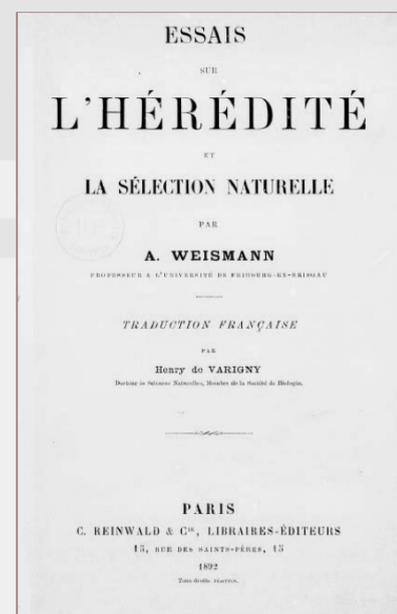


dans *Essais sur l'hérédité et la sélection naturelle*, 1892



LA CONTINUITÉ

DU

PLASMA GERMINATIF

COMME BASE D'UNE THÉORIE DE L'HÉRÉDITÉ.

Die Continuität des Keimplasmas als Grundlage einer Theorie der Vererbung, 1885

AVANT-PROPOS

Les idées développées dans le présent mémoire ont été tout d'abord énoncées l'hiver dernier dans une leçon faite aux étudiants de l'Université de Fribourg, et ont été rédigées sous leur forme actuelle peu de temps après, en février et au commencement de mars. Je donne ces détails parce que, faute de les connaître, on serait peut-être disposé à m'accuser d'avoir tiré inégalement parti des derniers travaux sur des questions analogues. Ainsi je n'ai reçu l'ouvrage d'Oscar Hertwig, *Zur Theorie der Vererbung*, qu'après avoir rédigé mon travail, et c'est pourquoi je n'ai pu y renvoyer autant que je l'aurais fait dans d'autres conditions. Le mémoire de Koelliker sur *Die Bedeutung der Zellkerne*

für die Vorgänge der Vererbung n'a de même paru qu'après l'achèvement de mon manuscrit.

La discussion technique des questions en présence n'a cependant pas souffert de cette circonstance, puisque je suis d'accord avec ces deux savants sur le point essentiel, sur la valeur du noyau, mais j'aurais pu du moins ajouter les points sur lesquels ma conception diffère de la leur.

A. W.

Fribourg-en-Brigau, le 16 juin 1885.

TABLE DES MATIÈRES.

	Pages.
INTRODUCTION.....	163
I. — L'IDÉE DU PLASMA GERMINATIF.....	
Développement historique de l'idée de la localisation du plasma germinatif dans le noyau.....	171
L' <i>idioplasma</i> de Naegeli n'est pas identique à mon <i>plasma germinatif</i>	176
Il n'y a pas de retransformation de l' <i>idioplasma</i> somatique en <i>idioplasma germinatif</i>	181
Confirmation de la valeur de la substance nucléaire par les expériences de régénération de Nussbaum et de Gruber sur les Infusoires.....	181
Le plasma nucléaire se modifie régulièrement pendant l'ontogénie.....	182
L'identité des noyaux filles (ou secondaires) admise par Strasburger dans la division nucléaire indirecte n'est pas un postulat.....	183
Diminution progressive de la complexité de la structure nucléaire pendant l'ontogénie.....	186
Idee de Naegeli sur les « germes » dans l' <i>idioplasma</i>	189
Comment les cellules germinatives procèdent des cellules somatiques.....	191
Les cellules « embryonnaires » dans l'organisme complet.....	202
Le calcul des probabilités plaide contre la transformation de l' <i>idioplasma</i> somatique en <i>plasma germinatif</i>	194
La notion du développement cyclique de l' <i>idioplasma</i> basée sur la phylogénie par Naegeli.....	197
Les cellules germinatives sont dues à la phylogénie, elles ne datent pas de la fin de l'ontogénie.....	198
Elles datent de l'origine de l'ontogénie, mais il y a eu plus tard des modifications à la période d'origine.....	200
Il n'y a plus aujourd'hui dans la plupart des cas de continuité des <i>cellules germinatives</i>	201
Mais bien une <u>continuité du <i>plasma germinatif</i></u>	203
Objection de Strasburger contre mon hypothèse du passage du <i>plasma germinatif</i> par des voies déterminées.....	205
Le corps cellulaire peut demeurer sans changement pendant le changement du noyau.....	206
Il est à croire que tous les noyaux somatiques sont mélangés de <i>plasma germinatif</i>	208

	Pages.
II. — SIGNIFICATION DES GLOBULES POLAIRES.....	208
La cellule contient deux sortes d'idioplasma, le plasma germinatif et le plasma histogène.....	209
L'élimination des globules polaires indique l'expulsion du plasma histogène... ..	209
Autres théories sur la valeur des globules polaires.....	210
Examen des globules polaires.....	213
Il y en a dans les cellules germinatives mâles.....	216
Deux sortes de plasma nucléaire dans la cellule spermatique.....	217
Démonstration de l'existence des globules polaires chez les plantes.....	218
Origine morphologique des globules polaires.....	219
III. — L'ESSENCE DE LA PARTHÉNOGÉNÈSE.....	220
L'œuf mûrit pareillement dans le développement parthénogénétique et dans le développement sexuel.....	221
La différence entre les œufs parthénogénétiques et les œufs sexuels doit être quantitative.....	223
La quantité du plasma germinatif détermine le développement.....	225
L'élimination des globules polaires est basée sur le contraste entre le plasma germinatif et le plasma ovogène.....	226
La fécondation n'agit pas dynamiquement.....	226
L'insuffisance dans la quantité du plasma germinatif aboutit à l'arrêt du développement.....	228
Rapport du noyau avec la cellule.....	229
Le cas des abeilles ne fournit pas d'objection contre ma théorie.....	231
Manière de voir de Strasburger sur la parthénogénèse.....	232
La parthénogénèse ne dépend pas d'une alimentation abondante.....	233
Causes indirectes de la reproduction sexuelle ou parthénogénétique.....	234
Causes directes.....	238
Explication de la formation des cellules nutritives.....	239
Identité du plasma germinatif dans les cellules germinatives femelles et dans les cellules germinatives mâles.....	240
POST-SCRIPTUM.....	244

LA CONTINUITÉ

DU

PLASMA GERMINATIF

COMME BASE D'UNE THÉORIE DE L'HÉRÉDITÉ.

INTRODUCTION.

Quand nous voyons comment chez les organismes supérieurs les petites particularités de la structure, et les aptitudes corporelles et intellectuelles se transmettent d'une génération à l'autre, quand chez toutes les espèces d'animaux et de plantes nous voyons les proportions de structure de mille manières caractéristiques persister sans changement à travers de longues suites de générations, et souvent même, dans bien des cas, se prolonger sans changement pendant une période géologique tout entière, nous recherchons avec raison les causes d'un phénomène aussi étrange, et nous nous demandons comment il se peut que l'individu soit capable de transmettre à ses descendants sa propre structure avec une telle exactitude. Et on répond aussitôt : « Une cellule entre les millions de cellules hétérogènes, différenciées, qui composent le corps se sépare comme cellule de reproduction, se détache de l'organisme et jouit de la faculté de reproduire toutes les particularités du corps tout entier dans le nouvel individu qui sort d'elle par la division cellulaire et par la différenciation la plus compliquée. » Mais la question se précise de la façon suivante : « com

ment la cellule unique parvient-elle à pouvoir reproduire le tout avec « la ressemblance d'un portrait ? »

Il est difficile de répondre, et on a fait bien des tentatives pour résoudre le problème, mais aucune d'elles n'a apporté la solution; on y peut voir tout au plus le commencement d'une réponse, la base sûre qui doit permettre à l'avenir de trouver la solution complète. Ni la Périgenèse des Plastidules de Haeckel¹ ni la Pangenèse de Darwin² ne peuvent être considérées comme telles. Le premier ne s'occupe pas à vrai dire de la partie du problème la plus importante ici, c'est-à-dire de l'explication de ce fait que toutes les *tendances héréditaires* se trouvent groupées dans des cellules particulières, mais plutôt de la question de savoir comment il faut se représenter la transmission d'une direction déterminée de développement dans la cellule de reproduction et plus tard dans l'organisme qui en est issu? De même pour His³ qui avec Haeckel regarde l'hérédité comme une transmission de phénomènes déterminés de mouvement. Sans doute, l'hypothèse de Darwin s'attaque bien, au contraire, au problème fondamental, mais elle se contente d'en donner une solution pour ainsi dire « provisoire », c'est-à-dire de pure forme, qui ne prétend pas expressément découvrir la réalité des faits, mais qui envisage uniquement tous les phénomènes de l'hérédité sous un seul point de vue. Elle a atteint ce but et elle a fait plus encore inconsciemment, je crois, puisque l'application logique de son principe a montré que les causes réelles de l'hérédité ne peuvent pas résider dans la « formation de gemmules » ou dans des faits ayant quelque analogie avec elle. Les invraisemblances auxquelles aboutirait une pareille théorie sont si grandes que nous pouvons dire avec assurance qu'elle n'est pas acceptable. La tentative réfléchie et ingénieuse de Brooks⁴ pour transformer la théorie de la Pangenèse ne peut cependant pas échapper non plus à l'objection de reposer sur des possibilités qu'on peut taxer sûrement d'invraisemblables. Mais, quoiqu'à mon avis, il faille renoncer entièrement à la base de la théorie de la Pangenèse même transformée, je regarde néanmoins le fait de formuler cette théorie comme une œuvre de mérite, comme un de ces détours qui étaient nécessaires à la science, pour arriver à la vérité. La Pangenèse est le dernier reflet de cette

1. Haeckel : *Ueber die Wellenzugung der Lebenstheilchen...* Berlin, 1876.

2. Darwin : *Variation des Animaux et des Plantes*, t. II, chap. xxvii.

3. His : *Unsere Korperform*, Leipzig, 1875.

4. Brooks : *The Law of Heredity*, Baltimore, 1883.

ancienne théorie de l'hérédité de Démocrite, d'après laquelle la semence est éliminée par l'ensemble des parties des corps des deux êtres accouplés, et animée par une force corporelle, d'après laquelle la semence de chaque partie du corps reproduit cette partie même¹.

Mais si on ne peut pas croire aujourd'hui, d'après nos idées physiologiques et morphologiques, que chaque cellule de l'organisme émet des gemmules qui se trouvent partout et toujours dans le corps, qui se rassemblent dans les cellules sexuelles, et qui jouissent de la faculté de redevenir des cellules différentes de l'organisme dans un ordre déterminé, de telle sorte que chaque cellule sexuelle est en état de donner une copie du corps des ancêtres, on se demande de quelle autre manière on pourra trouver une base pour la compréhension de l'hérédité. Je n'ai pas affaire ici à l'ensemble de l'hérédité, mais seulement à cette question unique et fondamentale : comment une cellule particulière arrive-t-elle à grouper en elle toutes les tendances héréditaires de l'organisme tout entier ? Je laisse complètement de côté la question de savoir par quelles forces, par quel mécanisme, ces tendances se développent lors de la constitution du nouvel organisme. C'est pour cette raison que je ne parle pas du tout non plus des théories de Naegeli qui peuvent avoir sans doute une grande importance pour la seconde question, tandis qu'elles ne font qu'effleurer la première, la question fondamentale, comme je le montrerai plus loin.

S'il n'est pas possible que la cellule germinative soit dans une certaine mesure un « extrait » du corps tout entier, que toutes les cellules de l'organisme envoient aux cellules germinatives des parcelles d'elles-mêmes, qui confient à ces cellules leur pouvoir de transmission, on ne peut, à mon avis, concevoir que deux possibilités permettant physiologiquement aux cellules germinatives

1. Les essais de transfusion de Galton sur les lapins ont démontré formellement que les gemmules de Darwin n'existent pas en réalité. Roth pense à la vérité que Darwin n'a jamais soutenu que « les gemmules utilisent le parcours du sang », mais on ne comprend pas d'un côté pourquoi ils ne devraient pas profiter de cette circonstance favorable du cours du sang — puisqu'ils doivent circuler continuellement à travers le corps — et on ne voit pas non plus d'un autre côté, comment ils s'y prendraient pour éviter le torrent circulatoire. Darwin a très sagement fait de ne pas s'engager dans des détails plus précis sur les voies dans lesquelles ses gemmules circulent. Il a donné son hypothèse comme un principe d'éclaircissement de pure forme, sans lien avec la réalité. M. Meldola rappelle que pour Darwin les expériences de Galton ne contredisaient pas la Pangenèse (*Nature* 27 avril 1871, p. 502) et Galton en est convenu (*ibid.* 4 mai, p. 5.)

tives de manifester les qualités que nous leur reconnaissons. Ou bien la substance de la cellule germinative centrale jouit de la faculté de passer par un cycle de changements qui ramène de nouveau à des cellules germinatives identiques, après la constitution du nouvel individu; ou bien les cellules germinatives ne proviennent pas du tout, dans leur substance essentielle et déterminante, du corps de l'individu, mais de la cellule germinative ancestrale.

Je tiens la dernière manière de voir pour la bonne, je l'ai formulée depuis plusieurs années, et dans différents écrits j'ai essayé de la défendre et de la développer. Je propose de l'appeler théorie de la « Continuité du Plasma Germinatif », puisqu'elle repose sur cette idée que l'hérédité se produit parce qu'un tissu d'une constitution chimique et surtout moléculaire déterminée se transmet d'une génération à l'autre. Ce tissu, je l'ai appelé « plasma germinatif », je lui ai attribué une structure très délicate et très complexe qui explique sa faculté de se développer en organisme complexe, et j'ai essayé d'expliquer l'hérédité en disant qu'à chaque ontogénie, une partie du plasma germinatif spécifique que contient la cellule mère n'est pas employée à la construction de l'organisme de l'enfant, mais demeure en réserve, non modifiée, pour la formation des cellules germinatives de la génération suivante.

Il est clair que cette conception de l'origine des cellules germinatives explique d'une façon très simple le phénomène de l'hérédité, puisqu'elle le ramène à la croissance et au phénomène fondamental de toute existence, à l'assimilation. Du moment où les cellules germinatives des générations consécutives se continuent directement et immédiatement, et ne sont, par suite, dans une certaine mesure, que des fragments différents de la même substance, elles doivent ou peuvent jouir aussi de la même structure moléculaire, et devront, en conséquence, sous certaines conditions déterminées de développement, passer exactement par les mêmes stades et aboutir au même résultat final.

L'hypothèse d'une continuité du plasma germinatif, en posant un point de départ identique pour les générations issues les unes des autres, explique ainsi pourquoi elles donnent toutes un produit identique; en d'autres termes elle explique l'hérédité comme partie du problème de l'assimilation et des causes immédiates de l'ontogénie, elle prépare par suite le terrain par lequel on peut aborder l'explication de ces phénomènes.

Mais cette théorie rencontre aussi des difficultés sur sa route

car elle ne peut, en particulier, s'adapter à une certaine classe de phénomènes, à la transmission des caractères acquis. Aussi ai-je envisagé ce point d'une façon particulière dans mon premier mémoire sur l'Hérédité¹, et je crois avoir démontré du moins que la transmission généralement admise jusqu'ici des caractères « acquis » n'est rien moins que prouvée, que de grandes classes entières de faits auxquelles on a donné cette signification peuvent aussi bien et doivent même, dans beaucoup de cas, être interprétées autrement, et qu'on ne connaît aucun fait, du moins jusqu'ici, qui soit absolument en contradiction avec l'hypothèse d'une continuité du plasma germinatif. Je ne vois pas non plus de raison aujourd'hui pour m'écarter de ce point de vue, et je n'ai pas rencontré d'objection que je puisse regarder comme plausible.

E. Roth m'a objecté² que « dans le domaine de la pathologie nous sommes partout frappés par ce fait que des maladies locales acquises peuvent être transmises aux descendants sous forme de prédispositions »; mais dans tous les cas de ce genre, on ne peut démontrer le point capital, on ne peut prouver que dans les cas en question on a réellement affaire à une disposition « acquise ». Je n'ai pas l'intention de creuser à fond ici la question des caractères « acquis », j'espère pouvoir le faire plus tard d'une façon détaillée, mais je voudrais montrer cependant qu'on doit avant tout se représenter clairement la signification exacte de l'expression « caractères acquis ».

Un organisme ne peut acquérir aucun caractère auquel il ne soit déjà prédisposé; des caractères acquis ne sont par suite autre chose que des variations locales ou générales provoquées par des influences extérieures déterminées. Si une manipulation du fusil pendant longtemps prolongée détermine l'ostéome, la base de l'ostéome réside bien dans ce fait que tous les os portent en eux la prédisposition à répondre à des excitations mécaniques déterminées par un accroissement déterminé pour la direction et pour le volume; il y a par suite une prédisposition à l'ostéome, autrement celui-ci ne pourrait se former, et il en est exactement de même de toutes les autres qualités acquises. Il ne peut rien se produire dans un organisme qui n'ait préexisté chez lui à l'état de disposition, car toute qualité « acquise » n'est autre chose que la réaction de l'organisme contre une excitation déterminée. C'est pourquoi je n'ai jamais songé à contester la transmission des pré-

1. Voir plus haut, le mémoire qui précède.

2. Roth : *Die Thatsachen der Vererbung*, Berlin, 1885, p. 14.

dispositions, comme E. Roth semble le croire. J'admets parfaitement que la prédisposition à l'ostéome par exemple est variable, et qu'une grande prédisposition peut se transmettre du père au fils simplement sous la forme d'une constitution plus sensible du tissu osseux, mais je conteste que le fils soit atteint d'un ostéome sans s'être exercé lui-même, ou qu'il soit plus prédisposé à l'ostéome que son père, par le fait que ce dernier a beaucoup fait l'exercice, et a été atteint d'ostéome. Je crois ceci aussi impossible qu'il le serait pour la feuille d'un chêne de produire des galles sans être piqué par un cynips quand même des milliers de générations de chênes auraient été déjà piquées par ces insectes et eussent « acquis » cette propriété de produire des galles. Je suis de même très éloigné de soutenir que le plasma germinatif qui, dans ma théorie, passe d'une génération à l'autre comme l'agent de l'hérédité, demeure absolument immuable ou tout à fait insensible aux influences provenant de l'organisme dans lequel il revêt la forme de cellules germinatives. J'ai plutôt admis qu'une influence des organismes sur leurs cellules germinatives, influence capable de les modifier, est possible, et même jusqu'à un certain point, inévitable. L'alimentation et l'accroissement de l'individu exerceront certainement une influence sur les germes contenus en lui, mais une influence des plus minimes et ne se produisant pas de la façon qu'on croit généralement. Un changement de croissance à la périphérie, comme l'ostéome, ne provoquera jamais dans la structure moléculaire du plasma germinatif un changement tel que la disposition à l'ostéome soit accrue, et que par suite le fils hérite d'une sensibilité plus grande des os ou de l'os unique en question : la cellule germinative répondra simplement aux quelques changements dans l'alimentation provoqués par « l'accroissement à la périphérie » par un changement dans le volume, dans le nombre ou peut-être aussi dans la disposition de ses éléments moléculaires. Que ce dernier cas puisse se réaliser, on a le droit d'en douter, mais en tout cas — si la chose est possible — la qualité du changement du plasma germinatif n'a rien à faire avec la qualité du « caractère acquis », mais seulement avec son influence sur les conditions générales d'alimentation. Dans le cas de l'ostéome, le changement général dans l'alimentation serait tout d'abord nul, mais si la tumeur osseuse en question était en état d'atteindre la grosseur d'un carcinome, on pourrait prévoir un trouble de l'alimentation générale du corps, et peut-être aussi une influence sur les cellules germinatives. Mais cette influence doit être aussi extraordinairement minime, elle ne porte aucunement

atteinte à la structure moléculaire du plasma germinatif : nous en avons une preuve dans la singulière rigueur de l'hérédité et dans l'expérience faite sur des plantes qui d'après Naegeli peuvent être soumises, des générations entières, à des conditions d'alimentation profondément modifiées sans accuser quelque modification visible, héréditaire. Aussi, n'a-t-on pas encore démontré jusqu'à présent que des changements dans l'alimentation puissent déterminer aussi des changements dans la structure moléculaire du plasma germinatif; on n'a même pas pu donner une ombre de vraisemblance à l'idée que des modifications « acquises » qui sont sans influence sur l'alimentation générale peuvent avoir quelque action sur les cellules germinatives. Mais si l'on considère que toute « prédisposition » d'un organisme, c'est-à-dire toute faculté de cet organisme ou de l'une de ses parties de répondre d'une façon déterminée à des excitations déterminées, doit être innée, et que toute qualité « acquise » ne peut être que la réaction d'une partie prédisposée d'une certaine manière contre une influence extérieure, on admettra que du résultat d'une qualité « acquise », cette partie-là peut seule être transmise qui existait déjà auparavant, c'est-à-dire la prédisposition pour cette qualité, et que cette disposition est issue du germe, et qu'il est par suite tout à fait indifférent pour la génération suivante que cette disposition se développe ou non. La continuité du plasma germinatif suffit parfaitement pour expliquer ce phénomène.

Je ne crois pas qu'au point de vue des phénomènes d'hérédité observés réellement, on puisse faire une objection fondée à mon hypothèse. Si on l'admet, bien des choses nous apparaîtront sous un autre jour qu'avec l'hypothèse antérieure d'après laquelle l'organisme engendre toujours de nouveau les cellules germinatives et les tire de lui-même entièrement. Les cellules germinatives n'apparaissent plus dès lors comme le produit de l'organisme, au moins dans leur partie essentielle, dans le plasma germinatif spécifique, elles apparaissent plutôt comme quelque chose qui s'oppose à l'ensemble des cellules somatiques, et les cellules germinatives des générations consécutives se comportent comme une suite de générations d'êtres unicellulaires qui résultent les uns des autres par le processus de la segmentation. Les générations de cellules germinatives ne découlent pas d'ailleurs pour la plupart les unes des autres à l'état de cellules complètes, mais seulement à l'état de très petites parcelles de plasma germinatif, et c'est là ce qui forme la base des cellules germinatives de la génération suivante, le déterminatif qui imprime à ces cellules leur caractère spécifi-

que. Déjà G. Jæger¹ et M. Nussbaum² ont exprimé avant moi sur l'hérédité des idées très voisines des miennes. Ils partaient tous les deux de cette idée qu'il devait y avoir un enchaînement direct entre les cellules germinatives des générations consécutives, et cherchaient à l'établir par l'hypothèse que les cellules germinatives des enfants se détachaient de celles des parents déjà tout au commencement du développement embryonnaire, ou du moins avant toute différenciation histologique.

Mais sous cette forme la théorie ne se tient pas, et des faits nombreux la contredisent. Il ne se produit aujourd'hui des cas de continuité des cellules germinatives que d'une façon tout à fait exceptionnelle, mais ceci ne nous empêche pas d'admettre une continuité du plasma germinatif pour laquelle on ne manque pas de preuves décisives. Je vais essayer de développer la théorie que j'ai formulée très succinctement, de la défendre contre les objections qui lui sont faites, et d'en tirer des conclusions qui permettront peut-être de nous faire mieux comprendre des faits déjà connus, mais restés inexplicables. En tout cas — à mon avis du moins — cette théorie de la continuité du plasma germinatif mérite d'être méditée et d'être poursuivie dans toutes les directions, car elle est la plus simple et la plus naturelle, et on ne sera autorisé à l'abandonner pour avoir recours à une autre plus compliquée que lorsque son manque de solidité aura été établi. Elle ne suppose que des faits qui sans doute ne s'expliquent pas encore, comme l'assimilation, ou le développement hors d'organismes identiques, de germes identiques, mais ce sont des faits qu'on peut observer tous les jours, tandis que toute autre théorie de l'hérédité est obligée de se baser sur des hypothèses indémonstrables. Il peut bien se faire, malgré tout, que la continuité du plasma germinatif ne se produise pas de la façon que j'imagine, car personne ne peut dire aujourd'hui si tous les faits connus s'accordent avec elle et trouvent en elle leur explication. Car les recherches incessantes de la science apportent chaque jour des faits nouveaux, et je suis très éloigné de soutenir qu'ils ne puissent contenir une réfutation de mon système. Mais fût-on obligé d'abandonner aussi plus tard cette théorie, pour le moment, elle me paraît néanmoins comme une étape nécessaire dans nos connaissances; elle devait être formulée et mise à l'épreuve, que l'avenir en démontre d'ailleurs

1. Jæger : *Lehrbuch der allgemeinen Zoologie*, t. II, Leipzig, 1878.

2. Nussbaum : *Die Differenzierung des Geschlechts im Thierreich*. *Arch. f. Mikros. Anat.*, t. XVIII, 1880.

l'exactitude ou la fausseté. Tel est le sens des considérations suivantes, tel est l'esprit dans lequel je souhaiterais qu'elles fussent lues.

I. LE PLASMA GERMINATIF.

Il y a tout d'abord à préciser plus exactement la signification de ce terme « plasma germinatif ».

Dans ceux de mes écrits antérieurs qui touchaient à ce sujet, j'ai simplement parlé du « plasma germinatif », sans m'expliquer plus complètement, et sans dire dans quelle partie de la cellule il faut chercher cet agent de la nature spécifique de l'espèce et de l'individu. Cela suffisait d'une part pour le but que je me proposais, et de l'autre les faits connus me paraissaient encore trop incomplets pour permettre de préciser plus exactement. Par l'expression de plasma germinatif, je me représentais cette partie d'une cellule germinative à laquelle sa constitution physico-chimique, y compris sa structure moléculaire, donne la faculté de devenir un nouvel individu de la même espèce, dans des conditions déterminées, par suite quelque chose comme cette substance que Nægeli¹ désignait peu de temps après par le nom d'idioplasma, et que, d'une façon admirable, il cherchait à nous faire mieux connaître. On avait bien pu déjà auparavant soupçonner avec quelque vraisemblance la présence, dans la substance nucléaire organisée, de l'agent des phénomènes d'hérédité, mais on manquait encore de certitude. O. Hertwig² et Fol³ avaient montré que le processus de la fécondation s'accompagne d'une conjugaison de noyaux, et Hertwig avait même dit expressément que « la fécondation consiste en général en la conjugaison de deux noyaux », mais qu'il fallait d'autant moins exclure la collaboration du corps cellulaire des deux cellules germinatives à cette fécondation que dans tous les cas observés, la cellule séminale était très petite et avait la forme d'un spermatozoaire, si bien qu'on ne pouvait déterminer quelle quantité de son corps cellulaire se fond avec l'ovule femelle, ni de quelle manière la chose a lieu. On douta longtemps de la présence de la

1. Nægeli : *Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre*, Munich et Leipzig, 1884.

2. O. Hertwig : *Beitraege zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies*, Leipzig, 1876.

3. Fol : *Recherches sur la Fécondation...* Genève, 1879.

substance nucléaire en général dans les spermatozoaires, et Fol se vit obligé de conclure en 1879 qu'ils ne sont composés que de substance cellulaire sans substance nucléaire. L'année suivante parut mon travail sur les cellules séminales des Daphnies qui aurait bien pu faire disparaître tout doute sur la nature cellulaire des cellules séminales et sur la présence chez elles d'un noyau complètement normal, si les histologistes faisant autorité sur la structure des éléments séminaux, lui avaient prêté quelque attention ¹.

