin. » *Amer. Journ. of Physiol.*, III.

3. Les spermatozoïdes contenus dans l'eau de mer perdent, d'après les recherches de Gemmill[1] leur pouvoir fertilisant dans l'espace de cinq heures quand on les disperse dans de grandes quantités d'eau de mer.

4. Nous avons dans la formation d'une membrane un critérium au moyen duquel nous pouvons dire si un œuf est ou non fécondé. Les œufs fécondés forment autour d'eux une membrane et les œufs non fécondés n'en ont pas de distincte. Jamais un œuf non fécondé dont on détermine artificiellement le développement ne possède de membrane[2].

5. Chaque expérience était accompagnée de plusieurs expériences de contrôle. Une partie des œufs non fécondés était mise dans la même eau de mer normale dont on se servait pour faire développer les œufs. Aucun des œufs restés dans l'eau de mer normale n'a formé de membrane ni laissé voir aucun développement, si ce n'est que quelques-uns d'entre eux se sont divisés en deux cellules au bout de vingt-quatre heures environ.

6. J'ai fait une autre série d'expériences de

1. Gemmill, « The Vitality of the Ova and Spermatozoa of Certain Animals. » *Journ. of Anat. and Physiol.*, 1900.

2. La méthode employée dans ces expériences était imparfaite en ce qu'il ne se formait pas de membrane de fécondation. J'ai trouvé quelques années plus tard une méthode pour produire artificiellement une telle membrane ; cette méthode est décrite dans le chapitre suivant. Dans les expériences anciennes où il ne se formait pas de membrane de fécondation, il se produisait au moins une modification de la couche corticale de l'œuf par l'action combinée des ions hydroxyles de la solution et de l'accroissement de la pression osmotique.

contrôle en mettant un lot d'œufs de la même femelle dans une solution différant moins de l'eau de mer normale que celle qui déterminait le développement en blastulas et pluteus d'œufs non fécondés. On a observé alors que, quoique ces œufs fussent ensuite placés dans la même eau de mer où les autres se développaient et bien qu'ils eussent été moins abîmés que ces derniers, il n'arrivait pas qu'un seul d'entre eux formât une membrane ou atteignît le stade blastula. Si l'eau de mer avait contenu quelques spermatozoïdes, ces œufs auraient atteint le stade blastula[1]. Ces résultats ayant été confirmés par neuf séries d'expériences, nous pouvons admettre qu'en traitant des œufs pendant deux heures par un mélange à parties égales de solution 20/8 normale de $MgCl^2$ et d'eau de mer, nous pouvons obtenir leur développement parthénogénétique en pluteus.

III

Quelles conclusions pouvons-nous tirer de ces résultats ? Si nous désirons éviter des spéculations hasardeuses et stériles, je pense que nous devons nous borner à poser la question suivante : Quelles sont les altérations que l'on peut produire dans l'œuf en le traitant pendant deux heures par un mélange à parties égales d'une

1. J'ai pu me convaincre moi-même par d'autres expériences de contrôle que le traitement des œufs ou des spermatozoïdes par un mélange à parties égales de la solution 20/8 n. de $MgCl^2$ et d'eau de mer diminue l'imprégnabilité des œufs et détruit le pouvoir fertilisant des spermatozoïdes en un temps très court.

solution 20/8 normale de $MgCl^2$ et d'eau de mer? Même à cet égard nous ne pouvons donner qu'une réponse très vague dont la direction serait la suivante: la masse de notre protoplasme consiste en substances colloïdales. De telles matières modifient facilement leur état et leur faculté d'absorber l'eau. Il semble probable que des variations de ces deux qualités sont surtout cause de la contraction musculaire et peut-être des mouvements amiboïdes. Parmi les agents qui amènent ces modifications des qualités physiques, nous en connaissons trois qui sont particulièrement puissants: ce sont d'abord les enzymes spécifiques (trypsine, plasmase, etc.); en second lieu les ions à une certaine concentration, variable d'ailleurs avec les différents ions. Le troisième agent est la température. Dans nos expériences, il est évident que c'est seulement le second qui peut être intervenu. Je ne crois pas utile d'entrer dans des discussions théoriques qui dépassent ce qui vient d'être exposé. La question qu'il faut poser ensuite est de savoir si les spermatozoïdes agissent par le même moyen. Il est vrai que le spermatozoïde contient une proportion considérable de sels, en particulier de K^3PO^4, mais il peut contenir aussi soit des enzymes, soit d'autres substances qui aient sur les qualités physiques des colloïdes une influence semblable à celle des trois agents que nous avons cités.

Dans le précédent volume de ces Lectures, je faisais remarquer qu'il n'est pas possible de faire dériver tous les éléments divers qui constituent

l'hérédité d'un seul et même facteur issu de l'œuf[1]. Nos expériences récentes suggèrent qu'il est possible que ce soient à des éléments différents qu'il faille rapporter le processus de fécondation et la transmission des qualités héréditaires du mâle. Si nous arrivons à produire le processus de fécondation par un traitement de l'œuf non fécondé au moyen de certains sels à une concentration donnée, nous ne pouvons espérer arriver à transmettre les qualités héréditaires du mâle par un traitement de cette espèce. Nous devons donc conclure que les agents qui déterminent la transmission des qualités héréditaires du mâle d'une part et le processus de fécondation d'autre part ne sont pas nécessairement identiques. Je considère que le résultat le plus important des expériences de parthénogénèse artificielle est de transporter le problème de la fécondation du domaine de la morphologie dans celui de la chimie physique[2].

1. Loeb, J., « The Heredity of the Marking in Fish Embryos. » *Woods Hole Biol. Lect.*, Boston, 1899.

2. Cet article a été écrit aussitôt après que j'eus réussi à obtenir des larves à partir d'œufs non fécondés. Dans les années suivantes, les méthodes de parthénogénèse artificielle s'améliorèrent et cela conduisit à la découverte du mécanisme par lequel le spermatozoïde provoque le développement de l'œuf. Un aperçu de ce travail est donné dans les deux chapitres suivants.

VII

SUR LA NATURE DE L'EXCITATION FORMATRICE (PARTHÉNOGÉNÈSE ARTIFICIELLE).

Introduction.

Le titre de ce chapitre emprunte une expression au mémoire de Virchow sur « l'excitation et l'irritabilité » (*Virchow's Archiv*, XIV, 1, 1858) dans lequel il distingue trois groupes d'excitations : fonctionnelles, nutritives et formatrices. Par excitations formatrices, il entend celles qui donnent naissance à la division nucléaire et cellulaire. Il considère comme l'exemple classique de l'excitation formatrice la fécondation de l'œuf et le parallèle qu'il établit entre ce processus et la manière dont est amené le processus de croissance pathologique est si caractéristique que nous pouvons le citer en entier :

« Si nous admettons l'identité entre les néoformations pathologique et embryonnaire, l'œuf devra être considéré comme analogue à la cellule-mère pathologique et l'imprégnation comme analogue à l'excitation pathologique. Cette opi-

1. Discours adressé au Congrès international de médecine de Budapest, 1909.

nion n'est pas essentiellement ruinée par la découverte de la pénétration du spermatozoïde dans l'œuf, car il n'y a pas de raison de considérer le spermatozoïde comme l'origine morphologique directe du développement de parties définies de l'œuf. Si, comme cela semble être le cas, les spermatozoïdes se dissolvent dans l'œuf, ils ne portent en eux que certaines substances chimiques qui servent comme excitants spécifiques, en déterminant l'apparition de nouveaux arrangements chimiques et morphologiques des atomes. Avec n'importe quel contage spécifique, le même cas peut se présenter. »

La supposition, qui prévalait à l'époque de Virchow, et d'après laquelle le spermatozoïde se dissout entièrement dans l'œuf n'était pas exacte, mais l'opinion que le spermatozoïde introduit dans l'œuf des substances chimiques qui sont l'excitant nécessaire à son développement est parfaitement juste, et par suite l'analogie entre la cause déterminante du développement de l'œuf grâce au spermatozoïde et celle de la croissance pathologique paraît également juste. Je pense donc qu'il peut être intéressant pour le médecin de me suivre dans une rapide revue de mes expériences sur la parthénogénèse artificielle et sur la détermination du développement de l'œuf par le spermatozoïde.

I

La physiologie cellulaire a montré que les tissus et les organes ne se développent qu'en mul-

tipliant leurs cellules par division nucléaire et cellulaire. Les facteurs qui amènent les cellules à se diviser et à se développer en tissus nouveaux normaux et pathologiques ont été appelés depuis Virchow agents d'excitation formatrice. C'est le but de la biologie moderne de déterminer d'abord quelle est la nature de ces facteurs et, en second lieu, quels changements se produisent dans la cellule pendant le processus d'excitation formatrice. Virchow a déjà développé cette opinion que la fécondation de l'œuf est le modèle de tous les phénomènes d'excitation formatrice et que dans ce cas le spermatozoïde peut être regardé comme l'agent de cette excitation.

Les pathologistes n'ont réussi à déterminer jusqu'à ce jour, ni la nature de l'agent analogue dans le cas des tumeurs, ni les changements que subit la cellule dans ce processus. Cette tâche a été d'autre part accomplie dans une large mesure en ce qui concerne l'œuf animal; il peut donc être intéressant pour le pathologiste et en général pour le médecin de se familiariser avec les grandes lignes des faits acquis sur ce sujet.

Il est bien connu que l'œuf animal ne peut, hormis quelques rares exceptions, se développer que lorsqu'un spermatozoïde y pénètre. Faute de cette pénétration, l'œuf ne se segmente généralement pas et périt au bout d'un temps relativement court. Les questions que j'essaierai de résoudre sont les suivantes : au moyen de quels agents physico-chimiques le spermatozoïde amène-t-il l'œuf à se diviser et à se développer en un embryon; et en second lieu, quels change-

ments l'œuf doit-il subir dans l'excitation formatrice par le spermatozoïde ? En d'autres termes' quel est le mécanisme par lequel l'œuf non fécondé est amené à se segmenter et à se développer ?

Pour trouver réponse à cette question deux voies se présentent : on peut d'abord essayer d'obtenir le développement de l'œuf non fécondé au moyen d'extraits de sperme. J'ai perdu beaucoup de temps à des essais de ce genre, mais je n'ai d'abord obtenu que des résultats négatifs, parce que je n'employais alors que des extraits de sperme de la même espèce animale dont je mettais les œufs en expérience. Ce n'est que récemment que j'ai trouvé que l'extrait de sperme n'agit que s'il provient d'une espèce étrangère. Nous reviendrons sur ce fait curieux et nous verrons qu'il est en rapport avec la question de l'immunité de nos cellules aux lysines de notre propre corps.

La seconde voie qui pouvait amener à découvrir la nature de l'excitation formatrice nous conduit vers la parthénogénèse artificielle, c'est-à-dire vers la détermination du développement de l'œuf animal, non par des extraits de sperme, mais directement par des agents physico-chimiques. Cette manière de procéder a un avantage spécial : c'est que connaissant la nature des agents qu'on emploie, il est plus facile de pénétrer dans le mécanisme qui détermine le développement de l'œuf, tandis que, lorsqu'on travaille avec des extraits de sperme, le caractère chimique des substances actives reste dans l'ombre.

II

Nous commencerons par décrire la méthode de parthénogénèse artificielle pour l'œuf de l'oursin de Californie, parce que c'est dans ce cas que la méthode a été étudiée le plus complètement. Il faut remarquer que dans les œufs de beaucoup d'animaux, la pénétration du spermatozoïde se manifeste le plus souvent aussitôt par une modification caractéristique, la formation de ce qu'on appelle la membrane de fécondation. En gros, ce processus pourrait consister en une pénétration, entre la membrane superficielle et le protoplasme de l'œuf, d'eau de mer qui les écarterait l'un de l'autre et les séparerait, laissant entre eux un espace clair plus ou moins large. Les figures 1 et 2 (page 7) montrent ces modifications dans l'œuf d'oursin. La figure 1 représente l'œuf non fécondé, la figure 2 le même œuf après la pénétration du spermatozoïde.

En 1905, j'ai réussi à trouver une méthode par laquelle il est possible d'obtenir la formation d'une membrane de fécondation sans que l'œuf soit lésé en apparence. Cette méthode consiste à porter les œufs pendant environ deux minutes (à la température de 15°) dans un mélange de 50 centimètres cubes d'eau de mer et de 3 centimètres cubes d'une solution déci-moléculaire d'un acide gras faible monobasique (par exemple acétique, propionique, butyrique, valérianique). Dans ce mélange, il ne se forme pas de membrane ; mais si l'on reporte les œufs dans l'eau de mer nor-

male, ils acquièrent tous une membrane de fécondation parfaite. Les expériences ont montré que ce processus de formation de membrane est la condition essentielle qui détermine le développement des œufs. Dans tous ces œufs commencent à se produire, dans les premières heures qui suivent la formation de la membrane, les modifications qui conduisent à une division cellulaire. Si la température est très basse, non seulement les divisions cellulaires commencent, mais l'œuf peut se développer en une larve nageante; il atteint le stade appelé blastula. Mais à la température du laboratoire, la production artificielle d'une membrane dans l'œuf au moyen des acides gras ne produit qu'une division nucléaire, parfois une division cellulaire, puis lentement commence la désintégration de l'œuf.

Nous voyons donc que la formation d'une membrane artificielle sous l'influence d'un acide gras provoque le processus de développement, mais qu'à la température ordinaire, celui-ci ne peut aller loin. Pour que le développement devienne complet, il est nécessaire qu'une seconde influence intervienne, comme nous le verrons plus loin.

Avant de parler de cette seconde influence, il nous faut régler cette autre question : comment savons-nous que c'est la formation de la membrane et non une autre action, catalytique par exemple, exercée par l'acide qui est dans ce cas l'agent d'excitation formatrice? La réponse est que si nous faisons agir l'acide tout en évitant les modifications qui amènent la formation de la

membrane, les divisions du noyau et de la cellule ne se produisent pas. D'autre part, nous verrons plus loin que nous pouvons déterminer la formation d'une membrane, non seulement au moyen des acides gras, mais en employant un grand nombre d'agents variés et qui tous produisent une excitation formatrice.

En déterminant la formation d'une membrane par un acide gras, on provoque donc le développement de l'œuf d'oursin, mais ce développement est anormal ; l'œuf est malade et périt d'autant plus rapidement que la température est plus élevée. Il y a donc lieu de se demander comment on pourrait empêcher cet état maladif et obtenir un développement normal.

J'ai trouvé que, pour atteindre ce but, deux moyens sont à notre disposition. Le premier qui réussit toujours consiste à mettre les œufs, vingt minutes environ après la formation de la membrane artificielle dans une eau de mer hypertonique (ou dans une autre solution hypertonique, de sucre par exemple) dont la pression osmotique ait été rendue de 50 p. 100 plus élevée que celle de l'eau de mer ordinaire. Dans cette solution, les œufs restent de vingt à soixante minutes selon la température et la concentration de la solution en ions hydroxyle. Si au bout de ce temps, on remet les œufs dans l'eau de mer normale, ils se développent à la température du laboratoire de la même manière que des œufs fécondés au moyen de sperme [1].

1 Les larves provenant d'œufs fécondés au moyen de sperme ne

Le second moyen par lequel on peut produire le développement normal des œufs à la température du laboratoire après y avoir déterminé artificiellement la formation d'une membrane consiste à placer les œufs pendant trois heures dans une eau de mer ne contenant pas d'oxygène dissous ou à laquelle on a ajouté une trace de cyanure de potassium. Les œufs reportés ensuite dans l'eau de mer normale se développent souvent, mais pas toujours. Cette méthode n'est donc pas tout à fait aussi bonne que celle qu'on a exposée auparavant.

Nous voyons ainsi que l'excitation formatrice dans la fécondation artificielle de l'œuf d'oursin se compose de deux phases : on détermine d'abord artificiellement la formation d'une membrane et en second lieu, on traite pendant peu de temps l'œuf par une solution hypertonique (ou pendant un temps plus long par une solution isotonique privée d'oxygène ou contenant du cyanure de potassium).

Nous pouvons ajouter que ces observations ne sont pas valables seulement pour l'œuf d'oursin. On en a fait de semblables sur les œufs d'Annélides (*Polynoë*) et d'Astérie (*Asterina*). Chez *Polynoë* et chez l'Astérie, la formation artificielle d'une membrane est souvent suffisante pour

vivent pas plus longtemps que celles auxquelles donnent naissance les œufs à développement parthénogénétique, si ces larves ne reçoivent pas de nourriture. Nourrir les larves est une besogne fastidieuse et que pour cette raison je n'ai pas entreprise. Mais Delage a conduit deux larves semblables jusqu'à l'époque de la maturité sexuelle.

déterminer le développement des œufs en larves. Mais le nombre des œufs qui atteignent le stade larvaire et le type de segmentation sont améliorés si l'on traite ensuite les œufs par une des méthodes qui viennent d'être décrites, comme l'a vu R. Lillie pour *Asterias* et moi-même pour *Polynoë*. Ces expériences sur les Annélides et sur l'Astérie confirment donc le fait que la formation de la membrane est dans l'excitation formatrice le phénomène essentiel et que le traitement ultérieur des œufs par une solution hypertonique (ou par une solution isotonique privée d'oxygène) n'exerce qu'une influence correctrice. Il réagit probablement contre une influence nuisible liée à la formation de la membrane.

III

Nous allons maintenant nous efforcer d'entrer plus avant dans le mécanisme de ces deux actions. Comment l'acide gras peut-il déterminer la formation d'une membrane? Pour trouver une réponse à cette question, nous devons essayer de découvrir s'il n'y a pas d'autres agents qui conduisent au même résultat que les acides gras On avait remarqué que tous les agents qui déterminent la cytolyse amènent aussi la formation d'une membrane, et notamment en premier lieu les agents cytolytiques spécifiques tels que la saponine, la solanine, la digitaline, les sels biliaires et les savons. Les expériences faites avec ces agents, surtout la saponine, la solanine et la digitaline ont fourni un résultat curieux. Si les

œufs non fécondés sont placés dans une solution faible de saponine dans l'eau de mer, nous constatons, comme premier effet sur les œufs, la formation d'une membrane de fécondation. Puis, après une pause qui dure parfois plusieurs minutes, la cytolyse de l'œuf se produit brusquement. Si pendant la pause précédente (c'est-à-dire entre le moment où la membrane se forme et celui où se produit la cytolyse), on enlève les œufs de la solution de saponine dans l'eau de mer et qu'on les débarrasse de toute trace de saponine par des lavages répétés à l'eau de mer, ils se comportent comme si la formation de la membrane avait été obtenue au moyen d'un acide gras. Ces œufs commencent à se développer, mais ne dépassent pas à la température du laboratoire la première division nucléaire. Toutefois si l'on traite les œufs pendant une demi-heure avec de l'eau de mer hypertonique, ils se développent en pluteus normaux, c'est-à-dire en larves pourvues de squelette.

Le second groupe d'agents cytolytiques est formé par les hydrocarbures qui dissolvent les matières grasses, tels que l'amylène, le benzène, le toluène, et à un degré beaucoup moindre le chloroforme, etc. Hertwig a déjà observé que le chloroforme provoque la formation d'une membrane et Herbst a vu qu'on arrive à peu près au même résultat avec le benzène et le toluène. Mais l'action de ces subtances est si violente que la formation de la membrane est suivie presque aussitôt d'une cytolyse de l'œuf, et pour cette raison, les auteurs n'ont pu remarquer que la forma-

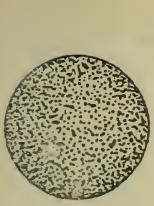


Fig. 39

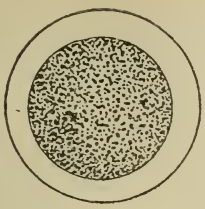


Fig. 40.

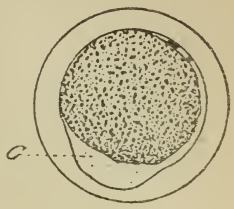


Fig. 41.

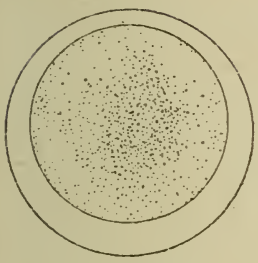


Fig. 42.

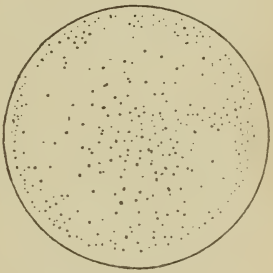


Fig. 43.

Fig. 39-43. — Formation de la membrane et cytolyse consécutive de l'œuf d'oursin dans une solution faible de saponine dans l'eau de mer. Dessiné d'après nature à la chambre claire. La figure 39 montre l'œuf non fécondé au début de l'expérience. A ce moment, l'œuf était porté dans de l'eau de mer contenant un peu de saponine. Les figures suivantes montrent les modifications qui se produisent dans cette solution. La figure 40, prise huit minutes plus tard, montre la formation de la membrane sous l'influence de la saponine. Si l'œuf est alors retiré de la solution de saponine dans l'eau de mer, lavé et placé une demi-heure environ dans l'eau de mer hypertonique, il se développera en larve après avoir été replacé dans l'eau de mer normale. Si on le laisse au contraire dans la solution de saponine, il subit une rapide cytolyse représentée dans les figures 41, 42 et 43. Dans le dessin ci-dessus, la cytolyse commence en G, fig. 41, cinq minutes après la formation de la membrane. Les stades représentés dans les figures 42 et 43 se présentaient quelques minutes plus tard.

tion d'une membrane est suivie du développement de l'œuf. J'ai pu cependant me convaincre par moi-même que si on ne laisse agir l'amylène ou le benzène qu'un seul instant et si les œufs sont alors rapidement transportés dans l'eau de mer normale, il peut y avoir pour un certain nombre d'entre eux formation de membrane sans cytolyse consécutive. Si ces œufs sont ensuite traités par l'eau de mer hypertonique, ils peuvent donner des larves.

Un autre groupe encore d'agents cytolytiques est formé par les alcools et les éthers. La cytolyse des œufs par ces agents est encore précédée de la formation d'une membrane. Si les œufs sont retirés des solutions de ces subtances après la formation de la membrane, ils peuvent être préservés de la destruction cytolytique (fig. 44-47).

Les bases peuvent aussi provoquer la formation d'une membrane, mais leur action est un peu lente et dépend de la présence d'oxygène libre. Les alcalis donnent l'impression de n'agir ici qu'en accélérant les oxydations et comme si le véritable agent était dans ce cas un produit d'oxydation. La formation d'une membrane ne devient ordinairement manifeste que si l'on soumet les œufs à un traitement ultérieur de courte durée par une solution hypertonique ; ils se développent alors et donnent des larves.

Une élévation de température peut aussi déterminer une cytolyse. J'ai observé qu'à 34 ou 35°, les œufs de *Strongylocentrotus purpuratus* forment souvent, mais non toujours, une mem-

brane de fécondation. Cette température tue les œufs presque instantanément ; ils ne peuvent

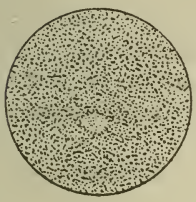


Fig. 44.

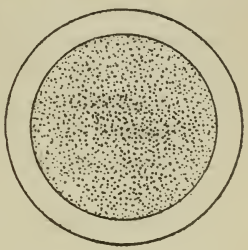


Fig. 45.

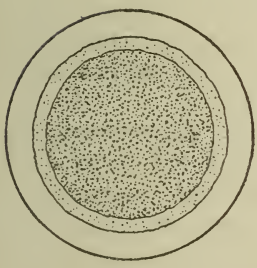


Fig. 46.

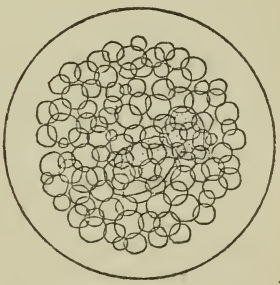


Fig. 47.

Fig. 44-47. — Formation de la membrane et cytolyse consécutive de l'œuf sous l'influence de l'addition d'une petite quantité d'aldéhyde salicylique à l'eau. Dessiné à la chambre claire. La figure 44 représente l'œuf non fécondé au début de l'expérience, la figure 45 la formation de la membrane sous l'influence de l'aldéhyde salicylique dans l'eau de mer, la figure 46 le début de la cytolyse et la figure 47 la cytolyse complète. L'œuf cytolysé a dans ce cas un aspect entièrement différent de celui dont la cytolyse est produite par la saponine.

donc continuer à se développer après ce traitement. Mais les œufs d'une étoile de mer, *Aste-*

rias forbesii, ne sont pas tués aussi rapidement après la formation de la membrane et R. Lillie a pu montrer que ces œufs peuvent donner des larves lorsqu'on détermine la formation de la membrane en élevant la température. Von Knaffl a montré que si une haute température agit quelque temps sur ces œufs, ils meurent par cytolyse et ne laissent qu'une forme vide (*ghost*).

Nous avons donc pu nous convaincre que tous les agents qui produisent la cytolyse provoquent aussi la formation d'une membrane, et que ceux qui ne déterminent pas le premier phénomène sont incapables de provoquer l'autre. Nous voyons de plus que l'activité cytolytique de ces agents va de pair avec leur faculté de provoquer la formation d'une membrane.

Nous en tirons la conclusion que la formation d'une membrane dépend de la cytolyse de la couche superficielle de l'œuf. Nous verrons plus loin que nous devons distinguer entre la couche corticale et l'intérieur de l'œuf non fécondé. Cette couche corticale superficielle de l'œuf est très mince.

Le résultat essentiel de l'excitation qui provoque le développement est une cytolyse de la couche corticale de l'œuf et cette cytolyse est déterminée par le spermatozoïde.

IV

Nous avons déjà fait remarquer que la cytolyse en déterminant la formation de la mem-

brane produit le développement de l'œuf, mais que l'œuf se trouve généralement malade après cette formation de la membrane. Pour fixer provisoirement nos idées, nous admettrons que pendant la formation de cette membrane, il y a production d'une substance qui doit être chassée ou détruite pour que l'œuf puisse se développer normalement. Si nous laissons l'œuf commencer son évolution pendant qu'il contient encore cette substance nuisible hypothétique en quantité assez grande, il est en mauvaise santé et meurt prématurément. La destruction de cette substance hypothétique peut être obtenue de deux manières : d'abord, en traitant l'œuf quelques instants par une solution hypertonique. Lorsque j'ai découvert ce fait, on n'en connaissait pas d'analogue qui permît d'en tirer quelque supposition sur le mode d'action de la solution hypertonique. J'ai réussi à montrer qu'une telle solution ne peut agir dans la parthénogénèse artificielle qu'à condition de contenir de l'oxygène libre. La solution hypertonique privée d'oxygène reste sans influence. Elle reste également inactive lorqu'on lui ajoute une trace de cyanure de potassium. Comme ce corps empêche les oxydations dans la cellule, il est évident que la solution hypertonique n'agit qu'en modifiant les phénomènes d'oxydation.

