

**Zeitschrift:** Verhandlungen der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft = Actes de la Société Helvétique des Sciences Naturelles = Atti della Società Elvetica di Scienze Naturali

**Herausgeber:** Schweizerische Naturforschende Gesellschaft

**Band:** 108 (1927)

**Artikel:** Les causes et les facteurs de la morphogenèse

**Autor:** Brachet, A.

**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-90356>

### **Nutzungsbedingungen**

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

### **Conditions d'utilisation**

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

### **Terms of use**

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

**Download PDF:** 24.01.2026

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

# Les causes et les facteurs de la morphogenèse

par

A. BRACHET

Professeur à l'Université de Bruxelles

Deux tendances, ou plutôt deux façons de penser se partagent les biologistes qui recherchent les causes et les facteurs de la constitution des formes animales — et végétales — actuellement vivantes. Pour les uns l'évolution historique de la vie à la surface du globe, malgré les lacunes que sa connaissance présente encore, fournit une explication suffisante, au moins à titre provisoire, de l'état présent des êtres vivants, et le problème qu'ils se posent sera résolu quand les facteurs agissants de l'évolution auront été mis en lumière avec toute la rigueur scientifique nécessaire. D'autres, qui sont peut-être moins nombreux mais qui recrutent tous les jours de nouveaux adeptes, ne peuvent se résigner à cette attente et, envisageant les faits sous un autre angle, estiment que la morphogenèse des êtres, c'est-à-dire leur prise de formes définitives, étant un phénomène qui se passe constamment sous nos yeux, chaque fois qu'un individu nouveau s'édifie aux dépens de son germe, doit être examinée non seulement dans le déroulement des étapes qu'elle parcourt, mais aussi et surtout dans sa causalité immédiate. Ils estiment, en d'autres termes, que la morphogenèse doit être considérée comme une *fonction* du germe, en attribuant à ce mot le sens qu'il a dans le langage de la physiologie.

En réalité, les deux tendances dont la définition vient d'être esquissée ne s'opposent pas entre elles; je pense même qu'elles se complètent et qu'elles s'uniront étroitement quand l'explication finale de l'énigme de la vie pourra être formulée. Nous allons voir, en effet, que toutes les causes réelles et tous les facteurs essentiels du développement d'un individu nouveau sont contenus, au moins en puissance, dans le germe qui est au point de départ, c'est-à-dire, d'une façon très générale, dans l'œuf fécondé. Or, celui-ci ne peut tenir sa constitution spécifique actuelle que d'une évolution historique pendant laquelle il s'est progressivement modelé; et ainsi la ten-

dance historique et la tendance causale trouveront un terrain d'entente solide et bien préparé.

Si j'ai cru nécessaire cette forme d'entrée en matière, c'est parce qu'on entend souvent dire, par des défenseurs autorisés des deux tendances, qu'elles s'excluent et surtout qu'elles n'ont pas le même degré d'importance. Sans doute, chacun prise volontiers plus haut l'objet de ses propres recherches que celui de ses voisins; sans doute aussi les embryologistes expérimentateurs peuvent-ils considérer comme négligeable l'évolution phylogénétique des organismes sur lesquels portent leurs recherches; sans doute enfin peuvent-ils répondre à ceux qui considèrent l'évolution historique des êtres vivants depuis l'apparition de la vie sur la terre comme le problème fondamental de la biologie, que cette évolution ne pourra jamais être que présumée et ne sera jamais une certitude scientifique. Il n'en est pas moins vrai que tant que le concept d'évolution organique n'aura pas été démontré faux, il restera consciemment ou inconsciemment à la base de tous nos raisonnements, parce qu'il est dans la nature même de notre esprit de chercher le lien qui rattache le présent au passé.

Quoiqu'il en soit et tout en conservant l'espérance encore lointaine d'une unification de la pensée scientifique dans le domaine qui nous occupe, nous nous en tiendrons exclusivement, dans notre exposé, aux données récentes de l'embryologie causale (*Entwicklungsmechanik*); on verra qu'elles forment un ensemble déjà bien cohérent, et qu'elles ouvrent, dans bien des domaines, de séduisantes perspectives.