Dans cette même année 1880, Balfour² résumait les faits de la manière suivante : « L'acte de la fécondation se présente donc comme la fusion de l'œuf et du spermatozoaire, et le point le plus important dans cet acte paraît être la réunion d'un noyau mâle et d'un noyau femelle ».

Galberla avait vu directement d'ailleurs, avec l'œuf du Pétromyzon, que la queue du Spermatozoaire ne pénètre pas dans l'œuf, mais qu'elle s'arrête dans le micropyle, mais la tête et une partie du corps qui jouent un rôle actif dans la fécondation contiennent en tout cas non seulement de la substance nucléaire, mais aussi un peu de corps cellulaire, et quoique la quantité de substance cellulaire qui arrive par là dans l'œuf doive être très petite, elle pourrait pendant suffire parfaitement pour transmettre les tendances de l'hérédité. Nægeli et Pflueger ont, en effet, depuis fait valoir avec beaucoup de raison que la quantité de cette substance qui rend l'hérédité possible doit être très petite parce que l'égalité de la puissance des tendances héréditaires paternelles et maternelles oblige de supposer que la cellule germinative femelle et la cellule germinative mâle en possèdent à peu près la même quantité. J'étais moi-même disposé — sans avoir encore rien publié sur la question — à attribuer aussi une plus grande importance à la substance cellulaire dans le processus de la fécondation, parce que mes recherches sur les Daphnies m'avaient appris que l'animal produit de grandes cellules séminales à corps cellulaire volumineux dès que l'économie de son organisme le permet. Toutes les Daphnies à fécondation intérieure, chez qui

1. Dans sa dernière publication, comme dans les précédentes, Kolliker déclare les « spermatozoaires » de simples noyaux, mais il reconnaît aussi en même temps l'existence de cellules spermatiques chez certaines espèces. Il faudrait des preuves beaucoup plus fortes que celles qui suffisent à la première de ces affirmations pour appuyer une hypothèse aussi invraisemblable en soi, que celle d'après laquelle la valeur morphologique des éléments de fécondation peut différer. (*V. Zeitsch. f. wiss. Zool.*, t. XLII.)

2. Balfour : *Comparative Embryology*, I, p. 69.

les cellules spermatiques s'éjaculent directement sur l'œuf non fécondé, donnent naissance à de grandes cellules séminales en petit nombre (*Sida*, *Polyphemus*, *Bythotrephes*), tandis que toutes les espèces à fécondation extérieure (*Daphnidæ*, *Lynceinæ*) n'ont que de très petites cellules séminales, mais en produisent des masses prodigieuses de manière à compenser ainsi la faiblesse des chances qu'il y a pour une cellule particulière d'arriver à joindre un œuf. Par suite, la production des cellules séminales est d'autant plus abondante que la cellule particulière a moins de chances d'atteindre le but, c'est-à-dire l'ovule, et la conséquence de la multiplication des cellules séminales est leur diminution de volume. Mais pourquoi les cellules séminales des espèces à fécondation intérieure certaine sont-elles demeurées ou devenues aussi grandes? Il était naturel de penser que ceci conférait quelque avantage qui avait dû être refusé aux autres espèces, bien qu'on ne pût en voir un que dans la grande protection accordée au développement de l'œuf fécondé, et non dans un accroissement de la substance fécondante. On inclinera aujourd'hui à voir cet avantage dans des relations plus secondaires encore, mais autrefois on n'était pas encore autorisé par les faits qu'on avait sous les yeux à qualifier la fécondation de simple conjugaison de noyaux, et M. Nussbaum rendait très exactement l'état de nos connaissances quand il voyait l'acte de la fécondation « dans la réunion des parties identiques de deux cellules homologues ¹ ».

Le premier fait qui ait montré d'une façon positive que le corps cellulaire des cellules germinatives n'a aucune part à la transmission des tendances héréditaires a été la découverte faite par Pflueger de « l'isotropisme » de l'œuf. Pflueger montre qu'on peut provoquer les premiers phénomènes de la segmentation dans différentes parties du corps de l'œuf, en déplaçant d'une façon permanente l'œuf de sa position naturelle. C'était apporter une preuve importante du fait que le corps cellulaire de l'œuf se compose de parties homogènes, que des parties déterminées ou des organes de l'embryon ne sont pas contenus virtuellement dans des parties déterminées du corps de l'œuf de telle sorte qu'elles ne pourraient provenir que de cette partie de l'œuf et non de quelque autre. Pflueger s'est trompé d'ailleurs dans la seconde interprétation de ce résultat quand il en concluait que « l'œuf fécondé n'a aucun rapport essentiel avec l'organisation postérieure de l'animal » et que c'est seulement le retour « des mêmes conditions extérieu-

1. *Arch. f. mikr. Anat.*, t. xxiii, p. 182, 1884.

res » qui fait que « du germe sort toujours le même produit ». La première de celles-ci était la gravitation dont il tenait l'influence pour décisive pour la constitution de l'embryon; il ne s'apercevait pas que le fait de l'isotropisme ne peut s'appliquer qu'au corps de l'œuf, et qu'en plus du corps cellulaire de l'œuf, il y a encore le noyau cellulaire. Il avait négligé la possibilité d'une influence régulatrice du noyau cellulaire. Born¹ a démontré que pour les œufs qui se trouvent comprimés, il se produit un déplacement du noyau, et il a donné à entendre par là que c'était dans le noyau que devait résider le principe de direction, le principe déterminant en première ligne la formation embryonnaire. Roux² a montré que même avec la suppression de l'action de la pesanteur, le développement suit complètement son cours normal, et il en a conclu que « l'œuf fécondé porte en lui-même toutes les forces nécessaires pour le développement normal ». Enfin Hertwig³ a établi par des observations sur les œufs d'oursin que chez eux la gravitation n'exerce aucune influence directrice sur la division des cellules, mais que la position des premiers fuseaux ou filaments nucléaires décide « du sens qu'aura dans l'œuf le plan de la première segmentation ». Mais tout ceci ne prouvait toujours pas que la fécondation fût exclusivement la conjugaison de deux noyaux.

Un pas des plus importants a été fait grâce aux observations de E. van Beneden⁴ sur la fécondation de l'*Ascaris megalocéphala*. Sans doute elles n'excluaient pas, non plus que les recherches un peu antérieures de Nussbaum⁵ sur le même objet, une participation du corps cellulaire de la cellule séminale à l'acte de fécondation proprement dit, mais le fait que les noyaux de l'ovule et de la cellule séminale, plutôt que de se fondre l'un dans l'autre avec une certaine irrégularité, disposent régulièrement leurs anses deux par deux en face l'un de l'autre et forment ainsi un nouveau noyau, le noyau de segmentation, démontrait bien clairement que la substance nucléaire organisée est l'agent unique des tendances héréditaires, et que par suite la fécondation repose en fait sur la combinaison de deux noyaux. Van Beneden n'en tirait pas lui-même à vrai dire ces conséquences; il était dominé

1. Born : *Biologische Untersuchungen*, I. *Arch. für mikr. Anat.*, t. XXIV.

2. Roux : *Beiträge zum Entwicklungsmechanismus des Embryo*, 1884.

3. O. Hertwig : *Welchen Einfluss uebt die Schwerkraft*, Iena, 1884.

4. E. van Beneden : *Recherches sur la maturation de l'œuf...*, 1883.

5. Nussbaum : *Ueber die Veraenderung der Geschlechtsprodukte bis zur E-furchung*. *Arch. für. mikr. Anat.*, 1884.

par l'idée que la fécondation consiste en la réunion de deux noyaux différenciés au point de vue ou sexuel ou, plutôt de deux demi-noyaux, le pronucleus femelle et le pronucleus mâle, et qu'il se forme ainsi tout d'abord un noyau unique, un noyau absolument complet qui doit être naturellement de nature hermaphrodite, que dans le cours de l'ontogénie ultérieure l'essentiel consiste en ce qu'à chaque division du noyau et des cellules cette nature hybride du noyau se conserve par la division des filaments nucléaires du noyau maternel dans le sens de la longueur, et par suite par la répartition symétrique des anses des noyaux mâle et femelle entre les deux noyaux filles. Mais Van Beneden a le grand mérite d'avoir fourni la base réelle sur laquelle pouvait s'édifier une théorie scientifique de l'hérédité; en remplaçant les mots *pronucleus mâle* et *femelle* par ceux de *substance nucléaire* de la mère et du père, on a eu une base exacte pour de nouvelles recherches. Ce pas a été fait par Strasburger qui, en même temps que Nussbaum, établissait un cas dans lequel le noyau seul de la cellule germinative masculine parvient jusqu'à l'ovule, sans son corps cellulaire. Il réussit à expliquer le processus de la fécondation des phanérogames demeuré longtemps une énigme, et à démontrer que le noyau de la cellule séminale (de la vésicule pollinifère) pénètre dans « le sac embryonnaire » pour s'y conjuguer avec le noyau de l'ovule; mais il acquit en même temps la conviction que le corps cellulaire de la cellule séminale ne passe pas dans « le sac embryonnaire », si bien que la fécondation ne peut réellement consister ici qu'en une conjugaison de noyaux¹.

Il n'y a donc par suite que la substance nucléaire qui puisse être le véhicule des tendances héréditaires, et les faits découverts par van Beneden chez l'*Ascaris* montrent très clairement comment cette substance nucléaire peut et doit contenir non seulement les tendances des parents, mais encore celles d'une grande quantité d'ancêtres. Chacun des deux noyaux qui se réunissent à la fécondation doit contenir le plasma nucléaire germinatif des deux parents dont procède cette génération, mais ce plasma contenait et contient encore le plasma nucléaire des cellules germinatives des grands parents comme celui des arrière grands parents, et ainsi de suite. Le plasma nucléaire des différentes générations doit d'ailleurs y figurer en proportion de leur éloignement dans le temps

1. Edouard Strasburger : *Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen als Grundlage für eine Theorie der Zeugung*, Iéna, 1884.

selon une *ratio* qui va toujours en diminuant d'après le même calcul appliqué jusqu'ici par les éleveurs au croisement des races pour déterminer la fraction de « sang » noble qui est contenue dans quelque descendant. Tandis que le plasma germinatif du père ou de la mère constitue la moitié du noyau cellulaire germinatif de l'enfant, celui du grand-père n'y entre que pour $\frac{1}{4}$, celui de la dixième génération précédente, pour $\frac{1}{1024}$, et ainsi de suite. Ce dernier plasma germinatif peut néanmoins très bien agir dans la constitution de l'organisme de l'enfant : les phénomènes d'atavisme démontrent que le plasma germinatif d'ancêtres qui remontent à des milliers de générations peut se manifester de nouveau, à l'occasion, en mettant brusquement à jour des caractères perdus depuis longtemps. Quoique nous ne soyons pas encore en état de dire plus exactement grâce à quelles conditions la chose se produit, et dans quelles circonstances elle doit se produire, nous concevons bien, en général du moins, comment il est possible qu'une très petite quantité d'un plasma germinatif spécifique renferme la tendance déterminée à la constitution d'un organisme déterminé, et qu'elle doit la faire valoir dès que ce plasma germinatif, pour une raison quelconque, est mieux nourri que les autres espèces de plasma contenues dans les noyaux. Le premier croîtra par suite plus que les autres, et on peut bien admettre que la prépondérance du volume d'une espèce de plasma germinatif implique une influence directrice sur le corps cellulaire.

Strasburger a déjà expliqué de même le fait de l'hérédité en s'appuyant sur les observations de Van Beneden, mais en repoussant ses appréciations, et je m'associe à ses vues. L'essence de l'hérédité est la transmission d'une substance nucléaire d'une structure moléculaire spécifique ; le plasma nucléaire spécifique de la cellule germinative est ce que j'ai appelé jusqu'ici « plasma germinatif ».

O. Hertwig¹ est pareillement arrivé à cette conclusion ; il avait déjà vu la partie essentielle du fait de la fécondation dans la coalescence des noyaux, et il croit son ancienne théorie démontrée par les faits récemment découverts. Mais bien que je partage absolument sa manière de voir sur ce point capital, je ne puis pas être de son avis quand il identifie « l'idioplasma » de Naegeli avec le plasma nucléaire de la cellule germinative. Sans doute, ce « plasma

1. O. Hertwig : *Das Problem der Befruchtung und der Isotropie des Eies*, Iéna, 1885.

germinatif » est bien compris dans l'idioplasma de Naegeli. Pour former son hypothèse Naegeli est bien parti des cellules germinatives, mais son idioplasma, si nous le considérons comme plasma nucléaire, n'est pas simplement le nucléoplasma de la cellule germinative; il embrasse aussi le plasma nucléaire de toutes les cellules de l'ensemble de l'organisme; ce n'est que l'ensemble de tous ces nucléoplasmas qui constitue l'idioplasma de Naegeli.

L'idioplasma forme, d'après Naegeli, un réseau qui s'étend à travers le corps tout entier et représente même le principe spécifique moléculaire déterminant l'essence de celui-ci. Bien que la dernière partie de cette notion, qui est aussi la plus générale, soit certainement exacte, et bien qu'on puisse sûrement considérer comme très important le fait d'avoir introduit l'idée d'idioplasma dans ce sens général de principe moléculaire déterminant de l'organisme, en opposition au « plasma somatique », on ne peut déjà plus aujourd'hui s'en tenir au sens plus particulier que donnait Naegeli à son idioplasma. Tout d'abord, cet idioplasma ne forme pas à travers tout le corps un réseau d'une cohésion parfaite, ce n'est pas une substance unique de constitution homogène qui traverse tout l'organisme, mais toute espèce particulière de cellules somatiques devant contenir son idioplasma ou plasma nucléaire spécifique déterminant sa propre essence, il y a, par suite, dans tout organisme une multitude d'espèces d'idioplasma différentes. Dans ces conditions, on aurait absolument le droit de qualifier de plasma nucléaire l'idioplasma en général, et réciproquement d'idioplasma le plasma nucléaire de n'importe quelle cellule.

Cette idée que l'idioplasma forme à travers tout l'organisme un réseau parfaitement cohérent n'est pas soutenable: cela va de soi, puisque ce plasma a son siège dans les noyaux et non dans le corps cellulaire. Quand même les corps des cellules pourraient adhérer les uns aux autres par des filaments ténus, comme la chose a été démontrée par Leydig et Heitzmann pour les animaux, et par différents botanistes pour les plantes, ils ne représenteraient cependant pas un réseau l'idioplasma, mais un réseau de « plasma somatique », c'est-à-dire de cette substance du corps qui d'après Naegeli forme précisément le contraire de l'idioplasma. Strasburger a déjà parlé, il est vrai, d'un « cyto-idioplasma, » et le corps cellulaire a certainement souvent un caractère spécifique, mais nous devons bien admettre maintenant que cette empreinte lui vient du noyau, c'est-à-dire que le sens dans lequel sa substance se différencie au cours de l'embryogenèse

est déterminé par la qualité de la substance nucléaire. Par suite, la substance nucléaire déterminante correspond seule à l'« idioplasma », tandis que la substance du corps cellulaire doit être identifiée avec le plasma somatique de Naegeli. En tout cas, il sera pratique de restreindre exclusivement le terme d'idioplasma à la substance nucléaire déterminante, si nous voulons conserver l'expression heureuse de la théorie de Naegeli.

La seconde partie de la définition de l'idioplasma de Naegeli n'est pas non plus soutenable. Cet idioplasma ne peut pas avoir partout dans l'organisme et à toutes les époques de l'ontogénie la même constitution. Comment pourrait-il autrement réaliser les grandes différences dans la formation des parties de l'organisme? Naegeli semble, il est vrai, être aussi de cet avis dans plusieurs passages de son livre : ainsi, à la page 31 : « le mieux serait de considérer comme différents les idioplasmas des différentes cellules d'un individu, au figuré seulement, d'autant qu'ils possèdent des facultés de production spécifique, et de comprendre aussi sous cette dénomination toutes les conditions de l'individu qui influent sur les manifestations des cellules ». Mais les passages qui précèdent et ceux qui suivent les lignes que nous venons de transcrire montrent clairement que ce n'est pas au point de vue de la matière, mais seulement au point de vue du dynamisme qu'il envisage ces « modifications » de l'idioplasma. Page 53, il dit avec beaucoup de force que « l'idioplasma conserve partout dans l'organisme, pendant qu'il s'accroît, sa constitution spécifique », et que, « c'est seulement dans l'intérieur de ce cadre compact que se succèdent les états de tension et de mouvement et par suite les formes de croissance et d'activité possibles selon le temps et le lieu. Mais on peut faire valoir contre une telle conception des raisons sérieuses. Je ne veux rappeler qu'une chose tout d'abord, savoir qu'il faudrait avant tout montrer ce qu'il faut entendre à vrai dire par ces « états différents de tension et de mouvement », et comment de simples différences de tension peuvent agir avec une aussi grande variété que des différences de qualité. Si l'on prétendait que chez les Daphnies ou chez d'autres animaux qui engendrent deux espèces d'œufs la propriété des œufs d'hiver de ne se développer qu'après une période latente, repose sur ce fait que leur idioplasma, tout en étant identique à celui des œufs d'été, se trouve néanmoins dans un autre état de tension, je regarderais cette hypothèse comme très digne d'attention, car les animaux qui sortent de ces œufs sont dans les deux cas absolument identiques; l'idioplasma qui a donné lieu à leur formation

doit par suite être identique en constitution, il ne peut se différencier que dans les limites où l'eau se distingue de la glace. Mais le cas est tout autre pour les stades de l'ontogénie. Si on songe à combien de milliers d'états de tension différents un seul et même idioplasma devrait se prêter pour correspondre aux milliers de formations et de différenciations cellulaires d'un organisme supérieur, il serait presque impossible de donner seulement une idée approximative d'une explication basée sur de simples « états de tension et de mouvement. » Les différences des effets devraient correspondre dans une certaine mesure aux différences des causes, et par exemple, l'idioplasma d'une cellule musculaire devrait se distinguer plus fortement de celui d'une cellule nerveuse ou digestive du même individu que l'idioplasma de la cellule germinative d'un individu déterminé ne diffère de l'idioplasma d'un autre individu de la même espèce. Et cependant, d'après Naegeli, les deux doivent être considérés comme de qualité différente. Pourquoi n'en serait-il pas de même à plus forte raison pour l'idioplasma de ces cellules si différentes au point de vue histologique?

L'hypothèse de Naegeli paraît être en contradiction avec elle-même si l'on songe que l'auteur reconnaît la « loi fondamentale du développement », et qu'il voit par suite dans les stades de l'ontogénie une répétition abrégée des stades du développement phylétique, et que néanmoins il explique les uns par un principe, et les autres stades par un autre. Les stades de la phylogénie sont basés d'après Naegeli sur une différence réelle, qualitative, d'idioplasma; les plasma germinatif d'un ver, par exemple, diffère qualitativement de celui de l'amphioxus, ou de la grenouille, ou du mammifère. Mais s'il se présente un très grand nombre de stades dans l'ontogénie d'une espèce particulière, doivent-ils donc reposer sur des états différents de tension et de mouvement d'un seul et même idioplasma! Je l'avoue, il me paraît arbitraire de conclure que si d'une façon générale l'idioplasma change peu à peu, au cours du développement phylétique, de constitution spécifique, ces modifications doivent s'accomplir dans l'ontogénie dans la mesure où elle répète ces stades phylétiques. Ou bien tout le développement phylétique repose simplement sur « des états différents de tension et de mouvement », ou, si la chose n'est pas admissible, comme je le crois d'ailleurs, les stades de l'ontogénie doivent reposer aussi sur une modification qualitative de l'idioplasma.

On se demande malgré soi comment un esprit aussi pénétrant que Naegeli peut ne pas voir une telle contradiction, mais la ré-

ponse ne se fait pas attendre, et Naegeli lui-même l'indique en continuant ainsi le passage cité plus haut : « Il en résulte que si dans quelque stade de développement ontogénétique, et à un point quelconque de l'organisme une cellule se détache comme cellule germinative, celle-ci renferme toutes les facultés héréditaires de l'ancêtre ».

En d'autres termes : s'il s'agit simplement d'états différents de tension et de mouvement, il paraît naturel dans une certaine mesure que l'idioplasma puisse revenir à son état primitif, et que l'idioplasma de quelques cellules somatiques puisse redevenir l'idioplasma de la cellule germinative; la plus grande « tension » n'a qu'à devenir plus petite ou réciproquement! Mais si l'on admet une modification réelle de constitution, un retour de l'idioplasma des cellules somatiques au plasma germinatif ne paraît rien moins que naturel, et pour admettre cette hypothèse, il faut lui donner une base. Naegeli s'en éloigne quand il qualifie les degrés de métamorphose de l'idioplasma dans l'ontogénie de simples différences dans les « états de tension et de mouvement » de l'idioplasma; ces expressions cachent le point faible de son système, elles sont pour moi une preuve précieuse de ce fait que Naegeli a bien senti au fond que le phénomène de l'hérédité ne peut s'expliquer que par une continuité du plasma germinatif, car ces expressions ne sont manifestement destinées qu'à éluder la question de savoir comment l'idioplasma de cellules somatiques peut de nouveau se transformer en idioplasma de cellules germinatives.

Je pense que la chose n'est pas possible en général, et j'ai déjà défendu cette manière de voir, il y a quelques années¹, bien que j'aie plutôt développé jusqu'ici le côté positif de la question, c'est-à-dire la continuité du plasma germinatif. J'ai cherché à démontrer que les cellules germinatives ne se forment dans un organisme que par ce fait que le plasma germinatif passe de la génération précédente dans la génération actuelle, que dans le développement d'un œuf en animal, il y a toujours une partie, si petite qu'elle soit, de la substance germinative qui passe sans changement dans l'organisme en formation, et que c'est cette partie qui représente la base de la formation des cellules germinatives. De cette manière, on peut comprendre dans une certaine mesure comment la structure moléculaire compliquée du plasma germinatif peut se con-

1. Tout d'abord dans mon mémoire *Sur la Durée de la Vie*. (Voir le premier Essai dans ce volume).

server sans changements jusque dans ses particularités les plus infimes à travers de longues suites de générations.

Mais comment la chose serait-elle possible si le plasma germinatif devait dans chaque individu se former par la transformation de l'idioplasma somatique ? Et cependant cette hypothèse s'impose dès qu'on rejette la « continuité du plasma germinatif. » C'est le point de vue de Strasburger, et il nous faut voir maintenant comment les choses se passent dans sa théorie.

Je suis complètement d'accord avec Strasburger quand il fonde « les propriétés spécifiques des organismes sur les noyaux cellulaires, » et sur bien des points, je puis aussi partager ses idées sur les rapports entre les noyaux cellulaires et les corps cellulaires : « Il part du noyau cellulaire des excitations moléculaires qui agissent sur le cytoplasme environnant, et qui d'une part régissent les faits d'assimilation dans la cellule, et de l'autre donnent à l'accroissement du cytoplasme qui dépend de la nutrition, un caractère déterminé, propre à l'espèce ». « Le cytoplasme qui se nourrit assimile, le noyau cellulaire régit l'assimilation par laquelle les substances assimilées sont combinées d'une manière déterminée, et nourrissent ainsi d'une manière déterminée le cyto-idioplasma comme le nucléo-idioplasma. Le cytoplasma produit par là des états de formation qui sont les facteurs de la forme spécifique de l'organisme en question. Cette formation du cyto-idioplasma est soumise à l'influence régulière des noyaux cellulaires. » Ce sont donc les noyaux cellulaires qui « déterminent le sens du développement spécifique dans les organismes. »

Une confirmation décisive et importante, due à de nouvelles observations sur la fécondation, de l'idée que ce sont les noyaux qui impriment à la cellule sa marque spécifique a été fournie entretemps par les recherches simultanées de M. Nussbaum à Bonn, et de A. Gruber à l'Institut Zoologique de Fribourg sur la régénération des Infusoires. L'affirmation de Nussbaum disant qu'un fragment pris à une Paramécie qui ne contient pas de substance nucléaire meurt à l'instant même, ne peut être généralisée puisque Gruber a conservé quelques jours en vie des fragments dépourvus de noyau pris à d'autres infusoires. On savait d'ailleurs déjà par lui qu'il y a parmi les protozoaires des individus absolument pleins de vie qui ne possèdent pas le noyau inhérent à l'espèce. Mais ce qui montre clairement toute l'importance du noyau, c'est le fait établi, et publié dans l'intervalle par Gruber, que ces fragments sans noyau ne se reproduisent pas, tandis que les fragments à noyau le font toujours. Ainsi c'est seulement sous l'influence du

noyau que la substance cellulaire en formation reprend le type complet de l'espèce. Avec cette conception du noyau, considéré comme le facteur déterminant de l'essence spécifique de la cellule nous nous tenons sur un terrain solide, nous permettant de pousser plus loin.

Si par suite le premier noyau de segmentation contient dans sa structure moléculaire l'ensemble des tendances de développement, elles ne peuvent néanmoins se développer réellement que si pendant la segmentation et pendant la division des cellules qui la suit, le plasma nucléaire passe par des modifications déterminées et hétérogènes qui doivent avoir pour conséquence une inégalité dans les cellules en question; un plasma nucléaire identique implique en effet, *ceteris paribus*, des corps cellulaires identiques, et réciproquement. Par suite, le fait que l'embryon se développe plus dans un sens que dans l'autre, que ses couches cellulaires sont de nature tout à fait différente, et se différencient encore plus tard en organes et en tissus différents, appelle la conclusion inverse, à savoir que la substance nucléaire a été différente, elle aussi, et qu'elle se modifie pendant l'ontogénie régulièrement et d'une façon définie. C'est là la manière de voir de Strasburger, et elle doit être aussi celle de tous ceux qui font dériver le développement des facultés héréditaires, non pas de gemmules fictifs, mais de la structure moléculaire du plasma germinatif.