La seconde méthode qui permet de conserver les œufs vivants consiste à les mettre pendant trois heures après qu'ils ont formé leur membrane dans de l'eau de mer ne contenant pratiquement pas d'oxygène ou contenant une trace de cyanure

de potassium qui supprime les oxydations dans l'œuf. Si les œufs sont, au bout de ce temps, reportés dans l'eau de mer normale contenant de l'oxygène libre, ils sont souvent capables de se développer normalement[1]

V

Nous n'avons eu affaire jusqu'ici qu'à la parthénogénèse artificielle. Nous pouvons maintenant chercher comment le spermatozoïde provoque le développement de l'œuf. L'excitation formatrice de l'œuf par le spermatozoïde est-elle de même nature que celle qui détermine la parthénogénèse artificielle? A cette question, on peut répondre affirmativement. Ainsi il est possible de montrer que le spermatozoïde provoque le développement normal de l'œuf au moyen de deux substances au moins et que l'une de ces substances agit comme l'acide gras ou la saponine dans la parthénogénèse artificielle, en ce qu'elle produit la cytolyse de la mince couche corticale de l'œuf, tandis que l'effet produit par la seconde substance est semblable à celui de la solution hypertonique. La justesse de cette vue résulte du fait que j'ai réussi à séparer ces deux effets du spermatozoïde.

Si nous désirons arriver à isoler dans le spermatozoïde ces deux agents, nous ne devons pas nous servir de spermatozoïde de l'espèce d'our-

1. Un exposé plus complet des faits résumés ici se trouve dans le chapitre suivant.

sins à laquelle est emprunté l'œuf, car dans ce cas le spermatozoïde pénétrerait dans le protoplasme de l'œuf dès l'instant où il viendrait en contact avec lui. De cette manière, les deux substances du spermatozoïde, celle qui produit la formation de la membrane, la substance cytolytique, et la substance « correctrice » deviendraient presque en même temps capables d'agir. Mais le résultat des expériences n'est pas le même si nous mettons en présence d'un œuf d'oursin, par exemple, les spermatozoïdes d'une espèce différente, par exemple d'une étoile de mer. Dans les conditions ordinaires, le sperme de l'étoile de mer ne peut provoquer le développement de l'œuf d'oursin, mais il devient actif si l'alcalinité de l'eau de mer a été quelque peu augmentée par l'addition d'un peu de soude caustique. L'addition de 0 cm³,6 de soude décinormale à 50 centimètres cubes d'eau de mer provoque dans tous les œufs d'oursin la formation d'une membrane de fécondation si l'on ajoute à ce mélange rien qu'une trace de sperme *vivant* d'étoile de mer (*Asterias ochracea*). Il faut d'ailleurs quelque temps, le plus souvent de dix à cinquante minutes, pour que le sperme vivant d'étoile de mer produise cet effet, tandis qu'en ajoutant du sperme d'oursin, on obtient le même résultat en une minute.

Si tous les œufs d'oursin qui, par addition de sperme vivant d'étoile de mer, ont formé une membrane, sont reportés dans l'eau de mer normale, on remarque bientôt, en les examinant, qu'on peut les diviser en deux groupes Le premier groupe se comporte comme si un seul

des deux agents, l'agent cytolytique, avait agi. Ces œufs ne montrent, à la température du laboratoire, qu'un début de division nucléaire, puis se désagrègent, tandis qu'à une température plus basse, ils peuvent pousser un peu plus loin leur développement. Toutefois, si, après qu'ils ont formé leur membrane grâce au sperme d'étoile de mer, nous les traitons de trente à cinquante minutes par une solution hypertonique, ils donnent ordinairement tous des larves normales. Les autres œufs donnent des larves normales sans être ultérieurement traités par la solution hypertonique.

D'où vient cette différence entre les deux groupes d'œufs? Un examen histologique des œufs le montre. Mon assistant, M. Edler, a trouvé que, dans les œufs qui donnent une larve normale après addition de sperme d'étoile de mer et sans traitement ultérieur par la solution hypertonique, il est entré un spermatozoïde; au contraire, dans les œufs qui se comportent comme si l'on avait seulement obtenu artificiellement la formation d'une membrane, il n'y a pas de spermatozoïde.

Cette manière dont se comportent les œufs sous l'influence d'un sperme étranger s'explique si l'on suppose que le spermatozoïde provoque, lui aussi, le développement des œufs au moyen de deux agents. L'un de ces agents est une substance cytolytique, ou, comme on dit, une lysine. Cette substance est probablement placée à la surface du spermatozoïde. Elle ne fait que déterminer la formation de la membrane et agit à la façon de l'acide butyrique dans le procédé de parthénogénèse

artificielle. Le second agent semble placé plus à l'intérieur du spermatozoïde et exerce une influence semblable au traitement rapide de l'œuf par une solution hypertonique. On n'obtiendra un développement normal que si le spermatozoïde pénètre dans l'œuf, puisque ce n'est que dans ce cas que les deux agents, cytolytique et correcteur, pénètrent tous deux dans l'œuf. Nous avons indiqué plus haut que les spermatozoïdes étrangers n'entrent dans l'œuf qu'avec lenteur. Si un spermatozoïde pénètre en partie à travers la surface de l'œuf sans entrer tout entier dans le protoplasme, il peut se dissoudre assez de la lysine attachée à la surface du spermatozoïde pour provoquer la cytolyse de la couche superficielle de l'œuf et par suite la formation d'une membrane. Dans ces conditions, les œufs ne reçoivent du spermatozoïde que de la lysine, et ils se comportent de la même manière que si l'on y avait déterminé seulement la formation d'une membrane au moyen d'acide butyrique, puisque par la formation de la membrane, le spermatozoïde est éliminé.

Dans les œufs de *Strongylocentrotus purpuratus*, on ne peut généralement obtenir la formation d'une membrane qu'avec du sperme vivant d'étoile de mer, tandis qu'à la même concentration, l'extrait du sperme tué d'étoile de mer ne produit aucun effet: C'est là un fait important, en ce qu'il écarte la possibilité d'attribuer, dans ces expériences, la formation de la membrane au sang d'étoile de mer ajouté avec le sperme.

La possibilité d'isoler la lysine du sperme peut

être mise en évidence au moyen des œufs d'une autre espèce d'oursin, le *Strongylocentrotus franciscanus*, dont les œufs sont très sensibles aux lysines. Dans ces œufs, il est possible de déterminer la formation d'une membrane au moyen d'un extrait aqueux très dilué de sperme d'étoile de mer tué par la chaleur à une température de 60° ou plus. On peut amener ces œufs à se développer en pluteus en les traitant après formation de la membrane et pendant peu de temps par une eau de mer hypertonique. Au lieu de sperme d'étoile de mer, on peut employer celui d'une autre espèce étrangère. J'ai déterminé la formation d'une membrane dans l'œuf d'oursin au moyen du sperme vivant de requin ou même de coq. Ces œufs se comportent comme si l'on y avait seulement déterminé la formation d'une membrane au moyen d'acide butyrique. A la température du laboratoire, ils commencent à se développer, mais ils sont malades et meurent bientôt. Toutefois, traités en second lieu par une solution hypertonique, ils se développent en donnant des pluteus normaux. Dans ce cas, la lysine seule pénètre dans les œufs et non le spermatozoïde. Il est donc nécessaire de les traiter ensuite avec l'eau de mer hypertonique pour les amener à se développer normalement à la température du laboratoire.

VI

L'idée qu'une lysine contenue dans le spermatozoïde est l'agent de l'excitation formatrice qui

provoque le développement de l'œuf se prête à une vérification expérimentale. Nous savons que le sang contient des lysines qui détruisent les corpuscules sanguins des espèces étrangères, mais non les cellules qui proviennent de la même espèce. Si l'idée que le spermatozoïde agit sur l'œuf au moyen d'une lysine qui détermine la formation d'une membrane, est juste, il devrait être possible de déterminer la formation d'une membrane dans l'œuf non fécondé d'oursin avec du sang d'une espèce étrangère, et il en est bien ainsi. J'ai pu montrer, il y a trois ans, que le sang de certains vers, les Siponculides, peut provoquer la formation d'une membrane dans l'œuf d'oursin, même s'il est dilué dans l'eau de mer un millier de fois ou davantage. Ce phénomène ne se produit pas avec les œufs de n'importe quel oursin femelle, mais pour 20 p. 100 seulement des femelles. Je pense que la différence tient à la perméabilité inégale des œufs aux lysines, et le degré de perméabilité des œufs semble varier un peu pour les différentes femelles.

Au lieu de perdre du temps à examiner les effets du sang d'invertébrés divers[1], j'ai étudié ceux du sérum sanguin d'animaux à sang chaud. J'ai réussi à amener la formation d'une membrane dans l'œuf d'oursin (*purpuratus*) avec du sérum sanguin de bœuf, de mouton, de porc et de lapin ; ces œufs se comportent comme ceux qui ont été

1. Depuis que ces pages ont été écrites, on a employé avec succès le sang et les extraits d'organes d'un grand nombre d'invertébrés pour amener la formation d'une membrane dans l'œuf d'oursin et son développement.

traités par le sperme vivant de coq ou par l'acide butyrique. Ils commencent à se développer, mais à la température du laboratoire, ils dépérissent et se désintègrent bientôt. Il suffit toutefois qu'après la formation de la membrane ils soient traités quelques instants par une solution hypertonique pour qu'ils se développent à cette même température. Le sang contient donc la lysine, mais non la seconde substance nécessaire à un développement complet, et il est par suite nécessaire, si l'on désire provoquer un développement normal de l'œuf traité par le sérum, de remplacer l'action de la seconde substance par le traitement au moyen d'une solution hypertonique.

La lysine du sang est, comme celle du spermatozoïde, relativement résistante à la chaleur. Le sang ne perd pas sa propriété de provoquer la formation d'une membrane par un chauffage de quelques instants à 60 ou 65°[1]. Il est curieux que $SrCl^2$ et $BaCl^2$ augmentent, en ce qui concerne la formation d'une membrane, l'activité du sang.

Ce n'est pas seulement le sang, mais aussi les extraits d'organes d'espèces étrangères qui peuvent provoquer dans l'œuf d'oursin la formation d'une membrane. Un extrait de cæcum d'étoile de mer s'est montré très actif.

Nous avons déjà signalé le fait que l'extrait de sperme non vivant d'espèces étrangères, telles que Étoiles de mer, divers Mollusques ou Vers,

1. La substance qui détermine la formation d'une membrane est précipitable par l'acétone (Loeb. *Pflügers Archiv*, CXXIV, 37, 1908).

Requins, Oiseaux peuvent déterminer dans les œufs de *franciscanus* la formation d'une membrane. Avec des extraits de sperme non vivant de *franciscanus* ou de *purpuratus* agissant sur les œufs de la même espèce, l'expérience ne réussit pas, et il en va de même avec les extraits de tissus de ces animaux[1]. A quoi tient cette différence d'action des lysines sur l'espèce même ou sur une espèce étrangère? Nous savons que les lysines de notre sang n'attaquent pas nos propres cellules, mais agissent sur des cellules d'espèces étrangères. Les œufs possèdent donc, aussi bien que les autres cellules, une immunité vis-à-vis des lysines du sang ou des tissus de la même espèce.

Nos expériences nous éclairent sur la nature de cette immunité Si les lysines contenues dans notre sang n'attaquent pas nos cellules, cela ne peut tenir qu'à l'une des deux causes suivantes : Ou bien les lysines de notre propre sang ne peuvent diffuser dans nos cellules, tandis que cette diffusion est possible dans des cellules d'espèces étrangères ; ou bien les cellules contiennent des anticorps s'opposant aux lysines de notre propre organisme, mais non à celles des espèces étrangères. Nous ne pouvons, pour ce qui concerne les lysines du sang, décider entre ces deux hypothèses. Mais nous pouvons le faire pour les lysines des spermatozoïdes. L'extrait non vivant de sperme d'oursin est sans action sur les œufs

1. Si les œufs sont sensibilisés par le chlorure de strontium, on a pu les faire développer au moyen d'extraits de cæcum d'oursin mais cela ne se réalise qu'exceptionnellement.

d'oursin uniquement pour la raison qu'il ne peut diffuser dans l'œuf d'oursin ; et en effet si la lysine d'oursin est portée par le spermatozoïde vivant d'oursin (qui lui sert de véhicule) dans l'œuf d'oursin, elle y est très active et probablement plus active que la lysine d'une espèce étrangère. Si l'œuf d'oursin contenait un anticorps contre la lysine du sperme d'oursin, ce dernier ne serait pas capable de provoquer la formation d'une membrane en pénétrant dans cet œuf.

Nous comprenons maintenant le fait paradoxal que nous déterminons de deux manières différentes au moyen d'un sperme étranger la formation d'une membrane dans l'œuf d'oursin et son développement d'une part au moyen de sperme vivant, d'autre part, au moyen d'un extrait de sperme tué, tandis que le sperme de la même espèce ne peut être employé que vivant. Nous comprenons maintenant le fait auquel il a été fait allusion au début de ce chapitre, à savoir qu'au début des expériences où je cherchais à obtenir le développement de l'œuf avec un extrait de sperme, je n'ai pas réussi, parce que je tenais alors pour certain qu'il fallait employer un extrait de sperme provenant de la même espèce animale que les œufs. Les lysines étaient dans ce cas incapables de diffuser dans l'œuf.

Pour pénétrer plus complètement la nature de l'immunité de la cellule-œuf vis-à-vis des lysines dissoutes du sang et des tissus de la même espèce, il serait nécessaire de s'expliquer pourquoi les lysines d'une espèce ne peuvent diffuser dans

l'œuf de la même espèce. Il serait de grand intérêt que la raison de l'immunité de la cellule-œuf se trouvât être la même que celle de l'immunité des cellules somatiques vis-à-vis des cellules du sang de leur propre espèce.

Nous pouvons donc dire que la substance à laquelle le sperme doit son pouvoir fécondateur est une lysine et nous pouvons émettre le soupçon que les lysines qu'on n'a connues jusqu'à ce jour que comme des agents de protection contre les bactéries jouent un rôle physiologique plus important dans le mécanisme des phénomènes vitaux. Nous pouvons donner à notre théorie de l'action du spermatozoïde sur le développement le nom de théorie de la lysine, indiquant par là que l'impulsion nécessaire au développement de l'œuf est donnée par une lysine contenue dans le spermatozoïde. Dans la parthénogénèse artificielle, nous substituons à la lysine naturelle une substance cytolytique. A côté de l'action lytique, le développement normal exige en général (mais non toujours) une autre influence correctrice de la première qui, dans la parthénogénèse artificielle peut être fournie par une solution hypertonique.

VII

Les expériences sur la parthénogénèse artificielle d'autres formes animales montrent que les œufs des divers animaux possèdent une tendance inégale au développement parthénogénétique. Il y a des œufs qu'on amène aisément à se développer, si aisément en fait, que l'expérimentateur

ne peut toujours discerner si le développement est dû à l'action d'une substance qu'il a employée ou à quelque condition accidentelle de l'expérience. Les œufs de ver à soie, d'étoile de mer, et de certains vers appartiennent à ce groupe En opérant avec des œufs d'étoile de mer, nous pouvons observer que de temps en temps il y en a quelques-uns qui, dans l'eau de mer normale, se développent et donnent des larves nageantes, sans qu'on en puisse saisir la cause. Les œufs de l'oursin de Californie, *Strongylocentrotus purpuratus* ne montrent en revanche pas trace de tendance à la segmentation parthénogénétique; on ne provoque leur développement que par la méthode tout à fait spécifique et rigoureuse décrite ci-dessus. C'est pour cette raison que j'ai choisi ces œufs pour rechercher la nature de l'excitant expérimental, car je pouvais être sûr que toujours le même excitant produisait les mêmes résultats, tandis que, par exemple, avec les œufs d'étoile de mer l on ne pourrait jamais être tout à fait certain que ce ne sont pas quelques conditions internes de l'œuf ou quelques conditions secondaires de l'expérience, négligées comme sans importance, qui ont déterminé le développement. Des œufs qui ont ainsi une forte tendance au développement spontané ne sont pas le meilleur matériel pour l'étude de la nature de l'excitant au développement, mais ils nous donnent à résoudre cette question : pourquoi y a-t-il des œufs qui ont une tendance plus forte que d'autres à se développer parthénogénétiquement?

Mathews a observé qu'en secouant doucement des œufs d'étoile de mer, on peut accroître le nombre de ceux qui se développent « spontanément ». J'ai fait la même observation sur les œufs d'une Annélide, *Amphitrite*. Personne n'a jamais pu obtenir avec les œufs d'oursin un résultat semblable. J'ai tendance à penser que si l'on pouvait trouver un oursin dont les œufs possèdent une tendance plus forte au développement spontané, on pourrait aussi voir que le nombre des œufs qui se développeraient spontanément pourrait être accru par l'agitation.

J'ai cherché si l'on pouvait déterminer par des moyens mécaniques la cytolyse des œufs. En exerçant avec le doigt une faible pression sur l'ovaire d'une étoile de mer, on trouve que beaucoup d'œufs qui sortent ensuite de l'ovaire sont cytolysés. Cette cytolyse n'est pas le résultat de l'éclatement de la membrane de l'œuf; au contraire, la cytolyse de l'œuf est dans ce cas, comme d'ordinaire, précédée de la formation d'une membrane de fécondation et cette membrane reste intacte dans l'œuf d'étoile de mer dont la pression mécanique détermine la cytolyse. Dans l'œuf d'oursin, au contraire, il est impossible de produire la cytolyse au moyen d'une faible pression.

Les œufs d'étoile de mer qui se développent spontanément commencent par former une membrane. L'agitation n'amène le développement de ces œufs qu'à condition de provoquer d'abord la formation d'une membrane. La plus grande tendance de l'œuf d'étoile de mer au développement

spontané est donc due à la plus grande facilité avec laquelle la cytolyse peut s'accomplir dans cet œuf.

Comment une simple agitation ou une pression peut-elle provoquer la formation d'une membrane ou la cytolyse? Il me semble que l'explication la plus simple de ce fait s'obtient si l'on admet, comme Bütschli l'a le premier suggéré, que le cytoplasme est une émulsion. Il en résulterait que la formation d'une membrane est, aussi bien que la cytolyse, le résultat de la destruction d'une émulsion. Nous savons que différentes émulsions ont un degré différent de stabilité. Les œufs qui, pour une pression modérée, subissent la cytolyse ont une émulsion de stabilité moindre que ceux où cette pression ne produit pas le même résultat. Admettons que la formation de la membrane aussi bien que la cytolyse dépende de la destruction d'une émulsion ; alors, la formation de la membrane dépend de la destruction de l'émulsion seulement dans la couche corticale de l'œuf. La lysine ne détruit l'émulsion que dans cette couche et par là détermine le développement. La tendance plus forte des œufs de certains animaux au développement parthénogénétique spontané dépend alors d'une stabilité relativement faible de l'émulsion qui constitue la couche corticale de l'œuf. Mais il faut noter que cette hypothèse n'est pas indispensable dans la théorie lytique de l'activation de l'œuf.

VIII

Admettre que la formation de la membrane ne tient qu'à une cytolyse superficielle de l'œuf, c'est supposer d'abord que la couche corticale de l'œuf est différente du reste du cytoplasme. Bütschli est déjà arrivé à la même conclusion en se basant sur des observations histologiques. Mes observations sur l'action des agents cytolytiques sur l'œuf non fécondé, me portent à accepter cette opinion. Sur un tel œuf, l'action de ces agents se produit toujours en deux périodes, séparées souvent par un intervalle de temps considérable. Le premier stade consiste en une cytolyse de la couche superficielle, le second en une cytolyse du reste de l'œuf. C'est ce qu'on voit le mieux en opérant avec des solutions faibles de saponine ou de solanine dans l'eau de mer.

On obtient alors d'abord la formation d'une membrane, puis après une pause qui dure souvent plusieurs minutes, se produit la cytolyse de l'œuf entier. En remplaçant la saponine par le benzol, on observe encore une pause entre la formation de la membrane et la cytolyse de l'œuf entier, mais elle est plus courte : sa durée n'est souvent que d'une fraction de seconde, au plus de quelques secondes.

On peut ainsi faire voir directement qu'il y a une différence qualitative entre la couche corticale du protoplasme et le reste. Si pour obtenir la formation artificielle d'une membrane, on se

sert d'acides gras faibles, de l'acide formique à l'acide caproïque, on n'observe la cytolyse que de la couche corticale, autrement dit, on n'obtient que la formation d'une membrane et non la cytolyse de l'œuf entier. Mais si l'on emploie au contraire les acides gras plus élevés dans la même série, à partir de l'acide heptylique, la formation de la membrane est toujours suivie après un court intervalle de la cytolyse de l'œuf entier.

Les lysines contenues dans le sang et dans les spermatozoïdes n'agissent, d'après mes expériences actuelles, que sur la couche corticale du cytoplasme, mais non sur le reste de l'œuf. Nous obtenons la formation d'une membrane et le développement, mais non une cytolyse de l'œuf entier.

Si nous revenons à l'idée de Bütschli, d'après laquelle le protoplasme a la structure d'une émulsion, nous sommes amenés à penser que l'émulsion qui forme la couche corticale de l'œuf diffère de celle du reste de l'œuf. Il y a des agents cytolytiques spéciaux qui ne détruisent que la couche corticale, tandis que les agents cytolytiques généraux détruisent la couche corticale aussi bien que le reste de l'œuf.

IX

Comment la cytolyse de la couche corticale de l'œuf peut-elle provoquer la formation d'une membrane? Von Knaffl a exprimé sur ce point l'idée suivante : « Le protoplasme est riche en

lipoïdes, il est probablement surtout formé d'une émulsion de ces substances et de protéines. Tout agent physique ou chimique capable de liquéfier les lipoïdes, provoque une cytolyse de l œuf. La protéine de l'œuf ne peut se gonfler ou se dissoudre que si l'état des lipoïdes est altéré par des agents physiques ou chimiques. Le mécanisme de la cytolyse consiste en une liquéfaction des lipoïdes et en un gonflement ou une liquéfaction consécutifs des protéines par absorption d'eau.... Cela confirme l idée de Lœb, que la formation de la membrane est le résultat de la liquéfaction des lipoïdes. »

Nous pouvons accepter ceci avec une légère modification relative à la nature de l'émulsion. Une émulsion ne se compose pas seulement de deux substances ou phases, comme l'admet von Knaffl, mais encore d'une troisième substance, qui a pour effet de rendre l'émulsion plus durable (théorie de Lord Rayleigh). Les gouttelettes de l'émulsion sont entourées d'une mince couche de cette substance, qui abaisse la tension superficielle entre la gouttelette et la seconde phase de l'émulsion. J'admets que ce n'est que cette substance stabilisante qui consiste en lipoïdes, spécialement en cholestérine. Les deux autres phases qui constituent l'émulsion n'ont pas besoin d'être formées de lipoïdes. Pour fixer provisoirement les idées, nous pouvons admettre que ces deux phases sont faites, la première de protéine avec un peu d'eau, la seconde d eau avec un peu de protéine. L'existence de ces deux phases a été établie par Hardy. L'émulsion à la sur-

face de l'œuf est formée, d'après cette conception, d'un système de gouttelettes de protéine pauvres en eau entourées d'une couche stabilisante de lipoïde (cholestérine ou lécithine). Si l'œuf d'oursin est traité par un solvant des lipoïdes, tel que le benzène, la pellicule stabilisante de cholestérine est dissoute et la gouttelette de protéine peut absorber de l'eau. Si nous employons la saponine, la pellicule est détruite par précipitation de la cholestérine par la saponine. L'absorption d'eau conduit à un soulèvement de la couche superficielle qui entoure l'œuf[1].

Nous allons ajouter quelques remarques relatives à la nature de cette pellicule superficielle, bien que cela ne concerne pas la question traitée ici. D'après Overton et Kœppe, la pellicule superficielle de la cellule est formée de lipoïdes, et d'après Kœppe, la cytolyse est déterminée par la dissolution ou la rupture de cette pellicule. Cette opinion n'est pas soutenable, puisque la pellicule superficielle qui se sépare sous forme de membrane de fécondation n'est pas formée de lipoïdes, mais de protéine; c'est ce qu'indique le fait que cette membrane est absolument insoluble dans tous les solvants des lipoïdes. Cette

1. Nous avons admis ici que la membrane de fécondation est préformée dans l'œuf non fécondé et soulevée par suite de la cytolyse de la couche sous-jacente. Comme je l'ai fait remarquer dans mon livre *Die chemische Entwickelungserregung des tierischen Eies*, il est également possible que la membrane de fécondation soit une membrane de précipitation formée par la réaction d'un constituant de la couche corticale liquéfiée avec un constituant de l'eau de mer (Ca ?). Il est sans importance pour le problème discuté dans ce chapitre d'adopter l'une ou l'autre conception.

membrane reste d'ailleurs parfaitement intacte quand l'œuf cytolysé n'est plus qu'une forme vide (*ghost*).

X

Puisque l'on peut provoquer par une agitation modérée ou par une simple pression la formation d'une membrane de fécondation dans l'œuf d'étoile de mer, cette membrane paraît bien devoir être préformée dans l'œuf non fécondé, et, s'il en est ainsi, le processus de formation de membrane doit consister en une séparation de cette pellicule préformée et du protoplasme sous-jacent par pénétration de l'eau de mer entre elle et le cytoplasme. Dans ce processus, cette pellicule superficielle doit se modifier, puisque le spermatozoïde peut pénétrer dans l'œuf avant, mais non après la formation de la membrane. Que l'empêchement à l'entrée du spermatozoïde dans l'œuf après cette formation résulte simplement d'une modification dans la nature de la pellicule superficielle, on peut en trouver la preuve dans le fait que si nous déchirons mécaniquement cette membrane, un spermatozoïde peut pénétrer dans l'œuf. Il en résulte que la pellicule superficielle, même si elle est toute formée d'avance dans l'œuf non fécondé, a des qualités différentes ou une autre structure quand elle est en contact étroit avec le cytoplasme et quand elle en est séparée par une couche d'eau de mer.

Nous avons admis que la formation de la membrane est déterminée par l'action d'une lysine ou

d'un agent cytolytique sur la couche superficielle de l'œuf, action grâce à laquelle la protéine de cette couche absorbe l'eau de mer et par suite se dissout. Ceci admis, il en résulte deux choses : d'abord qu'il doit être possible de montrer que la membrane de fécondation est perméable à l'eau de mer et aux cristalloïdes, mais imperméable aux colloïdes. On peut vérifier l'exactitude de cette supposition. Si à de l'eau de mer, contenant des œufs pourvus de leur membrane de fécondation, on ajoute une certaine quantité de blanc d'œuf ou de tannin dissous ou de sérum sanguin, la membrane s'affaisse en se resserrant autour du cytoplasme. La raison en est que presque tout le liquide qui existe entre la membrane et le cytoplasme diffuse dans l'eau de mer environnante. Si l'on reporte les œufs dans l'eau de mer normale (sans protéine), ce liquide diffuse de nouveau dans l'espace compris entre la membrane et le cytoplasme et la membrane de fécondation reprend sa distance première au cytoplasme et son contour arrondi. La membrane est donc imperméable aux colloïdes dissous dans l'eau de mer.

