

BIV-3



PHYSIOLOGIE GÉNÉRALE

PAR

MAX VERWORN

Dr. Méd. et Phil.

A. O. Professeur de Physiologie à la Faculté de Médecine de l'Université d'Iéna.

TRADUIT SUR LA DEUXIÈME ÉDITION ALLEMANDE

PAR

E. HÉDON

Professeur de Physiologie à la Faculté de Médecine de Montpellier.

OUVRAGE ORNÉ DE 285 FIGURES

PARIS

LIBRAIRIE C. REINWALD
SCHLEICHER FRÈRES, ÉDITEURS

15, RUE DES SAINTS-PÈRES, 15

1900

Tous droits réservés.

PHYSIOLOGIE

GÉNÉRALE

PHYSIOLOGIE

GÉNÉRALE

~~BIV. 3~~
171077

PHYSIOLOGIE GÉNÉRALE

PAR

MAX VERWORN

Dr. Méd. et Phil.

A. O. Professeur de Physiologie à la Faculté de Médecine de l'Université d'Iéna.

TRADUIT SUR LA DEUXIÈME ÉDITION ALLEMANDE

PAR

E. HÉDON

Professeur de Physiologie à la Faculté de Médecine de Montpellier.

OUVRAGE ORNÉ DE 285 FIGURES.



PARIS

LIBRAIRIE C. REINWALD

SCHLEICHER FRÈRES, ÉDITEURS

15, RUE DES SAINTS-PÈRES, 15

1900

Tous droits réservés.

PHYSIOLOGIE
GÉNÉRALE

MAX VERWORN

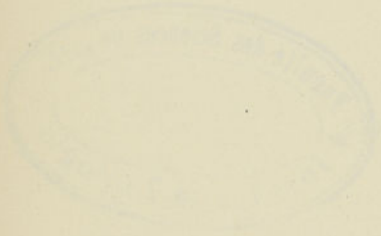
PARIS, 1904

ÉDITIONS G. MASSON, 108, BOULEVARD SAINT-JACQUES, PARIS

LE DÉPÔT LÉGAL A ÉTÉ FAIT À PARIS LE 15 MARS 1904

A. HEBON

ÉDITIONS G. MASSON, 108, BOULEVARD SAINT-JACQUES, PARIS



DE FRANCE LE 15 MARS 1904

PARIS

ÉDITIONS G. MASSON

BOULEVARD SAINT-JACQUES, 108, PARIS

LE DÉPÔT LÉGAL A ÉTÉ FAIT À PARIS LE 15 MARS 1904

1904

ÉDITIONS G. MASSON

A LA MÉMOIRE
DE
JEAN MÜLLER

LE MAITRE DE LA PHYSIOLOGIE

A LA MEMOIRE

JEAN MÜLLER

LE MAÎTRE DE LA PHYSIQUE

PRÉFACE DE LA PREMIÈRE ÉDITION

La cellule est la partie constituante élémentaire de toute matière vivante et le substratum de tous les phénomènes vitaux élémentaires. Si donc la Physiologie a pour tâche l'explication des phénomènes vitaux, il est évident que la Physiologie générale ne peut être qu'une Physiologie cellulaire.

L'évolution de la physiologie est parvenue actuellement au point où ses problèmes réclament de plus en plus impérieusement l'étude de la cellule. Plus nous allons, plus l'investigation physiologique nous montre clairement que les problèmes *généraux* de la vie se présentent déjà dans la cellule, substratum élémentaire de toute vie sur la surface du globe. Cette considération m'incita à rassembler, en me plaçant au point de vue de la physiologie cellulaire, les problèmes et faits généraux, les théories et hypothèses sur l'essence de la vie, qui jusqu'ici n'avaient pas encore été réunis et exposés d'une manière très explicite, afin d'esquisser ainsi les grandes lignes d'un domaine dans lequel convergent toutes les branches de la physiologie spéciale. J'ai donc tenté, dans le présent ouvrage, de traiter la physiologie générale en tant que *physiologie générale cellulaire*.

En dédiant ce travail à la mémoire de JEAN MÜLLER, je ne voulais pas seulement exprimer la gratitude dont nous sommes tous redevables à l'œuvre de notre éminent maître en physiologie; je voulais surtout par là indiquer la méthode que je me suis toujours énergiquement efforcé de suivre dans mon étude, la méthode de la physiologie comparée. Cette méthode à laquelle les recherches de notre maître ont imprimé une si extraordinaire fécondité, a été

malheureusement abandonnée après sa mort par la physiologie, qui s'attacha de plus en plus à l'étude des problèmes spéciaux du corps humain. Mais à présent que l'on constate de jour en jour davantage que le champ des études habituelles devient trop étroit, en raison de l'extension que les problèmes physiologiques commencent aussi à prendre sur ce terrain, la physiologie réclame de nouveau d'une manière pressante une méthode comparative, afin d'écartier de sa route les généralisations illogiques et fausses, et de continuer à se développer plus librement. C'est pour ce motif qu'il me paraît indispensable de revenir à la méthode d'investigation de JEAN MÜLLER, et que j'ai dédié mon ouvrage aux mânes du grand physiologiste.

Je commençai à tracer le plan de ce livre lors d'un voyage scientifique que j'entrepris en 1890, en vue de recherches de physiologie comparée, sur divers points de la Méditerranée et de la mer Rouge. Mes leçons à l'Université d'Iéna m'offrirent, à mon retour, l'occasion d'en coordonner pour la première fois les matériaux. Cependant la plus grande partie du travail me restait encore à accomplir, lorsque je commençai le manuscrit de l'ouvrage pendant l'été de 1892. Bien que je me sois occupé de préférence depuis près de dix ans des problèmes de la physiologie générale, et que je me sois efforcé, dans une série de mémoires, de fournir des documents pour la solution des questions qui s'y rapportent, il y avait un travail si considérable à effectuer pour rassembler, vérifier, choisir, compléter et mettre en ordre des matériaux souvent très dispersés, que l'ouvrage n'avancait que très lentement. En outre, les impressions que j'éprouvais pendant la rédaction des divers chapitres étaient très variables. Je me demandais parfois avec inquiétude si les développements accordés au sujet répondraient bien à l'enthousiasme et au plaisir avec lesquels j'avais abordé l'ensemble. Mais en cela je n'ai qu'à m'en rapporter au jugement de mes collègues. Un ouvrage qui, pour la première fois, à certains points de vue, réunit en un domaine propre des matériaux qui n'ont jamais été l'objet d'une synthèse, ne saurait évidemment dès sa première apparition prétendre à la perfection. Je ne m'abandonne donc pas à l'illusion d'avoir réussi même à m'en approcher. Bien plus, je suis fermement convaincu qu'il a dû se glisser çà et là toutes sortes de fautes et d'erreurs, et je prie mes collègues de vouloir bien les rectifier.

Mais j'ai éprouvé une satisfaction particulière en apprenant qu'un de mes collègues américains, le professeur FRÉDÉRIC S. LEE de New-York, dans un discours prononcé devant l'assemblée des naturalistes et médecins américains, a développé en même temps que moi, au sujet des exigences de la physiologie, des idées identiques à celles que j'ai explicitement motivées dans le premier chapitre de cet ouvrage, et qui ont déjà été exprimées en différents endroits, mais principalement dans un article du *Monist* (Chicago).

Dans mon exposition, je me suis principalement attaché à employer un langage facile à comprendre et dont la lecture ne fût pas trop pénible. Cette nécessité s'impose toujours lorsqu'on veut rendre les idées consignées dans un ouvrage accessibles à un grand cercle de lecteurs. Tel était ici le cas. Je désirais bien que mon ouvrage s'adressât avant tout à mes collègues et pût leur offrir, avec quelques idées et faits nouveaux, un assemblage de matériaux jusqu'ici dispersés, mais je voulais en même temps écrire un livre pouvant donner à tout lecteur versé dans les sciences naturelles et s'intéressant à ces questions, qu'il fût médecin ou philosophe, botaniste ou zoologiste, un aperçu sur les problèmes et phénomènes, théories et hypothèses qui se rapportent à la vie; un livre enfin pouvant initier l'étudiant en médecine et en histoire naturelle à la physiologie générale et lui fournir pour ses études les principales données théoriques de cette science. Il était difficile de satisfaire à tous ces desiderata, et ce n'était guère possible qu'à la condition d'employer un langage qui pût être compris de tout lecteur instruit. A quel point ai-je atteint mon but et suis-je parvenu à présenter un travail répondant à des exigences si diverses, c'est ce que décidera le jugement du lecteur à l'indulgence duquel je fais appel.

Enfin j'ai le devoir d'exprimer ici mes remerciements les plus pressés à tous ceux de mes amis qui se sont intéressés à la formation, au développement et à l'achèvement de mon entreprise, et surtout à M. Gustave Fischer qui m'a secondé avec la plus grande libéralité pour l'édition et l'illustration de cet ouvrage.

Londres, le 4 novembre 1894.

L'AUTEUR.

PRÉFACE DE LA DEUXIÈME ÉDITION

En livrant à la publicité cette deuxième édition, je m'empresse avant tout d'exprimer mes plus vifs remerciements pour l'accueil extrêmement favorable que mon ouvrage a rencontré, dès son apparition, de la part des lecteurs et particulièrement de la critique. J'ai surtout éprouvé la surprise la plus agréable en constatant que la *Physiologie générale* avait été l'objet de l'intérêt le plus vif et de l'approbation la plus précieuse, non seulement parmi les naturalistes théoriciens, mais précisément aussi dans les cercles de la médecine pratique, ainsi que j'ai pu m'en convaincre non seulement par les nombreux assentiments qui me sont parvenus oralement, ou par lettre, mais aussi et avant tout par la critique des journaux spéciaux de l'Allemagne et de l'étranger. J'y vois avec une grande satisfaction l'indice que la médecine pratique de notre époque a reconnu la haute importance que présentent les données de la physiologie générale sur la vie de la cellule pour l'intelligence des phénomènes physiologiques et pathologiques des associations cellulaires du corps humain. Ce qui me confirme d'autant plus dans cette opinion, c'est que je puis constater, et non sans plaisir, que le nombre des travaux de physiologie cellulaire a singulièrement augmenté dans ces dernières années. Aussi me suis-je efforcé dans cette deuxième édition de tenir compte des publications nouvelles les plus importantes. Malheureusement, eu égard à l'étendue de l'ouvrage, j'ai dû traiter maints points nouveaux avec plus de concision que je ne le désirais, et réduire beaucoup de passages qui dans la première édition occupaient plus de place; mais je crois cependant avoir facilité notablement l'intelligence du texte par l'introduction d'un nombre considérable de figures nouvelles et le remplacement de celles qui étaient défectueuses par de meilleures. Du reste je ne me berce pas non plus de l'illusion que cette deuxième édition soit exempte d'erreurs et de défauts. Mais j'espère que tout critique reconnaîtra les grandes difficultés que présentait le maniement de

matériaux si étendus, et jugera les erreurs avec indulgence. Je me fais un devoir de remercier sincèrement mes critiques pour leur obligeance à m'indiquer quelques imperfections et erreurs dans la première édition. Je me suis efforcé de les rectifier ici en tant qu'il s'agissait de fautes réelles, et de les apprécier consciencieusement et avec la meilleure volonté lorsqu'elles reposaient sur des divergences de conception ou de manière de voir.

Des traductions anglaise et italienne de cet ouvrage vont bientôt paraître. Une édition russe a déjà paru depuis longtemps; mais malheureusement pour cette dernière, je me vois forcé d'en décliner la responsabilité, attendu qu'elle a été publiée complètement à mon insu et que, jusqu'à présent, ni mon éditeur ni moi ne l'avons eue sous les yeux.

Enfin je ne voudrais pas manquer d'exprimer mes remerciements les plus vifs à M. le Dr Gustave Fischer pour son amabilité et la peine qu'il a prise pour cette deuxième édition.

Iéna, Institut de physiologie de l'Université, juin 1897.

L'AUTEUR.

TABLE DES MATIÈRES

	Pages
CHAPITRE PREMIER. — <i>Du but et des moyens de la recherche physiologique</i>	1
I. — Le problème de la physiologie	3
II. — Histoire du développement de la recherche physiologique	7
A. L'antiquité la plus reculée. — B. L'ère de Galien. — C. L'ère de Harvey. — D. L'ère de Haller. — E. L'ère de Jean Müller.	
III. — La méthodologie de la recherche physiologique	31
A. Les résultats acquis jusqu'ici. — B. Les rapports de la psychologie avec la physiologie. 1. La question des limites de la connaissance de la Nature. 2. Monde matériel et âme. 3. Psychonisme. — C. Le vitalisme. — D. Physiologie cellulaire.	
CHAPITRE II. — <i>De la matière vivante</i>	63
I. — Composition de la matière vivante	64
A. L'individualisation de la matière vivante. 1. La cellule comme organisme élémentaire. 2. Parties constituantes générales et spéciales de la cellule. 3. Cellules polynucléées et syncyties. — B. Caractères morphologiques de la matière vivante. 1. Forme et dimensions des cellules. 2. Le protoplasma. <i>a.</i> Les éléments figurés du protoplasma. <i>b.</i> La substance fondamentale du protoplasma. 3. Le noyau ou nucleus. <i>a.</i> La configuration du noyau. <i>b.</i> La substance du noyau. <i>c.</i> La structure du noyau. — C. Propriétés physiques de la matière vivante. 1. La consistance de la matière vivante. 2. Le poids spécifique de la matière vivante. 3. Les propriétés optiques de la matière vivante. — D. Propriétés chimiques de la matière vivante. 1. Les éléments organiques. 2. Les combinaisons chimiques de la cellule. <i>a.</i> Les matières albuminoïdes. <i>b.</i> Les hydrates de carbone. <i>c.</i> Les graisses. <i>d.</i> Les éléments inorganiques de la matière vivante. <i>e.</i> La répartition des matières entre le protoplasma et le noyau.	
II. — Matière vivante et matière brute	133
A. Organismes et corps inorganiques. 1. Différences morphologiques. 2. Différences génétiques. 3. Différences physiques. 4. Différences chimiques. — B. Organismes vivants et inanimés. 1. Vie et mort apparente. 2. Vie et mort.	
CHAPITRE III. — <i>Des phénomènes vitaux élémentaires</i>	155
I. — Les phénomènes d'échanges de matières	157
A. L'absorption des matières. 1. Les aliments. 2. Le mode d'absorption des aliments de la part de la cellule. — B. La trans-	

	Pages
formation des substances absorbées. 1. Digestion extra-cellulaire et intra-cellulaire. 2. Les ferments et leur mode d'action. 3. Assimilation et désassimilation. <i>a.</i> Assimilation. <i>b.</i> Désassimilation. — C. L'élimination des matières. 1. Le mode d'élimination de la part de la cellule. 2. Produits de sécrétion et d'excrétion. <i>a.</i> Sécrétions. <i>b.</i> Excrétions.	
II. — Les phénomènes de changement de forme	202
A. Le développement phylogénétique. 1. La transmission. 2. L'adaptation. — B. Le développement ontogénétique. 1. Croissance et reproduction. 2. Les formes de la division cellulaire. <i>a.</i> La division directe. <i>b.</i> La division indirecte. 3. La fécondation. 4. Le développement de l'organisme pluricellulaire.	
III. — Les phénomènes d'échanges de forces	235
A. Les formes de l'énergie. — B. L'apport d'énergie dans l'organisme. 1. L'apport d'énergie chimique. 2. L'apport de lumière. 3. L'apport de chaleur. — C. La production d'énergie de l'organisme. 1. La production d'énergie mécanique. <i>a.</i> Mouvements passifs. <i>b.</i> Mouvements par gonflement des parois cellulaires. <i>c.</i> Mouvements par modification du turgor cellulaire. <i>d.</i> Mouvements par modification du poids spécifique. <i>e.</i> Mouvements par sécrétion. <i>f.</i> Mouvements par accroissement. <i>g.</i> Mouvements par contraction et expansion. Le mouvement amiboïde. Le mouvement musculaire. Le mouvement des cils vibratiles. 2. La production de lumière. 3. La production de chaleur. 4. La production d'électricité.	
CHAPITRE IV. — <i>Des conditions générales de la vie</i>	303
I. — Conditions actuelles de la vie à la surface du globe	305
A. Conditions générales extrinsèques de la vie. 1. Les aliments. 2. L'eau. 3. L'oxygène. 4. La température. 5. La pression. — B. Conditions générales intrinsèques de la vie.	
II. — Origine de la vie sur la terre	330
A. Théories de l'origine de la vie sur la terre. 1. Théorie de la génération spontanée. 2. Théorie des cosmozoaires. 3. Théorie de Preyer de la continuité de la vie. 4. Hypothèse de Pflüger. — B. Critique. 1. Éternité ou naissance de la matière vivante. 2. Descendance de la matière vivante.	
III. — Histoire de la mort	355
A. Phénomènes de la nécrobiose. 1. Processus histolytiques. 2. Processus métamorphotiques. — B. Les causes de la mort. 1. Causes extrinsèques et intrinsèques de la mort. 2. La question de l'immortalité corporelle.	
CHAPITRE V. — <i>Des excitants et de leurs actions</i>	385
I. — La nature de l'excitation	387
A. Des rapports des excitants avec les conditions vitales. 1. Les qualités de l'excitant. 2. L'intensité de l'excitant. 3. Les excitants trophiques. — B. L'excitabilité de la matière vivante. 1. Le concept de l'excitabilité et la nature des actions d'excitations. 2. La durée des actions d'excitation. 3. La conduction des excitations.	