Mais de quelle manière et sous l'influence de quelles causes le plasma déterminant ou le plasma nucléaire se modifie-t-il dans le cours de l'ontogénie? C'est la question importante, et de la réponse qu'on y fera dépendent les conclusions ultérieures. L'hypothèse la plus simple serait d'admettre qu'à chaque division du noyau le plasma spécifique du noyau se partage en deux parties inégales d'après son essence de telle sorte que le corps cellulaire dont le caractère est bien déterminé par le noyau soit transformé. Ainsi par exemple les deux premières sphères de segmentation chez un Métazoaire quelconque se modifieraient de telle sorte que l'une ne renfermerait que les tendances héréditaires de l'endoderme, l'autre celles de l'ectoderme, et plus tard aussi — comme il arrive en fait — il ne pourrait sortir de l'une de ces sphères que les cellules de l'endoderme, et de la seconde que les cellules de l'ectoderme. Dans le cours des segmentations postérieures, la cellule primitive ectodermique partagerait inégalement de nouveau son plasma nucléaire, par exemple entre le plasma nucléaire contenant les propriétés héréditaires du système nerveux, et le plasma nucléaire contenant les propriétés du tégument exté-

rieur. Ce n'est pas tout : il faudrait encore bien des divisions nucléaires inégales ; au cours des divisions cellulaires postérieures les substances nucléaires qui contiennent les tendances héréditaires des organes des sens auraient à se séparer de celles qui renferment les tendances héréditaires des organes centraux, et ainsi de suite jusqu'à la formation de tous les organes particuliers, et l'établissement des différenciations histologiques les plus fines. Le tout se passerait de la façon la plus régulière, exactement comme la chose a eu lieu à travers une très longue suite d'ancêtres, et le facteur déterminant dans ce phénomène serait uniquement la substance nucléaire, le plasma nucléaire, qui jouirait dans la cellule germinative d'une structure moléculaire telle que tous les autres états postérieurs de structure moléculaire des stades consécutifs des substances nucléaires devraient en découler nécessairement, dès que les conditions extérieures pour ce requises seraient réalisées. Mais c'est tout simplement l'idée du développement ontogénétique qu'a eue jusqu'ici tout embryologiste qui n'est pas « évolutionniste » — avec addition de la notion du transport de la cause primaire de développement d'un point inconnu à la substance nucléaire.

Mais une telle conception a contre elle, semble-t-il, les observations qu'on a faites sur la division nucléaire indirecte, car celles-ci montrent que toute anse maternelle de la « plaque nucléaire » partage sa substance dans le sens de la longueur, et que les fragments individuels visibles de l'anse sont divisés exactement en deux moitiés égales. Toute plaque nucléaire est de la sorte également partagée, et les deux noyaux filles qui résultent d'une division nucléaire ne peuvent en conséquence, semble-t-il, être différents, ils doivent être absolument identiques. C'est ainsi du moins que conclut Strasburger ; il considère cette identité des deux noyaux filles comme un fait fondamental auquel il n'y a plus à toucher et auquel on doit conformer les essais d'explication. Mais comment pourra se produire la transformation progressive des substances nucléaires, qui cependant doit avoir lieu nécessairement, si la substance nucléaire est vraiment le facteur déterminant dans le développement ? Strasburger cherche à se tirer d'affaire en disant que les inégalités des noyaux filles qu'il est bien obligé d'admettre résultent d'inégalités dans la nutrition, et qu'elles ne se produisent qu'après la division du noyau et de la cellule. On objectera — comme Strasburger l'a fait lui-même ailleurs — que le noyau est nourri par le corps cellulaire, que les corps cellulaires des deux noyaux filles identiques doivent différer dès l'ori-

gine pour pouvoir influencer de façon différente leur noyau cellulaire. Mais si c'est le noyau qui détermine l'essence de la cellule, deux noyaux filles identiques, issus d'une cellule mère par division ne peuvent avoir de corps cellulaire différent, ils doivent avoir même corps cellulaire! Mais comme en fait les corps cellulaires de deux cellules filles différent souvent beaucoup par le volume, par l'apparence et par les degrés postérieurs de développement, il en résulte que dans de pareils cas la division nucléaire doit être inégale. Le noyau doit jouir de la faculté de se diviser alors en substances nucléaires de qualité différente. Cela me paraît être une conclusion incontestable. Strasburger s'est exagéré ici la certitude de l'observation. Sans doute, la division longitudinale des anses découverte par Flemming, analysée plus en détail par Balbiani et par Pfitzner est un fait d'une importance considérable, presque fondamental, auquel les observations récentes de Van Beneden sur la fécondation chez l'*Ascaris* ont donné un sens plus clair et plus précis qu'au début. Il prouve bien que le noyau se partage toujours en deux fragments égaux en volume, il prouve aussi qu'à chaque division nucléaire, chaque noyau fille reçoit autant de substance nucléaire du père que de la mère, mais il ne prouve pas du tout, à mon sens du moins, que la qualité du plasma nucléaire des parents doive être toujours la même des deux côtés. A vrai dire, il semble bien qu'il en soit ainsi, et si nous nous arrêtons à la figure de l'exemple le plus favorable pour cette étude qui soit encore connu, c'est-à-dire la fécondation de l'*Ascaris*, telle que van Beneden nous l'a présentée, les deux moitiés longitudinales d'une anse produisent une impression presque identique. (Voyez par exemple entre autres, planche XIX *ter*, figures 4, 4 et 5.) Seulement on ne doit pas oublier que ce que nous voyons là n'est pas la structure moléculaire du plasma nucléaire, mais simplement une expression très grossière de sa quantité par rapport à sa complexité. On a besoin ici des lentilles les plus fortes et les meilleures pour reconnaître la forme des granulations colorées d'une anse qui se prépare à la segmentation, elles nous paraissent sphériques, et plus tard, après la division, hémisphériques. Mais ces granulations, ces microsomas ne sont pas, d'après Strasburger, la véritable substance nucléaire active, mais seulement des réserves alimentaires pour la véritable substance nucléaire comprise entre elles, non colorée, et par suite aussi, peu facile à voir. Quand bien même elles représenteraient le véritable idioplasma, leur division en deux moitiés de volume absolument égal ne nous donnerait

aucun renseignement sur l'égalité ou l'inégalité de la constitution de ces deux moitiés, elle nous renseignerait uniquement sur le rapport de leurs quantités. Nous ne pouvons avoir de notions sur la qualité de la structure moléculaire des deux moitiés que grâce à leur mode d'action sur le corps cellulaire, et celui-ci nous apprend précisément que le corps de deux cellules filles diffère souvent en volume et en qualité.

Le point est si important qu'il faut en donner encore quelques exemples. Les globules polaires dont on parlera plus loin plus en détail, qu'un si grand nombre d'œufs d'animaux expulsent à leur maturité, sont de vraies cellules, comme Buetschli l'a démontré le premier pour les Nématodes; il y a là un processus de division des cellules qui s'accompagne d'une division nucléaire ordinaire indirecte, le plus souvent de forme tout à fait typique¹. On n'en peut douter après les observations de Fol et de Hertwig, et on s'en convaincra en jetant un regard sur les figures, malheureusement trop peu connues, données par Trinchese¹ relativement à ce processus chez les œufs de certaines linacées. Les œufs de l'*Amphorina caerulea*, par exemple, offrent à l'observation des conditions extraordinairement favorables non seulement parce qu'ils sont tout à fait transparents, mais parce que les gros noyaux de l'œuf se distinguent très bien par la couleur du plasma cellulaire vert. Dans ces œufs, deux globules polaires se forment l'un derrière l'autre, puis chacun d'eux se divise encore une fois, de sorte que quatre cellules polaires se trouvent au pôle de l'œuf. Pourquoi ces quatre cellules périssent-elles tandis que le noyau de l'œuf, restant dans le vitellus, se combine avec le noyau spermatique, et devient, grâce au corps de l'œuf, un embryon? Manifestement, parce que la nature de la cellule polaire est autre que celle de la cellule-œuf. Mais comme l'essence de la cellule est déterminée par la qualité du noyau, cette qualité doit différer dès le moment de la division nucléaire. La chose est prouvée par ce fait que des cellules spermatiques surnuméraires introduites dans l'œuf ne se conjuguent jamais avec les cellules polaires. On pourrait bien objecter, avec la théorie de Strasburger, que la différence de qualité des noyaux est provoquée ici par la quantité très différente du cytoplasma qui les enveloppe et les nourrit — mais d'une part la petitesse du corps

1. L'œuf de l'*Ascaris* forme une exception au type habituel, d'après les observations de Nussbaum et de van Beneden, mais ce dernier va bien trop loin quand il conclut de la forme brisée des fuseaux polaires qu'il s'agit là d'un fait tout à fait différent de la division nucléaire habituelle.

1. Trinchese : *I primi Momenti dell' Evoluzione nei Molluschi*, Rome, 1880.

cellulaire de la plupart des globules polaires doit cependant avoir une raison, et cette raison ne peut être que dans la nature du noyau; et d'un autre côté la masse du corps cellulaire qui entoure les globules polaires de l'Amphorina est non seulement aussi grosse, mais plutôt plus grosse que la sphère de plasma cellulaire vert qui enveloppe le noyau de l'œuf. La différence entre les globules polaires et la cellule-œuf ne peut donc résider que dans ce fait que le fuseau nucléaire donne au moment de sa division deux noyaux filles de qualité différente.

Pourquoi donc les sphères microsomatiques des anses nucléaires — à supposer qu'elles représentent l'idioplasma — ne pourraient-elles pas se diviser en moitiés égales pour la forme et la configuration, mais inégales en qualité? Nous voyons la même chose se produire chez plus d'une cellule-œuf; les deux premières sphères de segmentation de l'œuf du lombric sont tout à fait identiques en volume et en forme et, cependant, l'une donne naissance à l'endoderme, l'autre à l'ectoderme de l'embryon.

Je crois, pour cette raison, que nous ne pouvons pas échapper à l'hypothèse que dans la division nucléaire indirecte, il peut aussi bien se produire une division en deux moitiés de constitution différente qu'en deux moitiés de constitution identique, et que c'est de là que dépend l'égalité ou l'inégalité des cellules filles qui en résultent. Par suite, il doit se produire pendant l'ontogénie une transformation graduelle de la substance nucléaire qui découle nécessairement de sa propre nature, et les corps cellulaires, dans une évolution parallèle, modifieront aussi progressivement leur caractère primitif.

De quelle nature sont ces modifications de la substance nucléaire? On ne peut pas préciser en détail, mais on peut faire des conjectures générales. Si nous pouvons admettre avec Naegeli que la structure moléculaire de l'idioplasma germinatif ou, pour prendre notre expression, du « plasma germinatif », doit être d'autant plus complexe que l'organisme qui s'en développe est plus complexe, on acceptera la proposition suivante : la structure moléculaire de la substance nucléaire doit être d'autant plus simple que les formes qui en découlent diffèrent moins les unes des autres : par suite la substance nucléaire de la cellule de segmentation du lombric, qui contient en elle virtuellement la totalité de l'ectoderme, jouit d'une structure moléculaire plus compliquée que la substance nucléaire d'une cellule épidermique, par exemple, ou d'une cellule nerveuse. On admettra bien la chose si l'on se représente que toutes les particularités de l'ensemble

de l'organisme doivent être contenues dans la structure moléculaire du plasma germinatif par une disposition particulière des groupes moléculaires (les micelles de Naegeli), et non seulement l'ensemble des caractères quantitatifs et qualitatifs de l'espèce, mais aussi toutes les variations individuelles en tant qu'elles sont héréditaires. La fossette du menton d'un grand nombre de familles humaines, la cause physique de toutes les habitudes héréditaires encore si obscures, les talents transmissibles et les autres facultés intellectuelles, tout cela doit être contenu dans l'infime quantité de plasma germinatif que renferme le noyau d'une cellule germinative — non pas à l'état de gemmules, mais à l'état de déviations dans la structure moléculaire; si la chose n'était pas possible, ces caractères ne pourraient pas se transmettre. Naegeli nous a montré dans son livre si plein d'idées suggestives qu'en fait dans un volume d'un millième de millimètre cube, on peut encore admettre un nombre énorme de micelles (400 millions), et que ces micelles peuvent être distribuées de la façon la plus variée et la plus compliquée. Il faut donc que le plasma germinatif, dans les cellules germinatives d'un individu déterminé d'une espèce, se distingue du plasma germinatif d'un autre individu par quelques différences insignifiantes de structure, tandis que le plasma germinatif de l'espèce doit se distinguer de son côté du plasma germinatif de toutes les autres espèces. Ces considérations permettent de conclure à une complexité extraordinaire de la structure moléculaire du plasma germinatif de tous les animaux supérieurs, et elles montrent clairement en même temps que cette complexité doit diminuer graduellement pendant l'ontogénie, à mesure que les propriétés qui ont encore à sortir d'une cellule, et qui ont pour expression moléculaire le plasma nucléaire diminuent en nombre. Je ne pense pas que le plasma des noyaux contienne des propriétés toutes formées qui se portent à droite et à gauche pendant le travail de constitution des organes, de telle sorte que leur nombre diminue dans un noyau particulier au fur et à mesure que le développement avance; je crois plutôt que la complexité de la structure moléculaire décroît dans la masse lorsque les possibilités de développement, qui s'expriment par la structure moléculaire du noyau, diminuent en nombre. Le plasma qui peut se modifier de cent façons différentes par les variétés de groupement de ses éléments doit contenir des espèces plus nombreuses et une distribution plus complexe de ses éléments que le plasma nucléaire qui n'a qu'à déterminer le caractère d'une seule espèce de cellule. On peut comparer le fait du développement du

plasma nucléaire pendant l'ontogénie à une armée composée de plusieurs corps d'armée dont chacun à ses divisions propres, etc. L'ensemble de l'armée, c'est le plasma nucléaire de la cellule germinative; à la première division cellulaire (en cellules primitives de l'ectoderme et de l'endoderme, par exemple), les deux corps d'armée composés de même, mais contenant néanmoins des possibilités différentes de développement se séparent, aux segmentations suivantes, ce sont les divisions qui se détachent, aux suivantes, les brigades, les régiments, les bataillons, les compagnies, etc., et dans la masse, quand les corps de troupes se simplifient, leur cercle d'action, leur sphère d'activité diminue aussi. La comparaison, à vrai dire, pêche de deux côtés : en premier lieu, ce n'est pas la masse du plasma nucléaire, mais seulement sa complexité qui diminue, en second lieu la puissance d'une armée dépend toujours en première ligne de sa force numérique et non pas de la complexité de sa composition. On ne peut pas non plus imaginer que pour les divisions nucléaires inégales, il se produise simplement une division de la structure moléculaire, comme la séparation d'un régiment d'avec une brigade; au contraire, la structure moléculaire du noyau maternel se modifiera de telle sorte que l'une ou que les deux moitiés recevront une nouvelle structure.

Mon idée du mode d'action de l'idioplasma dans l'ontogénie se distingue doublement de celle de Nægeli : d'un côté, il n'admet de changement de l'idioplasma que dans ses « états de tension et de mouvement », et d'autre part, il se représente l'idioplasma comme composé de « propriétés » (*Anlagen*). Cette idée se lie manifestement d'une façon très étroite à sa notion de l'unité du réseau d'idioplasma à travers le corps tout entier; peut-être serait-il arrivé à une autre conception si les faits lui avaient montré qu'il ne faut chercher l'idioplasma que dans les noyaux. Voici le passage qui montre le mieux sa conception de l'ontogénie : « Dès que le développement ontogénétique commence, les groupes de micelles de l'idioplasma qui effectuent le premier stade de développement entrent en activité. La croissance active de ces séries occasionne bien une croissance passive des autres séries, et peut-être l'idioplasma augmente-t-il plusieurs fois de volume, mais les intensités d'accroissement sont inégales, et la conséquence est une tension croissante qui selon le nombre, la distribution, et l'énergie des séries actives fait nécessairement tôt ou tard de la continuation du processus une impossibilité. La croissance active et l'excitation passent dès lors, à la suite de la rupture de l'équilibre, dans le

groupe le plus rapproché qui ressent le plus vivement l'action de la tension, et cet échange se répète jusqu'à ce que tous les groupes aient été parcourus, et que le développement ontogénétique soit revenu au stade du germe primitif avec le stade de la reproduction ».

Naegeli fait donc découler les différents stades de l'ontogénie de l'activité de parties déterminées de l'idioplasma; des « séries de micelles » déterminées de l'idioplasma représentent les « germes » (*Anlagen*) de certaines formations dans l'organisme, et un de ces germes une fois « excité, » il réalise la formation en question. Je vois dans cette notion une ressemblance avec la théorie de la Pangenèse de Darwin : les « germes », et les « groupes de germes », de Naegeli sont les « gemmules » de la Pangenèse, très affines d'ailleurs, qui entrent en activité quand leur tour est venu, comme dit Darwin, ou quand ils subissent une excitation comme le dit Naegeli. Quand un « groupe de germes » a provoqué dans le groupe suivant par sa « croissance active » ou par « son excitation, » une croissance active égale ou une excitation égale, le premier groupe peut se reposer grâce à cette transmission, ou demeurer encore en activité plus ou moins longtemps à côté de son successeur. Son excitation peut même être de durée illimitée, comme dans le cas de la formation de bourgeons foliaires chez beaucoup de plantes.

On voit que toute la notion de Naegeli est intimement reliée avec la croyance en une continuité de l'idioplasma tout entier à travers l'organisme. Il n'y a tantôt que cette partie-ci, tantôt que cette partie-là de l'idioplasma qui puisse entrer en excitation, et réaliser les organes qui lui correspondent. Mais du moment où nous devons admettre que l'idioplasma contenu dans un organisme ne représente pas un tout à cohésion parfaite, mais se compose d'une infinité de plasmas nucléaires individuels, qui n'entrent en relation que par l'intermédiaire des corps cellulaires, il nous faut substituer aux germes idioplasmatiques, l'idée de « degrés de développement ontogénétique de l'idioplasma ». Les différentes variétés de plasma nucléaire, qui se produisent dans l'ontogénie, représentent dans une certaine mesure ces germes, parce qu'elles donnent aux corps cellulaires qu'elles régissent une constitution spécifique en raison de leur constitution moléculaire, et font de même pour la succession des noyaux et des cellules qui peuvent découler d'elles dans certaines circonstances déterminées.

C'est seulement dans ce sens que je pourrais admettre des « germes ». Autrement je ne puis me représenter que des propriétés déterminées, au sens de Naegeli, puissent être contenues

dans l'idioplasma. On peut bien supposer que l'idioplasma du premier noyau de segmentation par exemple ne se distinguera pas beaucoup de l'idioplasma de la seconde phase ontogénétique, c'est-à-dire des deux noyaux de segmentation suivants. Peut-être quelques « groupes de micelles » ont-ils été seulement dérangés ou disposés de quelque autre manière. Mais ces « groupes de micelles » n'étaient pas les « germes » préexistants du deuxième stade. Ce deuxième degré ontogénétique de l'idioplasma se distingue du premier par une configuration de structure moléculaire un peu différente. Cette structure est à son tour le facteur, dans des conditions normales de développement, de changements qui déterminent les différentes structures moléculaires de l'idioplasma du troisième degré, et ainsi de suite. On objectera peut-être à ceci que l'idioplasma des différents degrés ontogénétiques doit présenter une structure moléculaire qui va se simplifiant toujours de plus en plus, on objectera peut-être que ceci n'est pas d'accord avec la loi fondamentale du développement. L'organisation des espèces, dira-t-on, a, dans le cours de la phylogénie gagné singulièrement en complexité générale, et si dans l'ontogénie on parcourt à nouveau les stades phylétiques, la structure de l'idioplasma devrait, semble-t-il, dans le cours de l'ontogénie, devenir toujours de plus en plus compliquée sans jamais se simplifier. Il faut cependant considérer que la complexité de la totalité de l'organisme n'est pas représentée dans la structure moléculaire de l'idioplasma d'un noyau cellulaire isolé, mais qu'il faudrait la chercher dans les idioplasmas de tous les noyaux cellulaires existant à la fois. La cellule germinative ou plutôt l'idioplasma du noyau germinatif doit d'ailleurs être d'autant plus compliqué que l'organisme qui en résultera sera plus compliqué ; mais les plasmas nucléaires particuliers de chaque degré ontogénétique peuvent être relativement beaucoup plus simples, sans que l'ensemble de l'idioplasma de l'organisme tout entier perde en complexité, précisément parce que c'est seulement l'addition de tous les plasmas nucléaires qui donne l'expression du degré de développement en question.

S'il faut donc admettre maintenant que la structure moléculaire du plasma nucléaire se simplifie toujours au cours de l'ontogénie, comme celle-ci a besoin de renfermer en elle des possibilités de développement toujours moins différentes, les cellules définitives des tissus — les cellules des muscles, des nerfs, des sens ou des glandes — doivent donc posséder une structure moléculaire relativement plus simple, en ce qui concerne leur plasma nucléaire,

lorsqu'elles ne fournissent plus de nouvelles modifications de plasma nucléaire, et lorsque ces cellules, en se reproduisant, donnent seulement naissance à leurs semblables.

Nous voici donc ramenés encore à la question qui me paraît capitale : Comment se forment les cellules germinatives dans l'organisme; comment se peut-il que du plasma nucléaire des cellules somatiques qui a cependant perdu depuis longtemps, par la simplification continue de sa structure moléculaire, sa faculté de procréer le corps tout entier, le plasma nucléaire de la cellule germinative sorte de nouveau avec sa structure moléculaire à complexité infinie, contenant virtuellement toutes les qualités spécifiques et individuelles? Je l'avoue, cela me paraît inconcevable, je ne vois pas la force capable de transformer de nouveau en plasma germinatif général le plasma nucléaire simplifié des cellules somatiques, spécialisé dans une certaine mesure, de façon à produire une sorte unique de cellule — et c'est bien de cellules ce genre que se compose l'ensemble de l'organisme, déduction faite des cellules de reproduction.

D'autres ont avant moi senti la difficulté. J'ai déjà renvoyé plus haut à l'opinion de Nussbaum¹, qui part de cette idée que des cellules qui sont déjà différenciées pour une fonction spéciale ne peuvent plus bien se transformer en cellules sexuelles, et qui en déduit que les cellules sexuelles doivent se séparer des autres cellules « de très bonne heure, dans l'état embryonnaire » avant toute différenciation histologique. Valaoritis² a été conduit de même, en réfléchissant à l'impossibilité pour les cellules différenciées histologiquement de se transformer en cellules sexuelles, à l'hypothèse que les cellules sexuelles des vertébrés proviennent des leucocytes, parce qu'il les regarde comme étant des cellules aussi peu différenciées que possible. Les deux opinions ne sont pas soutenables, la première parce qu'en fait, les cellules sexuelles de toutes les plantes et de la plupart des animaux ne se distinguent pas dès l'origine des cellules somatiques, la seconde parce qu'elle est contredite par les faits, parce que les cellules sexuelles des vertébrés ne proviennent pas des leucocytes, mais de l'épithélium germinal. Mais quand même ce dernier fait ne serait pas certain, il faudrait encore soutenir pour des raisons purement théoriques qu'une transformation de n'importe quels globules du sang en cellules germinatives n'est pas possible, et cela parce que c'est

1. *Arch. für mikr. Anatomie*, t. XVIII et XXIII.

2. Valaoritis : *Die Genesis des Thier-Eies*, Leipzig, 1882.

une grande erreur de regarder ces globules comme non différenciés histologiquement, de supposer et que leur plasma nucléaire est pareil au plasma germinatif. Il n'y a pas, dans l'organisme, de cellules non différenciées, elles ont toutes un certain degré de différenciation, celle-ci pouvant être étroitement limitée, unilatérale, ou au contraire plus variée, et avant tout elles sont toutes sans exception très différentes de la cellule-œuf qui leur a donné naissance, elles sont toutes séparées d'elle par de nombreuses générations de cellules. Et cela veut dire simplement que l'idioplasma de ces cellules s'éloigne beaucoup dans sa constitution de celui de l'ovule, du plasma germinatif. Déjà les noyaux des deux premières sphères de segmentation ne peuvent pas contenir le même idioplasma que celui du premier noyau de segmentation, à plus forte raison la chose est-elle impossible pour l'une des cellules embryonnaires d'origine postérieure. La constitution de l'idioplasma doit nécessairement au cours du développement embryonnaire s'éloigner toujours de plus en plus de celle du noyau de segmentation, mais ce que contient ce noyau c'est le plasma germinatif, c'est-à-dire qu'il contient l'élément dont la croissance peut de nouveau donner naissance à un organisme tout entier. A vrai dire, bien des personnes semblent tenir pour naturel que toute cellule « embryonnaire » puisse procréer à nouveau, dans des conditions favorables, l'organisme tout entier; une réflexion plus attentive démontre cependant que la chose est impossible même pour les cellules embryonnaires les plus rapprochées encore de l'œuf, pour les deux premières sphères de segmentation. Il suffit de réfléchir que dans bien des cas l'ectoderme de l'animal provient de l'une de ces cellules, et l'endoderme de l'autre, pour abandonner une pareille supposition, et pour concéder que l'idioplasma des deux premières cellules embryonnaires doit déjà différer, et ne peut plus jouir de la faculté de procréer par lui seul l'organisme tout entier. Mais si les cellules les plus rapprochées encore de l'œuf ne peuvent pas faire ceci, comment une des cellules embryonnaires postérieures le pourrait-elle, ou l'une quelconque des cellules de l'animal complètement développé? On parle assez souvent, il est vrai, de cellules « de caractère embryonnaire », et Kœlliker¹ a donné il y a peu de temps une liste complète de ces cellules parmi lesquelles se trouvent les ostéoblastes, les cellules cartilagineuses, les cellules lymphatiques, les corpuscules de la lymphe et les cellules conjonctives: mais en admettant même que ces cellules mé-

1. Kœlliker : *Die Bedeutung der Zellkerne...* Zeitsch. für wiss. Zool., t. XLII.

ritent vraiment cette qualification, en quoi cette liste sert-elle à expliquer la formation des cellules germinatives, puisque leur idioplasma doit différer beaucoup de celui d'une cellule germinative ?