Lorsqu'on ajoute des sels à l'eau de mer ou qu'on dilue celle-ci en lui ajoutant de l'eau distillée, la tension et le diamètre de la membrane ne changent pas, ce qui prouve que la membrane est perméable aux sels, non aux colloïdes et que la séparation de la membrane de fécondation résulte d'un gonflement et d'une dissolution consécutive d'un colloïde. Ce colloïde dissous exerce une pression osmotique ou colloïdale et l'eau de mer doit

diffuser de dehors en dedans de la membrane de fécondation de l'œuf jusqu'à ce que la tension de cette membrane fasse équilibre à la pression osmotique ou colloïdale du colloïde dissous. Ainsi s'explique aussi pourquoi la membrane de fécondation a généralement un contour sphérique.

Nous pouvons maintenant comprendre pourquoi il n'y a pas dans tous les cas de fécondation formation d'une membrane de fécondation distincte. Cela peut tenir à ce que le degré de gonflement du colloïde de la couche corticale varie sous diverses influences.

XI

Nous sommes maintenant en possession d'un tableau assez complet de ce qui se passe dans l'œuf sous l'influence d'une « excitation formatrice », c'est-à-dire quand on provoque son développement. Au moyen d'une lysine ou de quelqu'autre agent cytolytique, on dissout ou on précipite une certaine substance de la couche corticale, qu'on peut présumer être un lipoïde ; la substance protéique de cette couche devient par suite capable d'absorber de l'eau et de se gonfler. On pensait auparavant que le spermatozoïde provoquait le développement de l'œuf en y introduisant un ferment ou enzyme qui mettait en marche le mécanisme du développement. On a également émis l'opinion que c'était à l'entrée du noyau du spermatozoïde ou d'un centrosome qu'il fallait rapporter le développement. Mais nous voyons qu'il suffit de provoquer la formation d'une mem-

brane artificielle dans l'œuf non fécondé d'oursin pour observer, au bout de deux ou trois heures, la formation d'astrosphères ou de fuseaux normaux. Cela écarte l'opinion que la fusion des noyaux de l'œuf et du spermatozoïde est essentielle pour le développement de l'œuf[1]. La théorie fermentaire de l'activation par le spermatozoïde est également erronée. Si elle était exacte, la vitesse du développement devrait être accélérée, sinon doublée, si deux spermatozoïdes au lieu d'un pénétraient dans l'œuf, ou si l'on superposait dans le même œuf à la parthénogénèse artificielle la fécondation par le sperme. Mais il n'en est pas ainsi. En aucun cas, on n'observe de diminution du temps qui s'écoule entre deux périodes successives de la fécondation[2].

La suite du développement est liée à la question de savoir comment la cytolyse de la couche corticale de l'œuf peut provoquer son développement. Je puis indiquer qu'il est possible que cette cytolyse facilite la diffusion dans l'œuf de l'oxygène ou des ions (basiques) OH ou d'autres substances nécessaires au développement.

XII

Résumons les résultats que nous avons obtenus relativement à l'activation ou à l'excitation

1. La fusion des noyaux est d'ailleurs importante pour la transmission des caractères paternels.

2. Une autre raison est que la vitesse de segmentation est déterminée uniquement par l'œuf, quelle que soit la nature du spermatozoïde.

formatrice de l'œuf. Pour le développement normal, deux agents au moins sont nécessaires : le premier est la cytolyse de la mince couche corticale de l'œuf. Tout agent qui produit cette cytolyse (sans provoquer celle du reste de l'œuf) amène l'œuf à se développer. Le spermatozoïde aussi bien que le sang et les tissus contient une substance (lysine) qui ne produit la cytolyse que de la couche corticale. Les acides gras inférieurs, de l'acide formique à l'acide caproïque, ne produisent aussi que cette cytolyse. La plupart des agents cytolytiques, causant la cytolyse de l'œuf entier, ne peuvent être employés que si l'on soustrait les œufs à leur influence après la destruction de la couche corticale, mais avant que le reste de l'œuf ait subi leur action destructrice.

La cytolyse de la couche corticale amène souvent, mais pas toujours la formation d'une membrane de fécondation.

Toutes les substances cytolytiques étant des solvants des lipoïdes (ou détruisant ces substances), il est probable, mais non démontré, que l'excitation formatrice dans l'activation de l'œuf consiste en une liquéfaction, ou en une précipitation, ou en une autre modification des lipoïdes de la couche corticale de l'œuf, résultant d'une imbibition ou d'une dissolution de la substance colloïdale de cette couche corticale. Si le cytoplasme a la structure d'une émulsion, il est possible que les lipoïdes forment l'enveloppe stabilisante des gouttelettes qui est, d'après Lord Rayleigh, nécessaire à la stabilité de l'émulsion.

La cytolyse de la couche corticale de l'œuf pro-

voque son développement, mais ce développement est souvent anormal et conduit prématurément à un arrêt. Pour arriver à produire un développement plus normal, il est souvent nécessaire d'employer un second agent dont le mode d'action n'est pas encore aussi facile à comprendre que celui de l'agent cytolytique, par exemple un traitement de courte durée par une solution hypertonique contenant de l'oxygène ou un arrêt du développement de l'œuf plus prolongé dans une eau de mer normale privée d'oxygène. Le spermatozoïde introduit dans l'œuf, en même temps que la lysine, une seconde substance qui agit à la façon de la solution hypertonique dans notre méthode de parthénogénèse artificielle.

VIII

COMMENT L'ACTE DE FÉCONDATION PRÉSERVE L'ŒUF DE LA MORT[1]

L'œuf non fécondé meurt en un temps relativement court, tandis que fécondé il donne naissance à une série de générations, qui, en théorie au moins, est infinie. Le phénomène de fécondation est donc pour la vie de l'œuf tout à fait capital. Il est naturel de se demander par quel moyen le spermatozoïde protège l'œuf contre la mort.

Si l'on met dans l'eau de mer les ovaires d'une étoile de mer, les œufs s'en détachent. Ils ne sont ordinairement pas mûrs et ne peuvent être alors fécondés ni par les spermatozoïdes, ni par des agents chimiques. Mais si on les abandonne un certain temps dans l'eau de mer, ils mûrissent peu à peu, tous ou en grand nombre ; cela consiste en une diminution de leur masse nucléaire par expulsion de deux petites masses appelées globules polaires. Si, aussitôt après la sortie des globules polaires, on ajoute du sperme au liquide, les œufs se développent. On peut également à ce

1. Réimprimé des *Harvey Lectures*, 1911, avec l'autorisation de MM. J.-B. Lippincott et Cie.

moment provoquer leur développement par l'action de certains agents physiques ou chimiques.

J'ai fait, il y a dix ans, les observations suivantes. Si les œufs ne sont pas amenés à se développer par l'action du sperme ou d'agents physico-chimiques, ils meurent très rapidement Aux températures de l'été, ils périssent dans un délai de quatre à six heures. Cette mort se manifeste physiologiquement par un assombrissement et un noircissement de l'œuf ordinairement clair. J'ai observé que cet accident peut être évité si on soustrait l'œuf à l'action de l'oxygène ou si l'on diminue à son intérieur la vitesse des oxydations par l'addition d'une trace de cyanure de potassium. On peut montrer de différentes manières que l'absence d'oxygène conserve la vie à l'œuf. La maturation même de l'œuf dépend des oxydations. Si les œufs non mûrs sont privés d'oxygène, ou si, dans de tels œufs, on arrête les oxydations grâce au cyanure de potassium, la maturation ne se produit pas. La maturation est donc, elle aussi, sous la dépendance des oxydations. Les œufs pris sur une femelle qui n'était pas à l'époque de maturité, étant partagés en d ux groupes. dont le premier est laissé dans l'eau de mer en contact avec l'oxygène tandis que le second est porté dans de l'eau de mer d'où l'oxygène a été chassé par un courant d'hydrogène, les œufs du second groupe restent vivants, tandis que ceux du premier périssent en quelques heures

Il n'est même pas nécessaire de chasser l'air par l'hydrogène pour conserver vivants les œufs

non fécondés ; il suffit d'en mettre de grandes quantités dans un tube étroit de verre fermé à la partie inférieure. Les œufs tombent dans le fond du tube, et ceux qui sont tout près du fond ne reçoivent pas d'oxygène, la quantité de ce gaz qui diffuse de l'air dans l'eau de mer étant absorbée par la couche supérieure des œufs. En raison de ce manque d'oxygène, les œufs qui sont au fond du tube ne mûrissent et ne périssent pas ; ainsi l'absence d'oxygène évite aux œufs la maturité et la mort.

Si l'on enlève l'oxygène aux œufs aussitôt qu'ils sont devenus mûrs, on leur conserve encore la vie. A. P. Mathews a répété cette expérience et obtenu les mêmes résultats. Cela prouve que la mort de l'œuf mûr mais non fécondé résulte d'oxydations : en empêchant celles-ci, on empêche l'œuf de périr. La publication de ces recherches a soulevé d'abord quelques objections, basées sur l'emploi du cyanure de potassium dans une partie des expériences. On disait que le cyanure de potassium n'avait alors d'autre effet que de prévenir le développement des bactéries. Toutefois les auteurs qui présentaient cette objection négligeaient le fait que l'absence d'oxygène produisait exactement les mêmes effets que l'addition de cyanure de potassium, et que le moyen par lequel on obtient cette absence d'oxygène est absolument indifférent, soit qu'on chasse ce gaz par un courant d'hydrogène purifié, soit qu'on mette les œufs en une masse profonde dont seules les parties superficielles reçoivent assez d'oxygène.

Il est d'ailleurs facile de montrer directement que l'objection indiquée n'est pas valable. On peut facilement porter des œufs d'étoile de mer dans de l'eau de mer stérile sans y introduire de germes bactériens ; c'est ce qu'on fait dans l'expérience suivante. Les œufs d'une étoile de mer sont divisés en trois lots : le premier est mis aseptiquement dans une série de flacons avec de l'eau de mer stérile, le second dans de l'eau de mer ordinaire sans précautions d'asepsie, le troisième dans de l'eau de mer additionnée d'une abondante quantité d'une culture putride de bactéries qui s'est développée sur des œufs morts d'étoile de mer. Dans les trois cas la mort des œufs mûrs s'est produite dans le même intervalle de temps. Les œufs du premier groupe étaient entièrement stériles, ce qui résulte du fait que, deux mois après leur mort, ils conservèrent leur forme, tandis que dans l'eau de mer ordinaire, les œufs morts furent détruits en quelques jours par l'action des bactéries.

Il est donc certain que la mort des œufs d'étoile de mer non fécondés n'est pas le fait des bactéries, mais bien des phénomènes d'oxydation dont ils sont le siège. Si aucun spermatozoïde ne pénètre dans l'œuf, ou si l'œuf n'est pas amené à se développer par un traitement chimique approprié, il périt très rapidement. Si d'autre part, un spermatozoïde pénètre dans l'œuf, celui-ci demeure vivant en dépit du fait que cette entrée du spermatozoïde amène une accélération des oxydations dans l'œuf. Warburg a observé à Naples que dans des œufs d'oursin, la fécondation rendait la

vitesse des oxydations six fois plus grande qu'elle n'était auparavant, tandis que Wasteneys et moi, nous avons trouvé que pour les œufs d'*Arbacia* à Woods Hole, la vitesse des oxydations est dans ceux qui sont fécondés trois à quatre fois plus grande que dans les autres.

Comment pouvons-nous expliquer que la fécondation conserve la vie à l'œuf? Admettons provisoirement ceci : l'œuf non fécondé contient un poison ou est soumis à un ensemble de conditions défectueuses telles que, si une oxydation se produit, l'œuf doit périr. Dans l'œuf non fécondé, mais mûr, se produisent des oxydations. Le spermatozoïde introduit dans l'œuf entre autres substances quelque chose qui le protège contre l'action fatale des oxydations, et qui lui permet même de supporter sans danger un accroissement d'intensité des oxydations. Nous pouvons dire que l'œuf mûr, mais non fécondé, est comparable à un anaérobie pour lequel les oxydations sont mortelles, et que le spermatozoïde transforme l'œuf en un organisme aérobie.

Si nous comparons les œufs de divers animaux, nous trouvons entre eux de grandes différences, quant aux conditions dont il vient d'être question. Ainsi les œufs de certaines Annélides (*Polynoè*) périssent rapidement s'ils mûrissent sans qu'on provoque leur développement, tandis que les œufs d'oursin peuvent vivre assez longtemps après qu'ils sont mûrs. On n'a pas encore recherché à quoi tient cette différence.

II

L'analyse du phénomène de fécondation par les spermatozoïdes montre que nous devons y distinguer deux parties différentes qui ont rapport respectivement à l'hérédité et au développement. Les expériences de parthénogénèse artificielle rendent très probable que les deux groupes de substances qui déterminent d'une part les caractères de l'hérédité paternelle, d'autre part le développement de l'œuf sont entièrement différents. Nous ne nous occuperons ici que du second groupe de substances, celles qui provoquent le développement de l'œuf.

L'analyse des causes du développement de l'œuf sous l'influence d'un spermatozoïde a fait voir que celui-ci agit en introduisant dans l'œuf au moins deux substances ou deux groupes de substances. La première de ces substances amène la formation de la membrane, la seconde a pour effet d'immuniser l'œuf contre l'action fatale des oxydations.

J'ai montré dans un grand nombre de mémoires que le fait essentiel qui détermine le développement de l'œuf est une modification de sa surface, qui aboutit fréquemment à la formation d'une membrane. Si, par des moyens artificiels, nous déterminons la formation d'une membrane dans un œuf non fécondé d'oursin, il commence à se développer, mais périt très rapidement. beaucoup plus rapidement que s'il n'avait été exposé à aucun traitement. J'ai pu montrer que cette

mort rapide de l'œuf d'oursin après formation artificielle de membrane peut être empêchée, soit en soustrayant l'œuf au contact de l'oxygène, soit en y empêchant les oxydations par l'addi-

Fig. 48-50. — Désintégration d'un œuf d'oursin après la formation d'une membrane par l'action d'acide butyrique, d'un sérum étranger, d'un extrait de sperme, ou de cellules étrangères, dans le cas où les œufs ne sont pas traités après formation de la membrane par une solution hypertonique ou soustraits aux oxydations. *A* indique l'endroit où se manifeste d'abord la désintégration.

tion d'une trace de cyanure de potassium. La formation d'une membrane amène donc la mort rapide de l'œuf parce qu'elle accélère les oxydations. Warburg a récemment montré que la

formation artificielle d'une membrane dans un œuf non fécondé d'oursin y produit le même accroissement de vitesse des oxydations que l'introduction d'un spermatozoïde.

Si nous désirons amener des œufs non fécondés à se développer jusqu'au stade pluteus après formation d'une membrane, nous devons les soumettre à un nouveau traitement Celui-ci consiste à plonger les œufs, quinze minutes environ après la formation de la membrane, dans une solution hypertonique de pression osmotique déterminée (par exemple : 50 centimètres cubes d'eau distillée pour 8 centimètres cubes de solution, 0,4 normale de NaCl), et cela pendant trente à soixante minutes. Si au bout de ce temps on ramène les œufs dans l'eau de mer normale, ils ne meurent pas, mais se développent en donnant des larves normales. J'ai proposé cette hypothèse que la formation artificielle d'une membrane amène un rapide accroissement des oxydations dans l'œuf et ainsi détermine son développement, mais que ces oxydations produisent à la température ordinaire un rapide dépérissement des œufs parce que ceux-ci contiennent une substance toxique — ou un ensemble toxique de conditions —, qui, si les oxydations sont possibles, amène la mort rapide de l'œuf. Le second traitement a pour effet d'immuniser l'œuf contre l'action toxique des oxydations.

Si par l'un des divers moyens que nous avons précédemment indiqués nous déterminons dans l'œuf non fécondé la formation d'une membrane artificielle, et si nous soumettons ensuite pendant

quelques instants les œufs à l'action d'une solution hypertonique, ils se développent, s'ils sont portés dans l'eau de mer normale, de la même manière que si un spermatozoïde y avait pénétré. Ils parcourent les stades larvaires successifs, se développent sous forme de blastula, de gastrula et de pluteus et vivent aussi longtemps que les larves nées des œufs fécondés par un spermatozoïde.

Ainsi l'activation physico-chimique des œufs non fécondés d'oursin résulte d'un double traitement. Le premier consiste en une modification de la surface de l'œuf qui peut ou non aboutir à la formation d'une membrane ; cette modification amène une accélération des oxydations qui est, selon mon opinion, le phénomène essentiel dans le processus de fécondation. Le second traitement doit faire disparaître les conditions vicieuses qui rendent les oxydations fatales à l'œuf. Ce second traitement peut consister en une exposition des œufs pendant une demi-heure ou un peu plus à l'action d'une solution hypertonique. Mais à ce traitement nous pouvons en substituer un autre ; nous pouvons, par exemple, soustraire l'œuf pendant trois heures à l'action des oxydations, soit en éliminant l'oxygène du liquide, soit en ajoutant à ce dernier une trace de cyanure de potassium. Si les œufs, après ce traitement par la solution hypertonique pendant une demi-heure, ou par la privation d'oxygène pendant trois heures, sont remis dans de l'eau de mer normale, ils peuvent se développer en donnant des larves normales.

Nous pouvons montrer que les spermatozoïdes provoquent, eux aussi, le développement de l'œuf au moyen de deux agents distincts comparables par leur mode d'action à ceux que met en œuvre la méthode de fécondation chimique qui vient d'être décrite.

Nous devons pour cela féconder l'œuf d'oursin avec un sperme qui ne soit pas celui de son espèce même. La raison en est que le spermatozoïde de l'oursin pénètre si rapidement dans l'œuf qu'il n'est pas possible de montrer que c'est au moyen de deux substances distinctes qu'il détermine le développement de cet œuf.

Si, au contraire, nous fécondons l'œuf d'oursin avec du sperme d'étoile de mer, la formation d'une membrane autour de l'œuf demande de dix à cinquante minutes, pour la raison que le spermatozoïde d'étoile de mer ne pénètre qu'avec une grande lenteur dans l'œuf d'oursin.

Il n'est en général pas possible de féconder l'œuf d'oursin avec du sperme d'étoile de mer dans l'eau de mer normale. Mais j'ai trouvé, il y a huit ans, qu'en rendant cette eau un peu plus alcaline qu'elle ne l'est naturellement, les œufs d'oursin se laissent féconder par le sperme d'étoile de mer. Pour féconder les œufs de l'oursin de Californie, *Strongylocentrotus purpuratus*, avec du sperme d'*Asterias*, on a obtenu les meilleurs résultats en ajoutant par 50 cm³ d'eau de mer, 0,6 cm³ de soude décinormale. Dans ce cas, avec du sperme actif, tous les œufs forment la membrane typique de fécondation en cinquante minutes environ.

Si nous observons le développement ultérieur des œufs d oursin fécondés par le sperme d'étoile de mer, nous constatons très rapidement qu'ils peuvent être classés en deux groupes : Les uns se comportent comme s'ils avaient été fécondés par du sperme de leur propre espèce, c'est-à-dire se segmentent régulièrement et se développent en blastulas nageantes et en gastrulas ; les autres, au contraire, se comportent comme s'ils avaient été traités par un de ces agents qui déterminent la formation d'une membrane dans les œufs non fécondés d'oursin. Ces derniers œufs commencent à se segmenter, mais à la température ordinaire, ils périssent rapidement par cytolyse. Toutefois, si on les traite une demi-heure par une solution hypertonique, ils se développent en larves.

Si nous examinons les œufs d'un oursin traités en milieu alcalin par le sperme d'étoile de mer, nous trouvons qu il n'y a qu'une certaine proportion de ces œufs qui contiennent un noyau de spermatozoïde et que cette proportion paraît être la même que celle des œufs qui produisent des larves. Quant à ce qui concerne les œufs qui commencent par former une membrane, puis se désagrègent, on ne peut voir au dedans aucun noyau spermatique. Je suis porté à tirer de ces observations les conclusions suivantes : le spermatozoïde d'étoile de mer pénètre très lentement à l'intérieur de la membrane superficielle de l'œuf d'oursin. Tandis qu'il se trouve pour quelque temps engagé dans cette membrane superficielle, une de ses substances se dissout dans la

couche extérieure de l'œuf et amène la production d'une membrane de fécondation. La formation de cette membrane empêche ensuite le spermatozoïde de pénétrer plus avant dans l'œuf, car il ne peut la franchir. Elle amène en même temps un accroissement de vitesse des oxydations et un début de développement de l'œuf. Mais ce dernier contient une substance toxique ou un ensemble de conditions vicieuses qu'il faut détruire pour que les oxydations nécessaires au développement puissent se produire sans que l'œuf soit tué par leur action. Le spermatozoïde apporte dans l'œuf une seconde substance qui l'immunise contre l'action fatale des oxydations. Tandis que la substance du spermatozoïde qui détermine la formation d'une membrane est placée soit à sa surface, soit au moins dans sa région superficielle, la deuxième substance qui transforme l'œuf d'anaérobie en aérobie, doit être placée plus à l'intérieur, car elle ne peut agir que si le spermatozoïde pénètre dans l'œuf même. Nous voyons dans ces observations relatives à la fécondation de l'œuf d'oursin par le sperme d'astérie, une preuve que l'activation de l'œuf par le spermatozoïde est aussi due à deux substances différentes, dont l'une amène la formation d'une membrane, tandis que l'autre immunise l'œuf contre l'action toxique des oxydations. Ces faits corroborent l'hypothèse faite plus haut, que si le spermatozoïde protège l'œuf contre la mort, c'est qu'il lui apporte une substance qui l'immunise contre l'action toxique des oxydations.

III

J'ai trouvé, il y a sept ans, qu'un grand nombre d'agents détruisent l'œuf fécondé beaucoup plus rapidement que l'œuf non fécondé. Ainsi, par exemple, tandis que dans une solution pure de chlorure de sodium, l'œuf non fécondé d'oursin peut rester vivant plusieurs jours, l'œuf fécondé est détruit dans le même liquide en moins de vingt-quatre heures. Si nous nous servons de solutions faiblement alcalines de chlorure de sodium, la plus grande résistance de l'œuf non fécondé est peut-être encore plus frappante. L'œuf de la forme atlantique d'oursin, *Arbacia*, est détruit par cytolyse dans une solution neutre de chlorure de sodium en quelques heures, tandis que l'œuf non fécondé peut vivre pendant un temps beaucoup plus long. Si nous portons des œufs fécondés et non fécondés dans des solutions hypertoniques, nous trouvons que les œufs fécondés souffrent aussi beaucoup plus que les œufs non fécondés. D'où vient cette différence de sensibilité entre les œufs fécondés ou non ? Il est possible que la perméabilité des œufs fécondés soit plus grande que celle des œufs non fécondés Bien que cela soit probablement vrai jusqu'à un certain point, cela ne suffit pas à expliquer entièrement la différence dans la manière dont se comportent les deux sortes d'œufs. J'ai pu montrer que la toxicité d'un grand nombre de solutions peut être ou complètement détruite ou au moins fortement diminuée

en faisant disparaître l'oxygène du liquide. Ainsi, par exemple, les œufs fécondés d'oursin qui périssent très rapidement dans les solutions de sel pur ou dans les solutions de chlorures de sodium et de calcium ou de chlorures de sodium et de baryum, peuvent être longtemps gardés vivants dans les mêmes solutions si nous en chassons soigneusement l'oxygène ou si nous diminuons dans les œufs la vitesse des oxydations par l'addition au liquide d'une trace de cyanure de potassium. Nous avons dans ce cas la preuve directe que des solutions qui sont fatales à l'œuf quand on laisse les oxydations se produire, deviennent peu ou pas nocives quand on les arrête. Non seulement l'action toxique des solutions salines sur l'œuf fécondé peut être arrêtée par la suppression des oxydations dans l'œuf, mais il en est de même en ce qui concerne l'action des solutions de sucre ou d'alcool dans l'eau de mer ou de la solution d'hydrate de chloral [1].

Ces observations prouvent directement que, en présence de certaines substances ou de mélanges toxiques, les oxydations dans l'œuf l'amènent rapidement à sa destruction, tandis que la suppression des oxydations lui sauve la vie.

Nous pensons donc être en droit de conclure que la mort rapide de l'œuf non fécondé de certains animaux, a pour cause les oxydations qui s'y produisent, et que l'action salutaire du sper-

1. Ou de phényluréthane. Cette observation n'est pas tout à fait d'accord avec l'hypothèse d'après laquelle l'action narcotique de ces substances est due à un retard des oxydations.

matozoïde consiste en ce qu'il apporte dans l'œuf, avec une substance formatrice de membrane, une seconde substance ou un groupe de substances, qui l'immunisent contre l'effet nuisible ou les conséquences des oxydations.

IX

LE ROLE DES SELS DANS LA CONSERVATION DE LA VIE [1]

I

On connaît moins le rôle des sels dans l'organisme animal que celui des trois autres principaux groupes d'aliments, les hydrates de carbone, les graisses et les protéines. En ce qui concerne tous ceux-ci, nous savons au moins qu'ils sont capables de fournir, par oxydation, de la chaleur et d'autres formes d'énergie. Les sels neutres, au contraire, ne sont pas oxydables. Cependant il semble bien établi que pas un animal ne peut vivre avec une alimentation indéfiniment privée de matière minérale, bien que personne ne sache pourquoi il en est ainsi. Nous trouvons un point de départ pour l'étude du rôle des sels dans le fait que les cellules de notre corps survivent le plus longtemps possible dans une solution qui contient trois sels, NaCl, KCl et $CaCl^2$, qui doivent être dans les proportions suivantes : 100 molécules

1. *Carpenter lecture* donnée à l'Académie de Médecine de New-York, le 19 octobre 1911, publiée dans *Science*, nouv. série, t. 34, n° 881, pp. 653-665, le 17 novembre 1911 et réimprimée avec l'autorisation du professeur James McKeen Cattell.

de NaCl pour 2,2 de KCl et 1,5 de $CaCl^2$. Ces proportions sont précisément celles dans lesquelles les trois sels se trouvent dans l'eau de mer, mais leur concentration n'est pas la même dans les deux cas. Elle est, dans l'eau de mer, à peu près trois fois plus grande que dans notre sérum sanguin.

Les biologistes savent depuis longtemps que la faune de l'océan est incomparablement plus riche que celle des lacs d'eau douce ou des fleuves et on a souvent émis l'opinion que sur notre planète la vie a son origine dans les mers. Le fait que les sels de Na, de K et de Ca sont entre eux sensiblement dans les mêmes rapports à la fois dans notre sérum sanguin et dans l'eau des mers a conduit certains auteurs à cette conclusion que nos ancêtres étaient des animaux marins et que c'est par une sorte d'atavisme que nous portons dans nos veines de l'eau de mer diluée. De semblables conceptions ont surtout valeur de métaphore, mais elles servent à mettre en relief ces deux faits que les trois sels, NaCl, KCl et $CaCl^2$, existent avec les mêmes proportions relatives dans notre sang et dans l'eau de l'océan et qu'ils semblent jouer un rôle important dans la conservation de la vie.