	Pages
II. — Les phénomènes d'excitation de la cellule.....	406
A. Actions des différentes qualités d'excitants. 1. Actions des excitants chimiques. <i>a.</i> Phénomènes d'excitation. <i>b.</i> Phénomènes de paralysie. 2. Actions des excitants mécaniques. <i>a.</i> Phénomènes d'excitation. <i>b.</i> Phénomènes de paralysie. 3. Actions des excitants thermiques. <i>a.</i> Phénomènes d'excitation. <i>b.</i> Phénomènes de paralysie. 4. Actions des excitants lumineux. <i>a.</i> Phénomènes d'excitation. <i>b.</i> Phénomènes de paralysie. 5. Actions des excitants électriques. <i>a.</i> Phénomènes d'excitation. <i>b.</i> Phénomènes de paralysie. — B. Actions directrices de mouvements des excitations unilatérales. 1. Chimiotaxie. 2. Barotaxie. 3. Photaxie. 4. Theromotaxie. 5. Galvanotaxie. — C. Phénomènes d'hyperexcitation. 1. Fatigue et épuisement. 2. Excitation et paralysie. 3. Mort par hyperexcitation.	
CHAPITRE VI. — <i>Du mécanisme de la vie</i>	525
I. — Le processus vital.....	527
A. Les échanges des biogènes. 1. Les biogènes. 2. Le biotonus. — B. L'action des excitants sur les échanges des biogènes. 1. Les modifications du biotonus par excitation totale. 2. L'interférence des actions d'excitation. 3. Les modifications polaires du biotonus et le mécanisme de la disposition axiale par excitation unilatérale.	
II. — La mécanique de la vie cellulaire.....	557
A. Rôle du noyau et du protoplasma dans la vie de la cellule. 1. La théorie de la prépondérance du noyau dans la cellule. 2. Noyau et protoplasma comme membres indispensables dans la série des échanges de la cellule. — B. Dérivation des phénomènes vitaux élémentaires des échanges de la cellule. 1. La mécanique des échanges de matières dans la cellule. <i>a.</i> Schéma des échanges de la cellule. <i>b.</i> Mécanisme de l'absorption et de l'élimination des matières. 2. La mécanique des changements de forme de la cellule. <i>a.</i> La croissance comme phénomène fondamental du changement de forme. <i>b.</i> Mécanique du développement. <i>c.</i> Structure et fluidité. <i>d.</i> Mécanique de l'hérédité. 3. La mécanique des échanges d'énergie dans la cellule. <i>a.</i> Le cycle de l'énergie dans le monde organique. <i>b.</i> Le principe des échanges d'énergie chimique dans la cellule. <i>c.</i> La source de la force musculaire. <i>d.</i> Théorie des mouvements de contraction et d'expansion.	
III. — Conditions d'organisation de l'État cellulaire.....	630
A. Indépendance et dépendance des cellules. — B. Différenciation cellulaire et division du travail. — C. Centralisation des fonctions.	
TABLE ALPHABÉTIQUE.....	651

CHAPITRE PREMIER

Du But et des Moyens de la Recherche physiologique.

- I. — Le problème de la physiologie.
- II. — Histoire du développement de la recherche physiologique.
 - A. — L'antiquité la plus reculée.
 - B. — L'ère de GALIEN.
 - C. — L'ère de HARVEY.
 - D. — L'ère de HALLER.
 - E. — L'ère de JEAN MÜLLER.
- III. — La méthodologie de la recherche physiologique.
 - A. — Les résultats acquis jusqu'ici.
 - B. — Les rapports de la psychologie avec la physiologie.
 - 1. — La question des limites de la connaissance de la Nature.
 - 2. — Monde matériel et âme.
 - 3. — Psychomonisme.
 - C. — Le vitalisme.
 - D. — Physiologie cellulaire.

Ce qu'on doit exiger de chaque domaine spécial des connaissances humaines, c'est un aperçu pris d'un point de vue élevé sur ses fins et résultats, en quelque sorte une carte qui puisse, à chaque instant, servir à notre orientation et s'unir harmonieusement avec les cartes des autres domaines en un grand tableau d'ensemble, en une conception du Monde.

Cette prétention est surtout justifiée pour les sciences de la Nature dont l'énorme développement a exercé une si puissante influence sur la culture intellectuelle de notre siècle.

Il existe deux besoins impérieux de l'humanité à la satisfaction desquels l'investigation de la Nature doit contribuer : l'un, pratique, qui

est la tendance à donner une forme utile et agréable aux conditions externes de la vie, — le grand développement de la technique et de la médecine modernes témoigne sous ce rapport de l'efficacité des services rendus par les sciences de la Nature; — l'autre, théorique, le besoin de la connaissance des causes qui augmente avec le degré de culture intellectuelle, l'effort dirigé vers une conception harmonieuse du monde et de la vie. Ces deux besoins sont puissants, quoique aussi inégalement développés, suivant la personnalité de chacun. L'humanité doit exiger de la science de la nature de ne jamais perdre de vue ce but et de ne pas méconnaître sa situation par rapport aux autres côtés de la vie humaine, danger qui précisément s'accroît actuellement et devient grave, en raison de l'énorme extension qu'ont pris au sein des sciences de la Nature les territoires particuliers les plus spéciaux.

L'investigation spécialisée et bornée à un seul côté tombe constamment dans cette erreur. Elle s'enfonce dans des champs improductifs, perd même de plus en plus le contact avec les domaines voisins et devient finalement incapable de coopérer à la tâche générale de la science. Il est à peine besoin de dire qu'il serait absurde de rejeter d'une façon absolue l'investigation spéciale. Une saine recherche spécialisée est précisément un facteur principal du progrès de la science, car sans recherches spéciales on ne saurait acquérir de connaissances plus générales. Mais il faut distinguer les recherches spéciales que l'on effectue pour aider à résoudre un problème s'imposant à l'étude pratique ou théorique de la vie, et celles que le hasard ou quelque circonstance étrangère vous met en mains et que l'on poursuit pour voir s'il en résultera quelque chose. Dans le premier cas il s'agit de la véritable investigation scientifique, dans le second seulement d'un passe-temps. La recherche spéciale et bornée ne répond à aucun des grands besoins de l'homme et rabaisse, en fin de compte, la science au point de vue peu enviable du *famulus* WAGNER.

C'est une nécessité absolue pour le progrès d'une science que le travail spécial vise toujours le but général, afin qu'il en résulte une investigation conforme à un plan méthodique. Cela n'est possible que si l'investigateur embrasse son domaine d'un point de vue élevé et possède une carte où disparaissent les objets petits et insignifiants, mais où les seuls faits, phénomènes et problèmes importants et significatifs se trouvent dessinés à grands traits en relief dans un tableau d'ensemble.

Mais ce n'est point seulement le savant qui doit bénéficier de cette vue d'ensemble sur le but, les moyens et les conquêtes scientifiques; une telle généralisation, et non point une somme de faits isolés sans connexité, est nécessaire aussi pour tout esprit cultivé, afin qu'il retire de la science ce qu'il peut en utiliser pour les besoins pratiques et théoriques de sa vie, car *la science est tributaire de la vie et non la vie de la science.*

I. — Le Problème de la Physiologie.

L'antiquité grecque la plus reculée embrassait la conception de toute la nature vivante dans le mot « *φύσις* », terme que l'on rencontre encore avec son acception la plus pure dans les chants d'HOMÈRE. Mais depuis, l'idée liée à ce mot a subi diverses modifications. Déjà, de bonne heure, la signification primitive fut généralisée et, à l'apogée de la civilisation grecque, on désignait les philosophes ioniens, les plus anciens savants de la Grèce, sous le nom de « *φυσιολογοί* », en transférant la conception *φύσις* à la Nature dans son ensemble. Plus tard, avec la séparation de la physique comme science propre dans le sens actuel, cette conception fut de nouveau réduite, mais d'une autre manière, en ce qu'elle fut limitée spécialement à la nature inanimée, de telle sorte que maintenant elle comporte une signification précisément contraire à son sens originel.

Si l'on accepte la notion *φύσις* dans sa signification propre, primitive, le mot « Physiologie » exprime alors fort justement la nature de la science qu'il désigne et il n'est pas nécessaire de le remplacer par le mot plus nouveau de « Biologie » auquel on attache aujourd'hui des sens très divers.

La physiologie est par conséquent la science qui analyse les phénomènes de la nature vivante, et sa tâche est « la recherche de la vie. »

En dépit de l'apparente simplicité de cette tâche, la science y travaille déjà depuis des siècles. Cependant il n'est besoin que d'un examen superficiel pour se rendre clairement compte des difficultés qu'elle présente. Il est seulement nécessaire de voir ce que renferment ces expressions « Vie » et « Recherche » qui, ainsi associées, paraissent tout d'abord des mots vides de sens.

* * *

Prenons d'abord en considération l'objet de la Physiologie, la « Vie ». Le vulgaire attache d'ordinaire à ce mot une somme d'idées qui se rapportent à des phénomènes secondaires, parce qu'il ne considère, dans son observation de chaque jour, que les suites éloignées des phénomènes vitaux primordiaux. Pour lui, la notion de vie est remplie par différentes occupations : travaux, plaisirs, marche, voyages, lecture, conversation, acte de manger, de boire, etc., parmi lesquelles, suivant la carrière et l'individualité de chacun, tel ou tel mode d'activité est mis au premier plan comme partie essentielle de sa vie : pour l'un la vie n'est que travail, pour l'autre qu'une bacchanale. Mais toutes ces diverses occupations de la vie journalière ne sont que le résultat des combinaisons d'un petit nombre de phénomènes vitaux primordiaux. Poursuivons donc le développement de la notion « vie » en remontant jusqu'à l'antiquité la plus reculée où l'homme ne présentait encore aucune de toutes ces occupations, qui sont la conséquence du haut degré de la civilisation, où il ne

connaissait pas encore le feu, où même il ne savait pas encore fabriquer les outils les plus primitifs, nous arrivons alors à nous représenter que la notion de vie provient de la réunion d'une série de phénomènes simples que l'homme primitif trouva dans l'observation de lui-même, et avant tout, de phénomènes liés à des mouvements sautant aux yeux, tels que le changement de lieu, la respiration, l'alimentation, les battements du cœur et d'autres encore. En fait, il n'est pas difficile non plus de décomposer en leurs éléments primitifs les occupations compliquées de notre vie actuelle, et de reconnaître que toutes leurs variétés s'édifient par diverses associations d'un petit nombre de phénomènes élémentaires, comme la nutrition et la respiration, l'accroissement et la reproduction, le mouvement et la production de chaleur, etc. Si nous envisageons la notion de vie de cette manière, comme une somme de certains phénomènes simples, la physiologie aurait ainsi pour objet d'établir quels sont les phénomènes vitaux simples, de les rechercher et de les expliquer.

Nous devons cependant ne pas oublier que nous nous sommes ici, pour le développement de la notion de vie, limités exclusivement aux phénomènes vitaux présentés par l'homme, mais que le domaine de la vie a une étendue bien plus grande. Les phénomènes vitaux se montrent pareillement chez les animaux et les plantes, et la question se pose de savoir si ces phénomènes se comportent partout de même que chez l'homme, ou bien si, peut-être, quelques-uns manquent et d'autres s'y ajoutent ou s'en écartent. Il faut donc embrasser tous les organismes vivants dans le cercle de la recherche physiologique, et la fleur comme le ver doit en être l'objet aussi bien que l'homme. Le premier devoir de la physiologie est, par conséquent, de tracer les limites du domaine de la vie et de déterminer ce qui est vivant de ce qui ne l'est pas. Mais déjà cette entreprise est plus difficile qu'elle ne le paraît.

La teneur de la notion « vie » n'a pas été la même dans tous les temps. Elle s'est essentiellement modifiée au cours du développement du genre humain. Déjà, de bonne heure, la conception en a été transférée de l'homme, sur lequel elle avait été façonnée, à d'autres objets. Pour les peuples primitifs, cette notion était bien plus large que pour nous : ils dotaient de la vie ce que nous ne considérons plus maintenant comme vivant. Les astres et le feu, le vent et les vagues étaient regardés par eux comme des êtres vivants et animés, et personnifiés d'une manière anthropomorphique. Nous en trouvons encore les vestiges dans la mythologie des peuples classiques et de notre propre nation. Dans le cours des temps on a, à la vérité, distingué d'une manière toujours plus tranchée ce qui est vivant de ce qui est dépourvu de vie, mais aujourd'hui encore, on peut observer qu'un enfant prend une machine à vapeur pour un animal vivant. L'enfant règle en cela son jugement, d'une manière plus ou moins consciente, d'après le même critérium que les peuples primitifs qui considéraient comme des phénomènes de vie la vacillation de la flamme et l'ondulation des vagues, c'est-à-dire d'après le critérium du

mouvement. Et, de fait, le mouvement est, de tous les phénomènes vitaux, celui qui donne au plus haut degré l'impression de la vie.

Mais, dira-t-on, il ne s'agit là que de peuples primitifs et d'enfants. L'homme cultivé, ayant l'expérience de la vie, distinguera toujours avec facilité, dans tout cas particulier, s'il y a vie ou non. Cependant il n'en est pas toujours ainsi. Les graines desséchées sont-elles vivantes ou sans vie? Une lentille, que l'on a conservée intacte pendant des années dans l'armoire de la cuisine, est-elle vivante? Les naturalistes eux-mêmes n'ont pas toujours été d'accord sur cette question. Cette graine ne manifeste pas de phénomènes vitaux, mais elle peut à chaque instant y être incitée, si on l'enfonce dans la terre humide. Alors elle germe et donne une plante en se développant.

Mais il devient bien plus difficile encore de décider s'il y a vie ou non, lorsqu'il s'agit d'objets que l'on n'a point coutume d'observer journellement, par exemple de certains objets microscopiques. Il faut souvent une observation prolongée et une recherche très approfondie pour découvrir si, dans un liquide, certains corps décélés par l'examen microscopique vivent ou non. Enlevons d'une bouteille de bière une goutte du dépôt et examinons-la sous le microscope : nous trouverons qu'il y a dans le liquide un nombre infini de petits globules pâles, reliés souvent les uns aux autres par groupes de deux ou trois et qui, aussi longtemps qu'on les observe, demeurent complètement immobiles, et ne montrent aucune trace de mouvements ou d'autres modifications. De petits globules entièrement semblables se montrent aussi sous le microscope dans une goutte de lait. Ce n'est qu'à l'aide de forts grossissements que l'on peut différencier les deux sortes de globules les uns des autres. Par l'observation microscopique la plus patiente et la plus persévérante on ne parvient à y saisir aucune indication de phénomènes vitaux, et pourtant les deux objets sont, au fond, aussi différents qu'un organisme vivant l'est d'une substance sans vie; car les globules de la bière sont les cellules de la levûre (*saccharomyces cerevisiæ*), agents de la fermentation de la bière, c'est-à-dire des organismes vivants, complètement développés, unicellulaires; par contre, les globules du lait sont des gouttelettes de graisse sans vie, dont la présence en masse donne au lait sa couleur blanche, par leur action réfringente sur la lumière. Comme pendant à ces deux préparations, nous pouvons en faire une troisième. Dans la cavité abdominale de la grenouille il y a, de chaque côté de la colonne vertébrale, entre les apophyses transverses des vertèbres, des petites masses d'apparence blanc jaunâtre. Prélevons avec un scalpel un peu de cette substance, plaçons-la dans une goutte d'eau sur un porte-objet et recouvrons le tout d'une lamelle, nous verrons alors, à un fort grossissement, une grande quantité de petits corpuscules et de courts bâtonnets de différentes grandeurs, animés d'un mouvement incessant de trémulation et de vibration, plus vif pour les petits, plus lent pour les plus gros. Tout débutant, mis en présence des trois préparations, à qui l'on demande

lequel des trois objets il considère comme vivant et lequel comme inanimé, désignera inmanquablement comme inanimées les cellules de levûre et les gouttelettes de graisse, et par contre comme vivants les corpuscules vibrants; et pourtant ces derniers ne sont pas autre chose que de minuscules cristaux calcaires, si légers que les moindres mouvements des particules d'eau, comme il en existe dans tout liquide, suffisent pour leur imprimer un mouvement oscillatoire. Le symptôme du mouvement que l'on est enclin à rapporter à une cause interne, parce qu'on ne lui découvre aucune incitation extérieure, donne ici l'illusion de la vie, et l'on peut trouver de semblables exemples en nombre illimité.