\* \* \*

Trois points essentiels vont retenir notre attention: la signification du mot „germe“ en tant qu'il est l'origine d'un organisme nouveau de l'espèce à laquelle il appartient lui-même; la valeur, pour le faire ce qu'il est, de chacun des gamètes mâle et femelle; enfin la nature et les propriétés connues des localisations germinales.

Il peut sembler banal de définir la notion de germe et, à vrai dire, mon but est plutôt d'en préciser le sens pour bien poser les données des problèmes qui s'offrent à l'investigation. Il y a, tant dans le règne animal que dans le règne végétal, des germes de diverses espèces: la reproduction des organismes se fait selon deux modes différents qui ne posent pas sous le même angle la question de l'origine et des causes du développement embryonnaire.

La génération agame, que le germe en soit un bourgeon, une gemmule, une spore ou toute autre forme du même ordre, paraît bien, à l'heure actuelle, malgré la multiplicité des aspects qu'elle peut affecter, se ramener toujours soit à un processus de régénération, soit à des cas, simples ou plus ou moins aberrants, de parthénogenèse. Le temps me manque pour en donner les preuves; je dois me borner à dire qu'elles sont nombreuses et ont été relevées avec beaucoup de raison par plusieurs auteurs.

Or, nous verrons au cours de cet exposé que le germe de la génération sexuée, l'œuf fécondé, non seulement possède tous les rouages du développement de l'organisme qui en naîtra, mais est aussi un excellent objet pour l'analyse de la parthénogenèse et des formes les plus primitives, mais aussi les plus claires et les plus démonstratives de la régénération.

Les œufs et les spermatozoïdes, puis le zygote qui résulte de leur union dans la fécondation, offrent donc à l'analyse scientifique et sous une forme aussi commode que possible l'ensemble des problèmes de la génération. Ajoutons qu'en raison de leur généralité même et de l'uniformité fondamentale de leur constitution, ils sont les vrais facteurs de la continuité de la vie, tandis que la génération agame n'est guère qu'un épisode dans l'existence des organismes qui en sont capables.

Le germe le plus pur, le plus parfait, est donc l'œuf fécondé; il contient en lui toute l'énigme de la vie dans ses manifestations les plus hautes, c'est-à-dire quand elle se manifeste créatrice des formes, des organes et des fonctions. L'expérience a montré en effet, et nous en parlerons dans un instant, qu'il contient en ébauches primaires, amorphes, les matériaux et les énergies qui seront mis en œuvre pour construire un organisme nouveau.

S'il en est ainsi, une première question se pose, et qui est essentielle au point de vue de la biologie générale. L'œuf fécondé est bien un germe au sens complet du mot; mais il résulte de l'union dans la fécondation de deux cellules sexuelles, mâle et femelle: le spermatozoïde et l'œuf. Chacun de ces deux „gamètes“ est-il, lui aussi, un germe complet? Possède-t-il les potentialités nécessaires pour cela et la fécondation est-elle, dans sa signification profonde, la mise en commun de deux potentialités complètes, leur mélange en vue d'une même fin et l'établissement entre elles d'une sorte d'état d'équilibre?

Il semble, si l'on envisage superficiellement les choses, qu'il doive être répondu affirmativement à cette question. Rien ne semble plus évident, plus banal, que l'équivalence morphogénétique des deux sexes et que dans l'édification d'un être nouveau, le père et la mère jouent un rôle foncièrement équivalent et qui ne diffère que par des détails.

Pourtant l'expérience semble bien montrer qu'il n'en est pas ainsi et la question des pouvoirs respectifs de l'œuf et du spermatozoïde a fait l'objet de travaux qui éclairent certains aspects importants du problème fondamental de l'hérédité.

En ce qui concerne l'œuf, aucun doute n'est possible et au sens où nous l'entendons, il est bien un germe complet. Sans doute est-il besoin, pour qu'il se développe normalement, même après qu'il a atteint sa maturation complète, d'un agent fécondant. Dans la nature c'est le spermatozoïde, mais on sait depuis longtemps que dans une foule de cas bien étudiés il peut être remplacé par un artifice de laboratoire, si bien qu'on peut dire qu'en principe tout œuf est capable d'une parthénogenèse artificielle ou expérimentale. D'après les travaux les plus récents, il suffit parfois, pour qu'elle soit provoquée, de combler dans l'œuf un déficit de quelques ions métalliques : alors le développement se déclenche. Je n'insisterai pas davantage pour ne pas sortir des limites de mon sujet.