C'est une illusion que de croire avoir compris quelque chose à la formation des cellules germinatives en renvoyant aux cellules de « caractère embryonnaire » qui doivent être contenues dans le corps de l'organisme parvenu à sa maturité. Je sais bien qu'il y a des cellules à différenciation histologique très fortement marquée, et d'autres chez lesquelles celle-ci est très peu accentuée; mais la difficulté qu'il y a à faire sortir de ces cellules les cellules germinatives n'est pas moindre pour les dernières que pour les premières; pour les unes comme pour les autres l'idioplasma est d'une autre constitution que celui de la cellule germinative, et tant qu'on n'aura pas prouvé que l'idioplasma « somatique » peut en général se retransformer en idioplasma germinatif, nous n'aurons pas le droit de faire découler d'une catégorie quelconque de ces cellules les cellules germinatives. Il en est de même pour les cellules « embryonnaires » proprement dites, c'est-à-dire pour les cellules de l'embryon, et, pour cette raison, il me semble maintenant que ces cas de séparation précoce des cellules sexuelles des cellules somatiques, que je faisais valoir à plusieurs reprises comme un argument pour la continuité du plasma germinatif, n'ont plus en eux-mêmes et par eux-mêmes une signification aussi décisive qu'à l'époque où nous n'avions pas de notion nette sur la localisation de l'idioplasma dans les noyaux. Dans la plupart de ces cas les cellules germinatives se séparent des autres cellules non dès le commencement de l'embryogenèse, mais seulement au cours de celle-ci. Il n'y a que les cellules polaires des Diptères qui fassent exception. Comme nous l'avons démontré, Robin¹ et moi², depuis longtemps déjà, ce sont là les premières cellules qui se forment en général dans l'œuf, et d'après les observations plus récentes de Metschnikoff³ et de Balbiani⁴, elles deviennent les glandes sexuelles de l'embryon. Nous avons donc affaire ici à une véritable continuité directe du plasma germinatif; du noyau de l'ovule procèdent directement les noyaux des cellules polaires, et rien n'empêche plus d'admettre que ces dernières reçoivent, sans

1. *Compt. Rend.*, t. LIV, p. 150.

2. *Entwicklung der Dipteren*, Leipzig, 1864.

3. *Zeitschr. f. Wiss. Zool.*, t. XVI, p. 389 (1866).

4. *Comptes-Rendus*, 13 novembre 1882.

le modifier, l'idioplasma du noyau de segmentation, et, avec lui les tendances héréditaires dont il est le véhicule. Mais dans tous les autres cas, les cellules germinatives résultent de la division des cellules embryonnaires ultérieures, et, comme celles-ci appartiennent à un degré ontogénétique plus avancé de l'idioplasma, on ne peut conclure à une continuité du plasma germinatif que si on admet avec moi qu'une petite partie du plasma germinatif demeure sans changement à la division du noyau de segmentation, et se mêle à l'idioplasma de certaines séries de cellules, et que la formation de cellules germinatives réelles se produit parce que dans le cours de ces séries de cellules et de ces divisions de cellules, il se forme à une époque des cellules dans lesquelles le plasma germinatif arrive à triompher. Mais du moment où on admet la chose, il est théoriquement tout à fait indifférent que le plasma germinatif qui est réservé arrive à triompher dans la troisième, dans la dixième, dans la centième, ou dans la millionième génération de cellules. C'est pourquoi ces cas de séparation précoce des cellules germinatives ne prouvent pas du tout qu'on a affaire ici à un enchaînement direct entre la cellule germinative des parents et celle de l'enfant, car une cellule dont les descendants deviennent en partie des cellules somatiques, en partie des cellules germinatives, ne peut pas jouir encore de la nature d'une cellule germinative. Mais elle peut bien renfermer l'idioplasma germinatif, et transmettre ainsi la substance héréditaire du germe des parents à celui de l'enfant.

Si l'on ne veut pas admettre la chose, il ne reste plus alors qu'à attribuer à l'idioplasma des différentes phases ontogénétiques la faculté de se retransformer en plasma germinatif, qui représente le premier degré. Strasburger accepte cette manière de voir, il croit que les noyaux cellulaires, ou plutôt leur idioplasma, se modifient dans le cours de l'ontogénie et reviennent, à la fin de l'ontogénèse, « au stade germinatif ». Mais le simple calcul des probabilités est contre une pareille hypothèse. Admettons, par exemple, que l'idioplasma de la cellule germinative, que le plasma germinatif, soit défini par 10 caractères différents, dont chacun peut être disposé par rapport aux autres de deux façons différentes : la probabilité de la production d'une combinaison déterminée sera égale à $(\frac{1}{2})^{10} = \frac{1}{1024}$, c'est-à-dire que la transformation rétrograde d'un idioplasma somatique en plasma germinatif se fera une fois sur 1024 : elle ne pourra donc pas devenir la règle. Il est bien clair que pour la structure compliquée du plasma germinatif, qui contient virtuellement toute l'individualité du père « avec

la fidélité d'un portrait », il ne suffit pas de 40 caractères, il en faut admettre une très grande quantité, et considérer les possibilités de dispositions de ceux-ci comme beaucoup plus fortes que 2; d'où la formule $\frac{1^n}{p}$, dans laquelle p représente les possibilités, n les caractères. Nous arrivons ainsi, et pour peu que p et n aient des valeurs plus élevées, à des probabilités si faibles qu'elles excluent absolument l'hypothèse d'une transformation rétrograde de l'idioplasma somatique en plasma germinatif.

On m'objectera que dans les cas de séparation précoce des cellules germinatives d'avec les cellules somatiques, cette transformation est beaucoup plus vraisemblable. Elle le serait en fait, et on ne pourrait rien dire contre la possibilité pour l'idioplasma de la troisième génération de cellules par exemple de revenir au plasma germinatif, bien que naturellement on n'ait pas du tout, par sa possibilité, prouvé la réalisation d'une telle éventualité. Mais où sont les cas nombreux dans lesquels les cellules sexuelles se séparent aussi tôt? est-il si rare que les cellules sexuelles se séparent seulement au cours de la segmentation proprement dite de l'œuf? Chez les Daphnies (*Moina*) la séparation se produit au cinquième stade de la segmentation¹; il est sans doute encore de très bonne heure, et pourtant l'idioplasma a déjà modifié six fois sa structure moléculaire. Chez la *Sagitta*² la séparation a lieu à l'époque de l'invagination de l'intestin, c'est-à-dire après la formation de plusieurs centaines de cellules embryonnaires, par conséquent après que le plasma germinatif a modifié sa structure moléculaire dix fois ou plus. Mais, dans la plupart des cas, la séparation ne se produit que beaucoup plus tard; chez les Hydraires elle se fait après des centaines ou des milliers de générations de cellules, comme chez les plantes supérieures où la production des cellules germinatives a lieu à la fin de l'ontogénie. La probabilité d'une transformation rétrograde, pour une espèce, de l'idioplasma somatique en plasma germinatif est donc infiniment petite.

Ces considérations ne s'appliquent, il est vrai, qu'à une transformation soudaine et rapide de l'idioplasma. Si l'on pouvait démontrer qu'il s'agit réellement, et non en apparence seulement, d'un développement cyclique, il n'y aurait rien à objecter contre la transformation. Minot³ a prétendu récemment, il est vrai, que tout développement est cyclique, mais ceci n'est pas exact, car

1. Grobben : *Arbeiten d. Wien. Zool. Instituts*, t. II, p. 203.

2. Buetschli : *Zeitschr. f. Wiss. Zool.*, t. XXIII, p. 409.

3. *Science*, vol. IV, n° 90, 1884.

Naegeli a déjà montré, qu'il y a aussi des développements rectilignes, non cycliques, des développements qui ne reviennent point à leur point de départ. Le développement phylétique de l'ensemble du monde des organismes fournit un exemple des plus clairs d'un développement de cette dernière catégorie. Car si ce développement n'est point encore proche de sa fin, on peut cependant prévoir qu'il ne reviendra jamais sur ses pas de façon à retourner à son point de départ à travers les phases déjà traversées. Personne ne regardera comme possible que les phanérogames actuels parcourent à nouveau les phases de leur développement phylétique en sens inverse, et reviennent de cette façon à la forme d'algues unicellulaires ou de Monères, ou que les mammifères placentaires reviennent à la phase de marsupiaux monotrèmes, de reptiles voisins des mammifères, pour devenir ensuite des vers et enfin des Monères. Mais pourquoi ce qui paraît impossible dans la phylogénie pourrait-il se produire dans l'ontogénie? Et, abstraction faite de cette question de possibilités, où sont les preuves de sa réalisation? Si l'on pouvait montrer que le plasma nucléaire de ces cellules somatiques qui, chez les Hydraires par exemple, se transforment en cellules germinatives, revient par de nombreux degrés de développement au plasma nucléaire de la cellule germinative, on aurait une preuve. Nous ne pouvons d'ailleurs reconnaître les différences dans la structure de l'idioplasma que, tout au plus, d'après ses modes d'action sur le corps cellulaire, mais non directement, car le corps cellulaire ne nous fournit aucune preuve de cette régression. Si le développement en avant a nécessité tant de degrés dans le processus de division, et la constitution tout entière de l'embryon, etc., rien n'autorise à supposer que le développement rétrograde puisse s'opérer. Pour les cellules de caractère embryonnaire qui se formeraient en cellules germinatives, les phases principales de leur ontogénie devraient être au moins traversées à nouveau en sens rétrograde. Une transformation soudaine du plasma nucléaire d'une cellule somatique en plasma nucléaire germinatif serait à peine chose plus étonnante que la métamorphose d'un Infusoire suceur en Amibe. Mais on ne voit rien de ces degrés de développement rétrograde; si nous pouvons conclure de l'apparence de toute la cellule à la structure de son idioplasma nucléaire, le développement d'une cellule germinative primitive part plutôt du moment de sa différenciation évidente pour aller toujours en avant jusqu'à la production certaine de la cellule sexuelle mâle ou femelle.

Je sais bien que Strasburger a dit qu'« à la dernière matura-

tion des cellules, la substance des noyaux cellulaires revient toujours à l'état où elle se trouvait au commencement du développement ontogénétique, » mais ceci n'est pas une preuve, ce n'est qu'une hypothèse pour les besoins de la théorie. Je n'ignore pas non plus que Nussbaum et d'autres, pour la formation des spermatozoaires d'animaux supérieurs jusqu'à un certain stade de développement, croient à un développement rétrograde; mais à supposer que cette explication fût exacte, ce développement rétrograde ne pourrait conduire que jusqu'à la cellule germinative primitive, sans expliquer par suite comment l'idioplasma de cette cellule se transforme plus tard en plasma germinatif. Ce serait pourtant là la chose principale, si on ne veut pas supposer avec moi que le plasma germinatif qu'elle contient demeure sans changement. Toutes les tentatives pour rendre vraisemblable une transformation rétrograde du plasma nucléaire somatique en plasma germinatif échouent finalement devant ce qui se passe chez les Hydraires, chez lesquels, parmi les cellules « embryonnaires » innombrables du corps, il n'y en a que quelques-unes qui aient la faculté de devenir des cellules germinatives primitives, à l'exclusion des autres.

Je suis donc obligé de tenir pour erronée l'idée d'après laquelle le plasma nucléaire somatique pourrait se transformer de nouveau en plasma germinatif, l'idée du développement cyclique du plasma germinatif.

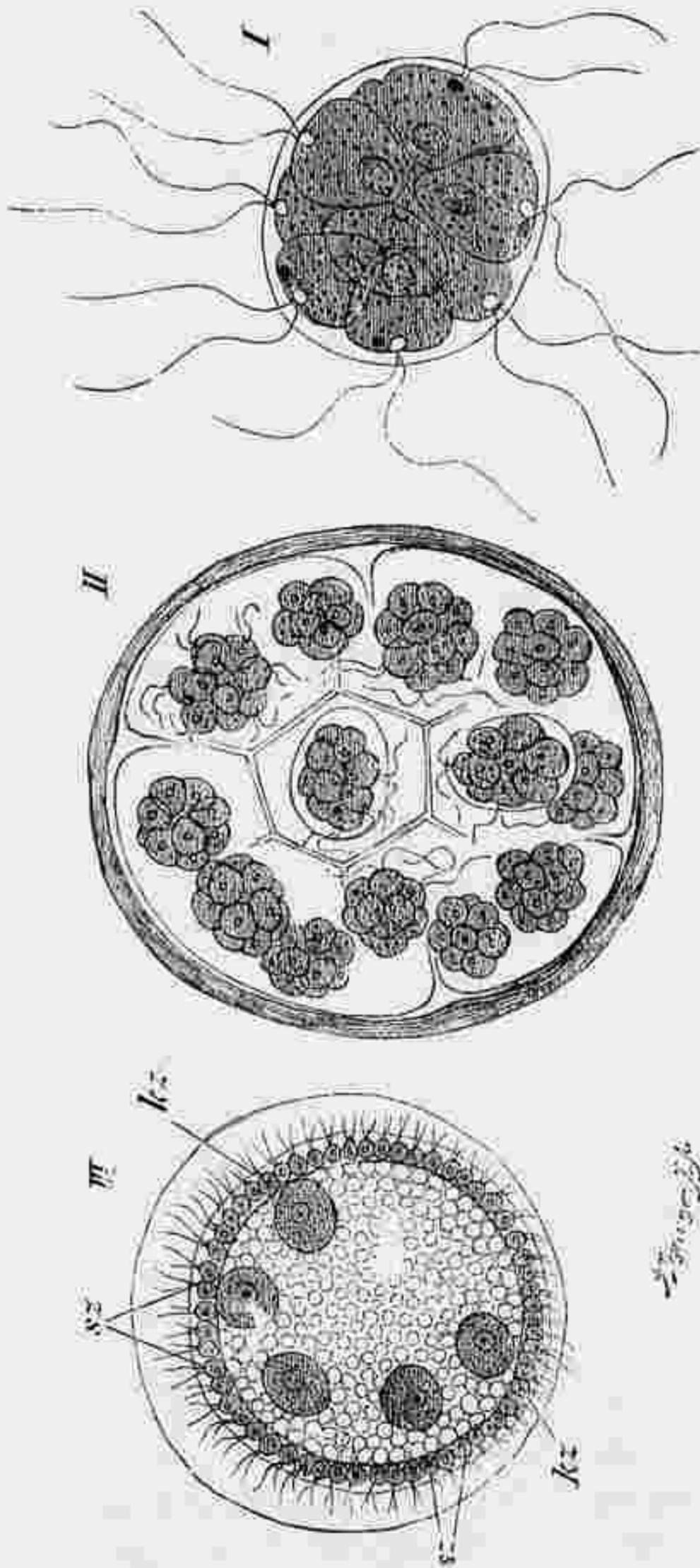
Cette idée a d'ailleurs été basée sur la phylogénie, par Naegeli. Le développement phylétique des organismes repose, dans sa conception, sur l'idée d'un changement continu de l'idioplasma se produisant avec une lenteur extrême, visible seulement par périodes, dans le sens d'une complexité de plus en plus grande. Le progrès d'une phase à l'autre est en général dû à ce fait que « la dernière modification ontogénique, qui est le facteur de la séparation des germes, s'opère à une phase plus élevée, une ou plusieurs générations cellulaires plus tard » qu'aux degrés moins avancés. — « La dernière propriété qui est le facteur de la séparation des germes demeure ici la même, et ce n'est qu'immédiatement avant elle que la série des développements se prolonge. » Je crois qu'ici Naegeli a été trop exclusivement influencé par les phénomènes des plantes qui naturellement s'imposaient à lui le plus puissamment. Chez les plantes en effet, chez les plantes supérieures en particulier, les cellules germinatives ne se constituent à vrai dire dans une certaine mesure qu'à la fin de l'ontogénie, mais chez les animaux, il n'en est pas de même dans un très grand

nombre de cas, et même dans la plupart des cas; les cellules germinatives sont plutôt, comme on l'a dit plusieurs fois, séparées des cellules somatiques dès le développement embryonnaire, parfois même tout au commencement du développement, et on voit clairement que ceci a dû être le mode primitif, le plus ancien au point de vue phylétique, de la formation des cellules germinatives. Dans la mesure du moins où nous embrassons aujourd'hui les faits, l'établissement des cellules germinatives ne se produit qu'après l'embryogenèse, quand il y a production de colonies asexuelles avec ou sans alternance de générations, ou quand il y a alternance de générations, sans production de ces colonies, mais non toujours dans le dernier cas. Dans une colonie de polypes, les cellules germinatives se forment seulement dans les générations ultérieures et non chez le premier fondateur de la colonie qui s'est développé hors d'un œuf. De même dans les colonies des Siphonophores, de même dans bien des cas de métamorphose prolongée (chez les Échinodermes), les cellules germinatives semblent ne se produire que tard, mais dans bien d'autres cas de métamorphose (chez les Insectes), elles se produisent déjà pendant l'embryogenèse. Il est clair que la formation phylétique des colonies a dû suivre la formation des individus isolés, et que la formation des cellules germinatives dans ces dernières nous représente par suite le mode le plus primitif de la formation des cellules germinatives. Originellement, les cellules germinatives n'ont donc pas pris naissance à la fin de l'ontogénie, mais bien au commencement, en même temps que les cellules que je leur oppose sous le nom de cellules somatiques.

L'exactitude de cette assertion nous est confirmée par plusieurs formes de plantes inférieures, ou par des organismes pourvus de chlorophylle, et on a là, me semble-t-il, un exemple excellent de l'origine phylétique des cellules germinatives, comme j'ai tenté de la représenter dans mes travaux antérieurs.

L'origine phylétique des premières cellules germinatives coïncide manifestement avec celle des premiers organismes multicellulaires différenciés par la division du travail. Si l'on veut, pour cette raison, approfondir les rapports génétiques des cellules germinatives et des cellules somatiques, on ne se bornera pas à considérer uniquement les organismes multicellulaires déjà perfectionnés et parvenus à un haut degré de différenciation, mais on considérera aussi les formes simples à passages phylétiques. Nous connaissons bien, à côté des êtres unicellulaires vivant isolément, des colonies d'êtres unicellulaires chez lesquelles chacune

des cellules qui les composent est égale à l'autre, morphologiquement et physiologiquement; chacune se nourrit, se meut, et cha-



I. — *Pandorina maritima*, d'après Pringsheim; colonie libre. — II. Colonie divisée en 16 colonies filles, égales et pareilles. — III. Jeune *Pandora minor* (d'après Stein) encore inclus dans les parois de la cellule où il s'est produit par parthénogénèse. Les cellules constituantes sont divisées en somatiques (sz) et germinatives (kz).

cune peut, dans des conditions déterminées, se reproduire, c'est-à-dire subir une division qui conduit à la formation d'une nouvelle colonie. Une de ces Homoplastides (d'après Goette) est par exemple la *Pandorina* (Volvocinées), colonie sphérique de cellules à cils

vibratiles tout à fait égales, réunies par une masse gélatineuse incolore, chaque cellule ayant une vacuole pulsatile, de la chlorophylle, et une tache oculaire rouge. Ces colonies se reproduisent sexuellement et asexuellement de façon alternative, bien que, dans le premier cas, les cellules qui se conjuguent ne puissent encore se distinguer avec certitude, comme mâle et femelle. Mais dans les deux cas comme chaque cellule de la colonie se comporte exactement comme un organisme unicellulaire, chacune d'elles est encore cellule de reproduction. Il est maintenant très intéressant de voir que dans une espèce appartenant à la même famille, le passage de l'Homoplastide à l'Hétéroplastide est franchi, et que la séparation en cellules somatiques et en cellules sexuelles est réalisée. Chez les *Volvox* la colonie sphérique se compose de deux sortes de cellules : des cellules vibratiles, petites, se présentant par centaines, et des cellules germinatives, grandes, beaucoup moins nombreuses, non colorées. Les dernières seules peuvent provoquer la formation d'une nouvelle colonie de *Volvox*, cette formation se produisant d'ailleurs alternativement d'une manière asexuelle, ou après une fécondation régulière de grands œufs par des spermatozoaires très petits et mobiles. Ce dernier point, la différenciation sexuelle des cellules germinatives, est indifférent pour la question actuellement considérée, car il s'agit avant tout de savoir si ici, à la base des Hétéroplastides, les cellules germinatives, — qu'elles soient ou non sexuellement différenciées, — proviennent des cellules somatiques et à la fin de l'ontogénie, ou si la substance de la cellule germinative maternelle qui entre dans l'embryogénie se sépare dès le début en cellules somatiques et en cellules germinatives. Le premier cas serait favorable à l'idée de Naegeli, le dernier à la mienne. Kirchner¹ déclare d'une façon péremptoire que, dans la segmentation de l'œuf de *Volvox* fécondé, les cellules germinatives se différencient déjà pendant le développement embryonnaire, c'est-à-dire avant que les jeunes Hétéroplastides ne sortent de la membrane de l'œuf; nous ne pouvons donc pas nous représenter l'origine phylétique des premiers Hétéroplastides autrement que de la façon que j'ai déjà exposée, — avant d'avoir encore connaissance de cet exemple frappant. C'est-à-dire que le plasma germinatif (plasma nucléaire) d'un Homoplastide semblable à la *Pandorina* a dû, au cours de la phylogénie, modifier sa structure moléculaire de telle sorte que la colonie cellulaire qui sortait de lui ontogéniquement

1. Voir ce que dit Buetschli dans *Klassen und Ordnungen des Thierreichs*, t. I, p. 727.

par division était composée non plus comme jusque-là de cellules identiques, mais bien de deux sortes de cellules différentes, les unes, les cellules germinatives, demeurant seules identiques à la cellule germinative maternelle, les autres ayant renoncé à la faculté de procréer l'être tout entier, et reproduisant tout au plus des cellules identiques par division. Le cas du *Volvox* me paraît être une preuve certaine de ce fait que dans l'origine phylétique des Hétéroplastides les cellules somatiques n'ont pas été intercalées dans l'ontogénie, comme le pense Naegeli, entre la cellule germinative de la mère et la cellule germinative de l'enfant, mais qu'elles sont venues directement de la cellule germinative maternelle, qu'elles en étaient des fragments, absolument comme c'est le cas aujourd'hui même pour la *Pandorina*. La continuité du plasma germinatif, pour le commencement du moins du développement phylétique, se trouve donc par là établi. Plus tard, il est vrai, l'époque de la séparation des deux sortes de cellules a dû être reculée; nous en avons la preuve dans ce fait déjà souvent invoqué que dans la plupart des organismes supérieurs cette séparation se produit plus tard, souvent même très tard, à la fin de l'ontogénie tout entière. A ce point de vue, les cas bien établis de séparation plus précoce sont d'une grande valeur, parce qu'ils rapprochent les cas extrêmes. Il ne faut pas dire que les cellules germinatives des Hydriaires ou des plantes supérieures existaient déjà dès l'embryogénie comme cellules indifférentes qu'on ne pouvait pas encore distinguer, et qui ne se différenciaient que plus tard. Le calcul le plus simple, ainsi que l'observation, démentent cette manière de voir : aucune des cellules relativement peu nombreuses de l'embryon ne peut être exclue de l'accroissement prodigieux par division qui doit se produire pour donner naissance au grand nombre des cellules filles qui forment une colonie de polypes. Le bourgeon sexuel d'une *Coryne* apparaît en un point du polype qui ne se distingue en aucune façon des points voisins; la paroi du corps étant partout composée d'une simple couche de cellules ectodermiques, et d'une couche unique de cellules endodermiques. Mais un accroissement rapide se produit dans une petite zone de cellules, il en résulte une prolifération de cellules, et parmi les jeunes cellules qui se sont ainsi formées quelques-unes se transforment en cellules germinatives qui auparavant n'existaient pas là à l'état de cellules isolées. Aussi n'est-il pas exact, au sens rigoureux du mot, d'affirmer, comme je l'ai fait jusqu'ici, que les cellules germinatives sont immortelles : elles renferment seulement la partie immortelle de l'organisme, le plasma germinatif, il n'y a que lui,

l'idioplasma des cellules germinatives, qui soit immortel, et bien qu'il soit toujours, autant que nous le sachions, enveloppé dans un corps cellulaire, il ne régit pas toujours ce corps, et ne lui imprime pas toujours la marque de la cellule germinative. Au fond, ceci ne change rien à la notion des rapports de ces cellules, et on peut encore aujourd'hui même opposer aux cellules somatiques périssables les cellules germinatives comme la partie immortelle du corps des Métazoaires. Si l'essence et le caractère d'une cellule ont leur raison déterminante, non dans le corps cellulaire, mais dans la substance du noyau, l'immortalité des cellules germinatives est maintenue bien que la substance nucléaire seule passe sans interruption d'une génération à l'autre.

G. Jaeger¹ a le premier exprimé l'idée que le corps des organismes supérieurs est composé de deux sortes de cellules, « des cellules ontogéniques » et « des cellules phylogéniques, » que les dernières, les cellules de reproduction, sont non un produit des premières, des cellules somatiques, mais un produit direct de la cellule germinative des parents. Il admettait comme démontré que « la formation des éléments de la génération chez un animal commence déjà avec les premiers stades de sa vie embryonnaire », et il croyait avoir établi par là le rapport du protoplasma germinatif des parents avec celui de l'enfant. Comme je l'ai déjà rappelé dans l'introduction, Nussbaum a repris plus tard cette idée, sur la même base d'une continuité des cellules germinatives. Il admettait aussi que l'œuf segmenté se partage en cellules somatiques et en cellules reproductrices, et il appuyait cette manière de voir sur les quelques cas connus où la séparation des cellules sexuelles se produit de bonne heure, dès le premier temps de la formation embryonnaire. Il maintenait encore plus tard cette manière de voir, après que mes recherches sur les Méduses eurent démontré que les cellules sexuelles ne se séparent pas toujours des cellules somatiques dans la période embryonnaire, mais se séparent souvent beaucoup plus tard. D'ailleurs, les Hydraires ne sont pas seuls

1. Gustav Jaeger : *Lehrbuch der allgemeinen Zoologie*, Leipzig, 1878, deuxième partie. — C'est bien la faute de l'amour de la spéculation superficielle et sans frein de l'auteur si certaines de ses idées qui ont de la valeur ont passé inaperçues. En ce qui me concerne, du moins, l'idée que je viens de citer de lui ne m'est connue que depuis peu, et Nussbaum paraît être arrivé à la même conception d'une manière complètement indépendante de Jaeger. Il n'a pas d'ailleurs tenté de creuser l'idée; il passe de suite à des considérations absolument sans valeur, comme par exemple à l'idée que les groupes « ontogénique » et « phylogénique » sont l'un par rapport à l'autre en rapport concentrique! Pourquoi pas aussi bien en rapport triangulaire ou quadrangulaire?