Il y a donc des circonstances où il n'est point facile de distinguer ce qui est vivant de ce qui est sans vie, et il est clair, d'après cela, que *le premier devoir de la physiologie doit être de rechercher les critères d'une telle différenciation, c'est-à-dire d'établir nettement les limites de son objet d'investigation, la vie, vis-à-vis de la nature inanimée.*

* * *

Non moins grandes sont les difficultés auxquelles nous nous heurtons, si nous envisageons la seconde notion qui est impliquée dans la tâche de la Physiologie, la « Recherche ». Que signifie l'expression rechercher ou expliquer?

Il paraît exister entre l'homme cultivé et les peuples primitifs une différence essentielle consistant en un impérieux besoin d'aller au fond des choses, bref, dans le *besoin de causalité*. Le besoin en toutes choses de demander « pourquoi? », par simple soif de savoir, sans préoccupation intéressée, besoin dont la formation et le développement peuvent encore aujourd'hui être observés et suivis exactement chez les enfants, à un certain âge, paraît être le produit du développement intellectuel. Lorsque nous avons trouvé la raison d'un phénomène, le besoin de causalité est satisfait sur ce point, nous avons scruté, expliqué le phénomène. Pour l'investigation dans tous les domaines de la science, pour l'histoire et la linguistique, il en va absolument de même que pour l'investigation de la nature, en sorte que les sciences se sont principalement édifiées grâce au développement de la simple accumulation des faits. Mais ce que nous avons acquis en trouvant la cause immédiate d'un phénomène, n'est qu'une satisfaction relative du besoin de causalité, car la cause elle-même est encore un phénomène qui demande une explication et ainsi de suite. Ainsi nous rassemblons peu à peu, par une recherche systématique, les phénomènes isolés d'un territoire scientifique et les séries de phénomènes des grands territoires en une connexion causale, et nous ramenons à leurs causes des domaines de plus en plus grands. Mais finalement on se demande jusqu'où peut être poussée cette analyse. Y a-t-il une cause dernière pour les phénomènes ou bien cette analyse est-elle illimitée?

Les recherches dans tous les domaines de la nature inanimée, en

particulier en physique et en chimie, ont conduit à ce résultat que tous les phénomènes connus et scrutés jusqu'ici peuvent être ramenés en dernière analyse à une seule cause commune, au mouvement de très petits éléments matériels. On se représente que tout le monde matériel, dans son ensemble, est formé de particules élémentaires extrêmement petites, insécables, les atomes, et que la somme énorme des phénomènes de la nature est engendrée par les différents mouvements des atomes qui remplissent tout l'univers.

Puisque la physiologie a pour tâche d'éclairer les conditions des phénomènes vitaux, c'est-à-dire de rechercher leurs causes, il faut se demander si dans la nature vivante tous les phénomènes peuvent être également ramenés à cette cause unique, ou s'il est nécessaire pour l'explication de certains phénomènes vitaux d'avoir recours à un autre principe. La réponse à cette question contient implicitement la délimitation de l'objet d'étude, le but essentiel de la physiologie.

De toute antiquité on a senti quel immense abîme existe entre deux groupes de phénomènes vitaux, entre les phénomènes matériels et psychiques. La question est donc double, car si les phénomènes matériels de la vie peuvent être réellement ramenés aux mêmes causes élémentaires que ceux du monde matériel inanimé, cela n'est pas encore prouvé pour les phénomènes psychiques. En tout cas nous aurons d'abord à nous expliquer sur les rapports existant entre les phénomènes psychiques et matériels. Si les phénomènes psychiques ne peuvent point être rattachés aux mêmes causes dernières que les phénomènes du monde matériel, il nous faudra chercher alors une autre explication et nous poser l'importante question de savoir s'ils sont généralement explicables. Mais de plus en supposant qu'ils présentent une relation causale avec les phénomènes du monde matériel, il n'en reste pas moins encore à se demander ce que sont en définitive les atomes. Ici encore il y aurait à considérer si ce problème est généralement soluble et enfin, dans l'affirmative, si notre besoin de causalité serait alors satisfait.

Il y a donc une foule de questions auxquelles se heurte l'étude de la vie, questions qui descendent jusque dans les profondeurs les plus obscures de la raison humaine.

II. — Histoire du Développement de la Recherche physiologique (1).

Un coup d'œil jeté sur l'histoire du développement de la recherche physiologique jusqu'à nos jours, sera aussi intéressant qu'important

(1) Un exposé approfondi des premières époques du développement de la physiologie a été donné par K. SPRENGEL (*Versuch einer pragmatischen Geschichte der Arzneikunde*) et H. HAESER (*Lehrbuch der Geschichte der Medicin*). Une courte esquisse de l'histoire de la physiologie se trouve aussi annexée dans l'ouvrage de PFEYER : *Elemente der Allgemeinen Physiologie*.

pour l'appréciation de l'état actuel de la physiologie et des voies dans lesquelles cette science devra désormais s'engager pour atteindre son but précis.

A. — L'Antiquité la plus reculée.

Les premières traces d'idées physiologiques naïves se perdent dans la nuit des temps préhistoriques. Mais l'expression nous en a été transmise dans la mythologie des anciens peuples civilisés. Celle-ci embrassait tout le savoir, toutes les images relatives à la vénération des êtres supérieurs. Le culte primitif, et le savoir qui s'y rattachait chez les anciens peuples, peut être considéré comme un tout inséparable duquel, au cours des siècles et des milliers d'années, se détachèrent lentement et successivement, en tant que domaines indépendants, les systèmes d'idées théologiques, philosophiques, des sciences naturelles et médicales.

Les idées qu'on se faisait de la vie étaient très naïves et grossières. Tout ce qui se mouvait était vivant et considéré comme animé. Le mouvement était la caractéristique de la vie. Le vent et l'eau, le feu et les astres furent personnifiés. Les météorites qui sillonnent l'air, les « bétyles » étaient pris par les Phéniciens pour des pierres animées et considérées comme douées de propriétés curatives, et SUSRUTAS, l'auteur de l'Ayur Veda, l'ouvrage hindou le plus ancien de la médecine, opposait encore tous les corps mobiles comme vivants, aux corps immobiles, inanimés. La médecine qui était presque exclusivement une étude des médicaments et qui dans les temps primitifs florissait particulièrement dans les contrées enchantées du Pont, où on vénérât HÉCATE, était grossièrement empirique, amalgamée de magie et de mystères, et manquait encore de la première trace d'une base physiologique.

Pourtant un groupe de phénomènes avait déjà été distingué à cette époque par une observation pénétrante : ce sont les phénomènes qui se manifestent à l'homme le plus immédiatement comme caractéristiques de sa vie, les phénomènes psychiques supérieurs. Déjà dans l'ancienne Egypte, vraisemblablement sous l'influence hindoue, il se développa une psychologie qui avait pour base le dualisme du corps et de l'âme, et atteignait sa plus haute expression dans l'idée de la migration de l'âme après la mort du corps dans d'autres corps. L'idée en a été plus tard transplantée en Grèce par les philosophes de ce pays, particulièrement PYTHAGORE. C'est somme toute l'étude des phénomènes de la vie psychique qui, dès les temps les plus reculés, a toujours eu un attrait particulier pour les prêtres et les philosophes, ces soutiens les plus anciens du savoir théorique, et nous trouvons que dans l'antiquité, de tous les domaines de la recherche scientifique, c'est précisément la psychologie qui a été le plus cultivée.

Tandis que les notions physiologiques subissaient à peine la moindre influence de la part des idées médicales, jusque bien après HIPPOCRATE,

elles furent par contre notablement enrichies en Grèce par la première éclosion de la philosophie en tant que discipline propre, indépendante de la doctrine des prêtres. Les plus anciens philosophes grecs, aussi bien que les « physiologues » ioniens, de même que les Eléates, comme aussi les Atomistes et les penseurs isolés de ce temps-là, devaient forcément — leur but consistant dans l'édification d'une cosmologie — méditer sur la formation de la nature vivante ; et, quelque jugement que l'on porte sur leur méthode décousue et leurs spéculations, ce sera toujours un des faits les plus surprenants qu'ils aient pu avoir déjà des idées justes sur maints phénomènes de la vie. Il est tout à fait merveilleux de rencontrer chez beaucoup de ces philosophes des idées qui, après plus de deux mille ans, ont pris un caractère entièrement moderne et sont devenues les bases les plus importantes de la science actuelle de la vie. Il en est surtout ainsi pour les pensées relatives à la formation et au développement du monde organique. Chez ANAXIMANDRE (né en 620 av. J.-C.) se trouve déjà clairement exprimée la pensée de la descendance de l'homme de formes animales ancestrales, qui à l'origine vivaient dans l'eau, et HÉRACLITE (vers 500 av. J.-C.) a déjà une idée de la notion de « la lutte pour la vie » (εἶρις). Mais la plus précise et la plus étonnante des théories est celle d'EMPÉDOCLE (né 504 av. J.-C.) sur la formation des êtres vivants. D'après lui apparurent tout d'abord les plantes, puis les animaux inférieurs et de ceux-ci naquirent les animaux supérieurs, et enfin les hommes se développèrent par perfectionnement. Le principe actif de ce perfectionnement résiderait en ceci, que les êtres mal formés périraient dans le combat de la vie, tandis que les vigoureux se multiplieraient. Il s'est écoulé près de deux mille cinq cents ans avant que cette simple pensée, déjà clairement exprimée par EMPÉDOCLE, de la descendance et de la sélection naturelle des organismes ait été fondée empiriquement par DARWIN et établie comme explication naturelle de cette variabilité naguère si merveilleuse des formes organiques.

On trouve aussi chez les anciens philosophes grecs quantité d'idées plus ou moins justes sur quelques phénomènes physiologiques spéciaux. Mais ces vérités éparses perdent en partie la valeur qu'elles paraissent avoir, par suite de leur mélange avec autant d'idées hasardées et purement arbitraires. Aucune méditation ou observation cohérente et systématique sur les phénomènes de la vie n'apparaît avant ARISTOTE.

Même du côté de la médecine pratique, l'étude de la vie n'avait encore reçu aucune impulsion notable, lorsque par HIPPOCRATE (460-377 av. J.-C.) l'art médical, qui jusque-là manquait de critique, fut établi sur une base plus juste.

Ce n'est que sous les successeurs d'HIPPOCRATE, vraisemblablement grâce à l'influence de la philosophie de PLATON, que nous voyons surgir une théorie physiologique qui bientôt prenant une plus large extension, domina toutes les notions médicales de ce temps-là. C'est la théorie de l'esprit vital (πνεῦμα), dans laquelle on peut déjà trouver le premier

germe d'une vérité physiologique fondamentale. Dans cette théorie, le πνεῦμα, agent matériel extraordinairement subtil, tire son origine des poumons de l'homme, passe de là dans le sang pour être distribué dans le corps; et les phénomènes vitaux dans leur ensemble dépendent de l'action du πνεῦμα dans le corps. Cette conception, qui sans doute est agrémentée de toutes sortes d'accessoires absurdes, nous fait vivement songer à nos idées modernes sur le rôle de l'oxygène dans l'organisme.

B. — L'Ère de Galien.

L'ancienne théorie du pneuma trouva, particulièrement à l'École d'Alexandrie, un continuateur dans HEROPHILE (vers 300 av. J.-C.) et dans ERASISTRATE (mort 280 av. J.-C.) qui distinguait déjà un πνεῦμα ζωτικόν dans le cœur et un πνεῦμα ψυχικόν dans le cerveau : c'est le premier signe d'un essai d'explication des phénomènes vitaux. Il en résulte qu'on commençait à avoir plus ou moins nettement conscience que le problème de la physiologie consiste dans l'explication des phénomènes vitaux. Jusque-là ce n'était qu'accidentellement qu'on avait observé des faits particuliers et traité certaines questions d'ordre physiologique. Et plus le problème de la physiologie arriva à se préciser, plus aussi l'étude des phénomènes physiologiques commença à revêtir le caractère de l'investigation scientifique.

Les conditions préliminaires en furent créées par ARISTOTE (384-322), le grand polymathe de l'antiquité, dont le cerveau embrassait un matériel de faits incommensurable. L'importance d'Aristote pour la physiologie n'est pas dans l'explication des phénomènes vitaux — celle-ci manque le plus souvent de critique et n'entre pas non plus chez lui au premier plan —, mais bien dans l'accumulation et l'observation d'un grand nombre de phénomènes physiologiques, parmi lesquels à côté de beaucoup de recherches sans doute remarquables et sagaces se trouvent aussi maintes observations erronées, comme par exemple la formation des anguilles et des grenouilles aux dépens de la vase. Mais cette accumulation des matériaux d'observation est le fondement de la nouvelle phase d'évolution dans laquelle entre l'histoire de la physiologie après ARISTOTE, et qui est caractérisée par la claire connaissance du problème de la physiologie et de l'énorme importance de cette science pour la médecine pratique.

Après qu'ARISTOTE par sa méthode systématique eut créé une large base empirique à l'Histoire naturelle, la théorie du pneuma acquit aussi une plus grande extension sous ses partisans ultérieurs, particulièrement ATHÉNÉE et ARÉTÉE (tous deux vers 50 ap. J.-C.). La théorie du pneuma par sa nature même devait nécessairement pousser à réunir et à expliquer les phénomènes vitaux sous un point de vue unique : aussi trouvons-nous précisément à cette époque pour la première fois une claire et consciente connaissance du problème de la physiologie et un

résumé méthodique des phénomènes physiologiques. L'homme qui le premier reconnut nettement le caractère et l'importance de la physiologie fut GALIEN (131 jusque vers 200 ap. J.-C.). GALIEN comprit qu'une médecine pratique ne pouvait prospérer si elle ne s'édifiait sur la connaissance la plus précise des phénomènes vitaux normaux du corps humain. L'étude des fonctions vitales du corps doit être la première condition d'un art de guérir. C'est ce but pratique qui servit de premier levier pour le développement de la physiologie, et jusqu'au XVIII^e siècle, c'est vers lui que la physiologie a été presque exclusivement dirigée. Plus tard GALIEN reconnut clairement l'importance de la connaissance anatomique du corps pour l'intelligence des fonctions de ses parties et attacha une grande valeur à la dissection des animaux, parmi lesquels il disséqua particulièrement des singes et des porcs. Enfin GALIEN sut déjà apprécier la valeur de l'expérimentation sur les animaux pour l'étude des phénomènes physiologiques et il exécuta même des vivisections sur des singes et des porcs, bien qu'à la vérité la méthode expérimentale ne revêtit point encore sous lui cette forme exacte et n'atteignit pas cette importance fondamentale que lui donna HARVEY seulement bien des siècles plus tard.

Tout en reconnaissant à GALIEN son immortel mérite, on lui a souvent adressé le reproche de ne pas s'être contenté de réunir des faits physiologiques, faire des observations, instituer des expériences, mais d'avoir éprouvé le vif besoin de grouper la somme des matériaux accumulés en un vaste système de physiologie fermé, où il accordait à l'hypothèse et à la spéculation philosophique une place qu'aurait dû remplir une investigation exacte. Rien n'est moins mérité que ce reproche. Si GALIEN s'était contenté d'observer les faits physiologiques sans les rattacher les uns aux autres, la physiologie, et avec elle toute la médecine, n'aurait point sous lui progressé plus avant que sous Aristote. La partie la plus importante de l'œuvre de GALIEN consiste précisément dans cette réunion en un système cohérent des notions physiologiques isolées. Ce n'est que par leur relation avec d'autres faits que les observations isolées acquièrent de la valeur et, seule, une vue générale des rapports des faits permet de poursuivre une recherche méthodique. Que ce premier essai de fusion du matériel d'observations physiologiques en un tableau d'ensemble de la vie du corps humain dût faire place çà et là à l'hypothèse et même à mainte hypothèse hardie, c'est ce qui est bien naturel. L'unique erreur de GALIEN n'est point dans la spéculation philosophique dont il cimentait son système, mais bien dans le dualisme où il se laissa égarer en s'efforçant de faire une place, dans l'explication des phénomènes de la vie, d'une part à la stricte nécessité des phénomènes que lui fournissait son exacte recherche scientifique, et en même temps, d'autre part, à la téléologie qu'il tenait de la philosophie d'ARISTOTE. Cependant on peut à peine en faire un reproche à GALIEN, lorsqu'on considère qu'à cette époque les idées aristotéliques avaient déjà

commencé à établir cette domination universelle qui dura plus de mille années, et d'autant moins lorsque l'on songe que l'idée téléologique d'une finalité de tous les phénomènes, idée qui dérive de la philosophie, apparaît encore çà et là dans l'étude moderne de la nature.