Il en est tout autrement pour le spermatozoïde. Si ses potentialités étaient équivalentes à celles de l'œuf, il suffirait de lui donner les matériaux nutritifs nécessaires (car lui-même est à peu près réduit à son seul noyau) pour qu'il les organise. Les expériences faites dans ce but ont jusqu'ici complètement échoué. On peut leur reprocher d'être assez grossières, mais il en est d'autres qui paraissent aussi impeccables que possible et qui sont extrêmement démonstratives. La principale, celle à laquelle j'attache le plus de poids dans l'ordre d'idées que je suis ici, est la polyspermie expérimentale, telle qu'on peut la réaliser aisément chez *Rana temporaria*. Dans l'œuf de grenouille, contrairement à ce qui se passe généralement ailleurs, les spermatozoïdes surnuméraires, quand la polyspermie est légère, ne copulent ni entre eux, ni avec le noyau de l'œuf, mais restent isolés dans le cytoplasme ovulaire qui s'irradie bientôt autour de chacun d'eux, formant ainsi, dans les cas bien réussis, autant d'„énergides spermatiques“. Puis dans chacune de celles-ci le noyau mâle entre en mitose ; l'œuf se divise

en autant de blastomères qu'il est entré de spermatozoïdes et le développement commence. Je ne puis, ici, entrer dans le détail de cette segmentation atypique fort intéressante à divers points de vue, le résultat final seul importe.

Il est évident que chaque spermatozoïde, s'étant ainsi taillé dans l'ensemble de l'œuf un territoire qui lui est propre, et provoquant son entrée en développement, se trouve dans des conditions idéales pour manifester la totalité de ses pouvoirs morphogénétiques. Si ceux-ci étaient tels qu'ils puissent former un organisme complet, l'œuf polyspermique de grenouille donnerait naissance à des embryons multiples ou tout au moins à des monstres compliqués où l'on trouverait les traces d'un conflit entre les tentatives faites simultanément par les énergides spermatiques primitives. Or, il n'en est absolument rien. Quand la polyspermie est forte, l'œuf meurt toujours rapidement, mais quand elle est faible (2 à 10 spermatozoïdes), le développement marche régulièrement malgré l'anomalie initiale, et il se forme toujours des embryons parfaitement conformés.

La conclusion qui se dégage de ces faits est qu'un spermatozoïde introduit dans un territoire cytoplasmique *anuclee* d'un œuf de la même espèce que lui, est incapable d'en modifier la destinée : il ne peut qu'en provoquer le développement harmonieux et morphogénétiquement normal.

Je pourrais ajouter d'autres preuves encore, tirées des recherches de GODLEWSKI, de BALTZER et d'autres, sur les fécondations hétérogènes entre espèces éloignées, mais leur valeur démonstrative est moindre parce que l'interprétation en est plus malaisée.

Mais quel est alors le rôle du spermatozoïde dans une ontogenèse normale ? S'il a moins de puissances que l'œuf, il n'en est pourtant pas complètement dépourvu : il nous reste à tâcher d'en préciser la nature.

Laissons de côté son rôle activant de l'œuf mûr qui, sans lui ou sans quelque chose d'analogue, serait irrémédiablement voué à la mort : la genèse des formes et des organes nous intéresse seule ici, et l'activation de l'œuf vierge n'est pour elle qu'un facteur de réalisation.

Mais cette genèse elle-même n'est pas autre chose, en fait, que le déroulement régulier et harmonieux des tendances héréditaires de l'espèce ; elle est la création d'un être nouveau aux dépens du germe qui contient tous les matériaux et les dynamismes nécessaires pour cela.