à se comporter ainsi, et les plantes phanérogames leur ressemblent à cet égard et montrent qu'une continuité directe entre la cellule germinative de l'enfant et la cellule germinative des parents n'existe pas; et même les faits, et les cas cités par Jaeger et par Nussbaum de séparation précoce des cellules germinatives ne sont pas favorables à leur hypothèse. Il est très rare que les cellules germinatives proviennent directement aujourd'hui même de la cellule-œuf des parents (Diptères), mais bien qu'un petit nombre seulement de générations de cellules se détachent plus tard, l'enchaînement de la cellule germinative des parents avec celle de l'enfant se trouve interrompu, car une cellule embryonnaire dont des descendants sont en partie des cellules germinatives, et en partie des cellules somatiques, ne peut jouir de la nature d'une cellule germinative, son idioplasma ne peut être identique à celui de la cellule germinative des parents. Il me suffira de renvoyer sur ce point à ce qui a été dit plus haut sur les phases ontogénétiques de l'idioplasma. On ne peut rétablir ici l'enchaînement entre la substance germinative de « l'ancêtre » (Naegeli) et celle de l'enfant que si l'on admet un mélange de plasma germinatif non modifié avec le plasma nucléaire somatique. La pensée fondamentale de Jaeger et de Nussbaum est, à mon sens, absolument exacte, c'est la même pensée qui m'a conduit aussi à l'idée d'une « continuité du plasma germinatif », c'est-à-dire à l'idée que l'hérédité ne peut se comprendre sans cette hypothèse, mais la façon dont ils comprennent la chose et formulent leur hypothèse ne correspond pas aux faits. On le voit bien à cette assertion de Nussbaum que « de la substance cellulaire de l'individu, il ne peut sortir aucune cellule sexuelle ». La chose se produit cependant, non seulement chez les Hydraires et les Phanérogames indubitablement, mais encore dans beaucoup d'autres cas. Assurément une cellule germinale ne peut sortir de quelque cellule « indifférente » de « caractère embryonnaire, » mais elle peut venir de cellules tout à fait déterminées et dans des circonstances qui nous permettent de conclure en toute sécurité qu'elles y sont destinées par avance, c'est-à-dire qu'elles renferment du plasma germinatif qui seul les rend capables de devenir des cellules germinatives.

De mes recherches sur les Hydraires, j'ai conclu que du plasma germinatif existe déjà dans certaines cellules somatiques sous forme de parcelles infiniment petites et insaisissables, pour être transmis plus tard, à travers des suites innombrables de cellules, jusqu'à ces individus les plus éloignés de l'axe dans lesquels se forment les produits sexuels. Cette conclusion repose avant tout sur ce fait

que les cellules germinatives ne se produisent que sur des points absolument déterminés et localisés (*Keimstätten*) où il n'y a auparavant ni cellules germinatives, ni cellules protoblastiques se transformant plus tard en cellules germinatives. Les cellules protoblastiques se forment d'abord dans des points localisés, et elles proviennent de l'accroissement des cellules somatiques de l'ectoderme. Le point germinatif est nettement déterminé pour chaque espèce d'Hydraire, mais chez les espèces différentes, il diffère très souvent. On voit que cette différence de situation correspond à différents stades phylétiques d'un processus de déplacement qui tend à éloigner les points germinatifs de leur lieu d'origine, du manubrium de la Méduse, et à la déplacer vers le centre. Pour quelles raisons en est-il ainsi? il n'y a pas lieu de discuter la chose ici. On voit que ces déplacements phylétiques du point germinatif se réalisent aujourd'hui même par ce fait que les cellules protoblastiques s'acheminent d'elles-mêmes du lieu de leur origine vers le point où elles se différencient en cellules germinatives, et qu'aujourd'hui même dans toute ontogénie ces migrations se reproduisent invariablement. Pourquoi donc ces cellules protoblastiques voyagent-elles, quoique d'autres de ces jeunes cellules de caractère « indifférent », si nombreuses chez les Hydraires, soient en état de se différencier en cellules germinatives? Lors des petits déplacements du point germinatif, quand il s'agit seulement de le faire passer de la face extérieure de la lame de soutènement à la face intérieure, la chose se produit toujours par la migration des cellules protoblastiques à travers cette lame. Dans la phylogénie, le point germinatif a donc subi des déplacements importants, mais jamais ils ne sont brusques; ils sont toujours graduels, et ces déplacements sont répétés aujourd'hui même dans toute ontogénie par la migration des cellules protoblastiques de leur ancien point germinatif originel vers le point actuel. Aux nombreux détails précis sur ces déplacements phylétiques du point germinatif et sur les migrations ontogéniques des cellules protoblastiques que j'ai donnés dans mon travail sur les Hydraires, Hartlaub a récemment ajouté un exemple d'un intérêt particulier, parce qu'ici (chez l'*Obelia*) la direction du déplacement est le contraire de celle qui se voit dans les cas observés par moi, elle n'est pas centripète, elle est au contraire centrifuge,

Mais quelle conclusion faut-il tirer de ce fait que des déplacements du point germinatif ne peuvent résulter que du mode souvent très complexe de migration des cellules protoblastiques, sinon que c'était là le seul moyen possible d'atteindre à ce change-

ment, et qu'il n'y avait pas d'autres cellules en état de se charger du rôle des cellules protoblastiques? Et s'il n'y avait pas d'autres cellules en état de se charger de leur rôle, n'est-ce pas parce qu'il faut une qualité tout à fait déterminée de plasma nucléaire pour former des cellules germinatives, ou en d'autres termes, du plasma germinatif? Je ne vois pas du tout comment on peut échapper à la conclusion qu'il se produit ici aussi une continuité du plasma germinatif, car voulût-on même tenir pour possible la transformation de l'idioplasma somatique en plasma germinatif, on n'expliquerait cependant pas par cette hypothèse pourquoi les déplacements du point germinatif devraient se produire si graduellement, et avec une sollicitude constante et extrême pour la conservation d'une connexion avec les cellules du point germinatif ancestral. Le fait ne peut s'expliquer que par l'hypothèse que des générations de cellules autres que celles qui aboutissent à la production des cellules du point germinatif sont totalement incapables se transformer en cellules germinatives.

Strasburger m'a objecté, il est vrai, qu'une transmission de plasma germinatif par des routes déterminées, c'est-à-dire à travers des suites déterminées de cellules somatiques, n'est pas possible parce que l'idioplasma a son siège dans le noyau et non dans la cellule, et parce qu'un noyau ne peut jamais, par la division « indirecte » qu'il faut admettre ici, se diviser qu'en deux moitiés complètement identiques. « Il faudrait croire, — dit Strasburger, — que des groupes moléculaires déterminés par la segmentation du nucléus demeurent sans changement dans la substance nucléaire en transformation, et sont répartis symétriquement à travers l'organisme tout entier, mais on ne peut supposer que leur transmission ne prend que des directions déterminées. »

Je ne puis regarder cette objection comme fondée, et cela résulte de ce qui a été dit plus haut sur l'identité admise par Strasburger des deux noyaux-filles formés par segmentation indirecte. Je ne vois pas de raison pour que les deux moitiés du noyau-mère doivent être toujours de même constitution, bien qu'elles soient toujours de même volume et de même poids, mais je m'étonne que Strasburger me concède la possibilité que le plasma germinatif, qui d'après ma manière de voir est mélangé à l'idioplasma des cellules somatiques, puisse demeurer sans changement lors de son passage à travers le corps. Car si l'expérience confirme la manière de voir de Strasburger d'après laquelle les modifications de la substance nucléaire pendant l'ontogénie sont réalisées par l'influence nutritive du cytoplasma, l'ensemble de la substance nucléaire d'une cellule de-

vrait se modifier, et il ne pourrait en rester aucune partie sans changement. Mais si les transformations de la substance nucléaire, telles qu'elles doivent se produire dans la reconstruction du corps, résultent de causes purement intérieures, c'est-à-dire de la constitution du plasma nucléaire, il est à croire qu'une partie d'un noyau déterminé se modifie, mais que l'autre demeure sans changement. La chose peut se produire et se produit réellement, nous en avons la preuve, entre autres dans les cas invoqués plus haut de séparation tout à fait précoce des cellules germinatives d'avec l'œuf en voie de développement dans l'œuf des Diptères : les deux premiers noyaux qui se séparent par division du nucléus de segmentation de l'œuf formant les cellules sexuelles, cela prouve qu'ils reçoivent sans changement le plasma germinatif du nucléus de segmentation; mais le reste de la masse du noyau de segmentation a dû se modifier dans son essence pendant ou avant la séparation de ces premiers noyaux, car autrement elle devrait plus tard former encore des globules polaires tout en donnant naissance à d'autres cellules, c'est-à-dire aux cellules somatiques. Bien que les corps cellulaires de ces cellules embryonnaires précoces ne nous offrent souvent aucune différence appréciable, il faut bien cependant que l'idioplasma de leurs noyaux soit différent, autrement d'où viendrait la différence de leur développement postérieur? Je tiens aussi non seulement pour possible, mais même pour vraisemblable le fait que les corps de ces cellules embryonnaires précoces, non seulement paraissent identiques, mais le sont aussi réellement, car bien que l'idioplasma du noyau détermine le caractère du cytoplasme, et bien que chaque différenciation de ce dernier dépende d'une constitution déterminée du plasma nucléaire, on n'a cependant jamais dit que réciproquement tout changement dans la constitution du plasma nucléaire dût impliquer un changement du cytoplasme. Il ne saurait y avoir de pluie sans nuages, mais tout nuage n'apporte pas la pluie; la croissance n'est pas possible sans processus chimiques, mais tous degrés et toutes sortes de processus chimiques n'impliquent pas nécessairement la croissance. De même toute modification dans la structure moléculaire du plasma nucléaire ne doit pas nécessairement exercer d'influence formatrice sur le plasma cellulaire, et on peut penser qu'une longue suite de modifications du plasma nucléaire peut se manifester seulement dans la nature et dans l'énergie de ses divisions successives, tandis que la substance cellulaire demeure encore tout à fait intacte autant que le permet sa constitution moléculaire et chimique. Cette manière de voir est d'accord avec le fait que dans la

première période de la formation embryonnaire des animaux, le cytoplasme, ne présente pas de différences visibles ou du moins n'en présente que de très petites, bien qu'il y ait à cette règle des exceptions, surtout chez les animaux inférieurs. Cependant ces différences, par exemple celles que présente l'aspect des cellules ectodermiques et des cellules endodermiques, chez les Spongiaires et d'autres Cœlentérés, dépendent peut-être plus d'un mélange différent des éléments de nutrition que d'une forte différence dans le plasma cellulaire lui-même. Il est clair aussi que dans la construction de l'embryon, il s'agit d'abord d'un accroissement de la substance cellulaire, et plus tard d'une différenciation d'après le principe de la division du travail. De ce côté les faits parlent aussi contre Strasburger, quand il cherche la cause des modifications du plasma nucléaire non en lui-même, mais dans le corps cellulaire.

Je crois avoir ainsi montré qu'au point de vue théorique on n'a pour ainsi dire rien à objecter à l'idée qu'il y a mélange de plasma germinatif non modifié avec la substance nucléaire des cellules somatiques, ou à la transmission de ce plasma germinatif selon des voies déterminées. Mais on pourrait aussi penser *a priori* que tous les noyaux somatiques sont un peu mélangés de plasma germinatif non modifié. Chez les Hydriaires, il est vrai, cette supposition est exclue par ce fait qu'il n'y a précisément que certaines cellules de certaines séries de cellules déterminées qui soient en état de se développer en cellules germinatives, mais on pourrait supposer qu'il existait des organismes qui étaient grandement intéressés à ce que chacune de leurs parties pût, grâce aux circonstances, s'accroître de nouveau jusqu'à former un tout et procréer des cellules sexuelles, et il aurait peut-être été possible, dans ce cas, de donner à tous les noyaux somatiques un minimum de plasma germinatif non modifié. C'est pourquoi je ne tiens pas non plus pour décisive l'autre objection faite par Strasburger à ma théorie, à savoir qu'il y a des plantes qu'on peut multiplier par des fragments de rhizome, des fragments de racine, ou même par des feuilles, et que les plantes ainsi créées finissent par fleurir, donner des fruits et en procréer de semblables. « Avec des feuilles de *Bégonia* coupées, placées sur du sable humide, il est facile d'élever des plantes nouvelles, et cependant dans le cours normal de l'ontogénie les molécules du plasma germinatif n'ont eu dans aucun cas à passer par la feuille; elles devraient donc manquer dans le tissu de cet organe. Si donc on peut, au moyen d'une feuille, produire une plante donnant des fleurs et des fruits, cela démontre d'une façon irréfutable qu'il n'y a pas dans la plante de cellules

particulières portant en elles la substance germinative. » Ce fait me semble démontrer seulement que, pour le Bégonia et pour les plantes analogues, le plasma germinatif est mélangé avec les cellules des feuilles, ou peut-être seulement avec certaines cellules d'entre elles, et que cette plante est adaptée à la multiplication par les feuilles. Pourquoi toutes les plantes ne peuvent-elles donc se multiplier de la sorte? Personne n'a encore vu un arbre sortir d'une feuille de tilleul ou de chêne, ou une plante d'une feuille de tulipe ou de liseron. On ne répondra pas que dans les cas qu'on vient d'invoquer, il s'agit de parties plus fortement spécialisées, devenues par suite incapables de produire de la substance germinative, car les cellules des feuilles de ces différentes plantes sont à peine différenciées au point de vue histologique. Si donc les unes peuvent reproduire la plante, et les autres non, il faut qu'il y ait quelque autre raison que le degré de leur différenciation histologique, et pour moi la raison est qu'il y a mélange avec quelques uns de leurs noyaux d'un peu de plasma germinatif non modifié.

Dans les excellentes leçons sur la physiologie des plantes de Sachs, je lis que « chez les mousses vraies presque chacune des cellules des racines, des feuilles, des axes, et, même du sporogone non encore mûr, peut devenir dans des circonstances favorables une plante complète et indépendante ». Puisque ces plantes produisent aussi plus tard des cellules germinatives, nous avons ici un cas qui nous oblige à supposer que toutes ou presque toutes les cellules d'une plante contiennent un peu de plasma germinatif.

La théorie de la continuité du plasma germinatif me paraît encore moins ébranlée par l'alternance des générations, qui n'enlève rien à sa vraisemblance. Si le plasma germinatif peut passer à certaines cellules somatiques de l'individu sorti de l'œuf, et être transmis selon certaines lignes, il peut passer aussi dans un deuxième, un troisième, un $n^{\text{ème}}$ individu né du premier par gemmation, et le groupe des Hydriaires, sur lequel s'appuie surtout ma notion de la continuité du plasma germinatif, se reproduit précisément en grande partie par l'alternance des générations.

II. — SIGNIFICATION DES GLOBULES POLAIRES.

Depuis que nous savons que l'essence spécifique d'une cellule dépend de la structure moléculaire de son noyau, ma théorie trouve une nouvelle, — et, à mon avis, très forte — confirmation

dans l'élimination, si longtemps demeurée énigmatique, des globules polaires.

Si la structure moléculaire spécifique d'un corps cellulaire est déterminée et provoquée par la structure du plasma nucléaire, toute sorte de cellule différenciée histologiquement doit avoir aussi son plasma nucléaire spécifique. Mais la cellule-œuf de la plupart des animaux n'est pas du tout, — tant que dure sa croissance, au moins, — une cellule indifférente, de type primitif; car son corps cellulaire a précisément pendant cette époque de la croissance des fonctions tout à fait particulières et spécifiques à remplir, des substances nutritives d'une nature chimique et d'une constitution physique déterminées à sécréter, des substances vitellines à amasser et à déposer d'une certaine manière, pour que lors du développement embryonnaire subséquent elles soient à la disposition de l'embryon. Il a le plus souvent aussi à former des membranes de l'œuf, et souvent d'autres parties d'une structure absolument spécifique à produire. La cellule-œuf est donc différenciée histologiquement, et au cours de la croissance elle se comporte à ce point de vue comme une cellule somatique: peut-être serait-elle comparable à quelque cellule glandulaire, avec cette différence qu'elle n'expulse pas au dehors tous ses produits, mais les dépose dans le corps cellulaire lui-même. Pour cette fonction spécifique, il faut un corps cellulaire spécifique, et l'existence de celui-ci, de son côté, est soumise à la condition d'un nucléus cellulaire spécifique: la cellule-œuf en cours de croissance doit donc jouir d'un plasma nucléaire d'une structure moléculaire spéciale, qui dirige les fonctions sécrétoires invoquées plus haut. Si l'on qualifie le plasma nucléaire de cellules histologiquement différenciées du nom de « plasma nucléaire histogène », la cellule-œuf en cours de croissance doit contenir du plasma nucléaire histogène et même une modification de celui-ci déterminée spécifiquement. Ce nucléoplasme ne peut pas être le même que celui qui plus tard occasionne le développement embryonnaire. Ce développement ne pourra être excité que par du vrai plasma germinatif de la complexité de composition infinie que j'ai cherché à expliquer plus haut. Il doit donc y avoir dans la vésicule germinative de la cellule-œuf deux sortes de plasma nucléaire: le plasma germinatif et le plasma histogène, et une sorte déterminée de plasma nucléaire histogène qu'on pourrait appeler ovogène. Ce plasma nucléaire ovogène doit l'emporter de beaucoup dans l'œuf encore jeune, puisqu'il dirige, comme nous le voyons, la cellule au cours de sa croissance; le plasma germinatif au contraire ne doit

d'abord figurer qu'en petite quantité, pour s'accroître ensuite notablement de volume au cours de la croissance de la cellule. Mais pour qu'il arrive à diriger le corps cellulaire, pour que, en d'autres termes, le développement embryonnaire commence, il faut que le plasma nucléaire ovogène, dont le volume est toujours supérieur, se sépare de la cellule. Cette séparation se produit par la même voie que la séparation des différentes substances nucléaires dans l'ontogénie de l'embryon : par la segmentation du nucléus et de la cellule. L'élimination des globules polaires n'est autre chose que l'expulsion du plasma nucléaire ovogène hors de la cellule-œuf. Je conclus que la masse du plasma nucléaire ovogène l'emporte jusqu'à la fin dans la vésicule germinative en raison du fait qu'une double segmentation de ce plasma et l'élimination de deux globules polaires sont de règle. Quoique l'œuf soit en même temps privé par là d'une petite partie du corps cellulaire, il faut considérer cette élimination comme une perte inévitable pour l'œuf, sans laquelle, dans les cas en question, l'élimination du plasma nucléaire ovogène ne pourrait justement pas se produire.

Voilà quelle est pour moi la signification des globules polaires. Je ne veux pas exposer ici *in extenso* les autres théories formulées à cet égard, parce qu'elles sont bien connues et qu'elles diffèrent de la mienne d'une façon si essentielle que la chose n'a pas besoin d'être expliquée plus en détail. Toutes sont d'accord pour déclarer que par là quelque chose est retiré à l'œuf qui serait nuisible à son développement embryonnaire : mais en quoi consiste cet obstacle qu'il faut écarter¹ ? C'est ici que les conjectures se donnent carrière. Les uns se représentent la vésicule germinative comme hermaphrodite (Minot², Van Beneden, Balfour) et pensent qu'avec les globules polaires l'élément mâle s'élimine pour rendre ainsi l'œuf fécondable. D'autres parlent d'un « rajeunissement » du noyau, d'autres encore croient qu'il y a nécessité d'une réduction de la masse de la substance nucléaire, pour qu'elle devienne égale à celle du noyau spermatique souvent très petit, et pour introduire ainsi les proportions nécessaires à la conjugaison nucléaire.

La première manière de voir me paraît déjà réfutée par ce fait

1. Buetschli interprétait déjà en 1877 « la formation des globules polaires comme l'élimination d'une partie du noyau de l'œuf, que cette élimination s'accomplisse de telle manière qu'une partie du noyau soit éliminée directement, ou qu'elle sorte de la cellule sous forme d'un bourgeonnement cellulaire. » *Entwicklungsgeschichtliche Beiträge*, dans la *Zeitsch. für Wiss. Zool.*, t. xxix, p. 237, note.

2. O. S. Minot : *Account, etc. Proceedings Boston Soc. Nat. Hist.*, vol. xix, p. 165 ; 1877.

démontré que la cellule-œuf transmet des qualités de mâle, alors que la cellule spermatique transmet des qualités de femelle; le plasma germinatif du noyau de l'œuf n'est donc pas femelle, celui du noyau spermatique n'est donc pas mâle, mais ils sont l'un et l'autre indifférents au point de vue sexuel. C'est Strasburger qui a formulé récemment cette deuxième idée en disant que la quantité de l'idioplasma contenu dans le noyau embryonnaire (vésicule germinative de l'œuf) « doit être réduite de moitié » pour qu'ensuite par la copulation avec le noyau spermatique, il se produise de nouveau un noyau entier. Tout en tenant pour absolument exacte l'idée fondamentale que la masse du noyau n'est pas moins importante pour son influence que sa qualité, je dois contester cependant que dans l'élimination des globules polaires, il s'agisse uniquement d'une diminution de volume. La masse de l'idioplasma contenu dans la vésicule germinative n'est pas, en fait, réduite de moitié, elle est réduite au quart, puisqu'il y a deux segmentations consécutives. Par la conjugaison avec le nucléus spermatique qu'il faut admettre comme étant aussi gros que le nucléus germinatif, il se fait un nucléus qui ne peut contenir que la moitié de l'idioplasma du nucléus germinatif originel, et il faudrait encore se demander : pourquoi cette élimination, pourquoi ce nucléus avait-il des dimensions doubles? Et si cette masse de la vésicule germinative était réellement composée de plasma germinatif, pourquoi l'œuf n'est-il pas entré plus tôt en segmentation? Si l'on considère la cellule spermatique comme l'élément vivifiant, comme l'étincelle qui provoque le développement embryonnaire, les choses s'expliquent, mais avec la théorie de Strasburger, qui adopte, avec moi, une opinion tout autre, il n'en est pas de même, et une autre interprétation est nécessaire. Mais dès qu'on admet qu'il y a dans la vésicule germinative deux sortes différentes de plasma nucléaire, l'énigme se résout tout simplement. Je citerai plus loin, à l'occasion de la parthénogenèse, un fait qui me semble en donner une preuve formelle. Admettons-le en attendant comme exact : il est clair que cette simple explication d'un phénomène d'ailleurs très obscur donnerait une confirmation sérieuse à la théorie de la continuité du plasma germinatif. Elle démontrerait avant tout, pour ainsi dire *ad oculos*, l'hypothèse qui en fait la base, c'est-à-dire la coexistence de deux plasmas nucléaires de qualité différente dans un seul et même noyau. Ma théorie dépend précisément de cette hypothèse, car si celle-ci n'était pas exacte, on ne pourrait admettre une continuité du plasma germinatif dans aucun cas isolé, pas même dans ces cas les plus simples des Diptères

chez lesquels les premières cellules formées dans le développement embryonnaire sont les cellules germinatives. Car chez ces espèces même, l'œuf présente une empreinte histologique spécifique qui suppose un noyau différencié spécifiquement. Il faudrait donc admettre que le plasma germinatif des cellules germinatives nouvellement formées, pris sans changement par le nucléus de segmentation, se transforme aussitôt *in toto* en plasma nucléaire ovogène, pour se retransformer plus tard, quand l'œuf est mûr, en plasma germinatif. Autrement nous ne pourrions comprendre pourquoi il faut une élimination d'une partie de la substance nucléaire pour cette retransformation.

Mon hypothèse est en tout cas la plus simple, puisqu'il me suffit d'admettre une transformation unique d'une partie du plasma germinatif en plasma nucléaire ovogène, sans cette retransformation ultérieure invraisemblable en plasma germinatif. Le plasma nucléaire ovogène doit jouir de propriétés tout autres que celles du plasma germinatif. Avant tout il ne tend guère à la segmentation, et nous pouvons ainsi mieux comprendre le fait, par lui-même très surprenant, que les cellules-œufs ne se multiplient plus par segmentation une fois qu'elles ont reçu leur structure spécifique, c'est-à-dire dès qu'elles sont régies par le plasma nucléaire ovogène. La tendance à la segmentation nucléaire et par suite aussi à la segmentation cellulaire intervient seulement quand les proportions réciproques des deux sortes de plasmas nucléaires de la vésicule germinative se sont modifiées jusqu'à un degré déterminé. Cette modification coïncide avec la réalisation de la grosseur maxima du corps de la cellule-œuf. Strasburger, s'appuyant sur ses observations sur le *Spirogyra*, fait partir du corps cellulaire lui-même l'impulsion à la segmentation cellulaire, mais les centres d'attraction aux pôles des fuseaux nucléaires se forment bien évidemment sous l'influence du noyau même, fussent-ils même composés entièrement de cytoplasma. Ce point n'est cependant pas encore assuré, et on peut bien conjecturer que le « corpuscule polaire » des fuseaux (Fol) est dérivé du nucléus, quoiqu'il soit placé à l'extérieur de la membrane nucléaire¹. Il y a ici plus d'un point incertain encore, et on devra se garder de conclusions générales jusqu'à ce qu'on ait réussi à dissiper l'obscurité qui enveloppe encore, actuellement, en dépit des efforts d'observateurs excel-

1. E. van Beneden et Boveri ont récemment, chacun de son côté, étudié avec soin ces corpuscules (centrosomes de Boveri). Ils montrent que la division nucléaire commence par ces corps, bien que le mode d'origine de ceux-ci ne soit pas encore très clair. — A. W. 1888.

lents, les phénomènes intimes de la segmentation nucléaire indirecte. Nous ne savons pas encore d'une façon certaine si c'est la chromatine ou l'achromatine du filament nucléaire qui est l'idio-plasma proprement dit. Mais on peut toujours affirmer, dès maintenant, avant même que ces relations ne soient complètement éclaircies, que la cellule entre en segmentation sous l'influence de certaines conditions nucléaires, ces conditions pouvant d'ailleurs ne se manifester que lorsque la segmentation de la cellule a déjà commencé.