Le système de GALIEN est basé sur la théorie du pneuma. Les causes de tous les phénomènes vitaux du corps humain, qui se compose des quatre humeurs fondamentales : le sang, le mucus, la bile jaune et la bile noire, se trouvent dans les trois formes du pneuma, dont le *πνευμα ψυχικον* a son siège dans le cerveau et les nerfs, le *πνευμα ζωτικον* dans le cœur et le *πνευμα φυσικον* dans le foie. Ces trois formes de pneuma qui doivent continuellement se régénérer en prenant à l'air le *πνευμα ζωτικον*, sont les causes qui entretiennent les fonctions des organes respectifs. Il y a dans le corps un grand nombre de fonctions, mais elles peuvent se diviser, d'après la forme du pneuma qui s'y rapporte, en trois groupes dont chacun s'exerce par une force (*δυναμις*) correspondant à chacun des pneuma. Les fonctions psychiques embrassent la pensée, le sentiment et le mouvement volontaire; les fonctions sphymiques, les battements du cœur, le pouls et la production de chaleur; les fonctions physiques enfin comprennent la nutrition, la croissance, la sécrétion, la reproduction et les activités qui s'y rattachent. Le foie est le lieu de formation du sang et donne naissance aux veines. Par celles-ci, le sang parvient au cœur droit, où les parties utilisables sont séparées des inutilisables, les premières passant dans le cœur gauche, tandis que les dernières sont portées par l'artère pulmonaire dans les poumons où elles sont régénérées et rendues utilisables. Il est merveilleux de voir avec quel sens divinatoire GALIEN a indiqué, sous le nom de pneuma, une partie constituante de l'air dont il ne pouvait pas encore soupçonner la nature. GALIEN exprime même très nettement l'opinion qu'on pourrait, un jour, réussir à isoler cette partie constituante de l'air qui forme le pneuma. Il s'est écoulé plus de quinze cents ans avant que cette présomption de GALIEN fût confirmée par la découverte de l'oxygène par PRIESTLEY et LAVOISIER. Le sang, de nouveau régénéré par le pneuma dans les poumons, s'écoule alors par les veines pulmonaires dans le cœur gauche, d'où, après s'être réuni au reste du sang utilisable, il est porté dans tout le corps par l'aorte et ses ramifications. Les vues de GALIEN sur le système nerveux sont tout aussi intéressantes. Dans le cerveau et la moelle se trouve l'origine de l'activité sensible et motrice des nerfs. Les nerfs moteurs entrent en action en tirant comme des cordes sur les organes du mouvement. Dans la physiologie spéciale des nerfs, GALIEN rechercha expérimentalement l'action du nerf vague et des nerfs intercostaux sur la respiration et l'activité cardiaque, et il pratiqua des sections transversales et longitudinales de la moelle épinière, essais qui prouvent combien était déjà pénétrante son intelligence des rapports réciproques existant entre les divers organes du corps.

Le système physiologique de GALIEN était, pour l'époque, une œuvre

monumentale, et certainement, ce n'est pas seulement à la décadence de l'ancienne civilisation et à la complète stérilité du moyen âge dans le domaine scientifique, qu'il faut attribuer cette survivance des doctrines de GALIEN pendant treize siècles, comme code inattaquable de la médecine. Pendant tout le moyen âge, le développement de la recherche physiologique ne fit aucun pas en avant. Les Arabes, qui avaient hérité de l'ancienne civilisation, ont joué, à la vérité, un rôle important en médecine, mais toutefois l'Islam leur défendait une recherche indépendante, un penser philosophique. AVICENNE même (IBN Sina, 980-1037), le plus remarquable des médecins arabes, qui d'ailleurs manifestait des tendances philosophiques, ne fournit rien de personnel. Son système, sauf de légères modifications, était celui de GALIEN dont il ternissait la célébrité par sa propre réputation devenue puissante dans le monde civilisé d'alors. Les nombreuses et célèbres écoles de médecine qui se formèrent à cette époque en Italie, en France et en Espagne attiraient, à la vérité, beaucoup de médecins distingués, mais les idées de GALIEN ne suscitèrent aucun progrès, indépendamment de quelques observations physiologiques isolées parues çà et là. Cet état de stagnation s'étendit jusqu'au XVI^e siècle.

C. — L'Ère de Harvey.

Le développement ultérieur de la physiologie ne commence à s'affranchir qu'au XVI^e siècle. L'un des premiers qui abandonnèrent le système de GALIEN fut PARACELSE (1493-1541), qui développa même un système complet de la Nature. Son système était, il est vrai, empreint d'idées théosophiques, trait caractéristique qui se manifesta plus fortement encore chez ses successeurs et les fit tomber complètement dans le mysticisme; mais il contient pourtant beaucoup d'idées originales, quoique aussi souvent absurdes. PARACELSE fait front avec conviction contre les adeptes sans jugement du système de GALIEN et les théories accessoires qui s'étaient greffées sur celui-ci au moyen âge, et ce fut à cette époque un important progrès. La base de son système est l'idée de l'unité de la Nature. La Nature représente un tout ayant de l'unité, le macrocosme. Dans l'homme, comme point central, sont contenues toutes les formes séparées de la Nature. L'homme doit donc être considéré comme un microcosme. Mais en outre la Nature ne doit pas être regardée comme quelque chose d'achevé, mais bien comme un éternel devenir. Les côtés spéciaux de son système sont assez fantaisistes et n'ont aucune importance, et, somme toute, ce premier commencement d'une recherche indépendante était encore assez maladroit. Avant tout, il lui manquait une bonne base empirique et expérimentale.

À la même époque aussi, une direction plus libre commença à émaner des écoles médicales en France et en Italie. Déjà FERNEL (1497-1558), bien qu'il se tienne encore entièrement sur le terrain du système de GALIEN, possède beaucoup d'idées neuves. Il distingue l'« anima » des

différentes formes du « Spiritus » ou πνευμα de GALIEN. Celui-ci consiste en une substance matérielle très subtile; la première, par contre, est l'âme qui n'est connaissable que dans ses actions. Plus tard il émet l'idée que les phénomènes de l'organisme sont, en dernière analyse, causés par certaines causes mystérieuses.

La recherche physiologique spéciale ne prit un essor plus élevé que lorsque vinrent s'y adjoindre les grandes découvertes anatomiques des écoles française et italienne, où, par VÉSALÉ, EUSTACHE, FALLOPE et d'autres, la connaissance anatomique du corps humain fut établie sur une base entièrement nouvelle et scrupuleusement empirique. Ce furent surtout les recherches sur la structure du cœur et le parcours des vaisseaux qui portèrent le plus de fruit. La théorie de la circulation du sang, telle que l'avait fondée GALIEN, subit par là des modifications essentielles. SERVET (1511-1553) réfuta d'abord l'opinion de GALIEN, que le sang passerait directement du cœur droit dans le cœur gauche, en montrant l'imperméabilité de la cloison interventriculaire. Ses successeurs, COLOMBO (mort en 1559) et CÉSALPIN (1519-1603), ajoutèrent encore à ce fait des données nouvelles sur la circulation pulmonaire, et ARGENTIERI (1513-1572), qui combattait la théorie des esprits animaux et qui eut l'heureuse pensée d'y substituer la chaleur comme cause des phénomènes vitaux, soutenait que la nutrition de tout le corps est uniquement entretenue par le sang. Mais dans ce domaine des recherches spéciales sur la physiologie du sang, la voie fut aplanie par la plus grande découverte de cette époque, la découverte de la circulation par HARVEY (1578-1657). Le point capital de la découverte de HARVEY est dans la démonstration des relations existant entre les artères et les veines par l'intermédiaire du système capillaire et du transport du sang des artères aux troncs veineux à travers les capillaires et de là dans le cœur, et dans la preuve du fait que la totalité du sang passe à travers le cœur et circule dans tout le corps en un circuit fermé. A cette notion, il ajouta encore un grand nombre de faits spéciaux concernant le mécanisme de la circulation, qui tous — et en cela réside la grande importance des travaux de HARVEY — reposaient sur une observation pénétrante et une base expérimentale exacte. Par sa découverte, suivant le trait caractéristique de son temps, qui vit naître aussi un COPERNIC, un GALILÉE, un BACON, un DESCARTES, HARVEY a tiré la méthode expérimentale de l'oubli complet dans lequel elle était tombée pendant treize siècles, et l'a remise en honneur de la façon la plus éclatante en physiologie. Un scrupuleux esprit investigateur, associé à une logique pénétrante, voilà ce qui caractérise la personnalité de HARVEY et nous le fait apparaître comme le premier vrai physiologiste après la longue nuit du moyen âge. Du reste, à côté de sa théorie de la circulation du sang se place de pair une deuxième théorie *de generatione animalium*, dans laquelle il motiva une proposition, qui plus tard acquit une immense importance dans la science de la vie et qui, dans les diverses acceptions qu'elle revêtit plus

récemment, domine toutes les conceptions physiologiques modernes sur la reproduction des organismes, la proposition *omne vivum ex ovo*.

Parmi les représentants de la grande école théosophique que fit naître PARACELSE, un seul s'est signalé dans l'histoire de la physiologie, VAN HELMONT (1577-1644), et cela en effet parce que, malgré le mysticisme qui caractérise toute la direction théosophique, il a fait aussi réellement des observations exactes. Prenant comme terrain fondamental la théorie de PARACELSE de l'entière unité de la Nature et de son éternel devenir, il se représente tous les corps de la Nature comme composés de la Matière et de l'« Archée » (Force). Ce n'est que par cette union que les choses existent et vivent. Toutes les choses sont, par suite, vivantes. Il n'y a que des degrés différents de la vie, et les corps dits inanimés se trouvent seulement aux degrés les plus inférieurs. Ce qu'il y a de particulièrement intéressant parmi les idées physiologiques spéciales de VAN HELMONT, c'est sa théorie chimique des ferments. Il rejette l'idée de GALIEN que la digestion dans l'estomac est due à la chaleur et la remplace par la notion vraie que la digestion est produite par le « ferment » uni à l'acide de l'estomac.

Les systèmes philosophiques de BACON de VERULAM (1561-1626) et de DESCARTES (1596-1650) exercèrent une grande influence sur le développement ultérieur de la physiologie. La philosophie monistique de BACON, par l'énergique accentuation de la méthode inductive, devint la base de toute l'histoire naturelle moderne, et provoqua aussi dans le domaine physiologique cette grande abondance de nouvelles observations précises qui, en se développant sur un sol empirique et expérimental, n'ont pas cessé depuis d'enrichir nos connaissances sur les phénomènes de la vie. La philosophie de DESCARTES, quoique à vrai dire purement dualistique, eut cependant de son côté, par son point de départ, la théorie de la perception sensible, une grande importance pour la physiologie des sens et la théorie de la connaissance. DESCARTES fut le premier à avancer que la seule chose du monde dont nous ayons une connaissance certaine est la sensation psychique subjective. Notre âme, notre sensation, notre pensée, doit donc être une fois pour toutes le point fixe sur lequel s'appuient les idées que nous nous faisons du monde. Seulement, sur cette base, on peut continuer à bâtir : *Cogito, ergo sum*. La perception sensible ne nous donne par contre aucun renseignement sur les choses, car elle est trompeuse, et les choses, c'est-à-dire les corps, sont en réalité tout à fait autres qu'elles nous paraissent par nos organes des sens. Ces propositions, d'une portée incalculable, sont si précises et si claires dans leur expression et fournissent une base si excellente pour un système philosophique, qu'on est en droit de s'étonner que DESCARTES, tombant malgré cela dans la plus grande inconséquence, ait pu en arriver à conclure au complet dualisme du corps et de l'âme. On pourrait presque être tenté de croire qu'un penseur aussi clair et logique que DESCARTES, dût tirer pour lui-même la dernière conséquence dans le silence du

cabinet, mais que, subissant la pression des relations ecclésiastiques d'alors, il donna uniquement par considération pratique, cette tournure inattendue au développement de sa philosophie, tout en voulant laisser le penseur sans préjugés libre d'en remarquer l'inconséquence patente et de placer lui-même, d'une manière logique, la clef de voûte de l'édifice. Mais, là où l'importance physiologique la plus vaste apparaît dans son dualisme, c'est dans la claire conception que tous les animaux, aussi bien que le corps de l'homme, se comportent entièrement comme des machines artificiellement construites, qu'ils se meuvent d'après des lois purement mécaniques. Il est vrai que le dualisme vient encore ici apporter son trouble, car DESCARTES place l'impulsion de tous les mouvements dans l'âme, qui doit avoir son siège dans la glande pinéale, parce que c'est le seul organe impair du cerveau, et, de là, régir les diverses parties du corps. Toutefois, ce ne sont pas seulement les idées générales et philosophiques de DESCARTES qui ont été d'une grande importance pour la physiologie, mais ce penseur de génie a fait aussi une série d'observations physiologiques spéciales très importantes qui ont amené un progrès notable, particulièrement pour l'étude des organes des sens, l'optique et l'acoustique physiologiques.

L'idée de DESCARTES que le corps de l'homme pour ce qui concerne ses fonctions vitales doit être envisagé comme une machine compliquée, fut particulièrement profitable à la physiologie par l'application ingénieuse qu'en fit BORELLI (1608-1679) pour l'étude du mouvement animal. Le premier, BORELLI entreprit de ramener à des lois purement physiques les mouvements et le travail des appareils moteurs organiques, et il créa ainsi la base de notre mécanique actuelle du mouvement des animaux. La grande conséquence de cette entreprise se manifesta dans ce fait que les théories de BORELLI devinrent le point de départ d'une école spéciale, celle des iatromécaniciens (iatrophysiciens et iatromathématiciens) qui a joué un rôle important dans le développement ultérieur de la physiologie, en visant aussi à expliquer par des lois purement physiques d'autres phénomènes vitaux du corps animal. En même temps parmi les successeurs de BORELLI, quelques-uns, surtout GLISSON, devinrent les précurseurs de la théorie de l'irritabilité musculaire qui fut formulée plus tard, car ils indiquèrent la contractilité comme une propriété inhérente à la substance musculaire même.

Presque simultanément avec la fondation de l'École iatrophysique, nous en voyons naître une autre, marchant pendant longtemps suivant une direction parallèle, l'école iatrichimique. Son fondateur fut SYLVIVS (1614-1672). N'étant pas satisfait de l'exclusivisme des iatrophysiciens, tout en reconnaissant d'ailleurs l'importance de leur principe, SYLVIVS, à côté du principe physique, insista sur le principe chimique pour l'explication des phénomènes vitaux et, suivant ce principe il s'occupa particulièrement de la physiologie de la digestion et de la respiration, et étendit la doctrine des ferments de VAN HELMONT. Pour la théorie de la

respiration, MAYOW (1645-1679) exprima aussi des idées très profondes sur l'analogie de la respiration avec la combustion.

A cette époque la physiologie reçut un important secours, mais dont l'avantage n'a pas encore été jusqu'à ce jour complètement mis à profit, dans l'invention du microscope composé et dans les découvertes microscopiques qui s'y rattachent de LEEUENHOEK (1632-1723), MALPIGHI (1628-1694) et SWAMMERDAMM (1637-1685). Ce fut avant tout la physiologie de la génération et du développement qui en bénéficia largement. Sans doute les premières découvertes microscopiques dans ce domaine furent encore entachées de mainte erreur pardonnable. Lorsque par exemple on commença à faire des infusions de substances putrescibles dans de l'eau, et qu'on y observa l'apparition en masse d'infusoires, on crut ici, contrairement à la proposition de HARVEY, « omne vivum ex ovo », avoir sous les yeux une génération spontanée, c'est-à-dire une génération aux dépens de matières non vivantes, ainsi que cela avait été admis autrefois par ARISTOTELE même pour les animaux supérieurs. Mais d'autre part l'adage de HARVEY devint de nouveau un point de départ pour d'importantes découvertes, lorsque MALPIGHI suivit le développement de l'œuf sous le microscope et quand l'élève de LEEUENHOEK, LOUIS VAN HAMM découvrit les spermatozoïdes dont LEEUENHOEK saisit immédiatement la signification.