Or, si l'hérédité est bien l'ensemble des causes, des facteurs et des lois qui font qu'un être nouveau reproduit les formes de ceux qui l'ont engendré, il découle de tout ce qui vient d'être dit que cet ensemble a son siège dans l'œuf bien plus que dans le spermatozoïde. Et ceci nous amène à distinguer dans l'hérédité, non pas deux catégories, mais deux aspects particuliers selon le sens, général ou spécial, sous lequel on l'envisage. Tout individu, parvenu à l'état adulte, offre dans ses formes, sa constitution, sa structure, ses fonctions, deux ordres de caractères: les uns sont ceux, généraux, de l'espèce à laquelle il appartient et qui permettent de le classer zoologiquement; les autres, portant sur le détail, sont personnels, le caractérisent, dans cette espèce, en tant qu'individu. Ils ne sont en réalité qu'une tournure particulière, personnelle ou familiale, des caractères fondamentaux, génériques, mais ils n'en ont pas moins une importance extrême parce qu'ils sont immédiatement accessibles à l'observation, et constituent le matériel sur lequel les généticiens travaillent le plus souvent. Dans d'autres travaux, j'ai rangé les caractères fondamentaux de l'espèce dans le cadre d'une *hérédité générale*, les caractères individuels dans une *hérédité spéciale* ou personnelle. Je le répète, l'hérédité spéciale n'est que la tournure que prend l'hérédité générale dans chaque cas particulier, sous l'influence de «facteurs» dont nous n'avons pas à rechercher l'origine ici. Cette distinction, à mon avis du moins, n'en est pas moins commode et utile, parce qu'elle délimite l'objet des recherches: l'analyse de l'hérédité générale est le but principal de l'embryologie; l'hérédité spéciale appartient essentiellement au domaine de la génétique. Elle va nous permettre aussi de préciser le rôle du spermatozoïde dans la morphogenèse, qui n'est pas autre chose, en somme, que le déroulement des tendances héréditaires. Il apporte à l'œuf, lors de la fécondation, les facteurs de l'hérédité spéciale, c'est-à-dire des caractères particuliers de la lignée à laquelle il appartient. Ces facteurs, l'œuf les possède naturellement aussi, mais il est, en outre, le siège exclusif de l'hérédité générale: les causes qui font de nous des représentants de l'espèce humaine ont leur siège dans l'œuf; celles qui donnent à chacun de nous un faciès particulier sont à la fois dans l'œuf et dans le spermatozoïde.

Ces faits étant établis, la tâche de l'embryologie expérimentale est évidemment l'étude des lois de la morphogenèse générale. Elles ont leur source dans l'œuf, mais il importe de savoir sur quel substratum elles reposent, l'ordre et le moment de leur établissement et enfin leur mode d'action. Toutes nos connaissances dans ce domaine sont fondées sur ce que l'on appelle très généralement, en français et en anglais, les localisations germinales.

Je n'en ferai pas l'histoire: elle est celle de l'embryologie expérimentale presque toute entière depuis que WILHELM ROUX en a jeté les bases et on y rencontre des périodes de discussions passionnées. Mon seul but est d'exposer aussi clairement que possible ce qu'on en sait aujourd'hui.

On peut donner des localisations germinales une définition générale, valable en gros pour tous les cas, mais assez souple pour s'adapter exactement à chacun d'eux. Elle consiste en ce que l'œuf n'est pas seulement une cellule polarisée mais présente aussi, à partir d'un moment donné de son évolution, des différences régionales sinon dans sa structure, du moins dans la composition de son cytoplasme. Les zones ainsi délimitées peuvent être indistinctes par leur aspect, même sous les plus forts grossissements du microscope, mais les techniques expérimentales démontrent que chacune d'elles a sa destinée propre pour la construction des diverses parties du corps de l'embryon futur; chacune d'elles représente l'ébauche virtuelle d'un organe ou d'un groupe d'organes déterminés, c'est-à-dire qu'elle contient les matériaux et les énergies nécessaires pour les édifier harmonieusement au cours du développement.

Telle est la définition la plus simple qu'on puisse donner des localisations germinales. J'ai dit plus haut, et j'y insiste, qu'elles existent toujours dans l'œuf à partir d'un moment donné de son évolution. Ce moment n'est en effet pas le même pour tous les œufs: il peut être précoce ou tardif et c'est cette différence d'ordre chronologique et qui n'a par conséquent rien de fondamental, qui fait qu'on a pu distinguer, au point de vue de leurs propriétés évolutives, des œufs en mosaïque et des œufs capables de régulation; les premiers ont leurs localisations tôt fixées, chez les seconds elles ne le sont que plus tardivement. Chez tous, néanmoins, un degré de labilité plus ou moins accusé précède leur stabilisation définitive et il n'est pas douteux que les œufs les plus strictement en mosaïque ont passé par un stade préalable où ils étaient régulateurs.