J'ai l'intention d'exposer devant vous une série d'expériences qui semblent projeter quelque lumière sur le mécanisme par lequel les solutions dans lesquelles sont baignées les cellules vivantes influencent la durée de leur vie.

II

Dans le but de vous donner une image de la mesure dans laquelle la vie de beaucoup d animaux dépend de l'action simultanée des trois sels, je vous parlerai d'expériences faites sur un petit crustacé marin, un *Gammarus* de la baie de San Francisco. Portons brusquement ces animaux dans l'eau distillée, leur respiration s'arrête en une demi-heure environ (à la température de 20°). Si nous les remettons dans l'eau de mer aussitôt après que leur respiration a cessé, cette fonction peut se rétablir. Mais si on laisse alors s'écouler dix minutes ou plus de temps encore avant leur retour dans l'eau de mer, ce rétablissement n'est plus possible. La cause de la mort dans ce cas étant évidemment l'entrée de l'eau distillée dans les tissus des animaux, on pourrait espérer conjurer l'action mortelle de l'eau distillée en lui ajoutant assez de sucre de canne pour en faire une solution de pression osmotique égale à celle de l'eau de mer. Si cependant on porte les animaux dans une solution de sucre ainsi préparée, ils meurent juste dans le même temps que dans l'eau distillée. Il en est de même si la pression osmotique de la solution sucrée est supérieure ou inférieure à celle de l'eau de mer. Ainsi la solution de sucre est à peu près aussi toxique pour ces animaux que l'eau distillée, bien qu'avec celle-ci il y ait pénétration d'eau dans les tissus de l'animal et que cela ne puisse se produire avec le premier liquide.

Si on dilue de l'eau de mer dans un cas avec de l'eau distillée et dans un autre avec la même quantité d'une solution sucrée isotonique, la durée de la vie est dans les deux cas raccourcie de la même manière sensiblement.

Si les crustacés sont portés dans une solution pure de NaCl, de pression osmotique égale à celle de l'eau de mer, ils meurent encore en une demi-heure environ. Si à cette solution nous ajoutons encore un peu de chlorure de calcium dans la proportion même où il se trouve dans l'eau de mer, les animaux meurent aussi rapidement qu'auparavant. Mais si nous ajoutons à la solution de chlorure de sodium à la fois $CaCl^2$ et KCl, les animaux peuvent y vivre plusieurs jours. L'addition de KCl seul à NaCl prolonge, mais de peu, leur existence.

Dans une solution sucrée isotonique à l'eau de mer qu'on additionne de KCl et de $CaCl^2$, les animaux meurent aussi vite ou même plus rapidement que dans la solution sucrée même.

Aux trois sels indiqués, on n'en peut substituer d'autres sans faire périr les animaux. La seule substitution possible est celle de $SrCl^2$ à $CaCl^2$. On trouve aussi que les proportions dans lesquelles les trois sels de sodium, de calcium et de potassium doivent se trouver dans la solution ne peuvent être notablement modifiées. Tout ceci nous conduit à cette conclusion que, pour être propre à la vie du crustacé *Gammarus*, la solution non seulement doit posséder une certaine concentration ou une certaine pression osmotique, mais que cette pression doit être obtenue au

moyen de sels déterminés, les chlorures de sodium, de calcium et de potassium pris dans les mêmes proportions où on les trouve dans l'eau de mer (et dans le sang) ; on peut montrer qu'il en va de même avec beaucoup d'autres animaux marins. La tolérance relative des diverses sortes de cellules ou d'animaux pour des solutions salines anormales est d'ailleurs différente ; c'est un point sur lequel nous reviendrons plus loin.

III

Quel est le rôle des sels dans ces expériences ? Les botanistes ont toujours considéré les solutions salines comme des solutions nutritives. C'est un fait bien connu que les plantes ont besoin de certains sels comme aliments, par exemple les nitrates et les sels de potassium, et la question se pose maintenant de savoir si les trois sels NaCl, KCl et $CaCl^2$ qui sont nécessaires à la conservation de la vie jouent le rôle de sels nutritifs. Les expériences que j'ai faites sur un petit poisson marin, le *Fundulus*, mettent hors de doute que tel n'est pas le cas. Les jeunes poissons nouvellement éclos, portés dans une solution de sel marin à la concentration même qu'il possède dans l'eau de mer, meurent rapidement. Ils survivent au contraire indéfiniment si l'on a ajouté KCl et $CaCl^2$ en proportions convenables. A cet égard donc, ces poissons se conduisent comme le *Gammarus* et comme les tissus des animaux supérieurs, mais ils diffèrent du *Gammarus* et du plus grand nombre des animaux marins en

ce qu'ils peuvent vivre longtemps, parfois même indéfiniment dans l'eau distillée, dans l'eau douce et en tout cas dans une solution très diluée de chlorure de sodium. Je tire de là la conclusion que KCl et $CaCl^2$ n'agissent pas vis-à-vis de ces animaux comme des aliments, mais qu'ils ne servent qu'à rendre NaCl inoffensif, si la concentration de ce sel est trop élevée. J'ai réussi à montrer que tant qu'une solution de chlorure de sodium est très diluée, que sa concentration n'est pas plus que 1/8 moléculaire, l'addition de KCl et de $CaCl^2$ n'est pas nécessaire. Ce n'est qu'au-dessus de cette concentration que la solution de NaCl devient dangereuse et exige l'addition de KCl et de $CaCl^2$.

Les expériences sur *Fundulus* prouvent donc qu'un mélange de NaCl + KCl + $CaCl^2$ n'agit pas comme liquide nutritif, mais comme liquide protecteur. KCl et $CaCl^2$ ne sont nécessaires que pour prévenir les effets funestes que produit NaCl seul en solution trop concentrée. En d'autres termes, nous avons affaire à une action saline antagoniste, l'antagonisme existant entre NaCl d'une part, KCl et $CaCl^2$ de l'autre. C'est à Ringer qu'on doit la découverte d'une action saline antagoniste : il trouva qu'il y avait un certain antagonisme entre les actions de K et de Ca sur le cœur. S'il mettait un cœur de grenouille dans un mélange de NaCl + KCl, il trouvait que les contractions du cœur n'étaient pas normales, mais elles le devenaient par addition de $CaCl^2$. Un mélange de NaCl + $CaCl^2$ produit aussi des contractions anormales du cœur, et l'on peut les

ramener à la forme normale par addition de KCl. Ringer en tire cette conclusion qu'il y a entre le potassium et le calcium un antagonisme semblable à celui que Schmiedeberg a découvert entre certains poisons du cœur, par exemple l'atropine et la muscarine. Biedermann a montré que les solutions de sels alcalins produisent dans le muscle des contractions, et Ringer a vu qu'on peut empêcher celles-ci de se produire en ajoutant du calcium. Depuis ces expériences, beaucoup d'autres exemples d'actions salines antagonistes ont été découverts.

On admet généralement que l'action antagoniste de deux sels tient à ce que chacun des sels, employé isolément, agit d'une manière opposée à celle de son antagoniste. Nous verrons que dans certains cas au moins d'action saline antagoniste, cette opinion n'est pas d'accord avec les faits.

IV

Quel est le mécanisme de l'action saline antagoniste ? Je pense trouver une réponse à cette question dans les observations suivantes sur les *œufs* de *Fundulus*. Ces œufs portés aussitôt après leur fécondation dans une solution pure de sel marin isotonique à l'eau de mer, meurent ordinairement sans former d'embryon. Si cependant on ajoute rien qu'une trace de sel de calcium ou d'un autre sel de métal bivalent (exception faite pour le mercure, le cuivre et l'argent) à une solution demi-normale de sel marin, on en diminue ou même on en détruit la toxicité. Même des

sels très toxiques, tels que ceux de baryum, de zinc, de plomb, de cobalt, de nickel, de manganèse et d'autres métaux bivalents sont capables de rendre une solution pure de sel marin inoffensive, assez au moins pour que les œufs y puissent vivre un temps suffisant pour former un embryon. Le fait qu'une substance aussi toxique que le zinc ou le plomb peut rendre inoffensive une substance aussi indifférente que le chlorure de sodium paraît assez paradoxal pour demander une explication, et cette explication nous éclairera sur la nature de l'action protectrice ou antagoniste des sels. L'action antagoniste qu'un sel de plomb ou de zinc exerce contre l'action toxique du chlorure de sodium ne peut consister qu'en ce que le premier sel protège l'embryon contre l'action du second. Mais comment cette action protectrice est-elle possible ?

Nous avons indiqué qu'un jeune poisson plongé aussitôt après son éclosion dans une solution pure demi-moléculaire de chlorure de sodium y meurt rapidement et qu'il peut au contraire vivre indéfiniment dans une telle solution additionnée à la fois de $CaCl^2$ et de KCl. Comment se peut-il que pour l'embryon, *aussi longtemps qu'il est dans l'enveloppe de l'œuf*, l'addition de $CaCl^2$ à la solution de NaCl soit suffisante, tandis que le poisson une fois *hors de l'œuf*, l'addition de $CaCl^2$ cesse d'être suffisante et que celle de KCl devienne aussi nécessaire ? De plus, si le poisson *une fois sorti de l'œuf*, nous essayons de lui conserver la vie en ajoutant à la solution demi-moléculaire de sel marin du sulfate de zinc ou

de l'acétate de plomb, nous le voyons mourir encore bien plus rapidement que sans cette addition[1].

Si nous examinons quelle peut être la cause de cette différence, notre attention est attirée par ce fait que le poisson, tant qu'il est dans l'œuf, est séparé de la solution qui l'environne par la membrane de l'œuf. Cette membrane possède une petite ouverture, nommée micropyle, à travers laquelle le spermatozoïde pénètre dans l'œuf. Je suis porté à croire que ce micropyle n'est pas aussi hermétiquement fermé aussitôt après la fécondation que plus tard, car l'œuf *très récemment fécondé* est tué plus rapidement par une solution demi-moléculaire de sel marin que un ou deux jours plus tard. On peut imaginer que le micropyle contient un bouchon de substance colloïdale qui se durcit peu à peu jusqu'à prendre une consistance cornée si l'œuf demeure dans l'eau de mer. Ce durcissement, ce tannage, le rend plus imperméable à la solution de sel. Le même durcissement paraît se produire très rapidement si, à une solution demi-moléculaire de sel marin nous ajoutons une trace de sel d'un métal bivalent : calcium, baryum, zinc, plomb, manganèse, cobalt ou nickel, etc. Il est également possible que des changements analogues se produisent dans toute la membrane. Si cette addition de

1. R. Lillie a trouvé que pour les larves d'*Arenicola* on peut observer un faible antagonisme entre NaCl et $ZnSO^4$. Cela montre que les lois générales de l'antagonisme entre deux sels diffèrent en degré, mais non en principe dans l'organisme vivant et dans l'enveloppe non vivante de l'œuf de poisson.

métal bivalent rend la solution demi-moléculaire de sel marin inoffensive pour l'embryon du poisson, c'est, semble-t-il, en rendant le micropyle ou peut-être toute la membrane de l'œuf plus imperméable au sel qu'elle ne l'était auparavant.

Mais nous n'avons là qu'une partie des faits qui jettent de la lumière sur l'action protectrice ou antagoniste des sels. Les expériences que j'ai faites, encore sur les œufs de *Fundulus*, avec le professeur Gies fournissent d'autres données. Gies et moi, nous avons pu voir que, non seulement les sels de métaux bivalents rendent inoffensive la solution de chlorure de sodium, mais que l'inverse se produit également, c'est-à-dire que pour rendre inoffensives les solutions de beaucoup de métaux bivalents, par exemple du sulfate de zinc, du sel marin est nécessaire. Que l'ion sulfate SO^4 n'ait rien à faire ici, c'est ce qu'ont montré précédemment des expériences sur le sulfate de sodium.

Si après fécondation on porte aussitôt les œufs dans l'eau distillée, il y en a une forte proportion, quelquefois 100 p. 100, qui se développe, et les larves formées dans l'eau distillée sont capables de croître. Si, au contraire, nous ajoutons à 100 centimètres cubes d'eau distillée la quantité de sulfate de zinc nécessaire pour rendre la solution de sel inoffensive, tous les œufs sont rapidement tués et il n'y en a pas un seul qui arrive à former un embryon. A ce même liquide, ajoutons maintenant diverses quantités de sel marin ; nous trouvons qu'à partir d'une certaine concentration de celui-ci, les effets toxiques du

sulfate de zinc sont arrêtés et que beaucoup d'œufs peuvent former des embryons. C'est ce que montre le tableau suivant, dans lequel la solution de sulfate de zinc employée est partout 1/32 moléculaire :

TABLEAU I

Nature de la solution.	Pourcentage d'œufs formant un embryon
100 cm³ d'eau distillée	49
100 cm³ d'eau distillée + 8 cm³ de sulfate de zinc	0
100 cm³ de sel marin 1/64 moléculaire + 8 cm³ de sulfate de zinc.	0
100 cm³ de sel marin 1/32 moléculaire + 8 cm³ de sulfate de zinc.	3
100 cm³ de sel marin 1/16 moléculaire + 8 cm³ de sulfate de zinc.	8
100 cm³ de sel marin 1/8 moléculaire + 8 cm³ de sulfate de zinc.	44
100 cm³ de sel marin 1/4 moléculaire + 8 cm³ de sulfate de zinc.	38
100 cm³ de sel marin 3/8 moléculaire + 8 cm³ de sulfate de zinc.	37
100 cm³ de sel marin 1/2 moléculaire + 8 cm³ de sulfate de zinc.	34
100 cm³ de sel marin 5/8 moléculaire + 8 cm³ de sulfate de zinc.	29
100 cm³ de sel marin 6/8 moléculaire + 8 cm³ de sulfate de zinc.	8
100 cm³ de sel marin 7/8 moléculaire + 8 cm³ de sulfate de zinc.	6
100 cm³ de sel marin 1 moléculaire + 8 cm³ de sulfate de zinc.	1

On voit, d'après ce tableau, que, à partir et au-dessus d'une certaine concentration (1/8 mo-

léculaire), le sel marin rend le sulfate de zinc en solution, relativement inoffensif.

Si nous admettons maintenant que le sulfate de zinc rend inoffensive la solution 5/8 moléculaire de sel marin, en rendant la membrane de l'œuf relativement imperméable à ce sel, nous sommes également obligés d'admettre qu'inversement le sel marin rend cette membrane relativement imperméable au sulfate de zinc. Nous arrivons par suite à concevoir d'une manière nouvelle l'antagonisme des deux sels : nous le faisons en effet résulter, dans ce cas au moins, d'une action *commune*, *simultanée*, des *deux* sels sur la membrane de l'œuf, cette action ayant pour effet de rendre la membrane entièrement ou relativement imperméable à l'un et à l'autre. Nous sommes conduits par là à cette conclusion nouvelle que si chacun des sels, pris isolément en solution, est toxique, c'est qu'il diffuse avec une vitesse relativement grande à travers la membrane et vient ainsi en contact direct avec le protoplasme de l'œuf.

Tant que nous admettions que chacun des sels pris isolément agissait en sens opposé de son antagoniste, il était impossible d'interpréter ces expériences ou de trouver quelque chose d'analogue dans la chimie des colloïdes. Mais, s'il est vrai que le sel marin à lui seul se montre toxique parce qu'il n'est pas capable de rendre la membrane de l'œuf imperméable, et s'il en est de même pour le sulfate de zinc, tandis qu'en mélange ces sels sont inoffensifs (parce que le « tannage » de la membrane exige l'action simulta-

née des deux sels), les expériences deviennent faciles à interpréter.

Nous devons pour être complets ajouter que l'on n'obtient qu'avec les sels de semblables effets antagonistes : rien de pareil avec la glycérine, l'urée ou l'alcool. D'autre part, le sulfate de zinc ne rend pas inoffensif seulement le sel marin, mais encore les chlorures de lithium, d'ammonium, de calcium, etc., et vice versa.

Une importance théorique notable s'attache à ces expériences sur l'œuf de *Fundulus*, parce qu'elles ne laissent aucun doute que, dans ce cas au moins, l'action « antagoniste » des sels consiste en une modification de la membrane de l'œuf, due à leur intervention simultanée, et qui la rend moins perméable à chacun d'eux.

V

Il n'est pas facile de trouver dans la littérature des exemples d'expériences qui nous donnent de la nature de l'action antagoniste des sels une interprétation aussi peu équivoque. Je pense toutefois que quelques expériences récentes de Osterhout satisfont à cette condition.

Ce fut longtemps une question de savoir si les cellules sont ou non, en quelque manière que ce soit, perméables aux sels. Personne ne nie que la diffusion des sels dans les cellules ne doive être beaucoup plus lente que dans l'eau, mais quelques auteurs comme Overton et Höber leur refusent d'une façon absolue la possibilité de diffuser dans les cellules. L'opinion d'Overton est en partie

fondée sur des expériences de plasmolyse faites avec des cellules végétales Si de telles cellules, celles par exemple de *Spirogyra*, sont placées dans une solution de sel marin ou d'un autre sel de pression osmotique assez élevée, le volume du contenu de la cellule diminue par perte d'eau, et le protoplasme se retire surtout des angles de la paroi rigide de cellulose. Overton prétend que cette plasmolyse est permanente, et en conclut que l'eau seule, à l'exclusion des sels, peut diffuser à travers la paroi de la cellule. Si au contraire, les sels pouvaient peu à peu diffuser de la solution dans la cellule et par suite accroître la pression osmotique à l'intérieur de celle-ci, l'eau finirait par rentrer en diffusant, elle aussi, à l'intérieur de la cellule et par lui rendre son volume normal. Or, c'est ce qui, d'après Overton, ne doit pas arriver.

Osterhout a récemment constaté que les observations d'Overton étaient incomplètes en un point tout à fait capital, et qu'en réalité la plasmolyse, qui se produit lorsqu'une cellule se trouve placée dans une solution hypertonique, finit par disparaître en un temps qui varie avec la nature de la solution saline. Ce stade de rétrogradation de la plasmolyse a échappé à Overton. Il est vrai toutefois que, si une cellule est laissée en contact permanent avec une solution hypertonique de chlorure de sodium, on peut observer une rétraction de son contenu qui offre avec la plasmolyse une ressemblance superficielle, bien qu'elle n'ait rien à faire avec ce phénomène ; elle est en relation avec la mort de la cellule. L'indépendance

de cette seconde « fausse plasmolyse » (ainsi l'appelle Osterhout) et du caractère hypertonique de la solution résulte de ce qu'on peut produire le même phénomène avec des solutions hypotoniques de substances toxiques.

Dans une expérience décrite par Osterhout, une portion de filament de *Spirogyra* était plasmolysée dans une solution contenant 0,2 molécule-gramme par litre de $CaCl^2$ et non dans une solution en contenant 0,195. Or la pression osmotique de la première solution est sensiblement la même que celle d'une solution contenant 0,29 molécule-gramme par litre de NaCl. Cependant, dans cette dernière solution, un fragment du même filament de spirogyre ne subissait aucune plasmolyse et l'on n'obtenait ce phénomène qu'en augmentant jusqu'à 0,4 molécule-gramme par litre la concentration de ce sel.

Osterhout explique cette différence dans la concentration des deux sels nécessaire pour produire la plasmolyse en admettant que la diffusion de NaCl se fait dans les cellules plus rapidement que celle de $CaCl^2$, conclusion à laquelle j'étais précisément arrivé en me basant sur mes expériences faites avec les animaux.

Les expériences d'Osterhout montrent également que l'antagonisme de NaCl et de $CaCl^2$ dépend en partie du fait que les deux sels gênent leur diffusion réciproque dans les cellules, et cette conclusion s'appuie entre autres sur l'expérience suivante :

En divisant un filament de spirogyre en plusieurs portions, on trouve que sa limite de plas-

molyse est comprise entre des concentrations (exprimées en molécule-gramme de sel par litre) de 0,2 et 0,195 pour $CaCl^2$ et de 0,38 et 0,375 pour NaCl. Mais dans un mélange de 100 centimètres cubes de NaCl à la concentration 0,375 avec 10 centimètres cubes de solution de $CaCl^2$ à la concentration 0,195, d'autres portions du même filament se plasmolysent rapidement et très fortement.

Nous expliquerons ce fait par le grand retard que les deux sels en mélange apportent à leur diffusion réciproque à l'intérieur de la cellule. Même dans un tel mélange, la cellule plasmolysée peut bien, au bout d'un temps fort long, se gonfler de nouveau, mais bien plus tard que dans une solution pure de NaCl.

Ces expériences sont à mettre en parallèle avec celles qu'on a faites sur l'embryon des œufs de *Fundulus :* dans ce cas, le sulfate de zinc diffusait rapidement soit à travers le micropyle, soit à travers la membrane, tandis que cette diffusion était empêchée ou fortement retardée en présence des deux sels.

Si les observations d'Osterhout montrent qu'Overton n'était pas fondé à tirer de ses expériences sur la plasmolyse la preuve que les sels neutres ne peuvent diffuser dans les cellules, elles ne prouvent pas en revanche qu'une telle diffusion se produise dans les conditions normales. Dans les expériences d'Osterhout, les solutions qui baignaient les cellules étaient fortement hypertoniques, et il ne s'ensuit pas que des solutions isotoniques, en équilibre avec les cellules, agissent de même.

VI

Nous avons récemment, Wasteneys et moi, observé que l'effet toxique que les acides produisent sur *Fundulus* peut être détruit par les sels. Si nous ajoutons un demi-centimètre cube d'acide butyrique décinormal à 100 centimètres cubes d'eau distillée, le poisson y meurt en deux heures et demie au plus. Si la solution ne contient que 0 cm³,4 d'acide ou moins, il y peut vivre une semaine et davantage. Si maintenant nous introduisons le demi-centimètre cube d'acide butyrique dans 100 centimètres cubes de solutions diversement concentrées de sel marin, nous trouvons qu'au-dessus d'une certaine limite, le sel rend l'acide inoffensif. Il est bien entendu que le sel dont on se sert dans ces expériences est rigoureusement neutre et que la quantité d'acide présente dans le mélange d'acide et de sel est dosée. L'expérience suivante peut servir d'exemple. On a mis 6 poissons dans 500 centimètres cubes de chacun des 7 mélanges dont la composition est indiquée ci-dessous :

1) 100 cm³ d'eau + 0,5 cm³ d'acide butyrique 1/10 moléculaire.

2) 96 cm³ d'eau + 4 cm³ de sel marin demi-molécul. + 0,5 cm³ d'acide butyrique 1/10 molécul.

3) 94 cm³ d'eau + 6 cm³ de sel marin demi-molécul. + 0,5 cm³ d'acide butyrique 1/10 molécul.

4) 92 cm³ d'eau + 8 cm³ de sel marin demi-molécul. + 0,5 cm³ d'acide butyrique 1/10 molécul.

5) 90 cm³ d'eau + 10 cm³ de sel marin demi-molécul. + 0,5 cm³ d'acide butyrique 1/10 molécul.

6) 88 cm³ d'eau + 12 cm³ de sel marin demi-molécul. + 0,5 cm³ d'acide butyrique 1/10 molécul.

7) 85 cm³ d'eau + 15 cm³ de sel marin demi-molécul. + 0,5 cm³ d'acide butyrique 1/10 molécul.

De temps en temps, on note le nombre de poissons survivants. Les résultats obtenus sont inscrits dans le tableau II.

TABLEAU II

APRÈS	NOMBRE DE POISSONS SURVIVANTS en présence de l'acide butyrique et de 0 | 4 | 6 | 8 | 10 | 12 | 15 cm³ de sel marin 1/2 mol. dans 100 cm³ de solution.						
2 heures.	0	0	0	2	3	3	6
4 heures.	»	»	»	0	3	2	5
1 jour . .	»	»	»	»	1	1	5
2 jours. .	»	»	»	»	1	0	5
3 jours. .	»	»	»	»	1	»	5
4 jours. .	»	»	»	»	1	»	5

Si l'on faisait croître la quantité d'acide, il fallait augmenter également la quantité de sel pour en annuler l'action nocive. Pour neutraliser l'effet de 0 cm³,5 1/10 moléculaire d'acide butyrique, il faut 10 centimètres cubes de solution demi-moléculaire de sel; pour neutraliser l'effet de 0 cm³,8 du même acide, il faut 20 centimètres cubes de sel et pour 1 centimètre cube d'acide, 28 centimètres cubes de sel.

Ce n'est pas seulement l'acide butyrique, mais un acide quelconque dont on peut neutraliser

l'effet au moyen du sel, par exemple l'acide chlorhydrique.

Wasteneys et moi, nous avons pu observer que l'acide est absorbé de la même manière par le poisson, en présence ou en l'absence de sel. Cela montre que le sel agit dans ce cas, non en empêchant la diffusion ou l'absorption de l'acide, mais en modifiant l'effet nuisible de celui qui a été absorbé.

Nous pouvons préciser un peu mieux la cause de la mort par l'acide. Si nous mettons le poisson dans une solution faible d'acide dans l'eau distillée, telle qu'elle suffise juste à le tuer en une ou deux heures (par exemple, une solution de 2 centimètres cubes 1/10 moléculaire d'acide chlorhydrique dans 500 centimètres cubes d'eau), nous constatons que très rapidement l'épiderme normalement transparent du poisson devient opaque, et qu'un peu plus tard, il tombe en lambeaux. Ce n'est toutefois pas là probablement la cause directe de la mort, mais je suis porté à croire que le poisson meurt d'asphyxie causée par une action semblable de l'acide sur les branchies.

L'action de l'acide sur l'épiderme du corps aussi bien que sur les branchies est empêchée par l'addition de sels neutres.

Que l'action des acides sur les substances protéiques puisse être empêchée par les sels neutres, c'est un fait bien connu[1].

Par exemple, les acides augmentent la visco-

1 Il semble que les premières expériences sur l'antagonisme des acides et des sels ont été publiées par l'auteur dans *Pflüger's Archiv.*, t. 75, p. 308, 1899.

sité de certaines solutions de protéines, mais il n'en est pas ainsi en présence de sels neutres (Pauli). Les sels empêchent la gélatine de se gonfler sous l'influence des acides (Procter)[1].

Il est possible que le mécanisme de la mort des poissons dans les expériences sur les acides soit le suivant : l'acide fait gonfler certaines protéines dans la couche superficielle des cellules épithéliales de la peau et des branchies, et par là cette couche superficielle devient plus perméable à l'acide. L'acide peut alors diffuser dans les cellules épithéliales et agir sur leur protoplasme, ce qui fait périr ces cellules. Si le liquide contient des sels à une concentration convenable, l'action combinée de l'acide et du sel amène une déshydratation de la membrane superficielle de ces cellules, semblable à celle qui se produit dans les expériences sur la gélatine ou lorsqu'on tanne des peaux par l'action combinée des acides et des solutions salines. Le « tannage » ou déshydratation combinée par l'action des acides et des sels de la surface des cellules épithéliales des branchies diminue la perméabilité de cette couche pour les acides et empêche ceux-ci de diffuser dans les cellules, et par suite de désorganiser le protoplasme. De cette manière, les branchies restent intactes et le poisson conserve la vie.