Grâce à ces faits et à un grand nombre de recherches physiologiques spéciales qui toutes prospèrent sur un fond rigoureusement scientifique, la recherche exacte en physiologie atteint son plein épanouissement à l'époque des XVII^e et XVIII^e siècles avec l'apparition d'HARVEY, de même que le souffle de la méthode exacte fait sentir son action vivifiante et fécondante sur toutes les sciences de cette période. Mais à côté de cela, ainsi que la chose se renouvelle souvent dans l'histoire des sciences, on voit s'élever comme réaction contre l'exagération de la recherche spécialisée et dirigée d'un seul côté, des systèmes qui versant justement dans l'autre extrémité, manquent de toute base exacte et reposent sur la spéculation pure. BOERHAAVE (1668-1738), il est vrai, qui réunit en un système éclectique les différentes doctrines de son temps et qui admit comme source de tous les phénomènes vitaux un « principium nervosum » sous forme d'un liquide très subtil, évita avec précaution d'encourir ce reproche, pour autant cependant qu'il adopta lui-même les systèmes de HOFFMANN (1660-1742) et de STAHL (1660-1734). Le système mécanico-dynamique de HOFFMANN est purement téléologique, et il naquit sous l'influence de la philosophie de LEIBNITZ. HOFFMANN regarde l'éther comme la cause immédiate de tous les phénomènes vitaux, l'éther dont les mouvements suivent bien à la vérité pour une part les lois mécaniques, mais reçoivent aussi d'autre part leur impulsion immédiate de l'idée que chaque monade possède de son propre but d'existence. Mais le « système animiste » de STAHL, lequel combattait les théories de HOFFMANN, repose sur une base encore plus spéculative. Il y a au fond du système de

STAHL un dualisme du corps et de l'âme, d'après lequel le corps est soumis, il est vrai, pour ses fonctions aux lois mécaniques, mais est tout d'abord vivifié et préservé de la putréfaction et de la destruction par « l'anima », sur la nature de laquelle d'ailleurs STAHL s'exprime d'une façon tout à fait obscure et contradictoire. Malgré ses spéculations sans consistance et beaucoup de contradictions, « l'animisme » fit de nombreux adeptes, ce qui, comme il a été dit, s'explique par le désir de passer au crible les innombrables faits particuliers et le besoin d'une conception d'ensemble des phénomènes vitaux en face d'un grand nombre de recherches spéciales.

D. — L'Ère de Haller.

Ce fut HALLER (1708-1777) qui répondit le premier d'une façon véritablement scientifique à ce besoin de généralisation, et son apparition, comme autrefois celle de GALIEN et plus tard celle de HARVEY, marque une nouvelle époque dans le développement de la recherche physiologique. Si GALIEN a reconnu le premier l'importance pratique de la physiologie et fait de la connaissance des phénomènes vitaux la base de la médecine pratique, si HARVEY, en introduisant la recherche expérimentale exacte en physiologie, a créé la méthode féconde dont l'application aux ^{xvi}^e et ^{xvii}^e siècles provoqua cette énorme quantité de découvertes particulières, HALLER d'autre part, pour la première fois, embrassa et réunit dans ses « *Elementa physiologiæ corporis humani* » tout le matériel considérable des faits et des théories, et fit de la physiologie une science autonome, poursuivant non seulement un but pratique dans l'intérêt de l'art de guérir, mais encore et pour elle-même un but purement théorique.

C'est dans ce fait que réside la grande importance de HALLER pour le progrès du développement de la physiologie. La synthèse d'une grande somme de faits en un tableau d'ensemble, produit toujours une action excitante et fertile pour le progrès ultérieur, et par là s'explique l'immense autorité et la puissante influence que HALLER a exercées sur le développement de l'investigation physiologique. Par contre ses propres recherches, d'ailleurs très consciencieuses et exactes (comme par exemple ses recherches sur les mouvements de la respiration et sur la doctrine de l'irritabilité), ne contiennent pas précisément de découvertes faisant époque et ont même eu en partie le malheur d'exercer un rôle néfaste sur le développement ultérieur de la physiologie. Cela est surtout vrai pour deux théories soutenues par HALLER, la théorie de la préformation et la théorie de l'irritabilité.

La doctrine de la préformation (théorie de l'emboîtement des germes), apparut comme la conséquence des observations microscopiques qui furent faites au ^{xvii}^e siècle sur le développement de l'œuf. Lorsqu'on vit comment d'un simple petit œuf se développait un animal complet par la

formation successive des différents organes, l'idée naquit alors que tous les organes apparaissant au cours du développement, bref l'animal entier, étaient déjà préformés ou inclus comme tels dans l'œuf, et n'avaient qu'à croître et à se déployer pour devenir visibles; que par conséquent l'œuf, ou d'après d'autres, le spermatozoïde était déjà un petit animal tout formé, un homuncule. La conséquence de cette idée était l'hypothèse que lors de la création du monde, l'œuf de chaque animal contenait déjà en germe et préformées toutes les générations à venir. L'absurdité de cette conception conduisit un jeune médecin, GASPARD FRÉDÉRIC WOLFF (1733-1794), à émettre une nouvelle théorie qu'il opposa à celle de l'emboîtement. Dans sa *Theoria generationis* qui plus tard est devenue la base de toutes nos idées sur le développement des organismes, WOLFF combattit la théorie de l'emboîtement et la remplaça par celle de l'*Epigénèse* qui exprime que tous les organes du corps se développent les uns après les autres et apparaissent comme des parties complètement nouvelles, n'ayant jamais préexisté dans l'œuf sous cette forme. HALLER qui ne pouvait se ranger à la théorie de l'épigénèse, la combattit énergiquement et il soutint avec toute son autorité le dogme de la préformation, retardant ainsi de plus d'un demi-siècle le progrès de la théorie du développement animal.

La théorie de l'irritabilité de HALLER influa d'une manière un peu différente sur le progrès de la physiologie. Les recherches de HALLER qui s'y rapportent étaient très exactes et elles firent avancer notablement la question de l'irritabilité; mais elles furent souvent interprétées et étendues par ses successeurs d'une manière erronée, et elles formèrent de la sorte le point de départ essentiel d'une théorie qui jusqu'au milieu de notre siècle entrava la physiologie, et qu'on voit encore aujourd'hui surgir çà et là sous différentes formes : c'est la théorie de la « force vitale ». Les anciens iatrophysiciens, particulièrement GLISSON (1597-1677), avaient déjà insisté sur le fait de l'irritabilité ou de l'excitabilité directe des muscles. HALLER s'empara de nouveau de la question de l'irritabilité et fournit la preuve expérimentale que la fibre musculaire possède, indépendamment de l'influence nerveuse, la faculté de se contracter sous l'influence d'une excitation, propriété qu'il différencia nettement sous le nom d'*irritabilité* de la *sensibilité* appartenant aux nerfs. Cette différenciation tranchée établissait entre l'excitation des nerfs et des muscles un contraste qui ne correspondait pas entièrement à la réalité, en sorte que beaucoup des successeurs et des adeptes de HALLER éprouvèrent le besoin de démontrer que l'irritabilité est un phénomène général.

C'est ce que tenta avec le plus de succès un homme à l'esprit ingénieux mais sans ordre, l'Anglais JOHN BROWN (1735-1788). BROWN ne reconnaissait en somme qu'une seule irritabilité commune au système nerveux et musculaire, et formant à son sens un ensemble unitaire. La faculté d'entrer en action sous l'influence des excitants appartient

à toute la Nature vivante, et elle représenterait précisément la propriété fondamentale par laquelle les êtres vivants, animaux et plantes se différencient des êtres inanimés. Sur la nature de l'excitabilité, BROWN ne s'expliquait pas davantage que tous les autres physiologistes qui traitaient de l'irritabilité.

L'espoir des iatromécaniciens et des iatrochimistes de ramener intégralement les phénomènes vitaux à la physique et à la chimie n'avait pas été réalisé. Dans l'irritabilité on avait un phénomène qui, croyait-on, distinguait tous les organismes de tous les corps inanimés et qui semblait par là railler une explication physico-chimique. En s'unissant aux systèmes dynamiques toujours vivaces de HOFFMANN et de STAHL, la notion obscure de l'excitabilité devint le point de départ du *Vitalisme* ou théorie de la *force vitale* qui, dans sa forme la plus complète, renfermait l'expression d'un dualisme tranché entre la nature vivante et inanimée. Cette théorie apparut tout d'abord en France, particulièrement dans l'École de Montpellier, plus tard aussi en Allemagne, et ses conceptions obscures de la force vitale dominèrent bientôt toute la physiologie. En France le vitalisme fut fondé par BORDEU (1722-1776), plus tard développé par BARTHEZ (1734-1806) et CHAUSSIER (1746-1828), et exprimé sous sa forme la plus nette par LOUIS DUMAS (1763-1813). Les vitalistes rejetèrent bientôt plus ou moins radicalement les explications mécaniques et chimiques des phénomènes vitaux et introduisirent comme principe d'explication une « Force hypermécanique » régnant sur tous les phénomènes et dont la nature était inconnue et impénétrable. Tandis que tous les phénomènes présentés par les corps bruts peuvent être ramenés à l'action des forces chimiques et physiques, dans les organismes vivants règne une force particulière dont l'activité produirait les phénomènes vitaux dans leur ensemble. En Allemagne le vitalisme n'atteignit pas cette clarté; son fondateur REIL (1759-1813), s'écartant des vitalistes français dans son traité « sur la force vitale », exprima, il est vrai, assez nettement cette vue que les phénomènes dans les organismes vivants seraient aussi de nature physico-chimique, et qu'il s'agirait seulement ici de lois conditionnées exclusivement dans les organismes par la forme propre et la composition de la substance vivante. Cependant les vitalistes ultérieurs ne définirent plus en général la notion de la force vitale, et ils employèrent cette force complètement mystique, dont ils distinguèrent plusieurs sortes, comme explication commode de divers phénomènes vitaux, tels que par exemple le « *nisus formativus* » pour l'explication du développement morphologique des organismes. Que de l'œuf d'un poulet se développât toujours un poulet et jamais un autre animal, qu'un chien eût toujours des chiens comme descendants, cela s'expliquait simplement par la spécificité du « *nisus formativus* », par « l'impulsion formative » particulière à chaque animal déterminé. On se contentait comme explication du seul mot « impulsion formative » « force vitale », etc, et on entendait sous ce titre une force mystique n'appartenant qu'aux

seuls organismes. Il était de la sorte facile « d'expliquer » les phénomènes vitaux les plus complexes.

Cependant à côté des vitalistes il ne manquait pas d'autres chercheurs qui n'étaient point satisfaits de cette manière d'explication et qui, sans s'inquiéter de la force vitale, persévéraient dans l'explication physico-chimique des phénomènes vitaux. Cet effort reçut une puissante impulsion des nouvelles découvertes de GALVANI (1737-1798) qui prouva que l'électricité est engendrée par le corps des animaux vivants, particulièrement par les nerfs. Sans doute on attribua bientôt à ce fait une portée exagérée, et, sous le charme de la philosophie de la Nature de ce temps, particulièrement à la suite des recherches de RITTER (1776-1810), en partie aussi de celles d'ALEXANDRE DE HUMBOLDT (1769-1859) et d'autres qui poursuivirent les recherches de Galvani, l'idée se développa — plus tard encore très en faveur — que le courant galvanique serait la cause de tous les phénomènes vitaux et que la polarité galvanique pourrait donner généralement l'explication de tous les phénomènes de la Nature dans son ensemble.

Les grandes découvertes chimiques du siècle précédent exercèrent aussi leur influence sur le développement de la physiologie. La physiologie végétale particulièrement progressa grâce à INGENHOUS (1730-1799) qui développa la théorie de la consommation de l'acide carbonique par les plantes. La découverte de l'oxygène par PRIESTLEY (1733-1804) et LAVOISIER (1743 jusqu'à 1794), découverte d'importance si considérable pour la physiologie, portait enfin ses premiers fruits, lorsque GIRTANNER (1760-1800) montra que le sang veineux absorbe dans les poumons l'oxygène de l'air inspiré. Par cette découverte la vieille théorie du pneuma, qui pendant des siècles avait dominé les idées physiologiques, fut rectifiée dans la forme moderne, et en même temps la conception géniale de MAYOW, qui avait comparé la respiration à un processus de combustion, s'éleva dans la physiologie au rang d'un fait fondamental.

À côté des découvertes physiques et chimiques, celles qui furent faites en anatomie conduisirent aussi à d'importants résultats physiologiques, parmi lesquels se trouve au premier rang la loi fondamentale de la physiologie spéciale des nerfs formulée par CHARLES BELL (1774-1842) et démontrée plus tard par JEAN MÜLLER, loi qui dit que les racines postérieures de la moelle sont sensibles (à conduction centripète), les antérieures, par contre, motrices (à conduction centrifuge).

Enfin dans le domaine de la recherche microscopique SPALLANZANI (1729-1799) et plus tard surtout TREVIRANUS eurent le mérite de réfuter, par des séries d'expériences convenablement instituées, la doctrine de la génération spontanée des animaux infusoires dans les infusions putrides, et d'avoir montré que ces êtres, les plus inférieurs de tous les organismes, naissent aussi exclusivement de germes qui se trouvent partout dans l'air et dans l'eau, de telle sorte que l'adage de HARVEY « omne vivum ex ovo » ne souffre pas non plus ici d'exception.

C'est l'Angleterre et la France qui fournirent la plupart de toutes ces recherches exactes, tandis qu'en Allemagne pendant ce temps la philosophie de la Nature, avec sa tendance démesurée à la spéculation pure, s'emparait sur le terrain de l'histoire naturelle des esprits même les plus remarquables, comme OKEN.

E. — L'Ère de Jean Müller.

JEAN MÜLLER (1) (1801-1858) est une de ces grandes figures, comme n'en présente qu'une fois l'histoire de chaque science, qui remanient complètement le terrain sur lequel elles agissent et portent sur leurs épaules tout le poids du progrès ultérieur.

JEAN MÜLLER, de même que les savants de son temps, était vitaliste, mais son vitalisme revêtait une forme très heureuse. La force vitale était, il est vrai, pour lui une force d'une nature tout autre que celles de la Nature inanimée, mais il se la représentait comme soumise aux lois physiques et chimiques, en sorte que tout l'effort de MÜLLER tendait à donner une explication mécanique aux phénomènes vitaux. Avec cela il embrassa uniformément tout le domaine des phénomènes vitaux, n'en négligea aucun et créa pour tous les territoires particuliers par des recherches spéciales, toujours originales, la base sur laquelle nous poussons nos travaux plus avant. Dans ses travaux il conserva toujours une vue de l'ensemble et jamais il n'entreprit de recherches spéciales qui ne pussent lui servir à résoudre quelque grand problème général. Mais ce qu'il y a de génial en lui, et qui précisément manque tant aux physiologistes plus modernes, c'est la façon et la manière dont il attaquait les problèmes. Il ne reconnaissait pas « une » méthode physiologique, il utilisait toute méthode, toute technique que nécessitait momentanément le problème saisi par lui d'une main ferme. Connaissances et méthodes physiques et chimiques, anatomiques et zoologiques, microscopiques et embryologiques se trouvaient également à sa disposition et il les utilisait toutes conformément à ses vues du moment.

La philosophie de la Nature qui, au temps de SCHELLING et HEGEL, s'épanouissait de la façon la plus luxuriante, et qui menaçait la recherche naturelle avec ses spéculations effrénées et dépourvues de toute base effective, ne pouvait qu'exercer l'action la plus salutaire sur l'esprit rigoureusement critique de JEAN MÜLLER. Il reconnut ce qu'il y avait de fondé, en germe, dans l'effort titanesque des philosophes de la Nature; et, sous cette influence, il façonna sa propre méthode de recherche sur le type d'une étude de la Nature, vraiment philosophique, qui, ne perdant jamais de vue le grand problème et le but de la science, considère d'un regard critique les méthodes et les questions spéciales seulement comme un moyen d'arriver au but, c'est-à-dire à une conception har-

(1) Le jugement le plus élevé porté sur JEAN MÜLLER, se trouve dans le discours commémoratif que prononça DUBOIS-REYMOND sur ce physiologiste.

monique de la Nature. JEAN MÜLLER, durant sa vie entière, est resté inébranlablement fidèle à cette conception philosophique de la recherche naturelle, qu'il avait déjà vigoureusement mise en relief dans son discours de réception : *Von dem Bedürfniss der Physiologie nach einer philosophischen Naturbetrachtung*; et c'est assurément un phénomène curieux que, malgré l'admiration unanime qu'on professa pour sa grande personnalité, cette circonstance ait été précisément et plus d'une fois entièrement négligée par les physiologistes modernes. Cela s'est entre autres choses particulièrement manifesté sur deux domaines pour lesquels JEAN MÜLLER, dès sa jeunesse, avait éprouvé le plus vif intérêt, la *psychologie* et la *physiologie comparée*.