Je vais asseoir maintenant mon hypothèse de la signification de la formation des globules polaires sur les faits connus jusqu'à présent.

Si l'élimination des globules polaires représente l'élimination du plasma nucléaire ovogène une fois que la cellule-œuf a subi sa différenciation histologique spécifique, on doit s'attendre à trouver des globules polaires chez toutes les espèces, sauf celles, — s'il en existe, — chez qui la cellule-œuf a conservé une condition primitive non différenciée au point de vue histologique. Partout aussi où cette cellule, par ses dimensions particulières, la constitution de son corps cellulaire, l'adjonction de deutoplasma, la formation d'une enveloppe, revêt le caractère d'une cellule spécialisée, il faut qu'elle contienne aussi du nucléoplasme ovogène, et il faut que celui-ci soit éliminé si le plasma germinatif doit arriver à diriger l'œuf. Il doit donc être indifférent que la cellule-œuf soit destinée ou non à la fécondation.

Si nous examinons les Métazoaires à ce point de vue, on voit qu'on n'a pas encore trouvé les globules polaires chez les Spongiaires¹, ce qui ne prouverait pas d'ailleurs que ceux-ci manquent réellement chez eux. On ne les a pas encore cherchés sérieusement, et on aura peut-être de la peine à les découvrir parce que les cellules-œufs restent longtemps à l'état de liberté dans le tissu mésodermique dans lequel elles se promènent. On pourrait supposer que la formation des globules polaires se produit ici, comme partout ailleurs, lors de la maturité complète de l'œuf, c'est-à-dire à une époque où les œufs sont déjà enveloppés d'une couche épaisse de tissu spongieux. En tous cas les œufs des Spongiaires, au moins tels que nous les connaissons, possèdent un caractère spécifique, ayant un corps cellulaire très caractéristique, possédant souvent du deutoplasma, et le noyau caractéristique de tous les œufs d'animaux en voie de croissance, c'est-à-dire la vésicule germina-

1. L'existence de globules polaires chez les Spongiaires a été récemment démontrée par Fiedler : *Zool. Anzeiger*, 25 nov., 1887. — A. W. 1888.

tive, de telle sorte qu'on ne doit pas douter de la présence d'un plasma nucléaire spécifique, ovogène, qui doit, par la suite, être éliminé par la formation de globules polaires.

Chez les autres Cœlentérés, chez les Vers et chez les Échinodermes, comme chez les Mollusques, on a découvert des globules polaires, de même que chez certains Crustacés, comme la Balane (Hoek) et le *Cetochilus septentrionalis* (Grobben). Ce dernier cas paraît absolument exact, mais on a mis le premier en doute, comme celui de la *Moina*, Daphnie chez laquelle Grobben a trouvé sur l'œuf en voie de segmentation un corps qu'il a interprété comme étant un globule polaire. Chez les Insectes¹ on n'a pas encore découvert jusqu'à présent de globules polaires, et chez les Vertébrés, on n'en a découvert que dans quelques cas, comme chez le Pétrymyzon (Kuppfer et Benecke). Il faut laisser à l'avenir le soin de décider si, chez les grandes groupes d'animaux chez lesquels on ne l'a pas encore découverte, l'élimination des globules polaires se produit ou non. On peut d'autant moins tirer de cette incertitude une objection contre ma théorie qu'on ne sait pas *a priori* si l'élimination du plasma nucléaire ovogène de l'œuf au cours de la phylogénie ne peut pas se produire aussi de quelque autre façon, moins perceptible. Le corps cellulaire des globules polaires est, chez bien des œufs, si petit qu'il s'est écoulé bien du temps avant qu'on ait pu se convaincre de la nature cellulaire de ces corps², et ceci pourrait bien signifier qu'il s'est produit dans ce cas un processus de réduction phylétique tendant à enlever à l'œuf le moins possible de sa substance. En tout cas, il est établi que dans tous les groupes de Métazoaires la vésicule germinative passe, à la maturité de l'œuf, par des transformations absolument analogues à celles qui conduisent, chez les œufs à globules polaires, à la formation de ces globules. Il se peut que la nature ait pris ici une route abrégée pour arriver au même but.

Mais ce qui constituerait une objection importante, ce serait l'absence chez les cellules germinatives d'un fait correspondant à l'élimination des globules polaires, car il est clair, à mon point de vue, qu'on doit s'attendre à en trouver un. La plupart des cellules spermatiques sont loin de posséder la forme habituelle aux cel-

1. Maintenant on les a observés chez plusieurs espèces, de sorte qu'il est assez certain qu'ils existent chez la plupart des insectes. Voy. la bibliographie dans : *Weitere Untersuchungen zum Zahlengesetz der Richtungskörper*, par Weismann et Ischikawa. *Zool. Jahrbücher*, III, 1888, p. 593. — A. W., 1888.

2. Dans son dernier travail, encore Van Beneden ne leur reconnaît que la valeur d'un nucléus, *loc. cit.*, p. 394.

lules « indifférentes », c'est-à-dire non encore différenciées, et elles sont différenciées histologiquement à un très haut degré, et doivent posséder une substance nucléaire spécifique comme les cellules germinales vitellogènes. La plupart des cellules spermatiques sont donc dans ce sens des cellules somatiques, c'est-à-dire des cellules de forme histologique spécifique, et cette forme spécifique n'a rien à faire avec leur qualité fécondante, avec leur qualité de porter le plasma germinatif. Autant elle a d'importance pour rendre possible la conjonction avec la cellule-œuf et la pénétration dans son intérieur, autant elle a peu de chose à faire avec la faculté de la cellule spermatique de transmettre à la génération suivante les qualités de l'espèce et de l'individu. La substance nucléaire, dont la structure moléculaire détermine la cellule à prendre l'aspect filiforme, ou étoilé (Crustacés), ou recourbé (certaines Daphnies), ou encore conique (Nématodes), ne peut pas être la même qui par conjugaison avec la cellule-œuf renferme dans sa structure moléculaire la tendance à constituer un nouveau Métazoaire du genre de celui qui l'a produite. Il faut donc qu'il y ait dans la cellule spermatique deux sortes différentes de nucléoplasme, ou du plasma germinatif et du plasma nucléaire spermogène.

Nous ne pouvons pas, il est vrai, dire à *priori* s'il ne serait pas possible que l'influence exercée par le plasma nucléaire spermogène sur la cellule spermatique pût être supprimée d'une autre manière que par son élimination de la cellule. On pourrait penser, par exemple, que cette substance pourrait être éliminée du nucléus et rester dans l'intérieur du corps cellulaire, hors d'état de nuire de quelque façon que ce soit. Nous ne savons rien encore des conditions intimes de la segmentation nucléaire, et je n'ai fait qu'une simple conjecture, provisoire, nullement basée sur les faits, quand j'ai supposé plus haut que le plasma germinatif fait partie du noyau de la cellule-œuf en cours de croissance, en moins grande quantité que le nucléoplasma ovogène, et que j'ai admis que le plasma germinatif s'accroît progressivement, et que lorsque la grosseur maxima de l'œuf est atteinte, par suite de modifications de leurs proportions dans la masse, le contraste entre les deux sortes différentes de plasma nucléaire augmente de telle sorte qu'ils se séparent, c'est-à-dire que la segmentation nucléaire se produit. Bien que nous ne soyons pas en état de distinguer optiquement les différentes sortes de plasma nucléaire qui peuvent être réunies dans un filament nucléaire, il est en tous cas tout simple et tout naturel d'admettre que l'action de chaque sorte de plasma est en propor-

tion directe de sa masse. La tendance du plasma germinatif contenu dans la vésicule germinative peut ne pas se faire sentir tant qu'à côté de lui il y a un excédent de plasma ovogène. Il faut se représenter que les actions des deux sortes différentes de plasma donnent une résultante; la sorte de plasma la plus forte ne fera sentir son influence que lorsque son influence sur la cellule l'emportera sur celle de l'autre sorte, la première devant l'emporter d'autant plus par la masse qu'une partie en est neutralisée dans une certaine mesure par la sorte de plasma qui agit en sens contraire. On pourrait déduire de ceci pourquoi le plasma ovogène de la vésicule germinative l'emporte en volume d'une façon si notable sur le plasma germinatif. Car ces deux sortes de plasma nucléaire ont manifestement, au moins par un point de leur action, des tendances opposées. Le plasma germinatif tend à effectuer la division de la cellule en les deux premières sphères de segmentation, tandis que le plasma ovogène renferme la tendance à l'accroissement du corps cellulaire sans segmentation. Le plasma germinatif ne pourra donc faire sentir son influence, et ne pourra se débarrasser du plasma ovogène que lorsqu'il aura acquis un certain volume, et qu'il pourra l'emporter sur l'autre.

Appliquons ces notions aux cellules spermatiques, et tentons de démontrer que l'élimination d'une partie de la substance nucléaire, — le nucléoplasme spermogène correspondant au plasma ovogène, — se produit aussi. Autant qu'on en peut juger d'après les observations certaines faites jusqu'ici, il se présente bien des cas de ce genre, en fait, bien qu'ils aient une tout autre physionomie que dans la cellule-œuf, et qu'ils ne soient pas encore susceptibles d'une interprétation également sûre.

Les savants qui voient dans l'élimination des globules polaires de l'œuf l'élimination de l'élément mâle et le rétablissement d'une différenciation sexuelle ont déjà tenté de fournir la preuve demandée, car leur théorie exige aussi l'élimination d'une partie de la substance nucléaire pour la cellule germinative mâle en cours de maturation. Ainsi, d'après Van Beneden et Julin, les cellules qui chez l'*Ascaris* produisent les spermatogones (cellules-mères des cellules spermatiques), éliminent certains éléments de leur plaque nucléaire, fait qui n'a encore été vu jusqu'à présent chez aucun autre animal, et qui même dans le cas actuel n'a pas été observé, mais seulement déduit. D'ailleurs les cellules spermatiques ne possèdent pas encore, à l'époque de cette élimination, leur forme conique spécifique de spermatogones, et nous nous attendrions à ce que le plasma nucléaire spermogène ne s'éliminât que

quand son rôle est fini, c'est-à-dire quand la forme spécifique de la cellule spermatique est atteinte. On pourrait plutôt supposer que les phénomènes de ce genre doivent s'observer dans ces noyaux des spermatoblastes (cellules-mères des cellules spermatiques) qui ne participent pas, comme on le sait depuis longtemps déjà, à la formation des noyaux des cellules spermatiques, mais demeurent pour la plus grande partie à la base de celles-ci et périssent après leur maturation et séparation. L'influence de ces noyaux sur la formation de la forme spécifique des cellules spermatiques ne paraîtrait pas absolument impossible ici puisque ces noyaux se forment et se développent à l'intérieur de la cellule-mère sous forme de filaments spermatiques disposés en faisceaux.

Pour beaucoup de groupes d'animaux, pour les Sélaciens, pour la grenouille, pour beaucoup de Vers et de Mollusques, de même que pour des Mammifères (Blomfield) on a déjà démontré qu'il y a des parties des cellules-mères spermatiques qui périssent¹. Seulement on a consacré plus d'attention jusqu'à présent à la partie du corps cellulaire qui ne sert pas à la formation de la cellule spermatique qu'au noyau lui-même, et pour beaucoup de ces cas, on ne possède pas encore la preuve qu'il périt partout une partie de noyau. Il faut renouveler les recherches pour savoir si la disparition du noyau de la cellule-mère spermatique est un phénomène général, et si, dans le cas où il ne se présente pas de cellules-mères, une partie du noyau est neutralisée de quelque autre manière. Peut-être devrait-on d'ailleurs croire que le noyau secondaire (paranueléus) des cellules spermatiques décrit pour la première fois par La Valette Saint-Georges, et reconnu chez beaucoup d'animaux des classes les plus différentes, est l'analogue d'un globule polaire. En tous cas, on tient à présent ce « noyau secondaire » pour une condensation du corps cellulaire. Mais si l'on considère que toute la question jusqu'à présent était de savoir si c'est le noyau de la cellule qui devient la tête du spermatozoaire ou si c'est ce noyau secondaire, les observateurs qui tenaient pour la première hypo-

1. Je me refuse à dessein à les qualifier d'une façon plus précise, parce que la complexité de la nomenclature qu'on a introduite dans la Spermatogenèse contribue peu à faciliter la compréhension des faits eux-mêmes. Pourquoi ne dit-on pas simplement cellules Spermatiques, et Spermatoblastes, et pourquoi ne distingue-t-on pas ces spermatoblastes, là où ils se présentent en plusieurs générations de formes différentes, par le numéro d'ordre de leur génération? Autrement tous les noms qu'on donne aux états particuliers de développement ne conviennent jamais qu'à un groupe d'animaux déterminé, et on ne peut les appliquer que de force aux autres groupes. D'où la confusion actuelle entre les Spermatoblastes, Spermatogones, Spermatomères, Spermatocystes, Spermatocytes, Spermatogemmes, etc.

thèse ne pouvaient faire autrement que de déclarer le noyau secondaire un produit du corps cellulaire. Mais aujourd'hui, d'après les dernières recherches de Fol¹, de Roule², de Balbiani³ et de Will⁴ sur la formation de l'épithélium folliculaire de l'ovule dans différents groupes, il n'est pas invraisemblable que des parties de noyau puissent se détacher du noyau principal sans passer par le processus de la karyokinèse. Il se pourrait très bien, par suite, que le noyau secondaire fût une partie détachée du noyau principal, et non pas une substance cellulaire « condensée ». La manière dont il se comporte à l'égard des réactifs colorants plaide en faveur de cette façon de voir, et l'hypothèse d'après laquelle il dérive de la substance cellulaire ne repose pas sur l'observation directe. De nouvelles recherches permettront seules de décider si l'on peut considérer ce noyau secondaire comme du plasma nucléaire spermogène éliminé du nucléus. Il resterait encore d'ailleurs à expliquer pourquoi la substance nucléaire qui se trouve toujours dans le corps cellulaire cesse d'exercer sur lui une action déterminante.

Strasburger a cité récemment parmi les plantes un grand nombre de cas empruntés à différents groupes dans lesquels des faits analogues à l'élimination des globules polaires accompagnent la maturation de la cellule germinative aussi bien pour les cellules germinatives mâles que pour les cellules germinatives femelles. Il y a une analogie surprenante entre la maturation de l'œuf animal et ce qui se passe dans le grain de pollen des Phanérogames. Ainsi, chez le Méléze la cellule spermatique mère proprement dite se divise trois fois consécutivement en partie très inégales, et les trois petites cellules qui ne tardent pas à s'atrophier complètement au point de devenir « végétatives » ne jouent plus de rôle physiologique après qu'elles sont séparées, absolument comme les globules polaires. De même « la cellule de canal » ventrale qui se sépare de la cellule germinative femelle des Mousses, Fougères et Conifères rappelle complètement, d'après Strasburger, les globules polaires des œufs des animaux. De plus les spermatozoïdes des Mousses et Cryptogames vasculaires éliminent une petite vésicule, avant d'exercer leurs fonctions. Au contraire, les « globules polaires » doivent manquer chez les Cycadées voisines des Conifères, et

1. Fol : *Sur l'origine des cellules du follicule et de l'ovule chez les Ascidies. Comptes rendus*, 28 mai 1883.

2. Roule : *La structure de l'ovaire et la formation des œufs chez les Phallusiadées. Comptes rendus*, 9 avril 1883.

3. Balbiani : *Sur l'origine des cellules du follicule... Zool. Anzeig.*, nos 155, 156.

4. Will : *Ueber die Entstehung des Dotters...*, *Zool. Anzeig.* 1884, nos 167, 168.

dans les œufs des Angiospermes, « on n'a reconnu jusqu'à présent aucun fait comparable à la formation des globules polaires ». Strasburger en conclut que la séparation de certaines parties des cellules germinatives n'est pas nécessaire partout à leur maturation, que par suite nous n'avons pas à voir dans les phénomènes en question un fait fondamental, comme la fécondation elle-même, qui s'opère partout sur la même base morphologique; ce sont simplement des faits nécessaires aux cellules germinatives d'organismes déterminés, pour mettre « dans l'état physiologique nécessaire les noyaux cellulaires destinés à l'acte sexuel ».

Que l'élimination de la partie histogène de la substance nucléaire lors de la maturation des cellules germinatives soit un fait général chez les plantes parce qu'il est fondamental, c'est là une conjecture à laquelle je ne veux pas renoncer uniquement parce que ce fait n'a pas encore été clairement reconnu partout. Le « sac embryonnaire » des Angiospermes est composé de telle sorte qu'on peut bien penser avec Strasburger que « les processus qui précèdent la formation de l'œuf ont déjà un rapport avec le développement sexuel du noyau de l'œuf ». En outre, on pourrait supposer aussi qu'une cellule-œuf de plante est parfois si simple et si peu spécialisée au point de vue histologique, qu'elle n'a pas besoin de contenir du nucléoplasme histogène, spécifique, et qu'elle peut ne contenir plutôt dès son origine que du plasma germinatif. Sa maturation pourrait naturellement aussi ne pas se lier à une expulsion du plasma nucléaire somatique.

J'ai complètement laissé de côté jusqu'ici la discussion de la possibilité d'après laquelle la formation des globules polaires appelle peut-être une tout autre interprétation, une explication purement morphologique. Autrefois on pouvait bien ne voir dans ce fait qu'une réminiscence phylétique, un dernier reste, sans valeur physiologique, d'un processus autrefois des plus importants. Il faudra bien reconnaître aujourd'hui que pour les véritables globules polaires des œufs des animaux, il se produit un processus que sa valeur physiologique ne peut expliquer, je veux parler de la nouvelle division des globules polaires déjà séparés de l'œuf. Dans un grand nombre d'espèces les deux globules polaires éliminés de l'œuf donnent naissance à quatre globules en se divisant tous les deux, et ceux-ci possèdent souvent, — par exemple chez les Limaces observées par Trinchese, — une structure certainement cellulaire. Seulement, cette seconde division n'est pas partout la règle, et il est très invraisemblable qu'un fait qui se passe dans le premier stade de l'ontogénie, et même à

proprement parler avant lui, qui soit par suite une réminiscence de stades phylétiques très anciens, ait pu se conserver jusqu'à nos jours s'il n'a pas une valeur physiologique de la plus haute portée. Si c'était un fait sans valeur physiologique, il aurait disparu depuis longtemps, nous pouvons le dire avec toute assurance, forts de nos connaissances sur la disparition progressive, d'ailleurs très lente mais cependant très certaine aussi, de parties et de processus devenus sans valeur dans le cours de la phylogénie. Nous devons par suite tenir sans aucun doute la formation des globules polaires pour un fait de la plus haute importance physiologique. Mais cela ne veut pas dire qu'il ne puisse y avoir quelque base morphologique, et je suis très éloigné de tenir pour mal fondées les tentatives faites pour le démontrer, comme Buetschli¹ en a récemment réalisé. S'il pouvait se confirmer que nous devons voir dans l'élimination des globules polaires l'élimination du plasma nucléaire histogène de la cellule germinative, il y aurait là aussi une confirmation plus générale de l'idée, qui se lie étroitement à la théorie de la continuité du plasma germinatif, de l'impossibilité d'un retour de l'idioplasma spécialisé au plasma germinatif. Car la nature ne perd pas de substance organisée si celle-ci a encore quelque valeur; quand elle l'élimine, c'est que cette substance n'a tout au plus de valeur que comme aliment (par résorption), et n'en a plus comme substance vivante.

III. — NATURE ESSENTIELLE DE LA PARTHÉNOGÈNESE.

Comme on le sait, la formation des globules polaires a été rattachée à la sexualité des cellules germinales et utilisée pour l'explication de la parthénogénèse. Qu'il me soit permis d'exposer ici l'idée sur la nature de la parthénogénèse que m'ont inspirée les considérations qui précèdent.

Des différentes interprétations de la parthénogénèse qui ont surgi jusqu'à présent, l'hypothèse formulée par Minot et Balfour l'emporte par sa simplicité et par sa clarté. De fait, elle découle naturellement et pour ainsi dire d'elle-même si la supposition de ces savants d'après laquelle le globule polaire est la partie mâle d'une cellule-œuf hermaphrodite, est exacte. Un œuf qui a perdu sa moitié mâle ne peut se développer en embryon, il faut donc

1. Buetschli ; *Gedanken ueber die morphologische Bedeutung der sog. Richtungskörperchen. Biol. Centralblatt*, t. VI, p. 5; 1884.

qu'il reçoive de nouveau par la fécondation une nouvelle partie mâle. Réciproquement un œuf qui n'élimine pas sa moitié mâle pourra se développer sans fécondation, et on arrivera par cette voie tout simplement à la conclusion que la parthénogenèse est le résultat de la non-élimination des globules polaires. Balfour a dit expressément que « la fonction de l'œuf consistant à produire des corps polaires a été acquise par lui précisément pour empêcher la parthénogenèse ». (*Comparative Embryology*, p. 63.)

Je ne puis naturellement pas partager cette manière de voir, puisque pour moi l'élimination des globules polaires n'est que l'expulsion du plasma nucléaire ovogène qui était le facteur du développement histologique de la structure spécifique de la cellule-œuf. Je dois admettre que la maturation est exactement la même pour l'œuf parthénogénétique que pour l'œuf qui a besoin d'être fécondé, et que pour tous deux le plasma nucléaire ovogène doit être éliminé d'une façon ou de l'autre avant que le développement embryonnaire ne puisse commencer.

Malheureusement la preuve réelle de cette supposition n'est pas encore aussi complète qu'il serait à souhaiter; de plus nous ne savons toujours pas si dans les œufs parthénogénétiques, il y a ou non élimination de globules polaires, car nous n'avons aucun cas dans lequel la chose ait été constatée avec une certitude complète¹. Cette absence, à vrai dire, n'est pas un argument pour les adversaires, car les espèces dont les œufs parthénogénétiques n'ont pas laissé reconnaître de globules polaires sont toutes celles dans les œufs (sexuels) desquelles on n'a pas vu non plus de globules polaires. Bien que ce point de l'élimination de globules polaires dans la parthénogenèse soit encore obscur, on doit cependant tenir pour certain que les phénomènes de la maturation des œufs d'animaux, — qu'ils soient d'ailleurs liés ou non à l'élimination de globules polaires, — sont les mêmes pour les œufs parthénogénétiques et pour les œufs exigeant la fécondation, d'une seule et même espèce. Cela résulte avant tout, à mon avis, des phénomènes de reproduction des abeilles, chez lesquelles le même œuf, ainsi qu'on le démontre, peut ou bien être fécondé, ou bien se développer parthénogénétiquement.

Si donc nous voyons que les œufs de plusieurs espèces jouissent de la faculté de se développer même sans fécondation, tandis que ceux des autres espèces ne le peuvent pas, il faut que la diffé-

1. La formation de globules polaires dans les œufs parthénogénétiques est maintenant établie: voir la note à la fin de cet Essai, et voir le mémoire *Sur le nombre des Globules Polaires*, qui fait suite à celui-ci.

rence entre les œufs des deux sortes réside dans autre chose que dans le genre de transformation de la vésicule germinative en noyau de segmentation. Mais il y a des faits qui établissent d'une façon décisive que cette différence doit résider dans des relations soumises à des oscillations, en plus ou en moins, en un mot qu'elle a sa base dans des différences de quantité et non pas de qualité. Toute une série d'insectes se reproduit exceptionnellement par la parthénogenèse, — beaucoup de papillons, par exemple, — mais jamais il n'arrive que tous les œufs pondus par une femelle qui ne s'est pas accouplée puissent se développer : une partie d'entre eux, le plus souvent une très petite partie, se développe seule, tandis que les autres périssent. Parmi ces derniers, il y en a aussi qui commencent leur développement embryonnaire sans pouvoir l'achever, et le point auquel ils s'arrêtent dans leur développement est variable. De même les œufs d'animaux supérieurs, comme on le sait, peuvent, bien que n'ayant pas été fécondés, traverser les premières phases de la segmentation. Leuckart¹ l'a montré pour l'œuf de grenouille, Oellacher² pour l'œuf de poule, et Hensen³ pour l'œuf des mammifères.

Dans les cas de ce genre ce qui manque, ce n'est pas l'impulsion, l'excitation au développement, c'est la force de l'achever. Comme toute force se lie à la matière, j'en conclus qu'il y a ici trop peu de cette matière dont l'influence effectue la constitution de l'embryon par la transformation du plasma nutritif. Cette substance est le plasma germinatif du noyau de segmentation. J'ai admis plus haut que ce plasma germinatif se modifie de lui-même au cours de l'ontogénie parce qu'avec une nourriture suffisante fournie par le plasma cellulaire chaque état résulte nécessairement du précédent. Pour moi les choses se passent de la façon que voici : à chaque division cellulaire, pendant la production de l'embryon, il survient des modifications dans la constitution du plasma nucléaire, et elles sont les mêmes dans les deux moitiés du nucléus, ou bien elles sont de nature différente. Il se forme ainsi, par suite, — en faisant abstraction pour le moment de la petite quantité de plasma germinatif qui demeure non modifié, parce qu'il est réservé pour la formation des cellules germinatives, — une grande quantité de différents degrés de développement du plasma nu-

1. R. Leuckart, dans l'article *Zeugung* du *Handb. der Physiologie* de R. Wagner, 1853, t. IV, p. 958.

2. Oellacher : *Die Veränderungen des unbefruchteten Keims des Hühnchen-
eies. Zeitsch. f. wiss. Zool.*, t. XXII, p. 181.