Tant que l'acide est assez dilué, la présence des sels n'en diminue pas sensiblement la quantité absorbée ; mais, étant en présence des sels,

1. Il faut aussi rappeler à ce propos les belles expériences osmométriques de R. Lillie.

l'acide est employé à tanner la couche superficielle des cellules ou absorbé dans cette couche ; en l'absence de sels, une partie de l'acide diffuse dans les cellules épithéliales et les fait périr.

VII

Nous n'avons jusqu'ici considéré d'actions antagonistes qu'entre deux électrolytes seulement. Le cas où trois électrolytes s'opposent les uns aux autres est un peu plus compliqué.

Nous prendrons comme exemple l'antagonisme entre les chlorures de sodium, de potassium et de calcium (NaCl, KCl et $CaCl^2$), antagonisme qui joue dans les phénomènes vitaux un rôle particulièrement important. Si le mécanisme de l'antagonisme entre NaCl d'une part, et KCl et $CaCl^2$ de l'autre était de même nature que pour celui qu'on a vu exister entre NaCl et le sulfate de zinc agissant sur les œufs de *Fundulus*, il serait possible de montrer non seulement que NaCl pris seul en solution est toxique et qu'on peut le rendre inoffensif en lui opposant les autres sels, mais aussi que l'inverse est également vrai. C'est ce qu'on peut montrer pour le chlorure de potassium. Pour faire cette démonstration, il faut encore choisir comme objets d'expérience des organismes peu sensibles à la pression osmotique de liquide ambiant, car la concentration de KCl dans l'eau de mer est très faible. C'est sur *Fundulus* que nous avons fait nos expériences, M. Wasteneys et moi. Elles ont consisté à mettre six poissons préalablement lavés deux fois à l'eau distillée dans

500 centimètres cubes de chaque solution. On notait de jour en jour le nombre de poissons survivants.

Placés dans des solutions pures de KCl à la concentration où ce sel est contenu dans l'eau de mer (2 cm³,2 de KCl demi-moléculaire, dans 100 centimètres cubes d'eau), ils mouraient en moins de deux jours. Ce n'est pas la faible concentration de la solution de KCl qui en est cause, bien qu'elle soit simplement le 1/50 de celle de l'eau de mer, car ces poissons peuvent vivre indéfiniment dans une solution pure de NaCl à la concentration même que KCl possède dans l'eau de mer.

Si nous ajoutons aux doses toxiques de KCl des quantités croissantes de NaCl, nous trouvons qu'aussitôt que la solution contient au moins 17 molécules de NaCl pour une de KCl, l'action toxique de ce dernier sel est considérablement affaiblie, sinon entièrement compensée. Le tableau III suivant en donnera un exemple :

Des déterminations plus exactes ont fait voir que déjà une concentration 3/16 moléculaire en NaCl rend 2 cm³,2 de KCl demi-moléculaire inoffensif dans 100 centimètres cubes.

On a ensuite cherché quelle relation peut exister entre les concentrations diverses de KCl et les concentrations antagonistes correspondantes de NaCl et on a trouvé qu'entre NaCl et KCl, il doit exister une proportion sensiblement constante, qui est d'environ 17 molécules pour 1 comme le montre le tableau IV suivant :

Qu'arrive-t-il si nous faisons varier ce rapport ?

TABLEAU III

APRÈS	NOMBRE DE POISSONS SURVIVANTS dans 2,2 cm³ de KCl 1/2 molécul. mis dans 100 cm³.						
	d'eau	de solut. 1/100	1/20	1/8	1/4	3/8	1/2 mol. NaCl
1 jour. .	2	1	3	4	6	6	6
2 jours .	0	0	0	0	6	5	6
3 —	»	»	»	»	6	4	6
4 —	»	»	»	»	5	3	5
5 —	»	»	»	»	5	3	4
6 —	»	»	»	»	5	3	1
7 —	»	»	»	»	5	3	0
14 —	»	»	»	»	4	3	»

TABLEAU IV

IL FAUT POUR LES RENDRE INOFFENSIFS en solution dans 100 cm³, opposer à :		RAPPORT du nombre de molécules des deux sels.
cm³ de KCl 1/2 mol.	une concentration en NaCl mol.	
0,6	3/64	1/16
0,7	4/64	1/18
0,9	5/64	1/17
1,0	5/64 à 6/64	1/16 à 1/19
1,1	6/64	1/17
1,65	5/32	1/19
2,2	6/32	1/17
2,75	7/32	1/16
3·3	9/32	1/17

Si nous n'ajoutons pas assez de NaCl à la solution

de KCl, par exemple seulement 1 à 10 molécules de NaCl pour 1 de KCl, la solution devient plus toxique que si elle ne contenait que ce dernier sel ; si nous ajoutons beaucoup plus que 17 molécules de NaCl, par exemple, 50 molécules pour 1 de KCl, la solution devient de nouveau toxique et d'autant plus qu'il y a plus de NaCl. Il en résulte que l'effet antagoniste exige un rapport déterminé entre les deux sels. Ceci nous explique pourquoi la toxicité d'une solution demi-moléculaire de NaCl ne peut généralement pas être compensée par l'addition de KCl seul, mais par l'addition simultanée de ce sel et de $CaCl^2$.

Si nous ajoutons à une solution demi-moléculaire de NaCl assez de KCl pour obtenir entre leurs nombres de molécules le rapport KCl : NaCl = 1/17, nous trouvons que la toxicité ne devient pas nulle. Si en effet la quantité de KCl dans 100 centimètres cubes dépasse celle qui est contenue dans 2 cm^3,2 de solution demi-moléculaire, on peut bien dans une certaine mesure neutraliser l'effet de ce sel, mais cette neutralisation devient d'autant plus imparfaite que la concentration de KCl est plus élevée. C'est pour cela qu'une simple addition de KCl ne peut supprimer la toxicité de la solution demi-moléculaire de sel marin.

$CaCl^2$ agit sur KCl comme NaCl, mais avec bien plus d'activité. Le coefficient d'antagonisme (rapport du nombre de molécules des deux sels) KCl, $CaCl^2$ est plusieurs centaines ou un millier de fois plus grand que celui qui correspond au couple de sels KCl, NaCl. C'est ce que montre le tableau suivant :

Tableau V

IL FAUT POUR LES RENDRE INOFFENSIFS en solution dans 100 cm³, opposer à :		RAPPORT du nombre des molécules des deux sels.
cm³ de KCl 1/2 mol.	une concentration en $CaCl^2$ 1/100 mol.	
1,1	0,1	550
1,65	0,5	165
2,2	0,3	366
2,75	1,0	137,5
3,3	1,6	103

Les coefficients ne sont pas si réguliers que dans le cas de l'antagonisme entre KCl et NaCl. C'est la conséquence du fait que la très petite quantité de $CaCl^2$ qui suffit à compenser la toxicité du chlorure de potassium ne peut pas être aussi exactement déterminée que la quantité de sel marin correspondante. Pourquoi $CaCl^2$ se montre-t-il plus actif que NaCl? Nous ne pouvons répondre qu'au moyen d'une hypothèse faite d'abord par T. B. Robertson : d'après lui, $CaCl^2$ agirait en formant un composé relativement insoluble (dans le cas présent sur les branchies et sur le reste de la surface de l'animal), tandis que NaCl agirait en formant un composé plus soluble. A l'appui de cette opinion, on a observé que le strontium a exactement sur le chlorure de potassium le même effet antagoniste que le chlorure de calcium, mais que le chlorure de magnésium est bien moins efficace. Cela correspondrait au fait

bien connu que nombre de sels de strontium sont tout aussi insolubles, sinon plus, que les sels de calcium, tandis que les sels de magnésium sont souvent incomparablement plus solubles, par exemple dans le cas des sulfates. Le chlorure de baryum s'oppose à la toxicité du chlorure de potassium tout aussi puissamment; mais, probablement parce que les substances formées à la surface du corps ou des branchies diffusent lentement dans les cellules, les poissons ne restent pas aussi longtemps vivants si l'on se sert des sels de baryum que si l'on emploie les sels beaucoup moins toxiques de calcium ou de strontium.

Il est très remarquable que $CaCl^2$ peut rendre inoffensive n'importe quelle concentration de KCl au-dessous de 6 cm^3,6 d'une solution demi-moléculaire dans 100 centimètres cubes de solution, mais non au-dessus de cette limite. Cette limite est précisément celle que nous avons trouvée en opposant NaCl à KCl. Même en faisant agir simultanément NaCl et $CaCl^2$, on ne peut rendre inoffensive une solution qui contient plus que 6 cm^3,6 de solution demi-moléculaire de KCl par litre.

Si nous cherchons à rendre NaCl inoffensif par addition de KCl et de $CaCl^2$, nous trouvons que $CaCl^2$ peut être opposé à une solution dont la concentration maxima est 6/8 à 7/8 moléculaire, tandis que KCl ne montre plus d'effet antagoniste au-dessus de la concentration 1/2 ou 5/8 moléculaire.

Les expériences faites avec des solutions pures de $CaCl^2$ conduisent à ce résultat que cette subs-

tance n'est pas toxique dans une solution où sa concentration est la même que dans l'eau de mer. *Fundulus* peut vivre indéfiniment dans une solution contenant pour 100 centimètres cubes 1 cm^3,5 de solution demi moléculaire de ce sel. Les botanistes savent aussi que les solutions faibles de $CaCl^2$ sont relativement peu toxiques. Il en résulte l'impression que l'effet produit par $CaCl^2$ sur la membrane superficielle du protoplasme est particulièrement important pour la protection de celui-ci. Les expériences bien connues de Herbst viennent appuyer indirectement cette opinion. Cet expérimentateur a trouvé que dans l'eau de mer privée de calcium, les cellules formées par la segmentation d'un œuf d'oursin se séparent par suite de la fragmentation ou de la dissolution de la membrane qui entoure l'embryon et relie les cellules. Si l'on reporte les œufs dans une solution contenant du calcium, la membrane se répare et les cellules se retrouvent en contact étroit les unes avec les autres.

Il n'est donc pas impossible que le mécanisme de l'antagonisme entre KCl et NaCl soit semblable à celui qu'on a mis en évidence pour NaCl et $ZnSO^4$. Il semble seulement que la concentration élevée de NaCl dans l'eau de mer et dans le sang soit ce qui rend nécessaire d'ajouter $CaCl^2$ à KCl et à NaCl. Mais la question n'est pas aussi claire que dans le cas antérieurement étudié où l'antagonisme ne s'exerce qu'entre deux électrolytes.

VIII

Pour bien comprendre l'action préservatrice exercée par les sels sur la vie des êtres, il est nécessaire que nous ne nous bornions pas à tirer de ces expériences les conclusions qu'elles comportent, mais que nous nous attachions à voir directement de quelle manière des solutions anormales de sels amènent la mort des cellules. L'occasion nous en est offerte par l'observation des œufs d'oursin. Si nous mettons des œufs fécondés d'oursin dans une solution anormale de sel. il se produit une destruction progressive des cellules. Cette destruction, qui d'ordinaire commence à la surface du protoplasme, consiste le plus souvent en une formation de petits granules ou gouttelettes qui se séparent. Le processus s'étend régulièrement de la périphérie au centre jusqu'à ce que l'œuf entier soit dégénéré. Dans différentes solutions salines, le tableau de la dégénérescence varie quelque peu ; il est même assez caractéristique d'une solution donnée pour qu'un observateur à qui ces apparences sont familières puisse dans une certaine mesure reconnaître la nature de la solution d'après la manière dont se produit la dégénérescence des cellules.

Un tel processus peut être observé lorsqu'on place les œufs, soit dans une solution pure de chlorure de sodium, soit dans un mélange de chlorures de sodium et de calcium ou encore de sodium et de potassium Mais si l'on mélange les trois sels dans les proportions avec lesquelles ils

se trouvent dans l'eau de mer, il n'y a pas de dégénérescence et la surface de l'œuf reste parfaitement unie et normale. Le protoplasme de l'œuf donne l'impression d'être enfermé dans une membrane continue de structure définie. Si on place l'œuf dans une solution anormale, cette membrane superficielle est modifiée, altérée, et l'altération est souvent suivie d'un processus de désintégration progressive du reste de la cellule.

Ces observations sur l'œuf d'oursin suggèrent donc la possibilité que l'action simultanée des trois sels en proportions déterminées a pour effet de former autour du protoplasme des cellules une membrane superficielle de structure ou de texture définie qui le protège des milieux ambiants et l'en sépare.

L'observation de Herbst mentionnée ci-dessus montre le rôle important du calcium dans ce processus.

IX

On pourrait objecter que l'utilité de l'action simultanée des trois sels n'a été expérimentalement démontrée que sur des animaux marins ou sur des tissus d'animaux supérieurs que l'on dit « adaptés » à un mélange en proportions déterminées des trois chlorures. Des expériences faites avec les organismes d'eau douce, au sujet desquels on ne peut invoquer une telle « adaptation » à ces proportions déterminées des trois sels, montrent que l'objection n'est pas valable. Ostwald a expérimenté sur des crustacés d'eau douce qu'il a

placés dans des mélanges de sels variés. Il a trouvé que ces animaux vivent plus longtemps dans un mélange des trois chlorures de sodium, de potassium et de calcium que dans une solution du premier de ces sels, seul ou accompagné d'un des deux autres, solution ayant dans tous les cas la même pression osmotique.

Osterhout a vu que les spores de certaines variétés de *Vaucheria* meurent en dix à vingt minutes dans une solution de sel marin seulement, à 3/32 de concentration moléculaire normale, tandis qu'ils vivent deux à quatre semaines dans une telle solution à laquelle on ajoute pour 100 centimètres cubes, 1 centimètre cube d'une solution 3/32 moléculaire de $CaCl^2$, et six à huit semaines si au mélange qui vient d'être indiqué, on ajoute encore 2 cm^3,2 de solution 3/32 moléculaire de KCl. La réaction de la solution était absolument neutre et le sel marin employé aussi pur qu'on peut l'obtenir. Les résultats restent les mêmes si l'on fait recristalliser 6 fois ce dernier sel. En mettant en expérience des filaments de *Spirogyra*, on a obtenu des résultats semblables. Les solutions étaient toutes 3/32 moléculaires. Dans NaCl, la Spirogyre mourut en dix-huit heures, elle mourut en deux jours dans NaCl + KCl et vécut soixante-cinq jours dans le mélange des trois chlorures. Osterhout fit germer des grains de blé dans de semblables solutions et mesura la longueur totale des racines formées

Nature de la solution.	Longueur totale des racines après 40 jours.
Eau	740 mm.
100 cm³ de NaCl 3/25 moléc.	59 —
100 cm³ de NaCl 3/25 mol. + 2,0 cm³ $CaCl^2$ 3/25 mol.	254 —
100 cm³ de NaCl 3/25 mol. + 2,0 cm³ $CaCl^2$ 3/25 mol. + 2,2 cm³ KCl 3/25 moléc. . . .	324 —

Ces expériences auxquelles on pourrait en adjoindre beaucoup d'autres semblables, montrent que si le mélange en proportions déterminées des trois chlorures considérés a pour effet de conserver la vie, ce n'est pas que les organismes soient « adaptés » à ce mélange, c'est que celui-ci exerce sur les cellules une action protectrice spécifique.

X

Il semble donc que toutes les fois que les animaux ou les tissus exigent un milieu de pression osmotique relativement élevée, — comme nos propres tissus — leur vie dure plus longtemps dans le mélange des trois chlorures de Na, K et Ca, pris dans les proportions où ils se trouvent dans notre sang ou dans la mer, que dans toute autre solution isosmotique, y compris la solution pure de sel marin. Mais le lecteur a pu remarquer que la résistance des divers organismes aux solutions anormales est très différente. Tandis qu'un *Gammarus* marin meurt en une demi-heure dans une solution isotonique de sel marin

ou de sucre, les globules rouges du sang et le muscle de grenouille peuvent vivre un jour et plus dans cette même solution (le muscle de grenouille, par exemple, vit même encore plus longtemps si la solution contient avec NaCl, KCl *ou* $CaCl^2$). D'où vient cette différence ?

J'ai trouvé, il y a six ans, que les œufs *non fécondés* d'un oursin (*Strongylocentrotus purpuratus*) peuvent rester plusieurs jours vivants, et en apparence intacts dans une solution pure neutre de $CaCl^2$ ou de NaCl à la température de 15°, tandis que les œufs *fécondés* du même individu meurent en quelques heures dans une solution pure neutre de $CaCl^2$. On a retrouvé cette même différence avec d'autres sels. Quelle en est la cause ? Plusieurs auteurs ont émis l'opinion que cette cause réside dans une perméabilité aux sels plus grande pour les œufs fécondés que pour les autres. Mais des expériences récentes de Warburg, confirmées et étendues par Harvey, font douter que les sels insolubles dans les substances grasses puissent pénétrer dans les cellules. Je pense que la différence envisagée doit s'expliquer beaucoup plus simplement. Les œufs non fécondés sont entourés d'une couche corticale qui se détruit ou se modifie lors de la fécondation. Cette modification amène la formation d'une membrane de fécondation, dont j'ai pu montrer qu'elle est facilement perméable aux sels. Tant que la couche corticale de l'œuf non fécondé est intacte, elle empêche la solution saline ambiante de venir en contact avec le protoplasme, ou au moins elle retarde ce contact. Mais si, en fécon-

dant l'œuf, on détruit cette couche corticale, la solution saline vient alors directement en contact avec le protoplasme et peut, si elle est anormale, en faire désintégrer la couche superficielle.

J'incline à penser que la résistance différente des divers organismes ou cellules aux solutions salines anormales est due à des différences dans la constitution des enveloppes protectrices des animaux ou des cellules. Les microorganismes qui peuvent vivre dans les acides organiques forts ou dans les solutions salines de haute concentration possèdent probablement une couche superficielle qui isole leur protoplasme de la solution. Quant au protoplasme du muscle, le sarcolemme, qui est assez dur, lui fournit une protection sinon absolue, du moins efficace contre la solution.

Mais à côté des différences de cette espèce, le degré de résistance des cellules à des solutions variées peut être influencé par d'autres conditions. J'ai trouvé que les œufs fécondés d'oursin vivent plus longtemps dans des solutions salines anormales si l'on empêche l'oxydation des œufs, soit en en retirant l'oxygène, soit en y ajoutant du cyanure de potassium ou de sodium. Warburg et Meyerhof en ont tiré la conclusion que dans une solution pure de sel marin, la vitesse des oxydations se trouve accrue dans l'œuf de *Strongylocentrotus* et que c'est là la cause de la mort de cet œuf. Mais cet accroissement d'oxydation ne peut être observé quand on porte dans une solution pure de sel marin des œufs d'*Arbacia* et, de plus, l'absence d'oxygène prolonge la vie des œufs fécondés tout aussi bien dans les solutions de

$NaCl + CaCl^2$ ou de $NaCl + BaCl^2$ alors que les mêmes auteurs ne prétendent pas que ces sels augmentent la vitesse d'oxydation de l'œuf. J'incline à penser que pendant ou avant la division de la cellule, à côté des phénomènes de pénétration dans cette cellule, il se produit dans la couche superficielle du protoplasme des changements dont l'effet est de rendre cette membrane plus sensible à l'action des sels. Si nous supprimons les oxydations, nous supprimons aussi les processus qui conduisent à la division cellulaire et par suite, nous retardons l'action nocive qu'une solution saline anormale exerce sur la couche superficielle du protoplasme de l'œuf.

XI

Si nous posons maintenant de nouveau la question : pourquoi les sels sont-ils nécessaires à la conservation de la vie de la cellule, nous pouvons noter un certain nombre de cas dans esquels la réponse ne paraît pas douteuse. Chaque cellule peut être considérée comme un milieu chimique où le travail ne se poursuit de la manière qui convient, qu'autant qu'il y a obstacle à la diffusion de substances à travers la paroi cellulaire. Cette diffusion dépend de la nature de la couche superficielle de la cellule. Overton pense, ainsi que d'autres auteurs, que cette couche est formée d'une membrane continue de graisses ou de lipoïdes. Cette opinion est incompatible avec deux faits : d'abord, que l'eau diffuse très rapidement vers l'intérieur de la cellule, et ensuite que la vie

dépend de l'échange, entre les cellules et le milieu ambiant, de substances solubles dans l'eau et non de substances solubles dans les matières grasses. Les faits d'antagonisme entre acides et sels qu'on a exposés plus haut suggèrent l'idée que la membrane superficielle des cellules est entièrement ou essentiellement formée de certaines protéines.

Les expériences rapportées dans ce chapitre montrent que si les sels exercent sur la vie une influence préservatrice, c'est en « tannant » la membrane superficielle des cellules ; cette membrane acquiert par là des qualités de durée et d'imperméabilité relative sans lesquelles la cellule ne peut exister.

Cette conception nous permet de comprendre pourquoi les sels neutres, sans fournir d'énergie à la cellule, sont cependant nécessaires à son existence.

En ce qui concerne les effets dynamiques des sels, il n'est pas impossible que certains d'entre eux soient de même nature que ceux dont il a été question plus haut. Le fait que l'addition d'un sel de calcium à une solution de sel marin pur empêche les contractions musculaires qui se produisent dans une solution pure de sel marin suggère que le chlorure de calcium empêche simplement ou retarde la diffusion du sel à travers le sarcolemme. Mais d'autres actions exercées par les sels, par exemple celle qui fait dépendre en apparence la contractilité musculaire de la présence de sel marin, ou encore le rôle de l'acide phosphorique, ne doivent pas trouver leur explication dans les faits que nous avons exposés.

X

ÉTUDE EXPÉRIMENTALE DE L'INFLUENCE DU MILIEU SUR LES ANIMAUX[1]

I. — Remarques préliminaires.

Ce que le biologiste appelle le milieu naturel d'un animal est du point de vue physique un ensemble assez rigoureusement déterminé de forces. Il est évident qu'en faisant varier celles-ci de manière rationnelle et systématique ou qu'en faisant agir au laboratoire d'autres forces, on doit obtenir des effets qui ne se présentent pas dans le milieu naturel. C'est à partir de ces considérations que se développe aujourd'hui l'étude de l'effet du milieu sur la vie des animaux. Ce ne fut peut-être pas le moins important des services que Darwin rendit à la science que d'avoir donné aux biologistes par la hardiesse de ses conceptions, l'audace qui leur permit d'expérimenter à leur gré sur les phénomènes de la vie animale et d'obtenir des résultats qu'on ne peut s'attendre à rencontrer dans l'état naturel.

1. Réimprimé de *Darwin and Modern Science* (1909), avec l'autorisation du prof. A.-C. Seward de l'Université de Cambridge (Angleterre).

En dehors des résultats que permet d'atteindre une simple recherche cytologique, nous ne pouvons pénétrer le mécanisme de l'hérédité qu'en soumettant à une analyse physico-chimique faite systématiquement les modifications de forme et de réactions qu'entraîne l'application aux animaux de forces nouvelles.

La manière dont un germe cellulaire peut introduire chez l'adulte certains caractères ne peut être comprise que si nous arrivons à produire et à faire varier à volonté les caractères héréditaires, et l'on ne peut obtenir ceci, que par une étude systématique des effets des agents physiques et chimiques sur la matière vivante.

Pour l'abréger, nous laissons cette esquisse très incomplète, et il ne faut pas en conclure que des études que nous n'avons pas mentionnées ici sont considérées comme d'importance minime. Tout ce que l'auteur peut espérer faire, c'est de réunir quelques cas d'analyse expérimentale des effets du milieu qui fassent voir la nature et l'étendue de notre action sur les phénomènes de la vie et qui aient ainsi quelque relation avec l'œuvre de Darwin. Dans le choix de ces cas, on a donné la préférence à des questions qui ne soient pas trop techniques pour le lecteur ordinaire.

Les agents dont nous discutons successivement l'influence sont les substances chimiques, la température, la lumière et la gravitation. Nous étudierons séparément la manière dont réagissent à ces agents la forme et l'instinct des animaux.

II. — Effets des substances chimiques.

a) *Hybridation hétérogène.* — Il était admis jusqu'à ces derniers temps que l'hybridation n'était possible qu'entre des espèces étroitement alliées, et que même alors le succès de cette opération ne pouvait être assuré d'avance. Cette opinion était bien d'accord avec l'expérience. C'est par exemple un fait bien connu que la plupart des animaux marins abandonnent dans l'océan leurs œufs non fécondés et que les mâles versent également leur sperme dans l'eau de mer. L'excès numérique des spermatozoïdes sur les œufs dans l'eau est la seule garantie de la fécondation des œufs, les spermatozoïdes étant portés par le hasard et non par une attraction jusqu'aux œufs. C'est là le résultat de nombreuses expériences faites par divers auteurs, et il est en désaccord avec l'opinion courante. En règle générale, tous les individus d'une espèce ou la plupart d'entre eux frayent le même jour et à ce moment l'eau de mer est une véritable suspension de sperme. On a récemment montré par l'expérience que dans l'eau de mer fraîche le sperme peut vivre et garder son pouvoir fertilisant plusieurs jours. Il est donc inévitable qu'à certains moments il y ait plus d'une espèce de spermatozoïdes en suspension dans l'eau de mer et il est surprenant qu'il ne se produise pas constamment des hybridations hétérogènes. La raison en apparaît avec évidence si nous mettons en présence des œufs mûrs et des spermatozoïdes

également mûrs et actifs d'espèce différente. Dans ce cas, il n'y a généralement pas d'œuf fécondé. Les œufs d'oursin peuvent être fécondés par le sperme de leur propre espèce, ou quoique en moindre nombre par le sperme d'une autre espèce d'oursin, mais non par celui d'un autre groupe d'échinodermes, astéries, ophiures, holoturies ou crinoïdes et à plus forte raison par celui d'animaux appartenant à un groupe plus éloigné. On paraît être d'accord sur la nécessité où se trouve le spermatozoïde de pénétrer dans l'œuf par une petite ouverture ou canal appelé micropyle, et sur ce que le micropyle ne laisse entrer qu'un spermatozoïde de la même espèce ou d'une espèce très étroitement alliée.