Aujourd'hui, la physiologie évite la psychologie presque avec une sorte d'anxiété; elle est par là en contradiction formelle avec la conception de JEAN MÜLLER qui précisément considérait la physiologie comme seule capable de faire progresser la psychologie par voie empirique, et qui déjà dans sa thèse de doctorat défendait cette proposition : *Psychologus nemo, nisi physiologus*. C'est vrai que la psychologie est une science qui ne peut, en aucun cas et sans autre façon, être considérée comme une partie de la physiologie; mais les données de la physiologie, dans le domaine du système nerveux et des organes des sens, sont cependant d'une importance si fondamentale pour la psychologie, que la physiologie, plus qu'aucune autre science, est appelée à entrer en relation avec elle. Avec quel succès la physiologie est en état de faire avancer les problèmes psychologiques, c'est ce que montrent précisément avec le plus d'évidence les propres travaux de MÜLLER. C'est à peine s'il existe une découverte physiologique ayant une portée plus grande pour toute la psychologie et la théorie de la connaissance, que la doctrine de l'énergie spécifique des nerfs et des organes des sens, bien qu'elle ne soit pas encore généralement estimée à sa valeur. Cette théorie exprime que les excitations les plus variées, et quel qu'en soit aussi le mode, appliquées au même organe des sens — par exemple l'œil — ne peuvent jamais produire qu'une seule sensation, toujours la même, celle précisément qui est transmise par l'organe en question sous l'influence de son excitant naturel, par conséquent la lumière dans notre cas particulier. Inversement, une seule et même excitation appliquée à divers organes des sens provoque des sensations de qualité tout à fait différente, suivant la nature de l'organe sur lequel elle s'exerce. Sur cette proposition s'appuie le fait fondamental : que le monde extérieur n'est pas, en réalité, tel qu'il nous apparaît à travers le prisme de nos organes des sens, et que nous ne pouvons absolument point parvenir par la voie de ces organes à une connaissance adéquate du monde. Mais, en outre de cette proposition fondamentale, MÜLLER a encore trouvé toute une série d'autres faits importants, qu'il a insérés dans ses travaux « sur la physiologie comparée du sens de la vue de l'homme et des animaux », « sur les hallucinations de la vue »

et dans le chapitre « de la vie intellectuelle » de son *Manuel de Physiologie*.

Avec la *physiologie comparée*, MÜLLER a fondé une science entièrement nouvelle, poussé qu'il était par les idées que son maître RUDOLPHI résumait en ces termes : « L'anatomie comparée est le plus sûr soutien de la physiologie, et même une physiologie serait à peine imaginable sans elle. » MÜLLER, durant toute sa vie, soutint ce point de vue, que « la physiologie ne saurait être que comparée » ; et, dans le nombre presque écrasant de ses travaux physiologiques, il en est peu qui ne portent, plus ou moins clairement, la marque de cette préoccupation. MÜLLER a rassemblé les résultats de ses propres recherches, de même qu'en général toutes les connaissances physiologiques de son temps, dans son *Handbuch der Physiologie*. Ce manuel de physiologie n'a pas encore été dépassé pour la manière vraiment philosophique avec laquelle la totalité des matériaux scientifiques, démesurément accrue par les innombrables recherches spéciales, fut pour la première fois passée au crible et unifiée dans un grand tableau d'ensemble des rouages de l'organisme vivant. Non seulement ce manuel n'a pas encore été jusqu'à présent dépassé sous ce rapport, mais il n'a même pas été atteint. A la vérité, beaucoup de détails qu'il renferme ne sont plus entièrement exacts et conformes aux idées actuelles ; de nouveaux travaux, exécutés avec une technique plus parfaite, ont considérablement élargi et transformé certains territoires, et même maintes idées générales de MÜLLER — comme la notion de la force vitale — ont été dans la suite complètement abandonnées par la physiologie ; mais il n'en est pas moins réel que, de tous les innombrables manuels parus depuis JEAN MÜLLER, aucun n'a égalé l'ouvrage du grand maître en ce qui concerne la manière de traiter le sujet. La plupart des plus récents manuels, traités ou précis, etc., ne prennent seulement pas la peine, bien qu'ils s'adressent presque exclusivement à l'usage des étudiants, d'indiquer même brièvement le problème, le but de la recherche physiologique, et bien moins encore d'accorder au sujet une tournure générale philosophique dans le sens de JEAN MÜLLER ; et c'est là un défaut qui certes doit être ressenti comme un grand préjudice par les étudiants réfléchis, qui n'apprennent pas seulement aveuglément par cœur. Il n'y a que très peu de traités qui échappent à ce reproche, comme par exemple les *Vorlesungen über Physiologie*, de BRÜCKE.

L'infatigable activité de JEAN MÜLLER qui lui valut la réputation d'être de beaucoup le plus grand physiologiste de tous les temps, ne l'empêcha point, notamment dans les dernières années de sa vie, de s'adonner avec le même zèle à la morphologie, à la zoologie spéciale, à l'anatomie comparée et à la paléontologie, et de s'acquérir encore ici le renom du plus grand morphologiste de son temps. Si varié et si étendu était ce puissant génie, qu'il dominait complètement dans toutes leurs parties, par ses travaux fondamentaux, deux grands domaines dont chacun peut à peine actuellement être embrassé par un seul homme.

Qu'un si immense empire ne pût plus conserver sa cohésion après la mort de son souverain, il n'y a rien d'étonnant à cela. De même que l'empire d'ALEXANDRE après la mort de celui-ci, il se décomposa en une foule de petits territoires dont chacun fut régi par son propre maître; et on retrouverait difficilement, avec l'étendue actuelle de la science, un mortel qui, fût-il doué de la puissance de travail surhumaine de JEAN MÜLLER, serait en état de régner uniformément sur toutes les parties de l'empire autrefois fondé par ce grand physiologiste.

La morphologie était devenue indépendante déjà longtemps avant JEAN MÜLLER. La physiologie se partagea bientôt après sa mort, suivant deux directions : l'une exclusivement chimique, l'autre purement physique.

La direction chimique fut imprimée par WÖHLER (1800-1882) et LIEBIG (1803-1873). Par une découverte mémorable (la synthèse d'un corps produit seulement dans la nature par les organismes, l'urée) en partant de matières purement inorganiques, WÖHLER, en 1828, porta déjà un coup mortel à la théorie de la force vitale. On avait cru que les substances produites par l'organisme ne se formaient que par l'activité de la force vitale; or, ici pour la première fois, un produit d'échanges du corps animal des plus caractéristiques avait été préparé dans le laboratoire par des moyens artificiels; et bientôt après cette synthèse, on en opéra d'autres. Le fondateur des nouvelles conceptions sur les échanges de matières dans l'organisme fut JUSTUS V. LIEBIG; et, plus récemment, VOIT, PFLÜGER, ZUNTZ en particulier ont poussé plus avant l'étude des échanges, sans toutefois pouvoir s'accorder entre eux. La chimie physiologique se façonna de plus en plus en une science propre, lorsque d'abord MULDER et LEHMANN en fournirent un résumé, et surtout lorsque KÜHNE, par ses méthodes et recherches originales, sut y répandre une nouvelle lumière (notamment sur les rapports physiologiques et chimiques des corps albuminoïdes), et exprima dans son traité sa conception de la chimie physiologique. Enfin, à l'époque la plus récente, la chimie physiologique, sous l'influence des travaux de HOPPE-SEYLER, HAMMARSTEN, BUNGE, HALLIBURTON, BAUMANN, KOSSEL, etc., se détacha complètement comme science indépendante de la physiologie, et non pour l'avantage de celle-ci.

La direction physique fut donnée par E.-H. WEBER (1795-1878), VOLKMANN (1801-1877), LUDWIG (1816-1895), HELMHOLTZ (1821-1894), DU BOIS-REYMOND (1818-1896), MAREY, etc. Avant tout, LUDWIG créa une méthode extrêmement précieuse et d'une portée très étendue pour l'étude des phénomènes purement physiques du corps, en faisant s'inscrire elles-mêmes les oscillations rythmiques du pouls, par transmission mécanique à un style inscripteur mobile sur une bande de papier lisse animée d'une vitesse uniforme (fig. 1). Cette *méthode graphique* se montra si extraordinairement féconde, qu'elle trouva dans la suite le plus large emploi en physiologie. Ainsi, elle fut employée entre autres choses pour la représentation graphique de la secousse musculaire, des mouvements respiratoires,

des battements du cœur, etc. En France, ce fut MAREY qui porta la méthode graphique à un degré de perfectionnement imprévu, en sorte qu'elle apparaît maintenant comme le plus important moyen d'investigation pour les recherches dans lesquelles il s'agit de phénomènes de mouvements macroscopiques. A côté de celle-ci, il y eut encore une autre

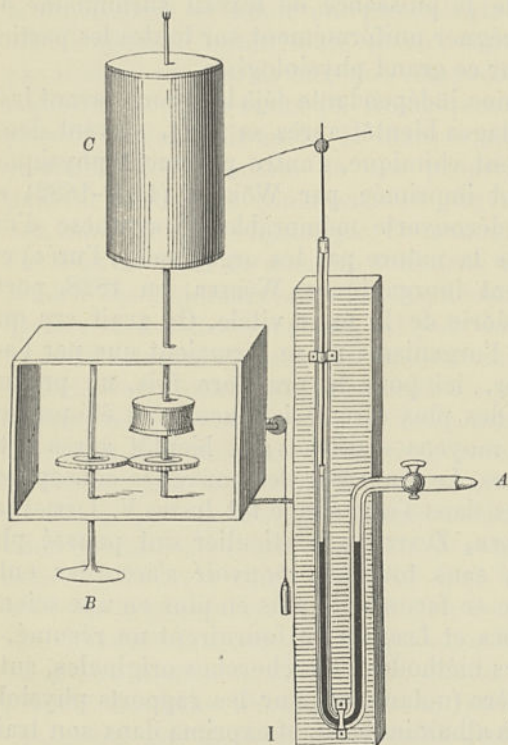


Fig. 1.

I. — *Kymographion* de LUDWIG. L'une des branches du manomètre est reliée en A à une artère, de sorte que les oscillations de la pression sanguine se transmettent à la colonne mercurielle et mettent en mouvement le flotteur avec son style inscripteur qui repose sur le mercure dans l'autre branche. Le style inscripteur trace ses oscillations sur le cylindre enregistreur C qui, par un mécanisme d'horlogerie B, est animé d'un mouvement de rotation uniforme (d'après BRÜCKE).

II. — *Tracé du pouls chez le lapin*. Les petites élévations répondent aux oscillations que la pression sanguine éprouve de la part des mouvements respiratoires.



II

méthode qui, pour le côté physique de la physiologie, acquit une importance fondamentale, la technique vaste et ingénieuse créée par DU BOIS-REYMOND, dans ses recherches classiques sur la physique générale des muscles et des nerfs. DU BOIS-REYMOND, par le perfectionnement de cette technique, a fait du courant galvanique un excitant pour les nerfs et les muscles, que l'on peut aussi commodément employer, finement grader et facilement localiser qu'aucun des autres excitants; de telle sorte que maintenant, partout où il s'agit d'expériences d'excitation, l'excitant

galvanique occupe la première place. Enfin, cette méthode physique géniale est redevable de son emploi le plus étendu au perfectionnement de la technique des vivisections par les grands physiologistes français MAGENDIE (1783-1855) et CLAUDE BERNARD (1813-1878). CL. BERNARD porta la physiologie opératoire à son plus haut degré d'épanouissement, sans par là tomber dans l'exclusivisme. C'était un investigateur à esprit philosophique qui, dans ses recherches, ne perdait pas de vue les problèmes généraux de la vie. Rien d'étonnant donc à ce qu'on doive considérer toute la physiologie française d'aujourd'hui comme l'Ecole de CL. BERNARD.

A côté de cette direction physique et chimique en physiologie, les autres parties passèrent un peu plus à l'arrière-plan, ou furent complètement négligées, après la mort de JEAN MÜLLER.

La recherche psychologique progressa particulièrement par la physiologie des organes des sens, dans laquelle les travaux de HELMHOLTZ et HERING conduisirent aux résultats les plus importants, et de même aussi par la physiologie du système nerveux central des vertébrés supérieurs, édifiée par les travaux mémorables de FLOURENS, (1794-1864), HITZIG, MUNK, GOLTZ, HORSLEY et d'autres. La tentative de PREYER de poursuivre les phénomènes psychiques de l'homme dans leur développement pendant le premier âge de la vie, est malheureusement jusqu'ici restée isolée.

Tout d'abord, on n'apporta que peu d'attention aux questions générales de la physiologie. L'*Allgemeine physiologie des körperlichen Lebens*, de LOTZE (1851), était en réalité purement spéculative et traitait les questions physiologiques au point de vue des philosophes; mais elle aurait dû cependant fournir dans des questions importantes plus d'un excitant précieux pour la physiologie expérimentale, si dans les sciences exactes on avait porté un plus grand intérêt aux problèmes généraux. Les travaux remarquables de CHARLES ROBIN : *Chimie anatomique et physiologique* (1853) et *Anatomie et Physiologie cellulaires* (1873), n'ont été malheureusement aussi que peu estimés du côté physiologique, bien qu'ils offrissent déjà une esquisse d'ensemble de l'anatomie et de la physiologie de la cellule. De même, les recherches de pathologie cellulaire et les idées de RUDOLPH VIRCHOW (*Cellulärpathologie*, 1858), qui révolutionnèrent de fond en comble les conceptions de toute la médecine, quoiqu'elles montrassent de la manière la plus évidente l'énorme importance pratique des recherches de physiologie générale sur la cellule, exercèrent cependant à peine la plus petite influence sur le développement de la physiologie jusqu'à une époque très rapprochée, parce que la physiologie était captivée par des recherches d'ordre spécial. Par contre, on remarqua davantage les *Leçons sur les phénomènes de la Vie communs aux animaux et aux végétaux* de CL. BERNARD, qui traitaient une série de questions générales sur la Vie, sous une forme classique, quoique aussi un peu hétérogène. PREYER chercha à exposer d'une ma-

nière plus uniforme les questions de physiologie générale dans ses *Elementen der allgemeinen Physiologie* (1883), mais malheureusement en se contentant de donner une esquisse schématique du domaine de cette science. Enfin, les recherches des histologistes et des zoologistes apportèrent mainte contribution à la physiologie de la cellule; et, en particulier, la physiologie de la reproduction, de la fécondation, du développement et de l'hérédité fut, à notre époque, complètement détachée, de ce côté, de la physiologie proprement dite et édifiée avec grand succès en un domaine indépendant. L'ouvrage *Die Zelle und die Gewebe*, de O. HERTWIG (1892), les *Gesammelten Abhandlungen über Entwicklungsmechanik*, de W. ROUX (1895), de même que *la Structure du Protoplasma et les Théories de l'Hérédité*, etc., de YVES DELAGE (1895), fournissent des conceptions d'ensemble sur les grandes acquisitions de cette science.

La méthode comparative ne fut plus employée en physiologie depuis J. MÜLLER; car on ne saurait considérer comme comparés les quelques travaux qui ont été exécutés çà et là sur d'autres animaux d'expérience que le chien, animal le plus usuel, par exemple sur des lapins et des grenouilles.

Cependant, indépendamment du reste de la physiologie, se développait une science autonome et florissante, la physiologie végétale; et les remarquables travaux de HOFMEISTER, NÄGELI, SACHS, PFEFFER, STRASBURGER, BERTHOLD, etc., en ont fait dans ces derniers temps la branche la plus parfaite, en somme, de la physiologie. Cela tient, d'une part, à la circonstance que toutes les actions vitales dans les plantes sont notablement plus simples et plus claires que dans l'organisme animal, mais aussi, d'autre part, à ce que la physiologie végétale a profité de certaines expériences de l'histoire naturelle qui, en physiologie animale, ont été peu utilisées et surtout n'ont pas encore trouvé leur application.

Il y a, en particulier, trois des plus grandes découvertes de ce siècle dont la physiologie doit attendre de grands résultats par une estimation plus large de leur valeur.