Bien des recherches, dans le détail desquelles il m'est impossible d'entrer, autorisent à formuler comme leur conclusion logique, la notion suivante: pendant l'oogenèse et spécialement pendant la période de grand accroissement de l'œuf où son métabolisme atteint son apogée et où il se prépare à mûrir, les matériaux qui sont le substratum des ébauches primaires d'où naîtront les organes, se constituent et s'ordonnent peu à peu. Mais cette ordonnance, ou plus exactement cette mise en place des matériaux, toujours progressive, peut être rapide ou lente. Tant qu'elle n'est pas achevée complètement, les territoires morphogénétiques sont mal délimités; sous des interventions expérimentales ils peuvent se suppléer les uns les autres, parce que des matériaux de valeur diverse y sont encore mélangés. C'est alors que l'œuf peut combler les pertes de substance qu'on lui impose, qu'il peut donner un embryon complet malgré l'enlèvement d'une de ses parties; c'est alors encore que les blastomères isolés, après que l'œuf s'est segmenté en deux ou en quatre, peuvent encore former chacun un embryon, normal ou à peu près.

Il y a probablement des œufs où la mise en place, la stabilisation définitive des localisations germinales est un acte purement ovulaire, que le germe femelle réalise entièrement par ses propres ressources. Mais il y en a certainement d'autres où il en est incapable et où un facteur nouveau doit intervenir. Dans l'œuf de grenouille par exemple, où les localisations sont extrêmement nettes et précises, elles apparaissent en toute évidence et avec toutes leurs propriétés, 1 h.  $\frac{1}{2}$  à 2 heures après la fécondation, et il n'est pas douteux que le spermatozoïde soit l'ordonnateur final et décisif des territoires morphogénétiques.

Je regrette de ne pouvoir qu'énoncer à larges traits et sans en donner les preuves expérimentales, des données qui nous font pénétrer au cœur même du germe des êtres vivants et creuser l'énigme de leur constitution et de leur destinée; mais je dois bien me limiter et ce n'est pas trop du temps qui me reste pour jeter un coup d'œil sur certaines des propriétés des localisations germinales, spécialement intéressantes et que la science a mises tout récemment en lumière.

Il y a de longues années déjà que W. Roux a distingué, dans le développement organogénétique, deux groupes de différenciations: spontanées et provoquées. Les premières sont dues à des causes

internes, c'est-à-dire au travail des particules qui les composent. En ce sens, elles sont donc autonomes. Les secondes sont mises en marche par des facteurs extérieurs à l'ébauche où elles se produisent; elles doivent donc, pour se réaliser, recevoir une impulsion venue d'ailleurs.

Cette notion d'ordre très général a trouvé dans les localisations germinales de l'œuf, des applications remarquables et même assez inattendues, en même temps qu'elle prenait une signification nouvelle et riche de perspectives d'avenir.

Dans cet ordre d'idées, les travaux de SPEMANN et de plusieurs de ses élèves ont mis en lumière nombre de faits importants observés sur l'œuf des Amphibiens Urodèles; j'ai moi-même dans ces dernières années poursuivi sur l'œuf des Anoures des recherches du même ordre et je voudrais, sans entrer dans des controverses qui n'ont d'intérêt que pour les spécialistes, vous en exposer les résultats principaux.

Il y a, dans les germes étudiés jusqu'ici, des zones organogénétiques à différenciation spontanée et d'autres à différenciation provoquée; c'est là le fait général, mais pour en bien faire comprendre la signification exacte, il est nécessaire de l'appuyer sur quelques exemples concrets.

Si, comme l'a fait SPEMANN, on excise dans la région ventrale d'une blastula ou d'une toute jeune gastrula de Triton, un lambeau de cellules superficielles, dont la destinée normale est de former de l'épiderme banal, et si on la transplante sur un autre germe du même âge, au-dessus de la lèvre craniale du blastopore, au milieu d'éléments qui entreront dans la constitution de la plaque médullaire (ébauche du système nerveux central), le lambeau transplanté est complètement incorporé dans son nouveau milieu et devient une partie du système nerveux central. Voilà un exemple caractéristique de différenciation provoquée, puisque sous une influence extérieure à lui-même, un groupe de cellules a évolué dans un tout autre sens qu'il n'était préparé à le faire.