Il a semblé à l'auteur que cette limitation de l'hybridation pourrait tenir à une autre cause et que, par un changement dans la constitution de l'eau de mer, il se pourrait qu'on réalise des hybridations hétérogènes impossibles dans l'eau de mer normale. Cette hypothèse s'est trouvée exacte. L'eau de mer a une réaction légèrement alcaline (pour s'exprimer comme les physico-chimistes, sa concentration en ions hydroxyle est d'environ 10^{-6} normale à Pacific Grove en Californie, et 10^{-5} normale à Woods Hole dans le Massachusetts). Si nous augmentons légèrement l'alcalinité de l'eau de mer en y ajoutant une petite quantité déterminée de soude caustique ou d'un autre alcali, les œufs d'oursin se laissent féconder par le sperme d'animaux de groupes très différents. On a reconnu en 1903 qu'en ajoutant de 0,5 à 0,8 cm^3 de soude caustique

décinormale à 50 centimètres cubes d'eau de mer, les œufs de *Strongylocentrotus purpuratus*, oursin qui vit sur la côte de Californie, peuvent être fécondés en grand nombre par le sperme de diverses espèces d'astéries, d'ophiures et d'holothuries, tandis que dans l'eau de mer normale ou additionnée de moins de soude, pas un seul œuf du même individu ne se laissait féconder par le même sperme d'astérie avec lequel l'opération réussissait dans l'eau de mer plus alcaline. Le sperme de diverses espèces d'étoiles de mer n'était pas également apte à ces hybridations : celui de *Asterias ochracea* et de *A. capitata* a donné les meilleurs résultats et a permis de féconder de 50 à 100 p. 100 des œufs d'oursin tandis que les spermes de *Pycnopodia* et de *Asterina* ne fécondent respectivement que 10 et 2 p. 100 des mêmes œufs.

Godlewski a employé la même méthode d'hybridation des œufs d'oursin avec le sperme d'un crinoïde (*Antedon rosacea*). Kupelwieser a obtenu plus tard des résultats qui semblent indiquer la possibilité de féconder les œufs de *Strongylocentrotus* avec le sperme d'un mollusque (*Mytilus*). Récemment, l'auteur a réussi à féconder les œufs de *Strongylocentrotus franciscanus* avec le sperme d'un mollusque (*Chlorostoma*). Ce résultat n'a pu être obtenu que dans l'eau de mer dont l'alcalinité a été augmentée (par addition de 0,8 cm^3 de soude caustique décinormale à 50 centimètres cubes d'eau). Nous voyons donc qu'en accroissant l'alcalinité de l'eau de mer on peut y produire

des hybridations hétérogènes actuellement impossibles dans le milieu où vivent naturellement les animaux.

Il est d'ailleurs possible que dans des périodes antérieures de l'histoire de la terre, de telles hybridations hétérogènes aient pu se produire. Il est bien connu que dans les solutions, telles que l'eau de mer, le degré d'alcalinité doit croître quand la quantité de gaz carbonique dans l'atmosphère diminue. S'il est exact, comme le suppose Arrhénius, que la période glaciaire a été causée ou précédée par une diminution de la quantité de gaz carbonique dans l'air, il a dû résulter de cette diminution un accroissement d'alcalinité de l'eau de mer et ceci a dû entraîner dans l'océan la possibilité d'hybridations hétérogènes qui, dans les conditions actuelles d'alcalinité, sont pratiquement irréalisables.

Mais si l'on admet que de telles hybridations aient été possibles, auraient-elles influencé le caractère de la faune? En d'autres termes, les hybrides d'oursin et d'étoile de mer, ou mieux encore d'oursin et de mollusque, sont-ils capables de se développer, et en ce cas quelles sont leurs caractéristiques? Dans tous les cas d hybridation hétérogène, la vitalité de l'œuf ou de l'embryon paraît affaiblie et il est tout à fait douteux que de tels hybrides hétérogènes puissent arriver à la maturité sexuelle. Le nombre d'expériences est toutefois limité et cette conclusion n'est donc pas encore définitive.

Pour ce qui regarde la question de l'hérédité, toutes les expériences sur l'hybridation hétéro-

gène de l'œuf d'oursin avec du sperme d'astéries, d'ophiures, de crinoïdes et de mollusques, ont donné le même résultat, à savoir que les larves ont uniquement les caractères maternels et ne diffèrent en rien de la race pure à laquelle appartient la forme productrice de l'œuf. Pour en donner un exemple, les larves d'oursin atteignent le troisième jour ou plus tard (selon l'espèce et la température) le stade dit pluteus, dans lequel elles possèdent un squelette typique (fig. 10, p. 10), tandis que ni les larves d'astérie, ni celles de mollusques n'ont de squelette au stade correspondant. Il est donc assez intéressant de chercher si les larves produites par la fécondation des œufs d'oursin avec du sperme d'astérie ou de mollusque possèdent ou non le squelette normal et typique du pluteus. C'est ce qui arrive invariablement dans les expériences de Godlewski, Kupelwieser, Hagedoorn et dans celles de l'auteur. Les larves hybrides sont de type purement maternel.

On pourrait prétendre que dans le cas d'hybridations hétérogènes, le noyau spermatique ne fusionne pas avec le noyau de l'œuf et qu'ainsi le spermatozoïde ne peut transmettre à la larve ses substances héréditaires. Mais ces objections sont réfutées par les expériences de Godlewski dans lesquelles il a vu nettement que lorsque l'œuf d'un oursin est fécondé par le sperme d'un crinoïde, la fusion des noyaux de l'œuf et du spermatozoïde se fait normalement.

b) *Parthénogénèse artificielle.* — Il n'y a peut-être pas dans tout le champ de la biologie

un domaine où nous ayons mis à l'épreuve au même degré que dans celui de la fécondation notre faculté de modifier les phénomènes vitaux au moyen d'agents supplémentaires. Le lecteur sait que les œufs de l'énorme majorité des animaux ne peuvent se développer que si un spermatozoïde y a pénétré. Dans ce cas, c'est un agent vivant qui détermine le développement et l'on peut se demander s'il est possible d'obtenir les mêmes résultats par l'application des agents physico-chimiques ordinaires. Il en est bien ainsi et durant les dix dernières années, des larves vivantes ont été obtenues d'œufs non fécondés d'oursins, d'astéries, d'holoturies et d'un grand nombre d'annélides et de mollusques au moyen d'agents chimiques ; en fait, on peut dire qu'il en a été pratiquement ainsi avec les œufs de toutes les formes animales pour lesquelles on a fait des essais suffisants. Pour chaque forme la manière d'agir présente quelques particularités et il faut souvent une longue série d'expériences pour trouver une méthode qui réussisse.

Les faits de parthénogénèse artificielle — ainsi désigne-t-on la fécondation ou l'activation chimique de l'œuf — sont peut-être liés au problème de l'évolution. Si nous désirons nous faire une image du processus de l'évolution, nous avons à compter avec la possibilité que la multiplication parthénogénétique ait précédé la reproduction sexuelle. Cela suggère en même temps l'idée que des agents secondaires ont pu, à cette époque, fournir au développement de l'œuf les conditions que fournit aujourd'hui le

spermatozoïde. Pour ce motif au moins, si ce n'est pour d'autres encore, il peut être intéressant pour qui s'attache à l'étude de l'évolution de jeter un rapide coup d'œil sur les conditions de la parthénogénèse artificielle.

Il paraît nécessaire que, dans les expériences sur ce sujet, les agents chimiques reproduisent aussi complètement que possible les effets du spermatozoïde sur l'œuf. Quand un spermatozoïde pénètre dans l'œuf d'un oursin, de certaines astéries ou annélides, le résultat immédiat est un changement caractéristique de la surface de l'œuf, c'est-à-dire la formation de ce qu'on appelle la membrane de fécondation (fig. 1 et 2). L'auteur a trouvé que nous pouvons produire cette membrane dans les œufs non fécondés au moyen de certains acides, particulièrement d'acides monobasiques de la série grasse, tels que les acides formique, acétique, propionique, butyrique, etc. L'acide carbonique est aussi très efficace à ce point de vue. On a trouvé également que les acides supérieurs sont plus actifs que les inférieurs et il est possible que le spermatozoïde amène la formation d'une membrane en introduisant dans l'œuf un acide gras d'ordre élevé, en particulier l'acide oléique, ou un de ses sels ou de ses éthers.

Le processus physico-chimique qui conditionne la formation de la membrane, semble être la cause du développement de l'œuf. Dans tous les cas où un œuf non fécondé a été traité de telle manière qu'on y ait déterminé la formation d'une membrane, il commence à se développer. Pour

les œufs de certains animaux, la formation d'une membrane est suffisante pour amener un développement complet de l'œuf, par exemple chez l'astérie ou chez certaines annélides. Pour les œufs d'autres animaux, un second traitement est nécessaire. Ainsi les œufs non fécondés de l'oursin *Strongylocentrotus purpuratus* de la côte de Californie commencent à se développer quand la formation d'une membrane a été déterminée par le traitement au moyen d'un acide gras, comme l'acide butyrique ; mais le développement s'arrête rapidement et l'œuf périt dans les premiers stades de la segmentation ou après la première division nucléaire. Si nous traitons au contraire les mêmes œufs, après formation de la membrane, par de l'eau de mer dont la concentration (la pression osmotique) a été accrue par l'addition d'une quantité déterminée de sel ou de sucre et cela pendant trente-cinq à cinquante-cinq minutes (à 15°C.), les œufs se segmenteront et se développeront normalement quand on les reportera à nouveau dans l'eau de mer normale. Si l'on opère avec soin, tous les œufs pratiquement peuvent se développer en pluteus et la majorité d'entre eux peut être tout à fait normale et vivre aussi longtemps que les larves produites par des œufs fécondés avec du sperme.

Il est possible que l'œuf d'oursin soit endommagé pendant le processus de formation de la membrane. La nature du dommage s'est révélée quand on a constaté que tous les agents qui produisent l'hémolyse, c'est-à-dire la destruction des globules rouges du sang, conduisent aussi à la

formation d'une membrane dans les œufs non fécondés ; tels sont les acides gras, les éthers, les alcools, le chloroforme, etc. ou encore la saponine, la solanine, la digitaline, les sels biliaires et la potasse. Il arrive donc que les phénomènes de parthénogénèse artificielle sont liés aux phénomènes d'hémolyse qui jouent maintenant un rôle si important dans l'étude de l'immunité.

Mais la fécondation semble être due à une cytolyse seulement superficielle de l'œuf, tandis que si les agents cytolytiques (ou hémolytiques) ont le temps d'agir sur l'œuf entier, ils le détruisent entièrement. Si nous plaçons des œufs non fécondés d'oursin dans de l'eau de mer contenant une trace de saponine, nous constatons qu'au bout de quelques minutes tous les œufs forment la membrane typique de fécondation. Si les œufs sont alors enlevés de la solution de saponine, débarrassés de toute trace de cette substance par des lavages répétés dans l'eau de mer normale et placés de trente-cinq à cinquante-cinq minutes dans l'eau de mer hypertonique, ils se développent en donnant des larves. Si, d'autre part, on les laisse dans l'eau de mer contenant de la saponine, ils subissent, quelques minutes après la formation de la membrane, la désintégration appelée en pathologie *cytolyse*. La formation de la membrane a donc pour cause une cytolyse superficielle ou incomplète. Il est possible que le traitement postérieur de l'œuf avec de l'eau de mer hypertonique ait en partie pour effet de s'opposer aux effets destructeurs de cette cytolyse de la couche corticale.

Beaucoup de pathologistes admettent que l'hémolyse ou la cytolyse sont dues à la liquéfaction de certaines graisses ou de composés voisins des graisses appelés lipoïdes, dans la cellule. Si cette opinion est exacte, il serait nécessaire d'attribuer la fécondation de l'œuf au même processus.

L'analogie entre l'hémolyse et la fécondation jette peut-être quelque lumière sur une curieuse observation. Il est bien connu que les globules du sang subissent, en général, la cytolyse si on les injecte dans les vaisseaux d'un animal d'une famille différente. L'auteur a trouvé l'an dernier que le sang des mammifères (lapin, porc ou bœuf) amène l'œuf de *Strongylocentrotus* à former une membrane de fécondation typique. Si l'on traite ensuite de tels œufs pendant peu de temps par de l'eau de mer hypertonique, ils se développent en larves normales (pluteus). Certaines substances contenues dans le sang déterminent, à ce qu'on peut penser, une cytolyse superficielle de l'œuf et ainsi provoquent son développement.

Nous pouvons aussi amener l'œuf d'oursin à se développer sans former de membrane. Les premières expériences de l'auteur ont été faites ainsi et beaucoup d'expérimentateurs emploient toujours de tels procédés. Il est probable que dans ce cas, le mécanisme de la fécondation est essentiellement le même que dans le cas où la formation d'une membrane a lieu, avec cette seule différence que l'effet cytolytique est moindre quand il n'y a pas formation d'une

membrane de fécondation. Cette supposition est corroborée par les observations de fécondation de l'œuf d'oursin avec du sang de bœuf. Il arrive très souvent que tous les œufs ne forment pas de membrane dans ce processus. Les œufs qui en ont formé commencent à se développer, mais périssent s'ils ne sont pas traités par de l'eau de mer hypertonique. Cependant une partie des autres œufs, qui n'ont pas formé de membrane, se développent en larves normales sans traitement par l'eau de mer hypertonique, pourvu qu'ils n'aient été au contact du sang qu'un petit nombre de minutes. On peut penser qu'un peu de sang pénètre dans l'œuf et produit des effets cytolytiques moindres que ceux qui sont nécessaires pour la formation d'une membrane, mais suffisants pour amener le développement. La faiblesse de l'effet cytolytique permet alors le développement de l'œuf sans traitement par l'eau de mer hypertonique.

Si l'entrée du spermatozoïde produit le degré de cytolyse qui conduit à la formation d'une membrane, il est probable que, en sus de la substance cytolytique ou formatrice de membrane (vraisemblablement un acide gras supérieur), il introduit dans l'œuf une autre substance qui annihile les effets nuisibles attachés ou consécutifs à la formation de la membrane.

On peut se demander si les larves produites par parthénogénèse expérimentale peuvent atteindre l'état adulte. On peut répondre affirmativement à cette question depuis que Delage a réussi à élever plusieurs larves parthénogéné-

tiques d'oursin au delà de la métamorphose jusqu'à l'âge adulte. D'ailleurs dans toutes les expériences de l'auteur les pluteus parthénogénétiques ont vécu aussi longtemps que ceux qui provenaient d'œufs fécondés.

c) *Production par un œuf de jumeaux par suite d'un changement dans la constitution chimique de l'eau de mer.* — Le lecteur est probablement familiarisé avec le fait qu'il existe deux types différents de jumeaux humains. Dans le premier type, les jumeaux diffèrent entre eux tout autant que deux enfants nés des mêmes parents à deux époques distinctes ; ils peuvent être ou non de même sexe. Dans le second type, les jumeaux sont toujours de même sexe et ont l'un avec l'autre la plus étroite ressemblance. Les jumeaux de ce dernier type sont issus d'un même œuf, tandis que ceux du premier type viennent de deux œufs différents.

Les expériences de Driesch et d'autres auteurs nous ont appris que des jumeaux naissent d'un même œuf de la manière suivante : les deux cellules qui proviennent de la première division de l'œuf après la fécondation se séparent l'une de l'autre. Une telle séparation peut être produite par un changement de constitution de l'eau de mer. Herbst a observé que si l'on place dans l'eau de mer privée de calcium des œufs fécondés d'oursin, les cellules résultant de la division de l'œuf ont tendance à se séparer. Driesch a remarqué ensuite que les œufs d'oursin traités par l'eau de mer privée de chaux tendent à donner naissance à des jumeaux. L'auteur a récemment observé que des

jumeaux peuvent être produits par suite de l'absence, non seulement de calcium, mais aussi de potassium ou de sodium ; en d'autres termes, par suite de l'absence d'un ou deux des trois métaux importants de l'eau de mer. Une autre condition doit être remplie ; l'eau qui doit produire des jumeaux doit être de réaction neutre ou au moins non alcaline.

Le procédé pour obtenir des jumeaux avec les œufs d'oursin consiste simplement en ceci : les œufs sont fécondés comme d'ordinaire dans l'eau de mer normale et ensuite, après lavages répétés dans une solution neutre de sel marin (de concentration égale à celle de l'eau de mer), ils sont placés dans une solution neutre mixte de chlorures de potassium et de calcium, ou de sodium et de potassium, ou de sodium et de calcium, ou encore de sodium et de magnésium. Les œufs doivent rester dans cette solution jusqu'à une demi-heure ou une heure après qu'ils ont atteint le stade à deux cellules. On les transporte alors dans l'eau de mer normale et on les laisse se développer. De 50 à 90 p. 100 des œufs de *Strongylocentrotus purpuratus* traités de cette manière donnent des jumeaux. Ces jumeaux peuvent rester séparés ou croître partiellement soudés et former des monstres doubles. Il peut aussi y avoir recollement si complet que dans l'individu issu de l'œuf il ne reste que quelques imperfections ou même rien pour indiquer qu'il a commencé sa carrière comme une paire de jumeaux. Il est aussi possible d'influencer la tendance de tels jumeaux à l'accollement en modifiant la

constitution de l'eau de mer. Si nous nous servons comme solution productrice de jumeaux d'un mélange des chlorures de potassium, de sodium et de magnésium (dans les proportions où ces sels existent dans l'eau de mer), la tendance des jumeaux à s'accoler est beaucoup plus prononcée que si nous nous servons simplement d'un mélange de chlorures de sodium et de magnésium.

Le mécanisme par lequel se produisent les jumeaux comme conséquence d'un changement dans la composition de l'eau de mer se révèle par l'observation de la première segmentation de l'œuf dans ces solutions. Cette division cellulaire est modifiée de telle manière qu'elle aboutit à la séparation des deux premières cellules (voir fig. 55 à 57). Si l'œuf est ensuite reporté dans l'eau de mer normale, chacune de ces deux cellules se développe en un embryon indépendant. Comme l'eau de mer normale renferme les trois métaux, sodium, potassium et calcium, et comme elle a d'ailleurs une réaction alcaline, nous comprenons pourquoi l'œuf ne donne pas normalement naissance à des jumeaux. Ces expériences suggèrent qu'un facteur chimique peut être chez les mammifères l'origine des jumeaux nés d'un œuf et des monstres doubles. Si pour quelque raison les liquides qui entourent l'œuf humain peu de temps avant ou après la première division cellulaire sont légèrement acides et si en même temps l'un des trois métaux importants vient à manquer, les conditions pour la séparation des deux premières cellules et pour la production des jumeaux identiques se trouvent remplies.

Pour conclure, il faut observer que le résultat

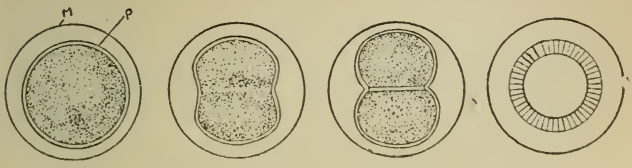


Fig. 51. Fig. 52. Fig. 53. Fig. 54.

Fig. 51-54. — La division cellulaire dans l'œuf d'oursin, *Strongylocentrotus purpuratus*, dans l'eau de mer normale. Ce type de division cellulaire conduit à la formation d'un embryon par œuf. M est la membrane de fécondation, P la couche de substance colloïdale qui semble servir à maintenir réunies toutes les cellules d'un œuf.

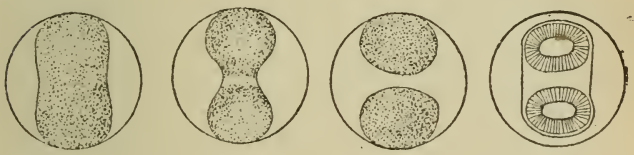


Fig. 55. Fig. 56. Fig. 57. Fig. 58.

Fig. 55-58. — Division cellulaire dans l'œuf de *Strongylocentrotus purpuratus* conduisant à la formation de jumeaux. Cette division peut être observée en portant l'œuf fécondé dans une solution neutre mixte dans laquelle manque soit KCl, soit $CaCl^2$, soit NaCl.

Dans une pareille solution neutre, la substance qui forme la couche élastique PM (fig. 51) est dissoute. Pendant la segmentation, le protoplasme de l'œuf s'étend jusqu'à ce que son grand axe touche la membrane de fécondation. Les deux cellules-filles formées (fig. 57) se séparent l'une de l'autre au lieu de rester unies comme dans la division cellulaire normale (fig. 53). Si une heure après environ les œufs sont reportés dans l'eau de mer normale, chacune des deux cellules donne un embryon (fig. 58) et ainsi l'œuf produit deux embryons au lieu d'un.

inverse, c'est-à-dire la fusion d'organes normalement doubles, peut aussi être réalisé expérimen-

talement en modifiant la constitution chimique de l'eau de mer. Stockard a réussi à fondre les deux yeux d'un embryon de poisson (*Fundulus heteroclitus*) en un seul œil cyclopéen en ajoutant du chlorure de magnésium à l'eau de mer. Si l'on ajoute environ 6 grammes de chlorure de magnésium à 100 centimètres cubes d'eau de mer et si l'on place les œufs fécondés dans ce mélange, environ 50 p. 100 des œufs donnent naissance à des embryons pourvus d'un seul œil.

« En étudiant les embryons, on voit que la formation de l'œil unique résulte de l'union ou de la fusion des ébauches des deux yeux. On a observé des cas qui présentent divers degrés de cette fusion ; il semble que les vésicules optiques se forment trop loin en avant et ventralement, si bien que leurs surfaces antéro-ventro-médianes fusionnent. Il en résulte une large coupe optique, qui dans tous les cas laisse apercevoir plus ou moins sa double origine[1]. »

Nous nous sommes bornés à exposer les effets les plus simples des changements de constitution de l'eau de mer sur le développement. Il est *a priori* évident, toutefois, qu'on peut produire un nombre illimité de variations pathologiques en faisant varier la concentration et la constitution de l'eau de mer, et l'expérience confirme cette opinion. Nous pouvons mentionner à titre d'exemple les anomalies observées par Herbst dans le développement d'oursins par l'addition de lithium à l'eau de mer. Il est toutefois impos-

1. Stockard, *Archiv f. Entwickelungsmechanik*, XXIII, 249. 1907.

sible pour l'instant d'établir un lien rationnel entre les effets produits dans ce cas et dans d'autres semblables et la cause à laquelle ils sont dus ; il est également impossible de définir simplement le caractère de la modification produite.

III. — **Influence de la température.**

a) *Influence de la température sur la densité des organismes pélagiques et sur la durée de la vie.* — Il a souvent été observé par les explorateurs qui ont eu l'occasion de comparer les faunes de différents climats que les espèces qui vivent dans les mers polaires se présentent généralement dans ces régions avec une densité beaucoup plus grande que celle des autres espèces dans les régions tempérées ou chaudes de l'océan. Ceci a rapport aux membres de la faune qui vivent à la surface ou près de la surface et qui, seuls, se prêtent à une comparaison statistique. Dans son rapport sur l'expédition de la *Valdivia*, Chun[1] attire spécialement l'attention sur cette différence quantitative dans la faune et la flore de surface des différentes régions : « Dans l'eau glacée de l'Antarctique, dont la température est au-dessous de 0° C., nous avons trouvé une étonnante richesse de vie animale et végétale. Ce même fait qui nous est familier dans les mers Arctiques se répète ici, c'est-à-dire que la quantité de plankton est plus grande que dans les

1. Chun, *Aus den Tiefen des Weltmeeres*, p. 225. Iéna, 1903.

mers tempérées et chaudes. » Et encore, à propos de la faune pélagique dans la région des îles Kerguelen, il dit : « L'océan est tout vivant de poissons transparents comme une gelée, de Cténophores (*Bolina* et *Callianira*) et de colonies de Siphonophores du genre *Agalma*. »

Le caractère paradoxal de cette observation générale tient au fait que l'abaissement de température retarde le développement et qu'on pourrait donc en attendre des effets opposés à ceux que mentionne Chun. Des recherches récentes ont amené à cette conclusion que les phénomènes de la vie sont modifiés par la température dans le même sens que la vitesse des réactions chimiques. Pour celles-ci, van't Hoff a montré qu'un abaissement de température de 10 degrés réduit leur vitesse à la moitié au moins, et l'influence de la température sur les processus physiologiques a été trouvée la même. Ainsi Snyder et T.-B. Robertson ont observé que la durée du battement du cœur chez la tortue et chez la Daphnie est réduit à sa moitié environ quand la température s'abaisse de 10°, et Maxwell, Keith Lucas, et Snyder ont constaté une égale influence de la température sur la vitesse de l'influx nerveux. Peter a observé que la vitesse de développement de l'œuf d'oursin est réduite à moins que la moitié si la température s'abaisse de 10° (dans certaines limites). Le même effet de la température sur la vitesse de développement est valable pour l'œuf de grenouille, d'après les calculs de Cohen et Peter basés sur les expériences de O. Hertwig. L'auteur a trouvé un coefficient de

température égal pour la vitesse de maturation de l'œuf d'un mollusque (*Lottia*).

Tous ces faits prouvent que la vitesse de développement de la vie animale dans les régions arctiques, où la température est voisine du point de congélation de l'eau, doit être 2 ou 3 fois plus faible que dans les régions où la température de l'Océan est voisine de 10° et de 4 à 9 fois plus petite que dans les mers où la température est d'environ 20° C. Quand les auteurs donc constatent que la densité des organismes à la surface ou près de la surface de l'océan est plus grande dans les régions polaires que dans les régions plus tempérées, cela est exactement l'opposé de ce à quoi nous devrions nous attendre.

L'auteur pense que ce paradoxe trouve son explication dans des expériences récemment faites sur l'influence de la température sur la durée de la vie des animaux marins à sang froid. Les expériences ont été faites sur des œufs fécondés ou non d'oursin et ont fourni ce résultat qu'un abaissement de 1° de la température double à peu près la durée de la vie. En abaissant donc de 10° la température, on prolonge la vie de l'organisme de 2^{10}, c'est-à-dire plus de mille fois, et en l'abaissant de 20°, plus d'un million de fois. Comme cette prolongation de la vie l'emporte de beaucoup sur le retard de développement dû à l'abaissement de la température, il est évident que, malgré le retard de développement dans les mers arctiques, la densité de la vie animale doit y être plus grande que dans les mers tempérées ou tropicales. L'accroissement considérable de la durée de la vie aux

pôles a pour conséquence l'existence simultanée d'un plus grand nombre de générations successives de la même espèce dans ces régions que dans les régions tempérées ou tropicales[1].

L'auteur incline à penser que ces résultats ont quelque relation avec un problème qui joue un rôle important dans les théories de l'évolution, je veux dire la cause de la mort naturelle. Il a été dit que les processus de différenciation et de développement amènent la mort naturelle de l'individu[2]. Si nous exprimons cela en termes chimiques cela signifie que les processus chimiques qui conditionnent le développement dé-

1. Ce coefficient de température pour la durée de la vie n'atteint peut-être cette valeur élevée que vers la limite supérieure de température de la vie organique. Mais cela suffit pour notre théorie.