3. Hensen : *Centralblatt*, 1869, n° 26.

cléaire somatique qu'on pourrait désigner par 1, 2, 3, 4 jusqu'à n , et dont chacun contient des cellules d'autant plus différentes que le développement est plus avancé, que le degré atteint est plus élevé. Ainsi, par exemple, les deux premières sphères de segmentation représenteraient le premier degré du plasma nucléaire somatique, degré qui d'après sa structure moléculaire ne se distingue pas encore d'une façon notable du plasma nucléaire du noyau de segmentation; les quatre premières sphères de segmentation représenteraient le deuxième degré, les huit suivantes le troisième, etc. Il est clair que la structure moléculaire du plasma nucléaire doit, à chaque degré nouveau, s'éloigner davantage de celle du plasma germinatif, et qu'en même temps les cellules de chaque degré nouveau doivent s'écarter de plus en plus les unes des autres dans la structure moléculaire de leur plasma nucléaire. Au commencement du développement, chaque cellule devra jouir de son plasma nucléaire propre, car le cours ultérieur du développement est spécial à chaque cellule. Ce n'est que dans les phases ultérieures que des cellules équivalentes, ou presque telles, se forment en grand nombre, cellules dans lesquelles il nous faut aussi supposer l'existence d'un nucléoplasme équivalent.

Si nous pouvions supposer que pour l'achèvement de tout ce processus de la différenciation ontogénique du plasma germinatif il faut que le noyau de segmentation contienne une quantité déterminée de ce plasma germinatif, et, de plus, que cette quantité de plasma germinatif est soumise à des oscillations, nous comprenons pourquoi tel œuf n'entre en développement qu'après avoir été fécondé, pourquoi tel autre commence bien à se développer mais sans pouvoir aller jusqu'au bout, tandis qu'un troisième achève son développement. Nous comprenons aussi pourquoi l'un ne parcourt que les premières phases de la segmentation pour s'arrêter ensuite, pourquoi le second fait encore quelques pas de plus, et pourquoi le troisième se développe presque jusqu'à l'achèvement de l'embryon. Cela doit dépendre de la quantité de plasma germinatif que l'œuf avait à sa disposition au commencement du développement, le développement devant s'arrêter dès que le plasma nucléaire n'est plus en état de tirer de lui-même le degré suivant, de se prêter à la segmentation nucléaire suivante.

A un point de vue général cette théorie pourrait lever beaucoup de difficultés, parce qu'elle permettrait d'expliquer l'origine phylétique de la parthénogenèse, et de se faire une idée de la façon dont il faut comprendre la production particulière, souvent abrupte et en apparence arbitraire, de cette parthénogenèse. J'ai déjà fait

remarquer dans mes travaux sur les Daphnies que la parthénogenèse des Insectes et des Crustacés n'est pas, en tout cas, quelque chose de primordial, et transmis de tout temps par l'hérédité, c'est une disposition acquise. Comment pourrait-elle autrement être tantôt présente, tantôt absente chez des espèces et des genres voisins, comment existerait-elle chez des femelles qui possèdent bien l'ensemble des organes sexuels, mais à qui ne correspondent point des mâles ? Je ne veux pas rappeler ici tous les arguments que j'ai invoqués pour tenter de démontrer cette idée ; mais chez les Daphnies, précisément, on peut conclure avec une grande certitude, parce que leurs ancêtres, les Phyllopoètes et les Estucrières, vivent encore aujourd'hui, et qu'ils ne jouissent pas de la parthénogenèse. D'une façon générale, chez les Daphnies toute l'origine phylétique de la parthénogenèse est bien plus claire que partout ailleurs. La conclusion est plus positive pour les Daphnies que pour tous les autres groupes, — à l'exception des Aphides, — et il paraît certain que la parthénogenèse est une disposition extraordinairement avantageuse pour certaines conditions d'existence d'une espèce, mais qui ne se produit qu'autant qu'elle est utile ; en outre, il paraît certain que, chez ce groupe du moins, la parthénogenèse a été possible pour chaque espèce, et a pu se produire dès qu'elle a été utile. Ceci se comprendrait facilement s'il suffit d'un excédent de plasma germinatif pour rendre capable de développement un œuf qui n'a pas été fécondé.

Si nous recherchons maintenant les bases de cette hypothèse, on pourra sans s'inquiéter davantage admettre comme exacte une partie des suppositions d'après lesquelles il se produit des oscillations dans la quantité du plasma germinatif du noyau de segmentation, parce qu'il n'y a pas en général d'identité absolue pour une partie quelconque d'individus différents. Aussi dès que ces oscillations sont telles que la parthénogenèse se produit, celle-ci peut, par la sélection, devenir la forme dominante de reproduction de l'espèce, ou de certaines générations de l'espèce. Mais l'idée que la masse du plasma germinatif contenu dans le nucléus de segmentation fait pencher la balance, est-elle exacte, ou présente-t-elle simplement un certain degré de vraisemblance, ou n'est-elle pas en contradiction avec les faits ?

Au premier abord cette supposition paraît se heurter à des difficultés. On objectera que le commencement et l'achèvement de la formation embryonnaire ne peuvent pas dépendre de la masse du plasma nucléaire dans le noyau de segmentation, puisque cette masse peut s'accroître à chaque instant par croissance. Nous

voyons, comme on sait, la substance nucléaire se multiplier pendant la formation embryonnaire dans une proportion extraordinaire et avec une promptitude surprenante; un calcul approximatif m'a montré, par exemple, que dans l'œuf d'un *Cynips* la masse nucléaire au commencement de la formation du blastoderme, alors qu'il y a 26 noyaux, représente déjà sept fois la masse du noyau de segmentation. Comment supposer que la formation embryonnaire puisse être arrêtée par le manque de substance nucléaire, et s'il est possible que ce défaut de substance existe, comment le développement pourrait-il commencer du tout? On pourrait présenter les choses de la façon que voici : si d'une façon générale, il y a du plasma germinatif en quantité suffisante pour commencer la segmentation, il doit suffire aussi pour achever le développement, car il s'accroît d'une façon continue, et devrait par suite pouvoir demeurer toujours à la hauteur de sa tâche, comme au début quand il provoqua la première segmentation; si au contraire à chaque degré ontogénique la masse du plasma nucléaire suffit exactement pour provoquer la phase suivante, l'ensemble de l'ontogénie devrait nécessairement se terminer.

L'erreur de cette déduction consiste dans ce fait qu'elle suppose l'accroissement de la substance nucléaire illimité et non conditionné. En réalité, l'intensité de l'accroissement dépend plutôt — abstraction faite de la qualité du noyau et de l'alimentation, que nous mettrons sur un pied d'égalité — de la quantité de la substance nucléaire avec laquelle commencent l'accroissement et la segmentation. Il doit y avoir un optimum de quantité au moment où l'accroissement nucléaire marche le plus vite et le plus facilement, et cet optimum coïncidera avec les dimensions normales du noyau de segmentation. Ces dimensions suffisent pour produire, à une époque déterminée et dans des conditions extérieures déterminées, la substance nucléaire nécessaire à la constitution de l'embryon, et à déterminer la longue série des divisions cellulaires. Le noyau de segmentation est-il plus petit, mais assez gros cependant pour entrer en division? les noyaux des deux premières cellules embryonnaires demeureront un peu plus en deçà de leur grosseur normale parce que l'accroissement du noyau de segmentation pendant et après la division sera moins rapide à cause de l'insuffisance de sa grosseur. Mais comme les noyaux ne connaissent point l'état de repos pendant la formation embryonnaire, et s'acheminent sans cesse vers une division nouvelle, ils doivent dans ce cas demeurer toujours plus en deçà de la grosseur normale à chaque stade successif; et leur accroissement doit

toujours perdre de son intensité, à mesure qu'ils restent plus petits. Finalement, il doit survenir un moment où ces noyaux ne sont plus en état de se diviser, ou du moins ne peuvent plus obliger le corps cellulaire à se segmenter encore.

Le premier moment important pour le développement embryonnaire est la maturité de l'œuf, la transformation de la vésicule germinative en fuseau nucléaire, et l'élimination du plasma nucléaire ovogène par la séparation des globules polaires, ou par un phénomène analogue. La production de ce fait même doit avoir une cause, et j'ai cherché plus haut à montrer qu'elle peut résider dans les proportions quantitatives des deux sortes de nucléoplasma alors existantes dans l'œuf. Il me paraît que la quantité de plasma germinatif, d'abord petite, s'accroît progressivement, et qu'elle tient finalement pied au plasma ovogène. Je ne veux pas développer davantage cette idée, les faits ne fournissent pas une base suffisante encore, mais, d'une façon générale, il se produit une opposition de forces pendant la division, et il semble que ce soit là la cause de la division nucléaire, et Roux¹ peut très bien être dans le vrai quand il rapporte cette opposition à des forces électriques. Quoi qu'il en soit, il y a un fait qui est hors de doute, c'est que le développement de cette opposition dépend d'états intérieurs du noyau lui-même, qui se développent pendant la croissance. Il ne peut dépendre uniquement de la masse du filament nucléaire que le noyau entre ou non en division, car autrement il ne pourrait se produire deux divisions immédiatement consécutives, comme cela a lieu précisément à l'élimination des deux globules polaires, et lors de la division subséquente de ces globules polaires après leur séparation. Des états intérieurs du noyaux doivent, à côté du facteur quantité, jouer un rôle essentiel. La quantité seule ne détermine pas nécessairement la segmentation nucléaire, car autrement la vésicule germinative se diviserait longtemps avant la maturation de l'œuf, puisqu'elle contient beaucoup plus de plasma nucléaire que le noyau de l'œuf par exemple, après élimination des deux globules polaires, noyau qui dans la plupart des cas est incapable de continuer à se diviser. Mais d'un autre côté la masse joue, elle aussi, un rôle essentiel dans la division : nous en avons la preuve dans la production instantanée du noyau de segmentation après la conjugaison des noyaux mâle et femelle. On peut comparer l'action de la fécondation à celle de l'étincelle qui tombe sur un tonneau de poudre : dans un cas la masse fait ex-

1. W. Roux : *Ueber die Bedeutung der Kerntheilungsfiguren*, Leipzig, 1883.

plosion, dans l'autre la segmentation commence. Beaucoup de naturalistes inclinent aujourd'hui même à rapporter la répulsion polaire qui se traduit par la segmentation nucléaire immédiatement après le moment de la fécondation, à l'antagonisme de la partie femelle et de la partie mâle. Toutefois il faut ne pas oublier que la répulsion polaire à chaque segmentation nucléaire, repose, d'après les importantes découvertes de Flemming et de Van Beneden, non pas sur l'antagonisme des anses mâles et femelles, mais sur l'antagonisme et la répulsion respective des deux moitiés de la même anse. Les anses paternelles et les anses maternelles demeurent toujours ensemble et se divisent ensemble à travers toute l'ontogénie.

Qu'est-ce donc qui détermine la production de la segmentation nucléaire immédiatement après la fécondation, et qu'est-ce qui fait que l'une ne va point sans l'autre dans la plupart des cas? Il n'y a qu'une explication possible; il faut supposer que la masse du noyau s'est subitement doublée par suite de la conjugaison. Ce n'est pas dans la différence entre le noyau du père et celui de la mère qu'on peut chercher une explication, quand même cette différence serait d'une nature tout à fait inconnue et mystérieuse, parce que précisément la répulsion polaire se développe non pas entre la moitié du noyau paternel et la moitié du noyau maternel, mais entre chacune des moitiés du même noyau. Nous sommes donc obligés de conclure que l'accroissement de la masse du noyau fournit une impulsion à la segmentation à laquelle il y avait déjà prédisposition. Je ne vois pas à cette supposition de difficultés théoriques, et c'est une hypothèse toute naturelle que celle d'après laquelle, à côté des conditions intérieures du noyau la proportion de la masse de celui-ci par rapport au corps cellulaire doit entrer en considération. On peut supposer, il est peut-être même probable, que le noyau entre en division dès que son idioplasme possède une certaine puissance, sans porter atteinte à la supposition émise plus haut, d'après laquelle certains états intérieurs de la substance nucléaire sont requis pour que la division puisse avoir lieu. Ces états peuvent se présenter sans que la division se produise, parce que la proportion exacte entre les masses nucléaire et cellulaire, ou bien entre les différentes sortes d'idioplasma du noyau, n'est pas encore réalisée. C'est ainsi que je m'imagine que cette proportion n'existe pas dans l'œuf qui a besoin de la fécondation après l'élimination de la substance nucléaire ovogène, c'est-à-dire des globules polaires. Le fait de cette élimination démontre justement que la masse du noyau suffisait auparavant pour déterminer la segmentation, mais qu'elle ne suffit plus à produire ce résultat.

Un exemple rendra mon idée plus claire. Chez l'*Ascaris megalcephala*, la substance nucléaire du pronucléus femelle forme deux anses, celle du pronucléus mâle en fait de même deux autres; le noyau de segmentation contient donc quatre anses ainsi que les premières cellules de segmentation. Supposons maintenant que la première segmentation nucléaire dans le développement embryonnaire demande autant de substance nucléaire qu'il en faut pour la formation de quatre anses, il suit qu'un œuf qui ne peut tirer de son réticulum nucléaire que deux ou trois anses ne pourra se développer par la parthénogenèse; il ne pourra même pas effectuer la première division. Admettons que quatre anses suffisent pour commencer la segmentation nucléaire, mais que pour l'achèvement de l'ensemble de l'ontogénie (d'une espèce déterminée) quatre anses de grosseur et de volume déterminés soient nécessaires: les œufs dont le nucelle possède tout juste la quantité de substance suffisante pour se partager en quatre segments pourront bien opérer la première division, peut-être encore aussi la seconde, la troisième, la vingtième, mais à un point quelconque de l'ontogénie la substance nucléaire deviendra insuffisante, et le développement s'arrêtera. Ce serait là ce qui se passe dans les œufs qui entrent bien en développement, sans fécondation, mais chez qui celui-ci s'arrête avant la fin. On pourrait comparer ce ralentissement de développement qui finit par aboutir à un arrêt complet à une sorte de train de chemin de fer qui doit atteindre une série de correspondances, et qui va trop lentement par suite de l'insuffisance de la machine. Il atteint encore, bien qu'avec quelque retard, la première correspondance, peut-être même la seconde ou la troisième, quoique avec un plus grand retard, mais finalement, — comme le retard augmente toujours, — il la manque. La substance nucléaire s'accroît sans interruption pendant le développement, mais la rapidité de son accroissement dépend de deux facteurs, de sa propre masse et de l'alimentation. L'alimentation dépend, pendant le développement de l'œuf, de la masse initiale du corps cellulaire; cette masse ne peut pas être accrue, et si elle était trop petite dès le commencement, elle deviendra à chaque stade toujours plus insuffisante, puisque son accroissement est moindre que ce qu'il aurait dû être avec une masse initiale normale, et à chaque phase l'écart d'avec la masse normale il devra toujours s'accroître comme le retard pour ce train de chemin de fer qui arrive sans cesse plus tard aux stations de correspondance, parce que sa machine, quand même elle est chauffée au maximum, ne peut fournir la vitesse normale.

On m'objectera que quatre anses pourraient ne pas être nécessaires à la segmentation du noyau chez l'*Ascaris*, puisqu'à l'élimination des globules polaires, il se produit une segmentation nucléaire d'où résulte l'apparition du pronucléus femelle avec deux anses seulement. Cela prouve simplement que quatre anses ne sont pas nécessaires pour toutes les segmentations, et cela ne renverse pas du tout la supposition d'après laquelle, pour la division du noyau de segmentation, cette masse déterminée dont les quatre anses représentent l'expression visible n'est pas indispensable. Il ne faut pas cependant perdre complètement de vue la substance cellulaire; bien qu'elle ne soit pas le véhicule des tendances héréditaires, elle est cependant nécessaire pour chaque modification du noyau, et exerce certainement à un haut degré une action modificatrice. Ce n'est pas pour rien que dans tous les œufs d'animaux que nous connaissons la vésicule germinative monte à l'époque de la maturation à la surface de l'œuf et achève là sa transformation; il est manifeste qu'elle y est soumise de la part du corps cellulaire à de tout autres influences qu'au centre de l'œuf, et une segmentation cellulaire aussi inégale que celle dont résulte l'élimination des globules polaires ne pourrait certainement pas se produire si le noyau demeurait au centre de l'œuf. Mais ceci n'empêche pas que la substance nucléaire de l'œuf après l'élimination des globules polaires pourrait être plus grosse, et former les quatre anses nécessaires. Des œufs chez lesquels la masse du noyau de l'œuf, — le plasma germinatif, — serait assez volumineuse pour la formation des quatre anses requises, pourraient atteindre leur grosseur normale comme s'ils avaient été formés par fécondation; ce seraient des œufs qui pourraient et devraient se développer par voie parthéno-génétique.

Naturellement nous ne prenons le chiffre 4, pour les anses, qu'à titre d'exemple; nous ne savons pas encore pour le moment s'il y a partout exactement quatre anses dans le nucléus de segmentation¹. Bien que les considérations qui précèdent reposent par leurs détails sur une hypothèse arbitraire, je dois tenir pour exacte l'idée fondamentale que c'est la masse du noyau qui, *ceteris paribus*, décide du développement de l'œuf, et c'est là une conclusion qui résulte de faits positifs. Il n'est pas impossible qu'on réussisse à démontrer directement l'exactitude de cette supposition. Si l'on réus-

1. Nous savons maintenant que le nombre des anses varie considérablement chez différentes espèces, même appartenant au même groupe (les Nématodes, par exemple). — A. W. 1888.

sit à découvrir pour une seule et même espèce le nombre des anses nucléaires du noyau de segmentation formé par fécondation, et celui des anses qui se forment lors de la parthénogenèse, on pourra conclure. On m'objectera peut-être la reproduction chez les abeilles. Chez elles le même œuf donne ici un individu femelle, là un mâle, selon qu'il a été fécondé ou non. L'œuf susceptible de fécondation peut, s'il ne reçoit pas de spermatozoaire, se développer parthénogénétiquement. Il est au pouvoir de la reine fécondée de produire des mâles ou des femelles, puisqu'elle pond l'œuf non fécondé, et que celui-ci n'est fertilisé que si elle le veut bien. Elle « sait à l'avance »¹ si l'œuf en se développant sera femelle ou mâle, et dépose les uns dans des cellules d'ouvrières et de reines, les autres dans des cellules de mâles. D'après les découvertes de Leuckart et de Siebold, tous les œufs sont en eux-mêmes susceptibles de se développer en mâles, et ne sont transformés en femelles que par la fécondation. La chose paraît incompatible avec ma théorie à l'égard de la cause de la parthénogenèse, car si le même œuf peut réellement, avec le même contenu, et surtout avec le même noyau de segmentation, se développer sexuellement ou parthénogénétiquement, il faut que l'aptitude au développement parthénogénétique ait sa raison ailleurs que dans la quantité du plasma germinatif. C'est là l'apparence, mais je crois que la réalité diffère. Je ne doute pas du tout que le même œuf ne puisse se développer indifféremment avec ou sans fécondation. Par l'étude attentive des nombreuses et excellentes recherches sur ce point, qui, sans parler des savants nommés plus haut, ont été conduites aussi d'une façon remarquable par Bessels², j'ai acquis la conviction de l'exactitude et de la solidité de cette proposition. Il faut reconnaître explicitement que le *même* œuf qui, non fécondé, se développe en abeille mâle, donne des ouvrières ou des reines quand il a été fécondé. Une des expériences en particulier de Bessels est très concluante à cet égard. Il a coupé les ailes à une jeune reine, la rendant par là impropre au vol nuptial, et a observé que tous les œufs qu'elle pondait donnaient des individus mâles. Il avait entrepris cette expérience dans un autre but, voulant démontrer que les œufs non fécondés donnent des abeilles mâles:

1. C'est ainsi que s'expriment les éleveurs d'abeilles, par exemple le méritant de Berlepsch; pour parler d'une façon plus précise, il faudrait dire naturellement que la vue d'une cellule de mâle excite l'abeille à pondre un œuf non fécondé, la vue d'une cellule d'ouvrière ou de reine à pondre un œuf fécondé.

2. E. Bessels: *Die Landois'sche Theorie widerlegt durch das Experiment. Zeitschr. f. wiss. Zool.* t. XVIII, p. 124, 1868.

mais comme de jeunes reines qui ont été fécondées ne pondent normalement que des œufs femelles, c'est-à-dire fécondés, l'expérience démontre en même temps la proposition précédente, car ces mêmes œufs mûrissant tout d'abord auraient été fécondés si la reine avait été fécondée. La supposition que la reine procrée à une certaine époque des œufs exigeant la fécondation, et à une autre des œufs parthénogénétiques, est complètement exclue par cette expérience : les œufs doivent être tous exactement de la même espèce, il n'y a pas de différence entre ceux qui sont fécondés et ceux qui ne le sont pas.

Résulte-t-il cependant de là que la masse du plasma germinatif ne peut pas être, dans le noyau de segmentation, le facteur qui détermine le commencement du développement embryonnaire? Je ne crois pas. On peut très bien imaginer que le noyau de l'œuf après s'être débarrassé du plasma nucléaire ovogène peut être complété en nucléus de segmentation de deux manières, ou bien par conjugaison avec un noyau spermatique; ou bien par simple croissance jusqu'au double de sa masse. Il y a si peu d'in vraisemblance à cette dernière supposition qu'on est porté plutôt à demander pourquoi une telle croissance ne se produit pas chez tous les œufs non fécondés? Il n'y a qu'à répondre à cela que la nature recherche généralement la reproduction sexuelle, et qu'il n'était possible d'empêcher la parthénogenèse constante et universelle qu'en condamnant à la stérilité les œufs qui ne seraient pas fécondés. Ce résultat a été atteint grâce au fait que le noyau de l'œuf a perdu, après élimination du plasma nucléaire ovogène, la faculté de s'accroître.

Le cas de l'abeille prouve bien que la différence entre les œufs qui ont besoin de la fécondation et ceux qui peuvent s'en passer, se produit seulement après la maturation de l'œuf, et après l'élimination du plasma ovogène. L'accroissement du plasma germinatif ne peut pas s'être produit auparavant, car autrement le noyau de l'œuf inaugurerait toujours à lui seul le développement embryonnaire, et l'œuf serait généralement, selon toute vraisemblance, incapable de fécondation. Car la relation entre le noyau de l'œuf et le noyau spermatique repose évidemment sur ce fait que chacun d'eux est insuffisant, en soi, et a besoin d'être complété. Si cette opération avait été faite précédemment, ou bien le noyau de l'œuf n'exercerait plus d'attraction sur le noyau spermatique, ou bien, — comme dans les intéressantes expériences de Føl sur la fécondation par plusieurs spermatozoïdes, — il y aurait conjugaison, et elle aurait pour conséquence la malformation de

l'embryon. Je crois avoir montré en son temps¹ que chez les Daphnies les œufs d'été non seulement se développent parthénogénétiquement, mais qu'ils ne sont jamais fécondés, et la raison en est peut-être dans ce fait qu'ils ne sont pas susceptibles de fécondation parce que leur noyau de segmentation est déjà formé. Chez les abeilles le noyau de l'œuf qui se forme aux dépens de la vésicule germinative lors de la maturation de l'œuf se conjuguera donc avec un noyau spermatique, ou bien, — s'il n'arrive à l'œuf aucun spermatozoaire, — par ses propres forces il s'accroîtra jusqu'à doubler sa masse, atteignant ainsi les dimensions du noyau de segmentation. La sexualité mâle ou femelle de l'embryon est un fait qui n'entre pas ici en considération.

Il est clair qu'un tel accroissement du plasma germinatif dépend bien tout d'abord de l'alimentation du noyau, c'est-à-dire, et par conséquent, du corps cellulaire, mais il dépend en première ligne des états intérieurs du noyau lui-même, de son aptitude à s'accroître. Il faut admettre que cette faculté joue là le rôle principal, parce que partout dans la nature organisée la limite imposée à la croissance dépend d'états intérieurs du corps en croissance, et ne peut être reculée que dans une faible mesure par des différences dans l'alimentation. L'acquisition phylétique de la faculté de se développer par la parthénogenèse dépendra donc d'une modification dans la faculté de croissance possédée par le noyau de l'œuf.