L'une de ces grandes découvertes est la *loi de la conservation de l'énergie*, déjà exprimée avec précision par ROBERT MAYER (1814-1878) et établie par HELMHOLTZ dans le mode le plus étendu. Les recherches chimiques modernes avaient déjà conduit à la connaissance de la loi de la *conservation de la matière*, en montrant que la quantité de matière, la quantité des atomes reste constante dans le monde, et que par aucun moyen le plus petit atome ne saurait y être anéanti ou créé. La loi de la conservation de l'énergie indiquait la même constance pour la somme de la force dans l'univers. La Force ou l'« Énergie » ne peut, pas plus que la matière, être annihilée ou créée; et, là où l'énergie nous semble disparaître ou prendre naissance, elle ne fait en réalité que passer d'une forme dans une autre. Parmi les forces que nous connaissons, se distinguent deux modalités : la *force vive* ou *énergie cinétique*, en

tant que la force est en action, c'est-à-dire engendre du mouvement; et la *force de tension* ou *énergie potentielle*, en tant qu'elle est latente, mais capable d'entrer en action sous certaines conditions déterminées. Ainsi, par exemple, nous voyons apparaître en liberté, sous forme de chaleur dans la combustion du charbon, la force de tension qui autrefois, à l'époque houillère, résulta de la transformation de l'énergie actuelle des rayons solaires par l'activité des plantes et fut emmagasinée, comme affinité chimique, sous forme de puissants dépôts de charbon. La chaleur, d'autre part, sera transformée à son tour par la machine à vapeur, chauffée au charbon, en cette forme d'énergie qui est le travail mécanique; et celle-ci pourra être changée en électricité par une machine dynamo, pour finalement servir à engendrer la lumière électrique. Ainsi, nous assistons chaque jour à cette étonnante expérience : la force vive des rayons solaires qui autrefois, à l'époque carbonifère, fut consommée par les plantes pour l'accumulation de la houille, est maintenant par nous, après des millions d'années, reconvertie dans sa forme d'énergie primitive, la lumière; et elle sert à éclairer nos nuits avec cet éclat du soleil qui jadis, à une époque inimaginable, apparut un jour à la surface de la terre. (Voyez BUNGE.)

L'application de la loi de la conservation de l'énergie à l'*énergétique* des organismes a déjà été, en réalité, tentée par ROBERT MAYER, et plus tard encore, plusieurs fois entreprise; les recherches expérimentales de DULONG, HELMHOLTZ, ROSENTHAL, RUBNER et d'autres ont même fourni la preuve expérimentale que la loi de la conservation de l'énergie est applicable à la matière vivante tout aussi bien qu'à la matière brute. Mais pour ce qui concerne les rouages de l'énergie dans chaque fonction du corps, et les transformations qu'elle éprouve dans son passage à travers la substance vivante, nos connaissances sont encore extraordinairement réduites. Le progrès relativement le plus considérable est ici pour la physiologie des plantes, qui doit particulièrement aux recherches remarquables de PFEFFER sur l'énergétique des cellules végétales, d'importants éclaircissements. Le domaine de l'énergétique de la substance vivante réserve encore à l'avenir un champ de travail vaste et productif.

La seconde des grandes découvertes qui a principalement aidé la physiologie végétale à acquérir ses plus importants résultats, mais qui en général n'a pas encore été utilisée en physiologie animale, est celle qui se rapporte à la *constitution des organismes par des cellules*. Les germes de la théorie cellulaire sortirent du terrain de la botanique. Les microscopistes des XVII^e et XVIII^e siècles, particulièrement MALPIGHI, TREVIRANUS, MOHL, MEYER, trouvèrent déjà que les plantes sont formées de petites vésicules microscopiques, ou cellules, et de tubes allongés possédant un contenu liquide. Les tubes allongés apparurent bientôt comme des formations dérivant de rangées de cellules dont les cloisons de séparation se dissolvent. BROWN trouva alors qu'un noyau cellulaire solide est une formation très répandue dans le contenu liquide de la

cellule; mais SCHLEIDEN, le premier, donna sa valeur générale à cette notion : que toutes les plantes sont composées de cellules; et, dans le contenu de la cellule, à côté du suc cellulaire et du noyau, il différençia en outre le mucus végétal visqueux et mobile que MOHL alors désigna sous le nom de *protoplasma*. Entre temps, on reconnut que les cellules étaient aussi très largement répandues dans le règne animal; et SCHWANN, bientôt après SCHLEIDEN, fondèrent de même la théorie cellulaire pour les animaux, en montrant que ceux-ci sont composés de cellules et de produits cellulaires, et que dans leur développement ils dérivent de stades présentant seulement un petit nombre de cellules de même sorte. Plus tard, l'embryologie établit que d'une manière générale tous les organismes dérivent d'une cellule unique, l'ovule, et de là se développent en un grand et puissant état cellulaire, dans lequel les différentes parties, tissus et organes, consistent en formes cellulaires entièrement spécifiques. Bien que de cette notion soit résulté le fait que la cellule est l'élément fondamental de l'organisme vivant, le lieu où se déroulent les processus vitaux, cependant cette dernière n'est pas encore devenue jusqu'ici un objet d'étude en physiologie, sauf en physiologie végétale et en embryologie; et nous verrons que, précisément dans cette direction, on peut s'attendre à voir la physiologie réaliser de notables progrès dans l'avenir.

La troisième découverte, enfin, qui en physiologie n'a encore porté jusqu'ici aucun fruit, est la *découverte de la descendance* dans le monde organique. Déjà esquissée par LAMARCK et solidement fondée par DARWIN sur le principe de la sélection, la théorie de la descendance a déjà depuis longtemps, sur le terrain morphologique, produit la plus puissante révolution dans toute la recherche; et avant tout, elle a imprimé à la morphologie moderne sa physionomie caractéristique. Cette théorie montre que les formes multiples des organismes dérivent toutes les unes des autres par descendance et sont en relation de parenté, et cela de telle sorte que toutes, en dernière instance, tirent leur origine des organismes les plus simples. La théorie de la sélection donne comme raison fondamentale de l'immense variété des formes, le triage naturel opéré par la lutte pour la vie; celle-ci fait que, pour chaque génération d'individus, ceux-là seuls demeurent en vie qui correspondent le mieux aux conditions extérieures du moment, c'est-à-dire sont le mieux adaptés à leur but, en un mot, sont le plus vigoureux. Ainsi l'antique idée d'EMPÉDOCLE de la descendance et de la modification successive du monde organique par sélection, après 2000 ans d'oubli se trouve ressusciter dans notre siècle par la fondation, à la fois empirique et scientifique, de DARWIN. Tandis que l'embryologie, en tant qu'elle concerne le développement des formes organiques, arrivait à un épanouissement inattendu par la puissante impulsion qui lui venait de divers côtés, à la suite des doctrines de DARWIN, particulièrement de la part d'HÖCKEL et de ses élèves, la physiologie ne s'est pas encore jusqu'ici emparée de

l'idée du développement. Le développement des phénomènes vitaux, l'origine et la formation de beaucoup de fonctions dont sont pourvues chacune des parties du corps, tout cela est encore jusqu'ici à peu près *terra incognita*. Un seul problème physiologique, relatif à l'étude du développement, a été discuté d'une manière particulièrement vive, dans ces dix dernières années, et cela en réalité presque exclusivement du côté zoologique : le problème de l'hérédité. Toutefois, là aussi on en est arrivé au point où seule la physiologie expérimentale est en état d'apporter un nouveau progrès.

III. — La Méthodologie de la Recherche physiologique.

Nous avons appris à connaître le problème de la physiologie, sa tâche qui est d'expliquer les phénomènes vitaux; nous avons ensuite vu à grands traits comment la recherche physiologique s'est développée dans le cours de l'histoire; maintenant que nous sommes parvenus à l'état actuel de la physiologie, le devoir nous incombe d'une part d'en dégager le résultat acquis par un coup d'œil rétrospectif sur son développement, de nous représenter ce que cette science a accompli jusqu'ici dans la direction du but indiqué, et d'autre part, en regardant devant nous, de rechercher quelle voie il nous faut désormais choisir pour parvenir à nos fins.

A. — Les résultats acquis jusqu'ici par l'investigation physiologique.

Qu'avons-nous obtenu jusqu'ici? Notre but est d'expliquer les phénomènes vitaux, c'est-à-dire de rechercher leurs causes élémentaires, de les réunir en une connexion causale, de voir si leurs causes élémentaires sont les mêmes que celles des phénomènes du monde inorganique. Qu'avons-nous obtenu jusqu'ici dans cette direction?

La réponse à cette question est peu encourageante. Si nous passons en revue chacun des domaines de la physiologie, nous voyons qu'à proprement parler nous n'avons rien appris à connaître, si ce n'est les grossières fonctions mécaniques et chimiques du corps des animaux vertébrés. Mais les causes sur lesquelles reposent ces fonctions sont encore pour nous jusqu'ici, pour la plus grande part, absolument énigmatiques.

Nous savons que la respiration repose sur les lois de l'aérodynamique, c'est-à-dire que par la diminution et l'augmentation rythmiques de pression résultant de la contraction et du relâchement des muscles respiratoires, l'air présente dans les poumons un courant passif d'entrée et de sortie, permettant aux globules rouges d'attirer l'oxygène pour le fixer chimiquement sur leur substance. Mais comment se produit la

contraction des muscles respiratoires, quels processus se passent dans chaque cellule musculaire lors de la modification de forme et la production de force désignées sous le nom de « contraction et expansion », voilà ce dont nous avons à peine une idée.

Nous savons, en outre, que la circulation du sang dans notre corps suit les lois de l'hydrodynamique, qu'elle est causée par les variations rythmiques de la pression que déterminent dans l'intérieur du système vasculaire la contraction et l'expansion du muscle cardiaque. Mais ici, précisément, le même problème se pose de nouveau; car comment se produisent les contractions rythmiques du cœur dont la cause, ainsi que l'a montré depuis peu ENGELMANN, réside dans la substance vivante de la cellule musculaire même? Là-dessus la physiologie ne nous a donné que peu de renseignements.

Nous savons de plus que la digestion des aliments s'accomplit rigoureusement suivant les lois de la chimie, car les substances chimiques sécrétées par les cellules glandulaires du tube digestif transforment chimiquement les aliments, absolument de la même manière que nous pouvons le faire avec le secours de ces sécrétions en dehors de l'organisme, dans un vase à réaction. Mais comment la cellule glandulaire arrive-t-elle à élaborer son produit de sécrétion spécifique, pourquoi les cellules des glandes salivaires produisent-elles seulement de la ptyaline, celles des glandes stomacales seulement de la pepsine, bien qu'elles reçoivent toutes deux la même nourriture du sang? C'est ce que la chimie physiologique laisse pour le moment sans explication.

Nous savons encore que les aliments, modifiés chimiquement par les sucs digestifs, passent dans le corps à travers les cellules des parois intestinales, par l'*absorption*; qu'en outre une grande partie de la graisse résorbée, après s'être divisée en petits globules microscopiques, est, uniquement par l'activité propre de l'épithélium de l'intestin, attirée dans le corps protoplasmique de ces cellules, tandis que ces mêmes cellules ne s'emparent point d'autres corpuscules d'égale grosseur, comme par exemple des grains de matière colorante. Mais comment cette *faculté de sélection* est-elle explicable mécaniquement? La physiologie ne nous l'a pas appris jusqu'ici.

Nous avons vu comment, dans le cours du développement, la série successive, autrefois si étonnante, des formes parfaitement déterminées par lesquelles passe le corps de l'homme jusqu'à son achèvement, se laisse interpréter d'une manière naturelle par la « loi fondamentale biogénétique ». Mais comment dans ce développement, parmi les cellules provenant de la division d'un même œuf, les unes deviennent-elles cellules glandulaires, les autres cellules nerveuses, d'autres cellules épidermiques, etc.? C'est pour le moment une question encore bien controversée.

Nous avons reconnu que les mouvements des os du squelette, des bras, des jambes, des articulations, etc., s'opèrent d'après des principes

purement mécaniques et mathématiques, spécialement d'après les lois d'action des leviers. Mais qu'est-ce qui amène le mouvement des os, c'est-à-dire l'activité des muscles du squelette? Voilà encore la même énigme à laquelle nous nous sommes déjà plusieurs fois heurtés : la contraction des cellules musculaires.

Nous savons, d'après le principe de la loi de la conservation de l'énergie, que la chaleur et l'électricité produites par les corps vivants dérivent des modifications chimiques que subissent les aliments dans les tissus de l'organisme. Mais par quels processus chimiques les cellules de chaque tissu participent-elles à cette production commune de chaleur et d'électricité? C'est ce qui échappe presque entièrement à notre connaissance.

Nous savons, enfin, que les plus perfectionnés des organes des sens de l'homme sont construits d'après le principe des appareils physiques : l'œil, par exemple, d'après le principe d'une chambre noire, de telle sorte que suivant les lois de la réfraction, il se forme dans le fond de l'œil une image réduite et renversée des objets extérieurs. Mais que se passe-t-il dans les cellules de la rétine, et comment de là, par l'intermédiaire du nerf optique, les cellules ganglionnaires de notre cerveau sont-elles impressionnées de manière à faire naître en nous l'idée de l'image correspondante? Voilà ce qui reste toujours pour nous une énigme.

Nous pourrions allonger encore cette énumération; mais ce qui vient d'être dit suffit pour qu'on y puisse reconnaître un fait général : partout, en quelque domaine spécial de la physiologie que nous portions nos regards, aussitôt que nous voulons pénétrer un peu profondément dans l'analyse des grossières fonctions du corps, jusque-là où elles découlent de l'activité des cellules, toujours nous nous heurtons à une énigme indéchiffrée. Même un pessimiste pourrait être tenté de soutenir avec BUNGE (1), que « tous les phénomènes de notre organisme, susceptibles d'une explication mécanique, sont aussi peu des manifestations vitales que le mouvement des feuilles et des branches des arbres secoués par la tempête, ou le mouvement du pollen transporté par le vent d'une fleur mâle sur une fleur femelle ». Mais si l'on désespère ainsi de trouver l'explication physico-chimique des phénomènes vitaux, il ne reste plus qu'à chercher de nouveau un refuge dans cette « Force vitale » depuis longtemps enterrée. En fait, dans ces derniers temps, l'ancien spectre de la force vitale s'est montré de nouveau en différents lieux. Ainsi, il est apparu récemment à HANSTEIN, à KERNER, à BUNGE, à RINDFLEISCH et à d'autres observateurs.

Combien plus encore, cependant, sera-t-on enclin à désespérer si l'on veut embrasser aussi le domaine des phénomènes psychiques. A la vérité, la physiologie du cerveau et celle des organes des sens ont fourni maint éclaircissement sur les conditions matérielles auxquelles est liée,

(1) G. BUNGE : *Lehrbuch der physiologischen und pathologischen Chemie*, 2^e édit. Leipzig, 1889.

pensons-nous, l'existence de certains processus psychiques; mais cependant l'antique énigme des relations causales entre le corps et l'esprit, avec le besoin de sa solution déjà si impérieusement éprouvé dès la plus haute antiquité par les penseurs, subsiste, semble-t-il, intacte pour la science de la Nature.

Dans cet état de choses, cette question s'impose d'une manière toujours plus impérieuse et plus opiniâtre à l'esprit du chercheur découragé: Y a-t-il des limites tracées à notre connaissance des phénomènes vitaux, et où se trouvent ces limites? ou bien sommes-nous engagés dans une fausse voie, notre question adressée à la Nature était-elle mal posée, de sorte que nous ne pouvions en comprendre la réponse?

B. — Les Rapports de la Psychologie avec la Physiologie.

1. — La Question des limites à la Connaissance de la Nature.

Nous voici parvenus au point où se pose pour nous cette question: Y a-t-il des limites à notre connaissance de la Nature, et où se trouvent-elles? Pour cette question qui, précisément à notre époque si fière des progrès des sciences de la Nature, a déjà surgi à différentes reprises et a été traitée de différentes façons, nous pouvons, avec le plus grand profit, attacher le fil de nos méditations au discours bien connu de E. DU BOIS-REYMOND (1) *Ueber die Grenzen des Naturerkennens*, dans lequel ce grand orateur, mort depuis peu, développa ce thème avec son éloquence incomparable devant les savants allemands.

Par suite du défaut, hélas! si répandu, de tout esprit philosophique dans l'étude actuelle de la Nature, il n'est pas rare de rencontrer les idées les plus extraordinaires sur les fondements de la connaissance de la Nature, circonstance qui malheureusement donne sur ce point à la philosophie spéculative le droit de jeter un regard de dédain sur sa rivale dans la connaissance de la vérité; pour ce motif, il est nécessaire de scruter d'une manière un peu plus précise les questions qui s'y rapportent et tout d'abord de s'enquérir des limites de la connaissance, non seulement dans le monde organique, mais dans la Nature tout entière.