2. Weissmann a montré que les infusoires et en général les organismes unicellulaires sont immortels, tandis que les autres organismes, à l'exception du plasma germinatif, sont mortels. Leo Loeb le premier a attiré l'attention sur le fait que la transplantation d'un cancer peut être répétée en une série illimitée de générations, et puisque c'est la cellule cancéreuse originairement transplantée et les cellules qui en sont dérivées par multiplication qui survivent, il fait remarquer qu'il en résulte que l'immortalité appartient aussi aux cellules cancéreuses (1901). Il a généralisé plus tard cette idée et indiqué que d'autres cellules peuvent être considérées comme immortelles dans le même sens où Weismann l'a indiqué pour les organismes unicellulaires. On peut bien imaginer en effet que le même morceau de peau peut être transplanté sur une série indéfinie de générations de souris et qu'un morceau ainsi transplanté peut survivre à un nombre indéfini de générations de souris exactement comme ferait une cellule cancéreuse.

La mort naturelle des métazoaires est peut-être un phénomène secondaire dû à la cessation des mouvements respiratoires ou des battements du cœur. La mort des cellules par manque d'oxygène en résulte. Si les mouvements respiratoires et la circulation pouvaient être indéfiniment maintenus, les métazoaires même pourraient être immortels.

terminent aussi la mort naturelle. La chimie physique nous a enseigné la manière d'identifier deux processus chimiques, même si nous ne connaissons que certains de leurs caractères. Un des moyens d'identification est le coefficient de température. Quand deux processus chimiques sont identiques, leur vitesse doit être réduite dans le même rapport quand la température s'abaisse dans les mêmes proportions. Or, le coefficient de température pour la durée de la vie des animaux à sang froid paraît extrêmement différent du coefficient de température de leur vitesse de développement. Pour une différence de température de 10° C., la durée de la vie est augmentée 500 fois plus que la vitesse de développement, et pour une différence de température de 20°, cent mille fois plus. Nous pouvons en conclure que, au moins pour les œufs et les embryons d'oursin, les processus chimiques qui déterminent la mort naturelle ne sont certainement pas identiques à ceux qui produisent le développement. T. B. Robertson est arrivé à la même conclusion pour des raisons tout à fait distinctes, à savoir que le processus de sénilité est essentiellement différent de celui de croissance et de développement.

b) *Changements de couleur des papillons sous l'influence de la température.* — Les expériences de Dorfmeister, Weismann, Merrifield, Standfuss et Fischer sur le dimorphisme saisonnier et sur les variations de couleur dans les papillons ont été si souvent exposées dans la littérature biologique qu'il suffit d'en parler rapidement. Par dimorphisme saisonnier on désigne

ce fait qu'une même espèce peut à différentes saisons de l'année posséder des formes ou des couleurs quelque peu différentes. *Vanessa prorsa* est la forme d'été, *Vanessa levana* la forme d'hiver d'une même espèce. En maintenant des chrysalides de *Vanessa prorsa* plusieurs semaines à des températures comprises entre o et 1°, Weismann a réussi à obtenir avec des chrysalides d'été des papillons qui ressemblent à la variété d'hiver, *Vanessa levana*.

Si nous désirons voir clair dans les causes de variation de couleur ou de taches des papillons, nous devons porter notre attention sur les expériences de Fischer qui a travaillé avec des températures plus extrêmes que ses prédécesseurs, et qui a trouvé que des aberrations de couleur presque identiques peuvent être produites à la fois par les températures les plus élevées et les plus basses. C'est ce qu'on peut voir clairement avec les résultats réunis dans le tableau suivant.

De o à — 20° C.	De o à + 10° C.	A (Formes normales).	De + 35 à + 37° C	De + 36 à + 41° C.	De + 42 à + 46° C
Ichnusoides (nigrita).	Polaris.	Urticae.	Ichnusa.	Polaris.	Ichnusoid (nigrita)
Antigone (iokaste).	Fischeri.	Io.	. . . . .	Fischeri.	Antigone (iokaste).
Testudo.	Dixeyi.	Polychloros.	Erythromelas.	Dixeyi.	Testudo.
Hygiaea.	Artemis.	Antiopa.	Epione.	Artemis.	Hygiaea.
Elymi.	Wiskotti.	Cardui.	. . . . .	Wiskotti.	Elymi.
Klymene.	Merrifieldi	Atalanta.	. . . . .	Merrifieldi	Klymene.
Weismanni.	Porima.	Prorsa.	. . . . .	Porima.	Weismann

En tête de chaque colonne est inscrite la température à laquelle Fischer a soumis les chrysalides, et dans la colonne verticale sont écrites au-dessous les variétés qui ont été obtenues. La colonne verticale A donne les noms des formes normales.

Le lecteur remarquera que les aberrations produites à de très basses températures (de 0° à — 20°) sont exactement identiques à celles qu'on obtient en exposant des chrysalides aux températures les plus élevées (de 42 à 46°). De plus les aberrations que produit une température assez basse (0 à 10°) sont identiques à celles que produit une température assez élevée (de 36 à 41°).

De ces observations Fischer conclut qu'il est inexact de parler d'un effet spécifique des températures hautes et basses, mais qu'il doit y avoir une cause commune à la fois aux aberrations déterminées par les températures hautes et basses. Cette cause doit être cherchée, semble-t-il, dans les effets d'inhibition que les températures extrêmes exercent sur le développement.

Si nous cherchons à analyser du point de vue physico-chimique des résultats tels que ceux de Fischer, nous devons considérer que ce que nous appelons la vie consiste en une série de réactions chimiques enchaînées à la suite les unes des autres ; de telle sorte qu'une réaction ou un groupe de réactions *a* (par exemple, des hydrolyses) fournisse le matériel nécessaire à un second groupe de réactions *b* (par exemple, des oxydations) ou le détermine. Nous savons que le coefficient de température pour les processus

physiologiques varie peu dans les diverses parties de l'échelle thermométrique : en général il est plus élevé près de 0° que près de 30°. Mais nous savons aussi que les coefficients de température ne doivent pas varier également pour les divers processus physiologiques. On doit donc s'attendre à ce que les coefficients de température pour les réactions du type *a* ne soient pas identiques dans toute l'échelle des températures avec les coefficients pour les réactions du type *b*. Si donc il se forme, à la température normale de l'animal, juste la quantité d'une certaine substance nécessaire pour la réaction suivante *b*, on ne doit pas espérer que la même balance parfaite se maintienne aux températures très élevées ou très basses ; il est plus probable qu'un groupe de réactions prendra le pas sur l'autre et ainsi produira des effets chimiques aberrants qui peuvent déterminer les aberrations de couleur observées par Fischer et par d'autres expérimentateurs.

Il est important de noter que Fischer a pu également produire des aberrations par l'action des narcotiques. Wolfgang Ostwald a obtenu expérimentalement, en faisant varier la température, un dimorphisme de forme (non de couleur) dans la Daphnie.

IV. — **Effets de la lumière.**

Personne aujourd'hui ne met sérieusement en question que l'action de la lumière sur les organismes soit avant tout de nature chimique. Tandis que cette action chimique est de la plus haute

importance pour les organismes dont la nutrition dépend de l'action de la chlorophylle, elle présente moins d'importance pour les organismes privés de cette substance. Néanmoins nous trouvons des animaux dans lesquels la formation des organes par régénération n'est possible que s'ils sont exposés à la lumière. Une observation faite par l'auteur sur la régénération des polypes d'un hydroïde, *Eudendrium racemosum*, à Woods Hole, peut être indiquée ici à titre d'exemple. Si l'on place des tiges de cet hydroïde, ordinairement couvertes de polypes, dans un aquarium, les polypes en tombent rapidement; mais si dans l'aquarium la lumière du jour vient les éclairer, de nombreux polypes se régénèrent en quelques jours. Au contraire, si les tiges d'*Eudendrium* sont conservées constamment à l'obscurité, il ne se reforme pas de polypes, même après un intervalle de plusieurs semaines; mais ils se produisent en quelques jours si on porte ces mêmes tiges de l'obscurité à la lumière. La lumière diffuse du jour suffit pour cela. Goldfarb, qui a répété ces expériences, dit qu'une exposition de durée relativement courte suffit pour obtenir ce résultat. Il est possible que la lumière favorise la formation de substances qui sont nécessaires à la formation et à la croissance des polypes.

D'importance beaucoup plus considérable que cette observation sont les faits qui montrent qu'un grand nombre d'animaux prennent, dans une certaine mesure, la couleur du fond sur lequel ils sont placés. Pouchet a vu par des expériences sur les crustacés et les poissons que cette

influence du fond sur la couleur des animaux est produite par l'intermédiaire des yeux. Si l'on enlève les yeux à l'animal ou si on l'aveugle par tout autre moyen, le phénomène disparaît. Le second fait général trouvé par Pouchet est que la variation de couleur d'un animal est réalisée par l'action des nerfs sur les cellules pigmentaires de la peau, l'action nerveuse étant soumise à l'influence de l'œil.

Le mécanisme et les conditions du changement de couleur sont éclairés par les belles recherches de Keeble et Gamble sur le changement de couleur des crustacés. D'après ces auteurs, les cellules pigmentaires peuvent, en général, être considérées comme formées d'un corps central d'où part dans toutes les directions un système de ramifications plus ou moins compliquées. Généralement, le centre de la cellule contient un ou plusieurs pigments différents qui, sous l'influence des nerfs, peuvent ensemble ou séparément se répandre dans ses ramifications. Ces phénomènes d'extension et de rétraction des pigments vers les ramifications ou inversement forment dans l'ensemble la base des changements de couleur sous l'influence du milieu. Ainsi Keeble et Gamble observent que *Macromysis flexuosa* paraît transparent et incolore ou gris sur fond de sable. Sur fond sombre, sa couleur s'assombrit. Cet animal a dans ses chromatophores deux pigments, l'un brun et l'autre blanchâtre ou jaune. Le premier est beaucoup plus abondant que le second. Quand l'animal paraît transparent, tout le pigment est contenu au centre de la cellule et

les ramifications n'en ont pas. Quand l'animal paraît brun, les deux pigments sont distribués dans les ramifications. Lorsque cette extension des pigments est la plus grande, les animaux paraissent noirs.

C'est là un cas relativement simple. Dans d'autres crustacés, Keeble et Gamble ont trouvé des conditions beaucoup plus compliquées, par exemple dans *Hippolyte cranchii ;* cependant l'influence du milieu sur la coloration dans cette forme animale a été également analysée par les auteurs de manière satisfaisante.

Tandis que beaucoup d'animaux montrent sous l'influence du milieu des changements momentanés de couleur, il peut se produire dans quelques cas des changements permanents. Les meilleurs exemples dans ce sens, sont ceux qui ont été observés par Poulton sur les chrysalides de divers papillons, spécialement de la *Vanessa urticæ*. Ces expériences sont si connues qu'il suffit d'en parler brièvement. Poulton[1] a trouvé que dans un milieu doré ou blanc, les chrysalides deviennent de couleur claire et que les taches dorées prennent alors souvent un grand développement « si bien que dans nombre de cas la surface entière des chrysalides brille comme d'un éclat métallique. Cette apparence est si remarquable qu'un physicien auquel on fit voir ces chrysalides pensa que par manière de plaisanterie je les avais couvertes d'une feuille d'or ». Quand

1. Poulton, E.-B., *Colours of Animals* (International Scientific Series). Londres, 1890, p. 121.

le milieu est noir, « les chrysalides sont en général extrêmement sombres, avec seulement une trace très faible et souvent pas de trace du tout des taches dorées si remarquables sur les formes claires ». La sensibilité de l'animal à cette influence de son milieu a été trouvée la plus grande dans la période de temps où la chenille subit sa métamorphose en chrysalide. Autant que l'auteur a pu savoir, aucune explication physico-chimique n'a été fournie des résultats du type observé par Poulton, sauf peut-être l'idée émise par Wiener d'une photographie de couleur produisant une adaptation mécanique.

V. — **Effets de gravitation.**

a) *Expériences sur l'œuf de grenouille.* — La gravitation ne peut modifier qu'indirectement les phénomènes vitaux, par exemple dans le cas où nous avons dans une cellule deux liquides différents non miscibles (ou une substance solide et une liquide), de densité différente, de telle sorte qu'un changement dans la position de la cellule ou de l'organe puisse donner des résultats qui soient liés à un changement dans la position des deux substances. Un très bel exemple en est fourni par l'œuf de grenouille, qui a deux couches de protoplasme très visqueux, l'une noire et l'autre blanche. La noire occupe normalement la région supérieure de l'œuf, ce qui conduit à penser que sa densité est plus faible que celle de la substance blanche. Quand l'œuf est placé le pôle blanc en dessus, le protoplasme

blanc manifeste une tendance à repasser au-dessous. Mais il est possible d'empêcher ou de retarder cette rotation du protoplasme très visqueux en comprimant les œufs entre des plaques de verre horizontales. De semblables expériences de compression ont donné des résultats assez intéressants, que O. Schultze a le premier notés. Pflüger avait déjà montré que le premier plan de division d'un œuf fécondé de grenouille était vertical et Roux a établi que ce plan était identique au plan de symétrie du futur embryon. Schultze trouva que si l'œuf de grenouille est retourné sens dessus dessous au moment de sa première division et maintenu dans cette position anormale par compression entre deux lames de verre pendant environ vingt heures, quelques œufs donnent naissance à des jumeaux. Il est possible que, dans ce cas, une tendance de la partie noire de l'œuf à tourner vers le haut le long de la surface amène une séparation des deux premières cellules, qui conduirait à la formation de deux embryons.

T. H. Morgan a fait une intéressante observation complémentaire. Il a détruit la moitié de l'œuf après la première segmentation et a vu que la moitié qui reste vivante donne naissance à un demi-embryon, ce qui confirme une observation antérieure de Roux. Mais si Morgan met l'œuf sens dessus dessous avant de détruire l'une des deux cellules et comprime les œufs entre deux lames de verre, la moitié survivante de l'œuf donne naissance à un embryon parfait de taille réduite (et non à un demi-embryon de taille

normale, comme plus haut). Visiblement dans ce cas la tendance du protoplasme à revenir vers sa position primitive a partiellement réussi et amené une séparation complète ou partielle de la moitié vivante et de la moitié morte ; par là la première devient capable de fournir un embryon entier qui, naturellement n'a que la moitié du volume de l'embryon que produirait l'œuf entier.

b) *Expériences sur les hydroïdes.* — Une influence frappante de la gravitation a été observée sur un hydroïde de la baie de Naples, *Antennularia antennina*. Cet hydroïde (voir fig. 22, p. 106) est formé d'une tige principale longue et mince qui s'accroît verticalement vers le haut et qui émet à intervalles réguliers de très fines et courtes branches latérales sétiformes sur le côté supérieur desquelles croissent les polypes. La branche principale est négativement géotropique, c'est-à-dire que son sommet continue à croître verticalement vers le haut quand on la place obliquement dans l'aquarium tandis que les racines croissent verticalement vers le bas. L'auteur a observé que si la tige est placée horizontalement dans l'eau, les courtes branches latérales du côté inférieur donnent naissance à une sorte d'organe tout à fait différente, à des racines, et que ces racines s'accroissent indéfiniment en longueur et s'accrochent aux corps solides, tandis que si la branche a été laissée dans sa position normale, les branches latérales une fois formées ne prennent aucun accroissement ultérieur. Du côté supérieur de la

branche principale placée horizontalement, naissent de nouvelles branches directement issues le plus souvent de cette branche principale, quelquefois aussi des branches latérales courtes. Il est donc possible d'imposer à un hydroïde une disposition des organes qui est tout à fait différente de la disposition héréditaire. L'auteur a appelé le changement dans la disposition héréditaire des organes ou la transformation des organes par des forces extérieures *hétéromorphose*. Nous ne pouvons exposer plus longuement ce sujet qui aurait cependant des relations intéressantes avec le problème de l'hérédité.

S'il est correct d'appliquer les déductions tirées de l'observation de l'œuf de la grenouille à la manière dont se comporte *Antennularia*, on pourrait conclure que les cellules d'*Antennularia* contiennent aussi des substances non miscibles de densité différente et que partout où les substances spécifiquement plus légères viennent au contact de l'eau de mer (ou s'approchent de la surface de la cellule), la croissance de la tige est favorisée, tandis que le contact des substances les plus lourdes avec l'eau de mer favorise la formation de racines.

VI. — Études expérimentales sur les instincts animaux.

a) *Expériences sur le mécanisme des réactions héliotropiques des animaux.* — Les réactions instinctives des animaux étant aussi héréditaires que leurs caractères morphologiques, un

exposé des expériences sur les caractères physico-chimiques des réactions instinctives des animaux ne saurait être entièrement absent de cette esquisse. Il est évident que de telles expériences doivent porter d'abord sur les instincts du type le plus simple si l'on veut en obtenir quelques résultats; il est également évident qu'on doit choisir pour cette recherche des animaux chez lesquels les réactions ne sont pas compliquées de mémoire associative, ou comme on peut dire de préférence, d'hystérèse associative.

Les instincts du type le plus simple sont représentés par les mouvements des animaux qui tendent vers une source d'énergie, par exemple de lumière, c'est de quelques instincts de ce genre que nous nous occuperons ici. Si nous exposons des pucerons ailés (après qu'ils se sont envolés de leur plante d'origine) ou de jeunes chenilles de *Porthesia chrysorrhoea* (sorties de leur sommeil hivernal) ou encore des Copépodes d'eau douce ou salée, et beaucoup d'autres animaux à la lumière diffuse du jour venant par une fenêtre, nous remarquons chez ces animaux une tendance à se mouvoir vers la source de lumière. Si les animaux sont naturellement sensibles, ou s'ils ont été rendus sensibles par les agents dont nous parlerons plus loin, et si la lumière est assez forte, ils vont en droite ligne vers la source de lumière autant que les imperfections et les particularités de leur appareil locomoteur le permettent. Il est donc évident que nous nous trouvons ici en présence d'une réaction fatale dans laquelle les animaux n'ont pas plus à

choisir la direction de leur mouvement que de la limaille de fer ne choisit son arrangement dans un champ magnétique. On en a une preuve très élégante dans le cas des chenilles affamées de *Porthesia*. L'auteur place de telles chenilles dans un tube de verre dont l'axe se trouve à angle droit du plan de la fenêtre : les chenilles se dirigent vers cette fenêtre, même si des feuilles de leur plante nourricière sont placées immédiatement derrière elles dans le tube. Dans ces conditions, les animaux meurent de faim, la lumière les empêchant de se diriger vers la nourriture qu'ils mangeraient avidement si la lumière le leur permettait. On ne peut dire que ces animaux, que nous appelons positivement héliotropiques, sont attirés par la lumière, car on peut montrer qu'ils vont vers la source de lumière même si, cela faisant, ils vont de points plus éclairés vers des points moins éclairés.

L'auteur a émis la théorie suivante pour ces réactions instinctives. Les animaux appartenant au type que l'on considère ici, sont orientés automatiquement vers la lumière de telle manière que les éléments symétriques de leur rétine (ou de leur peau) soient frappés sous le même angle par les rayons lumineux. L'intensité de la lumière est dans ces conditions la même pour les deux rétines ou pour des parties symétriques de la peau.

L'orientation automatique est alors déterminée par deux facteurs, d'abord une sensibilité particulière de la rétine (ou de la peau) à la lumière, et ensuite une connexion nerveuse spéciale entre

la rétine et l'appareil musculaire. Dans un animal héliotropique de forme symétrique où les muscles symétriques participent également à la locomotion, ces muscles travaillent avec une énergie égale aussi longtemps que le processus photochimique est identique dans les deux yeux. Si donc un œil est frappé par une lumière plus vive que l'autre, les muscles symétriques travailleront inégalement, et chez les animaux positivement héliotropiques, ceux-là travailleront le plus énergiquement qui peuvent ramener le plan de symétrie dans la direction du rayon lumineux et la tête vers la source de lumière. Aussitôt que les deux yeux sont frappés sous le même angle par les rayons lumineux, il n'y a plus de raison pour que l'animal change de direction et il se meut en ligne droite. Dans tout ceci, on a admis que les animaux ne sont exposés qu'à une source de lumière et sont très sensibles à la lumière.

Les expériences de G.-H. Parker et de S.-J. Holmes donnent une preuve complémentaire de l'exactitude de cette théorie. Le premier a travaillé sur un papillon, *Vanessa antiope*, l'autre sur d'autres arthropodes. Tous ces animaux étaient à un degré marqué positivement héliotropiques. Ces auteurs ont trouvé que si l'on noircit la cornée d'un œil chez de tels animaux, ils tournent constamment en cercle quand on les expose à une source de lumière, et, dans ces mouvements, l'œil qui n'a pas été recouvert de noir reste constamment dirigé vers le centre du cercle. Les animaux se comportent donc comme si l'œil noirci était dans l'obscurité.

b) *Production d'un héliotropisme positif par les acides et par d'autres moyens; migrations périodiques en profondeur des animaux pélagiques.* — Si nous observons un amas dense de copépodes extraits d'un étang d'eau douce, nous remarquons que quelques uns ont une tendance à aller vers la lumière, tandis que d'autres vont en sens contraire, et que beaucoup sinon la majorité sont indifférents à la lumière. Il est facile de rendre presque instantanément positivement héliotropiques les copépodes négativement héliotropiques ou indifférents en ajoutant une quantité petite, mais définie d'acide carbonique sous forme d'eau de Seltz à l'eau qui contient les animaux. Il suffit, par exemple si les animaux sont placés dans 50 centimètres cubes d'eau, d'ajouter de 3 à 6 centimètres cubes d'eau de Seltz pour rendre tous les copépodes tout à fait positivement héliotropiques. Cet héliotropisme dure environ une demi-heure (probablement jusqu'à ce que tout le gaz carbonique se soit diffusé dans l'air). On a obtenu des résultats semblables avec n'importe quel autre acide.

Les mêmes expériences ont été faites avec d'autres crustacés d'eau douce, en particulier avec *Daphnia*, avec cette différence cependant qu'il est en général nécessaire d'abaisser en même temps la température de l'eau. Si l'on refroidit l'eau qui contient les Daphnies et qu'on ajoute en même temps du gaz carbonique, les animaux, qui auparavant étaient indifférents à la lumière, deviennent alors très nettement positi-

vement héliotropiques. Des copépodes marins peuvent être rendus positivement héliotropiques rien que par abaissement de la température ou par accroissement brusque de la concentration de l'eau de mer.

Ces faits sont liés aux migrations en profondeur des animaux pélagiques, comme l'ont fait remarquer depuis plusieurs années Theo.T. Groom et l'auteur. Il est bien connu que beaucoup d'animaux qui vivent près de la surface de l'océan ou des lacs d'eau douce ont une tendance à émigrer vers le haut pendant la nuit et vers le bas pendant la matinée et durant le jour. Ces mouvements périodiques sont déterminés dans une large mesure, sinon exclusivement, par l'héliotropisme des animaux. La consommation d'acide carbonique par les plantes vertes cessant pendant la nuit, la tension de ce gaz dans l'eau doit s'accroître et cela doit avoir pour effet de faire naître un héliotropisme positif ou de l'accroître. En même temps, la température de l'eau s'abaisse au voisinage de la surface, et cela accroît l'héliotropisme positif des organismes.

La faible lumière du ciel est suffisante pour déterminer chez les animaux qui possèdent un fort héliotropisme positif, un mouvement de bas en haut vers la lumière, comme l'ont montré des expériences sur de semblables animaux pélagiques (copépodes, par exemple). Quand, le matin, les algues vertes recommencent à absorber de l'acide carbonique et que la température de l'eau augmente, les animaux perdent leur héliotropisme positif et lentement tombent ou, devenant

négativement héliotropiques, émigrent activement vers le bas.

Ces expériences sont également liées au problème de l'hérédité des instincts. Le caractère qui est ici transmis n'est pas une tendance à émigrer périodiquement vers le haut et vers le bas, mais un héliotropisme positif. La tendance à émigrer est la conséquence du fait que la variation périodique des conditions extérieures amène un changement périodique dans le sens et dans l'intensité de l'héliotropisme de ces animaux. Il est naturellement sans importance pour le résultat que le gaz carbonique ou tout autre acide diffuse de l'extérieur dans l'animal ou qu'il soit produit dans les cellules des tissus des animaux. Davenport et Cannon ont trouvé que les Daphnies qui, au début de l'expérience réagissent paresseusement à la lumière, réagissent beaucoup plus rapidement quand on les a fait aller plusieurs fois vers la lumière. L'auteur est porté à attribuer ce résultat à l'effet des acides, par exemple du gaz carbonique produit dans les animaux mêmes par suite de leurs mouvements. Un effet semblable des acides a été observé par A. D. Waller pour la réponse des nerfs aux excitations.

L'auteur a observé, il y a nombre d'années, que les fourmis ailées mâles et femelles sont positivement héliotropiques et que leur sensibilité héliotropique s'accroît et atteint son maximum au moment du vol nuptial. Puisque les ouvrières ne montrent pas d'héliotropisme, tout se passe comme si une sécrétion interne des glandes sexuelles était la cause de la sensibilité héliotropi-

que. V. Kellogg a observé que les abeilles aussi acquièrent un héliotropisme positif intense au moment de leur vol nuptial, au point que, en faisant tomber la lumière d'en haut dans la ruche d'observation, on empêche les abeilles d'en sortir par la porte qui est placée à l'extrémité inférieure.

Nous pouvons observer aussi le phénomène inverse, à savoir que des changements chimiques produits dans l'animal peuvent détruire son héliotropisme. Les chenilles de *Porthesia chrysorrhœa* ont un très fort héliotropisme positif quand elles viennent de s'éveiller de leur sommeil hivernal. Cette sensibilité héliotropique ne dure qu'aussi longtemps qu'elles ne prennent pas de nourriture. Si on les garde constamment à jeun, elles conservent constamment leur héliotropisme positif jusqu'à ce qu'elles meurent d'inanition. On peut en conclure que dès que ces animaux prennent quelque nourriture, il se forme dans leur corps une ou des substances qui font décroître ou disparaître la sensibilité héliotropique.

L'héliotropisme des animaux est identique à celui des plantes. L'auteur a vu que les expériences relatives à l'effet des acides sur l'héliotropisme des copépodes peuvent être répétées avec un résultat semblable sur les *Volvox*. Il est donc incorrect de chercher à expliquer les réactions héliotropiques des animaux en partant de propriétés particulières (par exemple vision) qui ne se retrouvent pas dans les plantes.