De cette expérience et d'autres analogues destinées à en mieux préciser le sens, SPEMANN a admis que la zone d'où partait l'impulsion formatrice pour la plaque médullaire de l'embryon de Triton siégeait, chez la toute jeune Gastrula, dans la lèvre dorsale du blastopore. Et en effet, si l'on transplante cette lèvre blastoporale dans la région ventrale d'une autre larve du même âge, elle ne se

borne pas à proliférer et à former la partie du dos de l'embryon qui lui revient en propre, mais elle agit aussi sur les éléments qui l'entourent et les induit à compléter cette partie et à édifier un dos complet avec son système nerveux, sa chorde dorsale, ses myotomes. L'hôte sur lequel le blastopore a été greffé ayant lui-même formé ses organes dorsaux normaux, l'expérimentateur a ainsi « fabriqué » une larve pourvue de deux dos bien constitués.

Ces observations sont très démonstratives; elles sont des exemples-types de différenciation spontanée (lèvre du blastopore), de différenciations provoquées (son entourage) et indiquent en même temps le siège du facteur qui provoque: il ne peut résider que dans la lèvre blastoporale. Celle-ci se comporte donc comme un véritable centre d'organisation, un *organisateur*, selon la terminologie de SPEMANN; il est l'initiateur du développement de l'embryon, le *primum movens* de toute la morphogenèse.

Voyons maintenant ce qu'enseignent les œufs des Amphibiens Anoures et spécialement ceux de la grenouille rousse commune.

Chez eux, la stabilisation définitive des localisations germinales est beaucoup plus précoce que chez les Urodèles. Deux heures après la fécondation, donc bien avant la segmentation en deux blastomères, les localisations sont en place et leur destinée est établie.

L'œuf de grenouille offre le très grand avantage de les extérioriser par des caractères aisément appréciables. Dans la moitié où se formeront les organes axiaux, dorsaux, de l'embryon (système nerveux, chorde dorsale, somites mésoblastiques) règne une bande grise superficielle en forme de croissant; sa partie médiane dépasse un peu l'équateur vers le haut, ses cornes latérales se perdent insensiblement vers le pôle inférieur. Un plan vertical passant par les pôles et par le centre du croissant gris, coupe naturellement l'œuf en deux moitiés que l'on peut appeler droite et gauche; il est donc un plan de symétrie bilatérale. Ce croissant reste visible pendant toute la segmentation; plus tard on constate que la lèvre craniale et les lèvres latérales du blastopore apparaissent dans son domaine et plus tard encore que c'est dans la région qu'il occupait que s'édifiera le dos de l'embryon.

La netteté, la persistance du croissant gris rendent aisées les destructions localisées soit de sa partie moyenne, soit de l'une ou l'autre de ses cornes latérales. Opérées méthodiquement et à des

stades favorables, ces destructions ont permis de constater les faits suivants: la partie moyenne, la plus large, du croissant gris se comporte comme un centre de différenciation spontanée, autonome; aux dépens duquel la partie chordale de la tête et la région nuchale prennent directement leur origine. Il a donc sa destinée propre et rien ne peut la changer.

Mais il est, en outre, un organisateur, car son entrée en activité provoque, aux dépens des matériaux situés au-dessus de lui, l'édification de la tête antérieure, préchordale, et en dessous, le long des cornes du croissant, celle du tronc et secondairement de la queue.

Les cornes latérales du croissant gris sont donc incapables de différenciation spontanée: qu'on détruise leur point de continuité avec la partie centrale et le matériel qui les compose se bornera à proliférer mais sans se transformer en système nerveux, en chorde ou en somites mésoblastiques.

Pourtant ces cornes sont de vraies localisations germinales; elles sont visibles extérieurement; l'observation purement descriptive permet d'en reconnaître *de visu* la destinée normale. Elles sont donc préparées spécialement pour la subir, elles contiennent tout ce qu'il faut pour cela, sauf une impulsion qui reste nécessaire, quelque chose qui leur manque pour que se mette en marche le déploiement des énergies dont elles sont le substratum.

Chez les Anoures (et il en est peut-être de même chez les Urodèles) les zones organogènes à différenciation provoquée ont donc déjà subi, au cours de l'oogenèse, une véritable prédifférenciation et la preuve en est que le centre du croissant gris, capable de provoquer l'évolution complète des cornes latérales, est impuissant vis-à-vis des autres régions de l'œuf: si on transplante le rudiment de la lèvre craniale du blastopore (= partie médiane du croissant gris) dans la région ventrale future d'un autre germe du même âge, il y subit bien sa différenciation propre, mais à l'inverse des Urodèles, il n'exerce aucune induction formatrice sur ce qui l'entoure.