La conception qui précède de la parthénogenèse se rapproche en général de la manière de voir de Strasburger, en ce sens qu'il attribue l'absence du développement parthénogénétique à la trop petite quantité de plasma nucléaire qui demeure dans l'œuf après l'élimination des globules polaires, mais elle s'en éloigne en ce sens qu'il ne voit la cause de cette production de la parthénogenèse que dans un accroissement du plasma nucléaire qui acquiert la grosseur normale du noyau de segmentation. Strasburger suppose que « des conditions d'alimentation particulièrement favorables contrebalancent le manque d'idioplasma nucléaire », tandis que l'alimentation me semble à moi ne jouer qu'un rôle secondaire, puisque, chez les abeilles, le même œuf peut se développer par la fécondation ou par la parthénogenèse, et que, par suite, les conditions d'alimentation du noyau sont les mêmes dans les deux cas. D'après Strasburger, il y a pour la parthénogenèse trois explications possibles. Tout d'abord, il se peut que l'idioplasma du noyau de l'œuf se complète grâce à une nourriture particulière-

1. *Daphniden*, 6^e partie, p. 324.

ment favorable. Mais, il faut bien le dire, ceci nous oblige à nous demander pourquoi une partie de cet idioplasma devrait être éliminée, si elle redevient nécessaire immédiatement après? Ceci ne peut s'expliquer que par la supposition faite plus haut, que le plasma nucléaire éliminé est d'une autre constitution que celui qui se forme ensuite. A la vérité nous ne savons pas encore d'une façon certaine, si pour les œufs qui présentent la parthénogenèse, il y a un globule polaire d'éliminé, mais nous savons que l'œuf de l'abeille traverse les mêmes phénomènes de maturation, qu'il soit fécondé ou non. Dans la seconde hypothèse de Strasburger, « la moitié [ou, pour parler plus exactement, le quart] de l'idioplasma du noyau de l'œuf suffit dans certaines conditions favorables à mettre en train les processus de développement dans le cyto-idioplasma ». Ceci est à peine admissible. Quant à la troisième hypothèse d'après laquelle « le cyto-idioplasma nourri par son entourage augmente de volume et contraint le noyau de l'œuf à entrer en division », elle présuppose que le corps cellulaire donne l'impulsion pour la division nucléaire, ce qui n'est pas encore démontré. Les faits me semblent plutôt démontrer que le corps cellulaire n'a pour le noyau que la valeur d'un milieu nutritif, et les observations de Strasburger et de Fol me semblent plutôt confirmer cette manière de voir. Si des noyaux spermatiques surnuméraires pénètrent dans l'œuf, ceux-ci peuvent, sous l'influence nourissante du corps cellulaire, devenir des centres d'attraction, et former un amphiaster, c'est-à-dire faire le premier pas vers la segmentation du noyau et de la cellule. Ils ne peuvent régir le corps cellulaire tout entier, et le forcer à se diviser, mais ils se font une certaine sphère d'influence après qu'ils ont acquis une certaine grandeur aux dépens du corps cellulaire. Strasburger a parfaitement raison de voir là une « parthénogenèse partielle »; mais il est à croire que tout noyau ovulaire passera par une parthénogenèse de ce genre, avec cette particularité que celle-ci ne pourra devenir une parthénogenèse totale dans tous les cas où, — comme dans les observations de Fol sur les noyaux spermatiques surnuméraires, — le noyau ne peut pas, avec la force d'assimilation qui lui est départie, atteindre les dimensions requises. Ce n'est pas la cellule qui oblige le noyau à se diviser, c'est au contraire le noyau qui contraint la cellule. Ce serait une erreur complète de croire que des œufs parthénogénétiques doivent avoir à leur disposition une plus grande quantité d'aliments pour pouvoir mieux nourrir le noyau. Les œufs parthénogénétiques de certaines Daphnies (*Bythotrephes*, *Polyphemus*) sont beaucoup plus

petits que les œufs d'hiver des mêmes espèces, à qui la fécondation est nécessaire. Aussi-ce est une erreur de la part de Strasburger de considérer comme établi avec certitude le fait que des conditions favorables d'alimentation déterminent chez les Daphnies un développement parthénogénétique, tandis que des conditions défavorables provoquent la formation d'œufs ayant besoin de la fécondation. Sans doute Carl Düsing (1884) a cherché, avec habileté et pénétration, dans son remarquable *Regulierung des Geschlechtsverhaeltnisses*, à prouver par mes essais et mes observations sur la reproduction des Daphnies, que « selon l'intensité de l'alimentation dans l'ovaire, ce sont des œufs d'hiver ou des œufs d'été qui se forment, » mais je ne crois pas qu'il y ait réussi, et il est certain que cette proposition a besoin de confirmation. J'ai bien observé que chez les Daphnies (*Sida*) affamées parce qu'on ne peut leur procurer la nourriture nécessaire en captivité, les œufs en maturation se désagrègent dans les ovaires et sont résorbés. Ces animaux prolongent donc dans une certaine mesure leur propre existence aux dépens de celle de leur descendance, mais on se tromperait complètement si l'on voulait, avec Düsing, de l'analogie qui existe entre ces follicules ovulaires qui disparaissent, et les groupes de cellules germinatives qui se détruisent normalement à la formation des œufs d'hiver, conclure que des œufs d'hiver se seraient formés à un degré d'inanition moindre. Düsing cite plus loin ma remarque accessoire que la formation d'œufs d'hiver chez les Daphnies s'est produite plus souvent dans des aquariums que « j'avais négligé depuis longtemps d'examiner, et dans lesquels une nombreuse descendance s'était amassée ». Il conclut, complètement à tort, à un manque de nourriture dans ces vases abandonnés, et si j'avais pu prévoir pareille conclusion, j'aurais pu facilement la prévenir en ajoutant que dans ces mêmes vases, il se produisait un développement rapide d'algues différentes, de telle sorte que la nourriture, loin d'y faire défaut, y était en surabondance. J'ai d'ailleurs fait depuis des expériences directes dans lesquels je nourrissais aussi peu que possible les femelles vierges : dans aucun cas, elles n'ont procédé à la reproduction sexuelle¹.

Il faut une certaine somme de parti pris pour ne pas voir que la genèse des deux sortes d'œufs exclut précisément l'hypothèse d'après laquelle les œufs sexuels seraient dus au manque ou à la mauvaise qualité de l'alimentation. Les œufs d'hiver qui ont

1. J'ai l'intention de publier ailleurs ces expériences, avec d'autres observations.

besoin d'être fécondés sont toujours plus gros que les « œufs d'été » parthénogénétiques, ayant beaucoup plus que ceux-ci besoin de substances alimentaires. Chez la *Moina*, par exemple, il faut pour la formation d'un œuf d'hiver plus de 40 grosses cellules alimentaires, et pour celle d'un œuf d'été trois suffisent! Düsing connaît ces faits et il les cite. Comment la formation des œufs d'hiver pourrait-elle dépendre de la mauvaise qualité de l'alimentation, puisque l'époque de cette formation est précisément celle où les aliments abondent le plus? Chez toutes les *Moina*, lacustres, par exemple, la reproduction sexuelle apparaît vers l'automne, les œufs d'hiver sont ici de vrais œufs d'hiver destinés à conserver l'espèce pendant cette saison. Mais à aucune époque de l'année, il n'y a autant de nourriture pour les Daphnies qu'aux mois de septembre et d'octobre, et souvent même au cœur de novembre (dans l'Allemagne du Sud). A cette époque les eaux sont, pour de nombreuses espèces, remplies de produits de décomposition végétale et animale, et pour les *Polyphemidæ* rapaces pullulent toutes sortes de Crustacés, de Rotifères et d'Infusoires: comment la nourriture pourrait-elle donc manquer? Quiconque pêche à l'automne avec un filet fin dans nos eaux douces, est tout étonné de la prodigieuse abondance des animaux inférieurs, et on le serait bien davantage si l'on était en état de comparer cette richesse à la pauvreté de la population des mêmes localités au printemps. Mais au printemps et en été les Daphnies en question se reproduisent parthénogénétiquement. Je suis très éloigné de regarder mes expériences sur les Daphnies comme définitives et comme concluantes, et je l'ai déjà dit en les publiant; mais je crois cependant avoir établi par elles que des influences directes, atteignant l'individu isolé, qu'elles s'appellent alimentation, température ou autrement, ne décident pas du genre des œufs qui sont procréés, mais que cette nature des œufs dépend de l'influence indirecte des conditions d'existence, avant tout de la moyenne de la fréquence des événements nuisibles, anéantissant des colonies entières, tels que le froid de l'hiver ou la sécheresse de l'été. Je ne puis que renvoyer Düsing à mes objections formulées contre Herbert Spencer¹, qui, lui aussi, avait exposé ce point de vue que « la diminution d'aliments a pour conséquence la reproduction sexuelle. »

Sans doute une de mes observations paraît confirmer cette ma-

1. Weismann : *Daphniden*, VII^e partie, p. 329; Herbert Spencer : *Principes de Biologie*.

nière de voir, mais c'est seulement à condition de la prendre d'une façon tout à fait indépendante. Je veux parler de ce qui se passe chez la *Moina*, du fait qu'en l'absence de mâles les femelles de *Moina* qui portent dans leurs ovaires des œufs sexuels, et qui, plus tard, en présence de mâles, n'auraient produit que des œufs ayant besoin d'être fécondés, passent à la formation des œufs d'été par parthénogenèse si les œufs d'hiver n'ont pas été pondus et ont été résorbés dans l'ovaire. A première vue, c'est comme si l'augmentation des substances alimentaires résultant de la désagrégation du gros œuf d'hiver dans l'ovaire provoquait la production d'œufs parthénogénétiques. Ce qui suit confirme encore cette apparence. Le passage à la parthénogenèse ne se produit que chez une seule espèce de *Moina* (la *Moina rectirostris*), mais chez cette espèce il est constant; chez les autres espèces que j'ai étudiées (la *Moina paradoxa*), les œufs d'hiver une fois formés sont toujours pondus, et dans cette espèce les femelles ne peuvent jamais produire d'œufs d'été. Cependant Düsing est dans l'erreur quand il prétend expliquer cette persistance à former des œufs sexuels chez la dernière espèce par ce fait qu'il n'y a pas excès d'aliments comme il s'en fût produit si l'œuf s'était détruit dans l'ovaire. Chez beaucoup d'autres Daphnies que j'ai étudiées, les femelles commencent souvent à former des œufs d'été parthénogénétiques après avoir pondu une ou plusieurs fois des œufs d'hiver fécondés. C'est ce qui se passe chez toutes les espèces de Daphnies que je connais, et cela suffit à démontrer que l'excès anormal de nourriture dû à la résorption d'œufs d'hiver parvenus à maturité n'est pas la cause de la parthénogenèse qui se produit ensuite; cela démontre bien aussi que l'état de nutrition de l'animal tout entier n'a rien à faire avec le genre des œufs formés, car la nutrition est, entre temps, demeurée la même, dans le cas qui précède, ou en tout cas n'est pas devenue meilleure. C'est une erreur d'attribuer partout à des causes directes extérieures le mode de formation de l'œuf. Il faut naturellement que ce soient des causes directes qui font que tel germe devient un œuf d'hiver, et tel autre un œuf d'été, mais ces causes ne résident pas en dehors de l'animal, ni même dans l'état de nutrition de son ovaire, mais bien dans ces relations que nous ne pouvons encore analyser plus en détail, et que nous qualifierons provisoirement de constitution spécifique de l'espèce. Chez les jeunes mâles des Daphnies les testicules ont absolument l'apparence des ovaires des jeunes femelles; ils donnent cependant des cellules spermatiques et non des œufs, nous en avons pour garantie la forme, spéciale aux mâles, de la première antenne, et du

premier appendice thoracique, déjà reconnaissables chez le jeune animal. Mais qui peut dire quelles causes directes déterminent ici les cellules germinatives à devenir des cellules spermatozoïdes et non pas des cellules-œufs? Est-ce affaire d'alimentation? Est-ce donc aussi affaire d'alimentation quand la troisième cellule germinative d'un groupe germinatif quadricellulaire des Daphnies femelles devient toujours une cellule-œuf, tandis que les autres se changent en cellules alimentaires pour nourrir l'œuf?

Ce sont là, je crois, des exemples montrant clairement que ce n'est pas dans les influences extérieures, mais bien dans la constitution des parties en question qu'il faut chercher les causes qui déterminent directement la direction prise par le développement dans chaque cas.

Il en est absolument de même pour la qualité des œufs formés. Il est inhérent à la constitution d'une espèce de *Moina* qu'un animal déterminé ne produise que des œufs d'hiver, ou des œufs d'été, et dans une autre espèce de *Moina*, il peut y avoir passage à la formation d'œufs d'été, mais seulement si les œufs d'hiver demeurent non fécondés. Dans ce dernier cas, il me semble y avoir une adaptation particulière de l'espèce à la possibilité d'un défaut de mâles qui se produit parfois. Il est clair en tout cas qu'il y a avantage, quand il n'y a pas fécondation, à ce que l'œuf sexuel ne soit point perdu pour l'organisme, mais qu'il soit résorbé. C'est là une disposition qui complète la production des œufs d'été qui vient ensuite, mais sans être la cause de celle-ci.

Les choses ne sont pas toujours simples dans la nature, comme le montre très clairement le petit groupe des Daphnies. Chez bien des espèces, les femelles qui produisent les œufs d'hiver sont des femelles purement sexuelles, qui ne se livrent jamais à la parthénogenèse; chez d'autres, elles peuvent le faire, mais seulement lorsque les mâles manquent; chez d'autres encore la parthénogenèse est la règle. Dans mes travaux sur les Daphnies j'ai tenté de montrer comment la chose peut se lier aux différentes conditions extérieures sous lesquelles vivent les différentes espèces, et aussi comment l'occurrence plus rapide ou plus lente de la période sexuelle, et enfin l'ensemble du cycle alternant de reproduction sexuelle et de reproduction parthénogénétique, dépendent de l'adaptation à certaines conditions extérieures d'existence.

Si j'avais à dire comment il faut se représenter, et où il faut chercher les causes directes qui font que tantôt ce sont des œufs d'été dus à la parthénogenèse, tantôt des œufs d'hiver qui ont besoin

d'être fécondés, qui sont procréés, je pourrais le faire sans difficulté grâce à l'hypothèse exposée plus haut sur la composition de la vésicule germinative formée de plasma nucléaire ovogène et de plasma germinatif. Mais je voudrais ajouter quelque chose, et tenir compte des deux cas invoqués plus haut des cellules nutritives de l'œuf et des cellules spermatiques.

Voici pour moi la cause directe pour laquelle les cellules en apparence complètement identiques des testicules et des ovaires des jeunes Daphnies se développent ici en cellules spermatiques, là en cellules ovulaires : c'est que le plasma nucléaire des deux sortes de cellules germinatives contient bien du plasma germinatif qui demeure identique à lui-même (toute différence individuelle mise à part), mais renferme aussi des plasmas nucléaires différents au point de vue histogénique. Dans les cellules germinatives mâles c'est du plasma spermogène, dans les cellules germinatives femelles c'est du plasma ovogène. Il faut qu'il en soit ainsi, si notre conception fondamentale est exacte, à savoir que la nature spécifique du corps cellulaire est déterminée par celle de son noyau.

Les cellules germinatives femelles de l'ovaire des Daphnies qui, au début, ne se distinguent en aucune façon les unes des autres, se différencient cependant par ce fait que leur plasma nucléaire est un mélange de différentes sortes de plasma dans des proportions différentes. Les cellules germinatives destinées à former le vitellus d'hiver finement granulé, couleur de brique (*Moina rectirostris*) doivent posséder un plasma ovogène d'une structure moléculaire autre que les cellules qui ne doivent former que quelques grosses sphères adipeuses bleues comme dans les œufs d'été de la même espèce. Plus tard le rapport entre le plasma germinatif et le plasma ovogène pourra différer dans les deux sortes de cellules et nous aurions là une explication très simple du rôle, qui paraît autrement énigmatique, joué par les cellules nutritives, si l'on pouvait admettre que chez elles il n'y a pas du tout de plasma germinatif; on aurait ainsi la raison pour laquelle elles ne peuvent commencer leur développement embryonnaire et s'accroissent jusqu'à une certaine grosseur pour s'arrêter ensuite. Pourtant on peut expliquer par là pourquoi ces cellules se dissolvent lentement dans le liquide environnant. Mais puisque nous savons que les cellules ovulaires commencent aussi à se dissoudre dès que la Daphnie est mal nourrie, nous pouvons à peine nous empêcher d'attribuer de même à l'insuffisance de la nourriture la dissolution des cellules nutritives qui se produit dès

que la cellule ovulaire, en atteignant une grosseur déterminée, exerce une force d'assimilation supérieure. On ne pouvait comprendre jusqu'ici pourquoi c'était toujours précisément la troisième du groupe des cellules germinatives qui présentait cette supériorité et devenait cellule ovulaire. Si elle jouissait, au point de vue de l'alimentation, d'une situation privilégiée, on pourrait conjecturer qu'elle devance les trois autres cellules germinatives dans le développement, et les empêche ainsi de s'accroître davantage. Seulement tout cela est peu vraisemblable, comme je l'ai déjà fait ressortir plus haut, tout en finissant néanmoins, faute d'une meilleure explication, par accepter cette supposition, à simple titre d'interprétation provisoire des faits. Je n'avais pas encore la possibilité de placer dans leur propre substance la cause de la différence ultérieure de ces quatre cellules absolument identiques en apparence. Mais nous pouvons admettre aujourd'hui qu'avec la division d'une cellule germinative primitive en deux et puis en quatre cellules germinatives, il s'accomplit une segmentation inégale du plasma nucléaire, de telle sorte qu'il n'y a qu'une seule des quatre cellules qui contienne à la fois du plasma germinatif et du plasma nucléaire ovogène, les trois autres ne contenant que du plasma ovogène. Cette supposition permet aussi de comprendre qu'à l'occasion la deuxième cellule du groupe germinatif devienne aussi un œuf, possibilité que ma tentative d'explication antérieure ne parvenait pas à expliquer. Il n'y a pas d'objections à faire, me semble-t-il, contre l'idée que de vraies cellules ovulaires, que l'ovaire même tout entier avec ses cellules germinatives, peuvent s'atrophier, et être résorbés, quand l'animal a été quelque temps affamé; ce ne me semble pas plus une objection contre l'immortalité des êtres unicellulaires que le fait qu'un Infusoire peut mourir de faim. La croissance d'un organisme n'est pas seulement arrêtée par sa constitution intérieure, mais aussi par le manque absolu d'alimentation; mais ce serait cependant un véritable contresens que de vouloir expliquer les différences de grosseur des différentes espèces animales par différents degrés d'alimentation. Car de même qu'un moineau n'atteint jamais, avec la meilleure alimentation possible, ni la grosseur ni la forme de l'aigle, la cellule germinative qui est destinée à former un œuf d'été n'atteindra jamais ni la grosseur, ni la forme, ni la couleur de l'œuf d'hiver; ce sont des causes intérieures, constitutionnelles, qui, pour l'un et pour l'autre, déterminent la marche de leur développement, et dans le dernier cas ce ne peut guère être autre chose que la différence de la constitution du plasma nucléaire.

Toutes ces considérations reposent sur la supposition qu'il y a dans la substance de la vésicule germinative deux sortes d'idio-plasma, le plasma germinatif et le plasma ovogène. Je n'en ai jusqu'à présent fourni aucune preuve, mais je crois qu'on en peut donner.

Il y a, comme on le sait, des œufs qui n'éliminent les globules polaires qu'après la pénétration du spermatozoïde dans l'œuf. Brooks¹ s'est déjà servi de ce fait comme objection à la théorie de Minot et de Balfour, en concluant avec beaucoup de justesse que si le globule polaire avait vraiment la valeur d'une cellule mâle, on ne pourrait concevoir pourquoi l'œuf ne pourrait pas se développer aussi sans fécondation puisqu'il posséderait toujours la moitié mâle du noyan nécessaire au développement. Mais de tels œufs, — comme ceux de l'huître par exemple, — ne se développent jamais sans être fécondés, et meurent quand la fécondation fait défaut. A cet argument, on pourrait tout au plus opposer une nouvelle hypothèse, ce dont je laisserai le soin aux défenseurs de cette théorie. Mais le fait en question me paraît aussi fournir en même temps la preuve de la présence de deux plasmas nucléaires différents dans la vésicule germinative. Si le plasma nucléaire des globules polaires était aussi du plasma germinatif, on ne pourrait comprendre pourquoi de tels œufs ne peuvent pas se développer parthénogénétiquement, puisqu'ils contenaient pour le moins, quand ils n'étaient pas fécondés, autant de plasma germinatif qu'ils en ont après la fécondation.

On ne pourrait faire à ceci quelque objection que si l'on regardait le plasma nucléaire de la cellule spermatique comme différent en qualité de celui de la cellule ovulaire. J'ai combattu précédemment cette manière de voir, et je voudrais y revenir encore. Il y a quelques années déjà, j'ai exprimé la conviction que « la valeur physiologique de la cellule spermatique et celle de la cellule ovulaire sont identiques, elles sont entre elles comme 1 est à 1 »². Valaoritis³ m'a objecté que si par valeur physiologique d'une cellule on entend la valeur de sa fonction, il suffit de renvoyer simplement aux fonctions respectives de l'œuf et du spermatozoïde pour montrer combien cette faculté peut varier de valeur suivant ses manifestations. « La cellule-œuf seule, en parcourant plus ou moins complètement les stades phylogénéti-

1. *The Law of Heredity*, Baltimore, 1883, p. 73.

2. *Zeitschr. f. Wiss. Zool*, t. XXXIII, p. 107, 1873.

3. Valaoritis, *op. cit.*, p. 6

ques de l'animal-mère prend la forme d'un être semblable à celui-ci. Bien que dans la plupart des cas, il faille l'action des spermatozoaires, pour dégager ces forces, les cas de parthénogénèse prouvent bien cependant que l'œuf peut parfaitement se passer de cette action. » Cette objection semblait absolument fondée tant qu'on voyait encore dans la fécondation « la vivification » du germe, ou, comme je l'ai déjà moi-même exprimé, dans la cellule spermatique l'étincelle qui détermine l'explosion, et tant qu'on voyait encore la substance germinative dans le corps cellulaire. Aujourd'hui toute la valeur que nous pouvons attribuer au corps de l'œuf, c'est de représenter le grenier d'approvisionnements pour les deux noyaux qui doivent se conjuguer pour la fécondation. Mais ces deux noyaux, — selon l'expression de Strasburger que j'accepte complètement, — « le noyau spermatique, et le noyau ovulaire ne sont pas différents l'un de l'autre en nature ». Ils ne peuvent différer puisqu'ils sont composés tous les deux de plasma germinatif de la même espèce, et il ne peut y avoir de différence entre leur propre substance, en dehors des différences insignifiantes telles que celles qui existent entre individus ayant atteint leur développement. C'est pour cela qu'il ne peut y avoir, en fait, entre eux d'attraction particulière, et quand nous voyons la cellule spermatique et la cellule ovulaire s'attirer entre elles, comme la chose a été démontrée pour le règne végétal et pour le règne animal, ce sont là des caractères secondaires qui n'ont pas d'autre signification que de rapprocher les unes des autres les cellules sexuelles par suite de dispositions qu'on peut comparer au flagellum vibratile du spermatozoïde ou au micropyle de l'œuf; ce ne sont pas des qualités fondamentales, basées sur la structure moléculaire du plasma germinatif. Pour les plantes inférieures, Pfeffer a démontré que des irritations chimiques déterminées parlent de l'œuf et attirent le spermatozoïde, et chez les phanérogames ce sont, d'après Strasburger, les *synergides*, à la partie supérieure du sac embryonnaire, qui secrètent une substance jouissant de la faculté de diriger la croissance du noyau pollinique vers le sac embryonnaire. Tout ce qu'on a pu jusqu'à présent établir pour les animaux, c'est que spermatozoïdes et œufs s'attirent réciproquement, les premiers rencontrent l'œuf, se frayent un passage à travers son enveloppe, le plasma du corps de l'œuf vient au-devant du spermatozoïde qui y fait son entrée (cônes d'exsudation, décrits par Fol chez les Astéries), et présente parfois des mouvements convulsifs, comme il arrive pour l'œuf du Pétromyzon. Il faut donc qu'il y ait ici une attraction réciproque. On devra peut-

être admettre de même une attraction entre les deux noyaux en conjugaison, parce qu'on a de la peine à comprendre comment le cytoplasma suffirait pour les conduire l'un à l'autre, comme le veut Strasburger. Il faudrait donc que, du cytoplasma spécifique de la cellule spermatique, une partie contribuât à envelopper le noyau après qu'il a déjà pénétré dans le corps de l'œuf. Mais en tout cas l'attraction supposée entre les noyaux en conjugaison n'est pas basée sur la structure moléculaire de leur plasma germinatif, mais sur quelque circonstance accessoire, car cette attraction est la même pour les deux noyaux. S'il était possible d'introduire artificiellement dans l'œuf de quelque espèce, immédiatement après la transformation de la vésicule germinative en noyau de l'œuf, le pronucléus femelle d'un autre œuf de la même espèce, les deux noyaux se conjugueraient exactement comme si le noyau spermatique fécondateur avait pénétré dans l'œuf. On aurait ainsi une preuve directe de l'identité effective du noyau de l'œuf et du noyau spermatique. Malheureusement l'expérience est difficilement réalisable à cause d'obstacles techniques; on peut y suppléer en partie par le fait établi par Berthold que chez certaines algues (*Ectocarpus* et *Scytosiphon*), il se produit non seulement une parthénogenèse femelle, mais aussi une parthénogenèse mâle, puisque parfois les cellules germinatives mâles peuvent aussi se développer toutes seules « en petites plantes très faibles d'ailleurs ¹ ». La conjugaison peut être considérée de même comme une preuve de l'exactitude de cette manière de voir. On ne peut plus douter que la conjugaison soit la reproduction sexuelle des êtres unicellulaires. Chez ces êtres, comme chez un grand nombre d'algues, les deux cellules qui doivent se conjuguer sont presque toujours identiques par leur extérieur, et nous n'avons pas de raisons d'admettre qu'elles ne le sont pas aussi dans leur structure moléculaire, du moins dans les proportions où un individu peut être identique à un autre de la même espèce. Mais il y a aussi des formes où les cellules en conjugaison sont distinctement différenciées en cellules femelles et en cellules mâles, et ces formes

1. Je cite d'après Falkenberg dans le *Handbuch der Botanik* de Schenk, t. II, p. 219 : « Ce sont les seuls exemples connus jusqu'ici où des cellules sexuelles mâles qui n'ont pu effectuer le processus de fécondation se montrent capables de développement ultérieur. Ce n'est pas du reste par l'extérieur seul que se distinguent les deux sortes de cellules germinatives, elles diffèrent encore par ce fait que les cellules femelles se fixent et rentrent un de leurs deux flagellums, tandis que les cellules mâles continuent à errer. Mais ce degré de différenciation appelle déjà l'hypothèse d'une différence intérieure et moléculaire. »

sont rattachées aux premières par des transitions. C'est ainsi que se conjuguent, par exemple, les cellules de la *Pandorina*, un genre de Volvocinées, sans que nous soyons en état d'établir entre elles une différence déterminée, mais chez le *Volvox* il se forme de grosses cellules ovulaires et de petits zoospermes. Si nous devons admettre que la conjugaison de deux infusoires complètement égaux comporte la même conséquence physiologique que la réunion de deux cellules sexuelles d'animaux ou de plantes supérieures, nous ne pouvons échapper à l'hypothèse que la partie essentielle du processus est la même partout et, que, par suite, les différences qui, esquissées déjà peut-être chez la *Pandorina*, sont plus fortement accentuées chez le *Volvox* et chez tous les animaux et plantes supérieures, n'ont rien d'essentiel, mais sont d'une importance secondaire. A considérer le développement extraordinairement varié des deux sortes de cellules sexuelles d'après leur grosseur, leur forme, leurs enveloppes, leur mobilité, et finalement d'après leur nombre, on ne peut plus douter que nous ayons uniquement affaire ici à des dispositions destinées à assurer la rencontre des deux sortes de cellules qui se conjuguent, à des adaptations de l'espèce aux conditions déterminées dans lesquelles doit s'accomplir chez elle la fécondation.



NOTE.

Comme il est important, pour l'appréciation des vues exposées dans l'essai précédent, de savoir s'il y a ou non pour les œufs qui se développent par parthénogenèse élimination de globules polaires, j'ajouterai que j'ai réussi récemment à démontrer la formation d'un globule polaire de structure vraiment cellulaire chez les œufs d'été des Daphnies. Je donnerai ailleurs des détails sur ce point.

A. W.