Nous pouvons exposer rapidement la question

de la transmission par les cellules sexuelles d'instincts tels que ceux qui ont pour base l'héliotropisme. Le problème se réduit simplement à celui-ci : par quel moyen les gamètes transmettent-elles l'héliotropisme à la larve ou à l'adulte? L'auteur a exprimé l'idée que, pour que cette transmission ait lieu, la seule chose nécessaire est la présence d'une substance photosensible dans les yeux (ou dans la peau) de l'animal. Pour transmettre cette substance, les gamètes n'ont besoin de contenir rien d'autre qu'un catalysateur ou un ferment qui en détermine la synthèse dans le corps de l'animal. Ce qui a été dit de l'héliotropisme chez l'animal pourrait, si nous en avions la place, être étendu, *mutatis mutandis*, au géotropisme et au stéréotropisme.

c) *Réactions tropiques de certaines cellules des tissus et effets morphogénétiques de ces réactions.* — Puisque les cellules végétales montrent des réactions phototropiques identiques à celles des animaux, il n'est pas étonnant que certaines cellules de tissus présentent aussi des réactions qui appartiennent à la classe des tropismes. Ces réactions des cellules des tissus sont particulièrement intéressantes pour la raison qu'elles sont liées à l'hérédité des caractères morphologiques. Nous en trouvons un exemple dans les dessins tigrés du sac vitellin de l'embryon de *Fundulus* et dans ceux du jeune poisson lui-même. L'auteur a trouvé que les premiers sont entièrement, et les autres au moins en partie, dus à la reptation des chromatophores sur les vaisseaux sanguins. Les chromatophores sont à

l'origine distribués irrégulièrement sur le sac vitellin et montrent leurs ramifications caractéristiques (fig. 36, p. 135). Il n'y a à ce moment aucune relation définie entre les vaisseaux sanguins et les chromatophores. Aussitôt qu'une ramification d'un chromatophore vient en contact avec un vaisseau sanguin, toute la masse du chromatophore rampe peu à peu vers le vaisseau sanguin (fig. 37) et forme autour de lui une gaine complète ; finalement tous les chromatophores sont disposés en gaine autour des vaisseaux sanguins et il n'y a plus de cellules pigmentaires dans les mailles du réseau vasculaire (fig. 38). Quiconque n'aurait pas surveillé le processus de reptation des chromatophores sur les vaisseaux sanguins ne pourrait imaginer que la disposition tigrée du sac vitellin a été obtenue de cette manière. Des faits analogues ont été observés en ce qui concerne les premiers dessins qui se forment sur l'embryon lui-même. L'auteur incline à penser que nous avons affaire ici à un cas de chimiotropisme et que l'oxygène du sang doit être la cause de l'étalement des chromatophores autour des vaisseaux sanguins. Certaines observations paraissent indiquer que chez l'adulte les chromatophores ont, au moins dans certaines formes, une structure plus rigide et qu'ils ne peuvent se comporter de la manière indiquée. Il semble à l'auteur que des observations telles que celles qu'il a faites sur *Fundulus*, pourraient simplifier le problème de la transmission héréditaire de certaines marques.

Driesch a trouvé qu'un tropisme conditionne

l'arrangement du squelette dans les larves pluteus d'oursin. La position de ce squelette est déterminée d'avance par un arrangement des cellules du mésenchyme et Driesch a montré que ces cellules émigrent activement vers la place qu'elles doivent occuper, conduites peut-être par l'influence de certaines substances chimiques. Lorsque Driesch dispersait mécaniquement ces cellules avant leur migration, elles atteignaient cependant leur destination.

Dans les œufs d'insecte en développement, les noyaux accompagnés d'un peu de cytoplasme émigrent à la périphérie de l'œuf. Herbst a fait remarquer que ce pourrait être là un phénomène de chimiotropisme dû à l'oxygène qui environne l'œuf. L'auteur a exprimé l'opinion que la formation de la blastula peut être due à une réaction tropique des blastomères forcés par une influence extérieure de gagner la surface de l'œuf.

Ces exemples peuvent suffire à faire voir que l'arrangement de groupes définis de cellules et les effets morphologiques qui en résultent peuvent être déterminés par des forces ayant leur siège hors des cellules. Comme ces forces sont partout présentes et constantes, il semble que nous ayons affaire exclusivement à l'influence du gamète, tandis qu'en réalité tout ce que celui-ci est obligé de transmettre n'est qu'une forme déterminée d'irritabilité.

d) *Facteurs qui déterminent le temps et le lieu du dépôt des œufs.* — Pour la conservation de l'espèce, l'instinct qu'ont les animaux de

déposer leurs œufs en des lieux où les jeunes larves puissent trouver leur nourriture et se développer est d'une importance capitale. Un exemple simple de cet instinct est fourni par le fait que la mouche commune dépose ses œufs sur les matières putrides qui servent de nourriture aux jeunes larves. Si l'on place côte à côte un morceau de viande et un morceau de graisse du même animal, la mouche déposera ses œufs sur la viande, sur laquelle les larves peuvent vivre, et non sur la graisse où elles périraient de faim. Nous avons affaire ici à l'action d'une substance azotée volatile qui détermine par réflexe les mouvements de ponte des œufs chez la mouche femelle.

Kammerer a étudié les conditions dans lesquelles se fait la ponte chez deux espèces de Salamandre, *Salamandra atra* et *S. maculosa*. Dans ces deux formes, la fécondation des œufs est interne et leur développement commence dans l'utérus. Comme il n'y a place dans l'utérus que pour un petit nombre de larves, un grand nombre d'œufs périssent, et ce nombre va croissant avec la durée de la gestation. Il en résulte que lorsque les animaux gardent longtemps leurs œufs, il ne naît qu'un très petit nombre de jeunes et ceux-ci sont dans un état de développement d'autant plus avancé qu'un plus long temps s'est écoulé depuis la fécondation. Lorsque les animaux pondent à un moment relativement rapproché de l'accouplement, ils fournissent beaucoup d'œufs (de 12 à 72) et les larves sont, naturellement, à un stade peu avancé de leur développe-

ment. Dans leurs premiers stades, les larves possèdent des branchies et peuvent vivre dans l'eau, tandis que plus tard elles les ont perdues et respirent avec des poumons. Kammerer a fait voir que les deux formes de Salamandre peuvent être amenées à pondre leurs œufs tôt ou tard suivant les conditions physiques du milieu. Si on les place dans l'eau ou au voisinage de l'eau ou dans une atmosphère humide, elles tendent à pondre de bonne heure ; une température relativement élevée favorise la tendance à raccourcir la période de gestation. Si les salamandres sont tenues dans un milieu relativement sec, elles montrent une tendance à pondre plus tardivement et une température basse favorise cette tendance.

Comme *Salamandra atra* se trouve dans les régions des Alpes un peu sèches et de température assez basse, et *Salamandra maculosa* dans les régions basses très humides et de température plus élevée, le fait que *S. atra* produit des petits déjà développés et ayant dépassé le stade de vie aquatique, tandis que les jeunes auxquels *S. maculosa* donne naissance sont à un stade peu avancé a été considéré comme une adaptation. Les expériences de Kammerer ont cependant fait voir que nous avons affaire à l'action directe de facteurs extérieurs définis. L'ignorance de tout ou partie des variables qui déterminent une réaction nous amenant à parler d'adaptation, il est évidemment de l'intérêt du développement du progrès scientifique de relier les effets aux causes toutes les fois que nos connaissances nous le permettent.

VII. — **Remarques finales**.

La découverte faite par De Vries que de nouvelles espèces peuvent se former par mutation et la possibilité de faire de la loi de Mendel une application large, sinon générale, aux phénomènes de l'hérédité, comme l'ont fait voir particulièrement Bateson et ses élèves, doivent pour le moment sinon toujours servir de base aux théories de l'évolution. Ces découvertes offrent au biologiste expérimentateur le but défini de produire des mutations par des moyens physico-chimiques. Il est vrai que certains auteurs affirment y avoir réussi, mais l'auteur voudrait s'excuser auprès de ces auteurs de l'impossibilité où il est de se convaincre lui-même actuellement de ce qu'ils affirment. Il pense que ce n'est qu'en élevant ces êtres ayant subi en apparence la mutation pendant plusieurs générations, qu'on peut démontrer avec évidence qu'on a affaire à de véritables mutations et non à des variations pathologiques[1].

Ce que nous avons dit relativement à la production d'espèces nouvelles par des moyens physico-chimiques peut être répété d'une manière encore plus justifiée pour ce qui concerne le second problème de l'évolution, je veux dire la formation de matière vivante à partir de matière

1. Depuis que ceci a été écrit, les belles expériences de Kammerer, aussi bien que celles de Tower, ont donné la preuve que les conditions extérieures peuvent amener chez les animaux des changements héréditaires.

inanimée. Les imitations purement morphologiques de bactéries ou de cellules que des physiciens ont annoncées de temps à autre comme des productions artificielles d'êtres vivants, ou les jeux de mots par lesquels, par exemple la régénération d'un cristal brisé et la régénération des membres perdus par un crustacé sont déclarées identiques, ne méritent pas l'attention des biologistes. Nous savons que la croissance et le développement chez les animaux et les végétaux sont déterminés par des séries définies quoique compliquées de réactions chimiques superposées, d'où résulte la synthèse de composés *définis* ou de groupes de composés, tels que les *nucléines*.

Les nucléines ont la propriété d'agir comme ferments ou enzymes dans leur propre synthèse. Ainsi un type donné de noyau continuera à faire la synthèse de nucléine de sa propre espèce. C'est ce qui détermine la continuité de l'espèce, chaque espèce ayant, à ce qu'il semble, sa nucléine ou ses substances nucléaires propres. Mais cela nous fait voir du même coup que quiconque prétend avoir réussi à obtenir une matière vivante à partir d'une matière inanimée doit fournir la preuve qu'il a réussi à préparer un ensemble nucléaire qui agisse comme ferment pour sa propre synthèse et qui puisse ainsi se multiplier. Personne n'y a réussi jusqu'à ce jour, bien que rien ne nous autorise à déclarer que ce but est hors de ce que la science peut atteindre.

INDEX ALPHABÉTIQUE

(Les numéros renvoient aux pages correspondantes).

Abeilles, 63, 98.
Abraxas, 21.
Acides, leur influence sur l'héliotropisme, 53, 283; leur antagonisme avec les sels, 227 et suiv.; leur toxicité, 227.
Action du cyanure de potassium dans la parthénogénèse artificielle, 164.
Actions salines antagonistes, 217 et suiv.
Activation de l'œuf, 5 et suiv.
Agalma, 266.
Agents chimiques, leur action sur l'hybridation hétérogène, 249; sur la parthénogénèse artificielle, 253; sur la production de jumeaux, 260.
Amphitrite, 183.
Antagonisme des acides et des sels, 227 et suiv.; des sels entre eux, 217.
Antagonisme de trois sels, 231 et suiv.
Antedon rosacea, 251.
Antennularia antennina, 105 et suiv., 137, 278, 279.
Aphides, 24, 46, 50, 68.
Arbacia, 131, 199, 207, 243.
Area striata, 102.
Arenicola, 219.
Arrhénius, 5, 252.
Ascidies, 89.
Asterias capitata, 251.
Asterias forbesii, 169.
Asterias ochracea, 173, 204, 251.
Asterina, 164, 251.
Atwater, 3.
« Aura seminalis », 142.

Baer, K. E. von, 142.
Balanus perforatus, 59, 70.
Baltzer, 18.
Bancroft, 67.
Bardeen, 116.
Barry, 143.
Bases, leur rôle dans la formation des membranes, 168.
Bataillon, 12.
Bateson, 292.
Berzélius, 3.
Biedermann, 217.
Bischof, 144.
Blaauw, 38.
Bohn, 51, 64, 72, 73.
Bolina, 266.
Boveri, 18.
Bütschli, 185, 186.
Bunsen et Roscoë (loi de), 38, 39, 53, 77.
Butyrique (traitement de l'œuf par l'acide), 10.

Callianira, 266.

Cannon, 285.
Catalyse des éthers, 55.
Catalyseurs, 3.
« Centre de coordination », 95.
Cerianthus membranaceus, 116 et suiv., 138.
Chaetopterus, 147.
Changement de couleur des papillons sous l'influence de la température, 269.
Chimiotropisme, 287, 288.
Chlorostoma, 251.
Chromosomes, 20; — *X*, 21 et suiv.
Chun, 265, 266.
Ciamician, 47.
Cinéraires, 46.
Ciona intestinalis, 89, 116.
Claparède, 67.
Cohen, 266.
Coloration adaptive, 102, 272.
Conscience, 97.
Contenu de la vie, 34.
Cooke (Miss E.), 120.
Coordination des mouvements dans les réflexes, 86.
Copépodes, 55, 68, 280, 283.
Correns, 28.
Corticale (couche) de l'œuf non fécondé, 185; sa destruction mécanique, 184.
Cosinus (loi du — pour l'éclairement), 52.
Couches striées, 102.
Couleur, changement de — des papillons sous l'influence de la température, 269; non-perception héréditaire des —, 25, 28.
Crabe (fiddler-crab), 80.
Croissance, son mécanisme chez les animaux, 120 et suiv.; — et lumière, 272.
Ctenolabrus, 33.
Cuma Rathkii, 67.
Cyanure de potassium, 164, 197.
Cytolyse de l'œuf, 166 et suiv.; sa production par des agents mécaniques, 183.
Cytolytiques (agents), 12, 165 à 170, 181, 257.

Daphnie, 55, 266, 272, 283, 285.
Darwin (Charles), 247, 248.
Darwin (Fr.), 77.
Davenport, 285.
Débuts de la biologie scientifique, 2.
Delage, 13, 164, 259.
Développement et durée de la vie, vitesse des processus chimiques qui les régissent, 266 et suiv.
De Vries, 292.
Différence de perméabilité aux sels de diverses membranes, 243; — de sensibilité des animaux à la lumière, 60; — de tendance des diverses espèces à la parthénogénèse spontanée, 181.
Diffusion des sels dans les cellules, 223.
Doncaster, 28.
Dorfmeister, 269.
Driesch, 129, 130, 139, 260, 288.
Drosophila, 26, 28.
Dumas, 142.
Dzierzon, 145.

Eau, action toxique de l'eau distillée 213; son rôle dans la segmentation, 126; eau de mer hypertonique, 11, 146, 163.
Eclairement, loi du cosinus, 52; intensité d'—, 56.
Edler, 174.
Emulsion, théorie de l'— pour la formation de la membrane de l'œuf, 184, 187.
Enigme de la vie, 4.
Enzymes, 4, 155.

Ethers (catalyse des), 55.
Ethique, 41, 42, 82.
Eudendrium racemosum, 37, 273.
Expériences sur les hydroïdes, 107 et suiv., 278; sur l'œuf de grenouille, 276; sur le mécanisme des réactions héliotropiques, 279; sur la localisation des images mnémoniques, 44.

Facteurs qui déterminent le temps et le lieu de la ponte, 289.
Fécondation, 13; théories anciennes, 143 et suiv.; membrane de —, 9, 182.
Ferments (v. enzymes); — d'oxydation, 4.
Fiddler-crab, 80.
Finalité des réflexes, 67.
Fischer, 269, 271, 272.
Fischer (Emil), 144.
Fourmis, 63, 98, 286.
Fovea centralis, 48.
Francé, 77.
Fröschl, 38.
Fundulus heteroclitus, 32, 135, 136, 215, 217 à 223, 227, 231 à 237, 264, 287.
Fusion d'organes normalement doubles, 264.

Galvanotropisme, 65.
Gamble, 274, 275.
Gammarus, 213 et suiv.; action toxique de l'eau sur —, 213.
Gemmill, 153.
Géotropisme, 74 et suiv., 111, 137.
Gies, 220.
Godlewski, 18, 120, 251, 253.
Goldfarb, 273.
Gravitation, ses effets, 276.
Groom, 284.
Guyer, 21.
Haberlandt, 77.
Hagedoorn, 18, 253.
Handovski, 126.
Hardy, 187.
Harmonie dans la structure des organismes, 30.
Hartmann (E. von), 43.
Harvey, 242.
Héliotropique; animaux —s, 52; réactions —s, expériences sur leur mécanisme, 279.
Héliotropisme, 36 et suiv., 88; production artificielle d'un — positif, 53, 283; influence des acides sur l'héliotropisme, 53, 57, 283.
Henking, 19.
Henschen, 101.
Herbst, 116, 166, 237, 239, 260, 264, 289.
Hérédité, 2, 18, 64, 68, 129; mécanisme de l'— des instincts, 92, 285.
Hertwig, (O.), 145, 166, 266.
Hertwig (R.), 6.
Hétérogène (hybridation), 32, 33, 249.
Hétéromorphose, 105, 279.
Hippolyte cranchii, 275.
His, 127, 144.
Höber, 223.
Holmes, 67, 80.
Holmes (S.-J.), 282.
Huxley, 17.
Huyghens, 134, 137.
Hybridation hétérogène (v. ce mot).
Hybrides, caractères maternels des — hétérogènes, 252.
Hydra, 118.
Hydroïdes (expériences sur les), 207 et suiv., 278.
Hypertonique (eau de mer), 11, 146, 163.
Hypotriches, 72.

Immunité, 179; — des œufs aux extraits organiques de la même espèce, 179.
Imperméabilité d'une membrane à plusieurs sels agissant simultanément, 218 et suiv.
Influence d'un ralentissement des oxydations sur l'action toxique des sels, 243; des agents chimiques sur les animaux, 249; de la gravitation, 276; de la lumière, 272; de la température, 265; de la formation d'une membrane sur le développement des œufs, 191.
Infusoires, 72, 98.
Instincts, 90 et suiv.; expériences sur les — animaux, 279.
Intensité d'éclairement, 56.

Jacobi, 142.
Jennings, 73, 80
Jumeaux, formation des —, 23, 261; — issus d'un même œuf, 260.

Kammerer, 290, 292.
Keeble, 274, 275.
Kellogg, 63.
Knaffl (von), 170, 186, 187.
Koeppe, 188.
Kupelwieser, 18, 33, 251, 253.

Laplace, 2, 4.
Lavoisier, 2, 4.
Leeuwenhoek, 141.
Liebig, 144.
Lillie (F.), 14.
Lillie (R.), 11, 165, 170, 219, 230.
Localisation (expériences de — cérébrale), 101.
Loeb (Leo), 62, 268.
Loi de ségrégation, 19, 29.
Lottia, 267.
Lucas (Keith), 266.
Lumière, effet des changements de son intensité, 71; son influence sur la régénération, 272, et sur la couleur des animaux, 273; effets photochimiques, 36, 47; sélection de l'intensité de la — par les animaux, 68.
Luther, 47
Lyon (E.-P.), 76.
Lysine (théorie de la), 181.
Lysines, 178.

Matière vivante, sa production artificielle, 4, 292.
Mc Clung, 19, 20, 21.
Mach, 75.
Macromysis flexuosa, 274.
Margelis, 111, 138.
Maternels (caractères — des hybrides hétérogènes), 252.
Mathews (A.-P.), 12, 183, 197.
Maxwell (S.-S.), 49, 266.
Mead, 6, 147.
Mécanique, provocation — de la cytolyse, 183; destruction — de la couche corticale de l'œuf, 11, 12.
Mécanisme de la croissance chez les animaux, 120.
Membrane de fécondation, 9, 185 et suiv.; bases, agents de formation de la —, 168; théorie de l'émulsion, 184, 187; influence de la — sur le développement de l'œuf, 163.
Mémoire associative, 73, 97 et suiv.
Mendel (et lois de —), 2, 19, 25, 29, 64, 68, 79, 292.
Menidia, 33.
Merrifield, 269.
Meyerhof, 243.
Miescher, 143, 144.
Migrations en profondeur, 284.
Minkowski, 102.

M oenkhaus, 31.
Mnémoniques (images), expériences sur leur localisation, 44.
Monstruosités, leur production artificielle chez les oursins, 127.
Montgomery, 20.
Morgan, 6, 20, 28, 116, 147, 277.
Morphogénétiques (effets — des réactions tropiques de certaines cellules), 287.
Morphologie physiologique, 140.
Mort et développement, différence de vitesse de leurs processus chimiques, 266.
Mouvements imposés, 47 ; — rythmiques, 94 ; leur coordination, 95.
Munk, 44, 101, 102.
Muscles (phénomènes osmotiques dans les), 126.
Mytilus, 251.

Nèmec, 77.
Nereis, 14.
Nerveuses (cellules), leur rôle dans les réflexes, 88.
Neuberg (C.), 47.
Norman, 147.
Nucléines, substances spécifiques, 293.
Nuptial (vol) des abeilles et des fourmis, 63, 285.

Œuf, son activation, 5 ; traitement par l'acide butyrique, 10 ; couche corticale de l'œuf non fécondé, 11, 242 ; sensibilité plus grande de l'œuf non fécondé aux agents cytolytiques, 207 ; production de jumeaux d'un seul œuf, 260.
Œufs, facteurs qui déterminent le temps et le lieu de leur ponte, 289 ; leur immunité vis-à-vis des extraits de tissus de la même espèce, 179 ; leur tendance variable à la parthénogénèse, 182.
Oreille, ses otolithes et l'orientation par rapport au centre de la terre, 75, 76.
Organes, fusion d'— normalement doubles, 264.
Organismes, leur caractère harmonieux 30.
Osmotiques (phénomènes — dans les muscles), 126.
Osterhout, 225, 226, 240.
Ostwald (Wilhelm), 3.
Ostwald (Wolfgang), 239, 272.
Otolithes et orientation, 75, 76.
Overton, 188, 223, 224, 244.
Oxydation (ferments d'), 4.
Oxydations, leur modification par la fécondation de l'œuf, 15, 198, 203, 206 ; — en rapport avec la vie et la mort, 17 ; effet de leur ralentissement sur l'action toxique des sels, 243.

Papillons, action de la température sur leur coloration, 269 ; action de la lumière, 275.
Parker, 49, 64, 282.
Parthénogénèse, 145 ; — artificielle, 146 et suiv., 160, 253.
Parthénogénétique, tendance variable des œufs au développement —, 182.
Pauli, 126, 230.
Pawlow, 83.
Pennaria, 113 et suiv.
Perception, non — héréditaire des couleurs, 25, 28.
Peter, 266.
Pettenkofer, 3.
Pflüger, 277.
Photochimique, action — de la lumière, 36 et suiv., 47 et suiv. ; substances —s, 47.

Photosensibles (surfaces), 49.
Phylloxera, 24.
Physiologique (morphologie), 140.
Planaires, 49, 72, 116.
Plasmolyse, 224 ; fausse —, 225.
Polarisation, 116.
Polygordius, 70.
Polynoë, 164, 199.
Ponte, facteurs qui en déterminent le temps et le lieu, 289.
Porthesia chrysorrhoea, 61, 62, 68, 280, 286.
Pouchet, 102, 274.
Poulton, 275.
Prévost, 142.
Principe vital, 17.
Procter, 230.
Production artificielle de monstruosités doubles et multiples chez les oursins, 127 ; — artificielle de matière vivante, 4, 292 ; — d'embryons doubles chez les oursins par changement de composition de l'eau de mer, 260.
Protectrice (solution), 218.
Psychiques (phénomènes), 96.
Psychologie comparée, 82.
Pycnopodia, 251.
Pyrrhocoris, 19.

Radl, 4.
Ranke, 125.
Rayleigh, 187, 193.
Réactions tropiques de certaines cellules, 287.
Réflexes, 85 et suiv. ; mouvements coordonnés dans les —, 86 ; leur finalité, 86.
Reinke, 31.
Ringer et solution de —, 126, 217.
Robertson (T.-B.), 235, 266, 269.
Rôle de l'eau dans la segmentation, 126.
Roscoë (v. Bunsen et Roscoë).
Roux, 31, 277.
Rubner, 3.

Sachs, 133, 134, 137.
Salamandra atra, 290, 291.
Salamandra maculosa, 290, 291.
Schmiedeberg, 217.
Schopenhauer, 43.
Schultze, 277.
Ségrégation (loi de), 19, 29.
Sélection de l'intensité de lumiè par les animaux, 68.
Sélection naturelle, 114.
Sels, leur toxicité, 238 ; différen de perméabilité de divers membranes pour les —, 24 action simultanée des — le rendant imperméable la mer brane cellulaire, 222 : leur d fusion, 223 ; leur antagonisn avec les acides, 227 ; antagoni me de trois sels, 231.
Sensibilité variable des animaux la lumière, 60 ; — aux variatio brusques d'intensité lumineus 71 ; — différente des œufs féco dés ou non aux agents cytol tiques, 207.
Sexe, sa détermination, 23 et sui
Shearer, 13.
Siponculides, 177.
Snyder (C.-D.), 49, 266.
Solution protectrice, 218.
Spallanzani, 142.
Spermatozoïdes, 141.
Spermatozoïde, son double rô dans la fécondation, 13, 155.
Spécifiques (substances formati ces), 134.
Spirographis, 39.
Spirogyra, 224 et suiv., 240.
Spontanés (mouvements), 93.
Standfuss, 269.
Stéréotropisme, 115, 138.
Stevens, 20.
Stieglitz, 55.

tockard, 264.
trongylocentrotus franciscanus, 176, 179, 251.
trongylocentrotus purpuratus, 10, 168, 175, 177, 182, 242, 243, 251, 256, 258, 261, 2 3.
umner, 103.
ymétrie chimique, 48.

empérature considérée comme agent cytolytique, 168; son influence sur la densité des organismes pélagiques et sur la durée de la vie, 265; sur la couleur des papillons, 269.
ower, 112, 292.
oxicité des acides, 227: des sels, 238; de l'eau distillée pour *Gammarus*, 213.
yrosine, 29.

exkuell, 93.
Unterschiedsempfindlichkeit », 72.
Van Duyne, 116.
Van't Hoff, 266.
Vanessa antiope, 282.
Vanessa levana et *V. prorsa*, 270.
Vanessa urticæ, 275.
Vie (énigme de la), 4; contenu de la —, 34.
Virchow, 157 à 159.
Voit, 3.
Volonté, 40. 43, 51.
Volvox, 67. 286.

Waller (A.-D.), 285.
Warburg, 15, 198. 201. 242, 243.
Wasteneys, 15, 199. 227. 229, 231.
Weismann, 114, 268, 269, 270.
Wiener, 276.
Wilson, 20, 21, 26.

X (Chromosomes *X*), 21 et suiv.

« Zielstrebigkeit », 31.
Zuntz, 3.

TABLE DES MATIÈRES

		Pages.
I.	La conception mécanique de la vie	1
II.	Le rôle des tropismes en psychologie	43
III.	Quelques données et quelques conceptions fondamentales relatives à la physiologie comparée du système nerveux central	85
IV.	Les dessins d'adaptation chez les poissons et le mécanisme de la vision	101
V.	Quelques faits et quelques principes de morphologie physiologique	105
VI.	Sur la nature du phénomène de fécondation. .	141
VII.	Sur la nature de l'excitation formatrice (parthénogénèse artificielle).	157
VIII.	Comment l'acte de fécondation préserve l'œuf de la mort	195
IX.	Le rôle des sels dans la conservation de la vie.	211
X.	Etude expérimentale de l'influence du milieu sur les animaux	247
INDEX ALPHABÉTIQUE.		295

1104. — ÉVREUX, IMPRIMERIE CH. HÉRISSEY. — 4-27

La Bibliothèque
Université d'Ottawa
Echéance

The Library
University of Ottawa
Date Due

15 SEP. 2000

06 DEC 2007

a39003 003838918b

CE QH 0311
.L714 1915
C00 LOEB, JACQUE CONCEPTION
ACC# 1419550

Les Reliures Caron & Lé
TEL.: (819) 686-2059 113 RUE
(MTL.) 861-7768 COMTE LA