Ces faits tendent à faire admettre que le centre organisateur autonome des Anoures secrète une substance, dont je ne voudrais pas me hasarder à préciser la nature et qui, passant dans les centres secondaires, suffit à les mettre en marche. Un puissant argument en faveur de cette manière de voir se dégage de relations très

remarquables, d'ordre quantitatif, dont il me reste à dire un mot pour terminer cette conférence.

Ainsi que nous l'avons vu, si on détruit totalement la partie droite ou gauche de la portion moyenne du croissant gris, ou si l'on interrompt totalement sa continuité avec la corne latérale correspondante, celle-ci ne subit aucune différenciation et on obtient un embryon auquel la moitié droite ou gauche de la nuque et du dos font complètement défaut, sans que cependant le matériel destiné à les former ait été lésé. Mais si la destruction ou l'interruption n'est pas totale, et si l'impulsion peut néanmoins se propager, on constate que le volume, c'est-à-dire la dimension dans le sens transversal des organes nuchaux et dorsaux est, du côté lésé, proportionnel à l'importance de la lésion destructrice du centre autonome: celui-ci, réduit en quantité dans sa moitié droite, par exemple, a formé une tête dont la moitié droite est plus petite que l'autre, et sur le prolongement de cette tête ainsi conformée, dans la nuque, dans le tronc et dans la queue, la moitié droite de tous les organes dorsaux qui les composent est réduite dans la même proportion. On obtient ainsi un embryon dont la moitié droite est une sorte de miniature de la moitié gauche.

Et pourtant, je le répète, la lésion a été étroitement localisée en un point choisi par l'expérimentateur: elle n'a pas diminué en quantité la substance normalement prédestinée à former le tronc du côté droit; elle a simplement diminué la puissance de l'impulsion qu'elle reçoit du centre autonome. Cette relation ne peut s'expliquer que par le passage d'une substance du centre autonome aux centres provoqués.

Mais si on pousse l'observation plus loin encore, une notion nouvelle et importante se dégage. Un embryon comme celui que je viens de décrire, dont une des moitiés du dos est normale tandis que l'autre en est une miniature, peut vivre assez longtemps. J'en ai élevé pendant 7 jours. L'éclosion se produit, le petit têtard nage, assez mal naturellement, se nourrit; le cœur bat, la circulation se fait bien, la nutrition est suffisante; il grandit normalement dans sa moitié saine, mais sa moitié lésée, tout en grandissant aussi, reste toujours une miniature de l'autre. Une circulation normale, une nutrition qui paraît l'être, sont donc impuissantes à combler le déficit initial. Les résultats de la lésion expérimentale sont indélébiles.

Si on tient compte des conditions de cette expérience, on aboutit à cette conclusion suggestive, que le centre autonome du croissant gris de l'œuf de grenouille contient en lui le facteur déterminant de la taille des organes auxquels il donnera directement naissance ou dont il provoquera la formation. En généralisant cette donnée, on peut formuler cette loi morphogénétique assez inattendue que l'œuf fécondé possède en lui, dans ses localisations germinales, la cause déterminante essentielle de la taille qu'atteindra l'organisme adulte auquel il donnera naissance. Ainsi ressort la raison profonde du fait que tous les êtres vivants ont une taille moyenne autour de laquelle ne se produisent normalement que des oscillations peu importantes.

\* \* \*

Si fragmentaires, si incomplètes que soient encore les données qui viennent d'être exposées, elles sont néanmoins fort encourageantes pour l'avenir. Elles montrent à suffisance qu'une lumière diffuse, mais réelle, pénètre peu à peu dans le domaine obscur de la morphogenèse et permet d'expliquer bien des faits qui paraissaient ne pouvoir être que décrits et interprétés historiquement.

Elles sont encourageantes aussi parce que leur cohésion, leur enchaînement, assurent les chercheurs qu'ils sont dans la bonne voie et leur permet l'espérance que la vie, dans celles de ses manifestations où elle est vraiment créatrice des formes, des organes et de leurs structures, commence à se dégager du mystère qui l'enveloppait.