Ramener tous les phénomènes du monde matériel au mouvement des atomes, tel est le but poursuivi dans les études modernes de la Nature, avant tout par la physique et la chimie qui, sous ce rapport, ouvrent la marche avec la bannière de la science. Conformément à cette vue et pour donner une base solide à sa méditation, DU BOIS-REYMOND définit la connaissance de la Nature de la façon suivante: « Connaître la Nature, plus exactement connaître scientifiquement la Nature, ou connaître le monde matériel avec le secours et dans le sens

(1) E. DU BOIS-REYMOND: *Ueber die Grenzen des Naturerkennens*. Dans: *Reden*, erste Folge. Leipzig, 1886.

de la science naturelle théorique, c'est pouvoir ramener les modifications du monde matériel à des mouvements d'atomes produits par des forces centrales, indépendantes du temps; en d'autres termes, c'est réduire les phénomènes de la Nature à la mécanique des atomes. » En fait, les plus récentes recherches ont déjà pu montrer à grands traits comment les phénomènes de la Nature se laissent déduire de mouvements déterminés des atomes. Nous savons que dans tous les corps les atomes sont en mouvement, mouvement très vif dans les corps gazeux, plus lent dans les liquides et encore plus lent dans les solides; nous savons que la lumière, la chaleur, l'électricité, reposent sur la vibration régulière, prodigieusement rapide des atomes, et que le son ne résulte que de certaines de leurs formes vibratoires; nous savons enfin que les modifications chimiques des corps sont conditionnées par le mouvement et le groupement particulier des atomes.

Reprenant une fiction de LAPLACE, qui nous offre l'exemple du plus haut degré de perfection de l'esprit humain et qui se faisait du mouvement des atomes une idée à peu près analogue à celle que nous possédons en astronomie pour le mouvement des astres, DU BOIS-REYMOND poursuit alors : « Supposons que toutes les transformations, dans le monde matériel, soient réduites à des mouvements d'atomes, produits par des forces centrales constantes, l'Univers nous serait alors scientifiquement connu. L'état du monde, pendant une différentielle de temps, paraîtrait comme le résultat immédiat de son état antérieur et comme la cause immédiate de son état pendant la différentielle consécutive. Les mots *loi* et *hasard* ne désigneraient plus qu'une nécessité mécanique. Même on peut imaginer un degré de la connaissance de la Nature, auquel tout l'ensemble des phénomènes du monde serait représenté par une formule mathématique, par un immense système d'équations différentielles simultanées, d'où l'on déduirait en tout temps, le lieu, la direction, le mouvement de chaque atome dans l'Univers. »

Mais maintenant, il est vrai, et il ne faut point le dissimuler, l'esprit humain ne saurait donner qu'une « faible image » d'un tel « esprit à la LAPLACE », capable de s'élever à cette hauteur de conception; soit, mais il ne s'en écarte que par des « différences de degré », et nous pouvons reconnaître dans la capacité d'un aussi vaste esprit, l'idéal auquel par son développement l'esprit humain tend toujours de plus en plus. Supposons donc que nous ayons atteint cet idéal et que nous soyons en possession de la « formule du monde ». Qu'est-ce que nous y gagnerions alors?

Pour expliquer un phénomène naturel déterminé, nous n'aurions alors besoin que d'introduire dans la formule la valeur fournie par l'observation, et nous pourrions, par le calcul, déduire le phénomène correspondant comme une conséquence nécessaire de nos observations connues. Par là, notre besoin de causalité serait peut-être réfréné pour un temps, mais bientôt il se dégagerait de nouveau pour nous crier,

d'une voix encore plus forte : « C'est bien, nous pouvons maintenant comprendre tous les phénomènes du monde matériel dans leurs relation et subordination causales, nous pouvons les expliquer par des mouvements parfaitement déterminés d'atomes ! Mais qu'est-ce donc alors maintenant qu'un atome ? » Ici, nous rencontrons déjà, dans la conception de DU BOIS-REYMOND, l'une des limites à la connaissance de la Nature.

Ce qu'est un atome, c'est-à-dire ce qu'est la matière douée de force, la formule du monde ne nous l'apprend pas. Et si l'on demande quelle idée nous nous faisons de l'atome, on voit que nous nous le représentons uniquement comme une partie élémentaire de matière, provenant de la division successive d'un corps jusqu'en particules extraordinairement petites, dont la division ne peut être poussée plus loin ; mais en nous imaginant un corps divisé de plus en plus loin, jusque dans ses atomes, nous n'obtenons cependant par cette division rien autre chose que des corps. Par conséquent, les atomes sont encore des corps et ils en ont les propriétés générales. Nous ne pouvons donc pas nous attendre à obtenir par cette division quelque chose qui nous éclaire sur la nature de la matière. Lorsque nous expliquons un phénomène inconnu par le mouvement des atomes, nous ne faisons ni plus ni moins que le diviser en une somme de phénomènes partiels inconnus. Ce qu'est un atome, nous ne pouvons l'apprendre d'aucune manière ; car l'atome n'a que les propriétés que nous lui attribuons d'après la perception sensible de ce que nous montrent les corps de grandes dimensions, c'est-à-dire la dureté, l'imperméabilité, la forme, le mouvement, etc. Pour ce qui est de la matière douée de force, c'est-à-dire pour ce en quoi consiste le monde matériel, nous ne parvenons pas au moindre éclaircissement. Sur ce point, notre besoin de causalité demeure donc inassouvi, et nous nous trouvons, par suite de cette manière de concevoir les choses, à la première limite de notre connaissance.

Mais cette limite n'est pas la seule. Figurons-nous encore que nous ayons acquis la « connaissance astronomique » du monde matériel, ainsi que s'exprime DU BOIS-REYMOND, c'est-à-dire que nous ayons du mouvement des atomes la même connaissance précise, mathématique, que nous possédons du mouvement des corps célestes ; cela nous permettra, il est vrai, de comprendre tous les phénomènes du monde matériel, mais nous ne saisirons point davantage comment se forme la conscience, comment d'une façon générale un phénomène psychique, fût-il de tous le plus simple, arrive à se produire.

Si nous possédions, par exemple, la « connaissance astronomique » de notre cerveau, nous saurions à chaque instant la position et le mouvement de chaque atome pris isolément ; nous pourrions aussi poursuivre avec précision les modifications matérielles, les groupements et mouvements des atomes dans leur rapport étroit avec les phénomènes psychiques, et, ainsi que le dit DU BOIS-REYMOND, « ce serait infiniment

intéressant si, en regardant en nous-même avec l'œil de l'esprit, nous voyions entrer en jeu la mécanique cérébrale pour une opération d'arithmétique, comme la mécanique d'une machine à calculer; ou encore, si nous savions seulement quelle danse des atomes de carbone, d'hydrogène, d'azote, d'oxygène, de phosphore et d'autres correspond aux délices de la sensation musicale, quel tourbillon de ces mêmes atomes au paroxysme de la jouissance sensuelle, quelle tempête moléculaire à la douleur atroce de la névralgie du trijumeau ».

Tout cela, nous pourrions le savoir par la « connaissance astronomique » du cerveau. Nous pourrions ainsi nous convaincre, par l'observation de nous-même, que la conscience est inséparablement liée à un mouvement d'atomes. Mais avec tout cela, ce qui nous reste toujours caché, c'est la façon dont apparaît la conscience, le mode d'après lequel se produit le phénomène psychique le plus simple. Pourrions-nous suivre, avec assez de précision, chaque atome du cerveau dans ses mouvements, ce qu'il nous montrerait serait toujours et seulement du mouvement, des chocs, et encore du mouvement. Il est donc manifeste que nous sommes dans l'impossibilité d'expliquer la conscience, les phénomènes psychiques par des mouvements d'atomes, c'est-à-dire mécaniquement, et nous rencontrons là une deuxième limite à la connaissance de la Nature, qui n'est pas moins infranchissable que celle qui se dresse sur le chemin de la connaissance de la matière et de la force.

Mais qu'advierait-il de cette seconde limite à la connaissance de la Nature, si nous considérons la première comme franchie, si nous supposons résolue l'énigme renfermée dans les mots « matière » et « force »? Serait-elle donc encore insurmontable, ou serait-elle aussi par là franchie du même coup? On peut se représenter, évidemment, que la conscience ou plutôt la forme la plus simple de l'activité psychique appartiendrait déjà à l'essence de l'atome, et que, par conséquent, la connaissance en serait liée à celle de la nature de la matière. Cette hypothèse serait, en fait, la seule que pourrait accepter une étude monistique de la Nature, cherchant à expliquer tous les phénomènes de celle-ci d'après un même principe; et c'est celle que HAECKEL en particulier, l'énergique défenseur du Monisme parmi les naturalistes, a toujours soutenue. DU BOIS-REYMOND lui-même ne fait qu'effleurer brièvement cette possibilité lorsqu'il dit : « Enfin se pose la question de savoir si, peut-être, les deux limites à notre connaissance de la Nature ne seraient point les mêmes, c'est-à-dire si, lorsque nous concevons l'essence de la matière et de la force, nous ne comprendrions pas de ce fait comment la substance qui est en elles peut, dans certaines conditions, sentir, désirer et penser. Sans doute, cette hypothèse est la plus simple et, d'après les bases connues de l'investigation, préférable, jusqu'à sa réfutation, à celle d'après laquelle, comme il a été dit antérieurement, le monde paraît doublement incom-

préhensible. Mais il est dans la nature de la chose que, sur ce point aussi, nous ne puissions parvenir à la lumière, et toute parole de plus sur ce sujet serait oiseuse. » En concluant, Du Bois-REYMOND renonce donc complètement à l'énigme « que sont la matière et la force, et comment ont-elles le pouvoir de penser? » et il lance à l'étude de la Nature non seulement un provisoire *ignoramus*, mais encore et pour tous les temps un apodictique *ignorabimus*.

2. — Monde matériel et Ame.

Nous avons suivi Du Bois-REYMOND dans ses considérations d'une façon assez explicite pour nous convaincre que, sur la voie de la connaissance telle qu'il la suppose et telle qu'il l'utilise comme point de départ, des barrières ne tardent pas à s'élever qui nous font paraître le monde comme incompréhensible. A celui dont la raison ne se fatigue pas à penser plus profondément et pour qui une renonciation éternelle à la recherche de la vérité est difficile, la question se pose ici de savoir si cette voie était la vraie, si la définition supposée de la connaissance de la Nature (d'après laquelle connaître se réduirait à établir la mécanique des atomes) était juste, et même si elle est bien fondée d'une manière générale. Examinons donc, tout d'abord, cette base fondamentale de nos méditations et demandons-nous ce qu'est la « connaissance ».

Dans ce but, nous allons prendre l'idée de « connaissance » dans son acception la plus vaste, dans sa forme la plus générale. Ce que cette conception exige d'abord sans restriction, condition sans laquelle l'idée de connaissance ne saurait absolument pas subsister, c'est la *supposition que quelque chose existe*. Si nous admettons cette hypothèse, si nous avons quelque chose de réel, d'effectif, un point d'appui solide, alors la connaissance n'est que la réduction causale de tous les phénomènes à cette réalité. A la satisfaction de notre besoin de causalité, nous avons une mesure pour la connaissance, et la tendance de notre esprit devrait être assouvie, si nous parvenions à placer l'ensemble des phénomènes en relation causale avec ce seul Réel.

Cependant, ici on pourrait déjà soulever une objection. A supposer que nous fussions parvenus à ramener toute la foule des phénomènes au seul Réel, lequel paraît dans les divers systèmes philosophiques sous différents noms, tels que Dieu, Chose en soi, l'Inconnu, etc. — les noms importent peu et sont sans valeur — notre tendance à la causalité serait-elle alors satisfaite et ne nous pousserait-elle pas encore plus loin dans la question : Qu'est-ce, en définitive, que cela qui est, qui existe, qui est réel, l'Inconnu, la Chose en soi, Dieu ou quelque nom que nous lui donnions? Et ici, il y aurait donc encore une limite à la connaissance. Mais rendons-nous compte qu'admettre cette limite serait une faute de logique, une fausse conclusion de notre part. A la vérité, il est bien possible que notre besoin de causalité qui, dans le cours du

développement, se forma par l'habitude de ramener l'effet à la cause et se consolida en suivant dans une certaine mesure la loi d'inertie, continuât encore pour un temps à nous harceler de la question : Pourquoi ? mais il est évident que nous nous rendrions coupables d'un vice de raisonnement, car si tous les phénomènes étaient ramenés à ce qui seul existe, ce serait une contradiction flagrante de vouloir encore connaître cet existant au moyen de quelque chose qui n'existe pas. Ce n'est donc qu'en raison de la force acquise de notre tendance à la causalité, d'après une forme de la loi d'inertie, que nous dépasserions notre but, la connaissance du monde, sans le voir, et que nous ne consentirions point à nous arrêter et nous reposer au moment où il nous apparaîtrait. L'objection qu'ici nous aurions rencontrée une limite, n'est donc qu'apparente, et elle impliquerait l'exigence absurde qu'après la connaissance *complète* du monde, il nous faudrait en acquérir une connaissance *encore plus étendue*.

Supposons donc que nous puissions ramener tous les phénomènes à ce qui est effectif, au Réel. Alors il faut nous demander, tout d'abord, ce qu'est l'effectif, le Réel.

Ici nous rencontrons une erreur très répandue, particulièrement dans l'étude de la Nature, et que nous traînons toujours fidèlement comme un héritage des temps primitifs, comme un legs de l'enfance encore naïve et tâtonnante de l'esprit humain. C'est l'erreur que le monde matériel représente le Réel, existant indépendamment de notre âme, en dehors de nous, et que nous pouvons par conséquent ramener tous les phénomènes aux lois de ce monde matériel. Bien que dans les considérations précédemment exposées de DU BOIS-REYMOND, l'impossibilité de cette entreprise soit déjà clairement exprimée, il y a pourtant beaucoup de savants (parmi ceux qui, après DU BOIS-REYMOND, se sont occupés des limites de la connaissance humaine, nous ne citerons que le génial botaniste NÄGELI) (1), qui tiennent pour possible que les manifestations psychiques elles aussi se laissent ramener aux phénomènes du monde matériel. Il n'est donc pas superflu, en tous cas, de nous rendre compte de ce qu'est à proprement parler le monde matériel.

En fait, les corps nous paraissent au premier coup d'œil comme des objets réels en dehors de notre âme. Douter de l'existence d'un monde matériel en dehors de notre âme, paraîtra même certainement absurde à qui n'a pas réfléchi là-dessus; un corps, par exemple une pierre, un arbre, un homme que nous regardons est réellement présent, et personne ne niera qu'il existe; nous le voyons certes, et tous ceux qui sont auprès le voient aussi et disent : « Il est là. » Assurément ! Sans aucun doute il existe en réalité, mais il n'existe pas en dehors de notre âme. Si, allant au fond des choses, nous recherchons comment nous en arrivons à dire qu'un corps existe là en dehors de nous, il ne sera pas

(1) C. v. NÄGELI : *Die Schranken der naturwissenschaftlichen Erkenntniss*. Dans : Tageblatt der fünfzigsten Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte in München, 1877.

difficile de nous convaincre que ce que nous croyons voir ou sentir comme corps en dehors de notre âme est, en réalité, quelque chose de tout autre.

Poursuivons cette démonstration. Nous avons puisé notre connaissance du monde matériel dans la perception sensible. La question de savoir ce que celle-ci peut nous donner et nous donne effectivement, se rapporte donc à la physiologie des sens. Maintenant, cette dernière nous montre que tout ce qui entre par la porte de nos organes des sens ne nous fournit jamais et ne saurait nous fournir que des sensations. De même, les diverses propriétés qui constituent l'image représentative d'un objet ne sont que les différentes sensations que nous éprouvons. Un morceau d'or nous apparaît comme un corps; mais ce qui fait ce corps, ce n'est que la somme des sensations de jaune, de dur, de lourd, de froid, etc. Un homme privé dès sa naissance d'un organe des sens et, par là, d'un groupe déterminé de sensations, soit un aveugle-né, possède de ce fait une idée du monde matériel tout autre que celle de l'homme normal. Cela ressort de la manière la plus évidente des cas intéressants dans lesquels des aveugles de naissance, qui s'étaient représenté et construit leur monde matériel seulement d'après leurs sensations tactiles, auditives, olfactives, gustatives, etc., ont ensuite recouvré la vue par une opération. Lorsque ces hommes ont pour la première fois devant les yeux, mais sans pouvoir les explorer avec leurs autres sens, soit par le toucher, des objets qu'ils ont eus déjà souvent entre les mains, alors ils ne les reconnaissent point; une boule leur apparaît comme quelque chose de tout à fait nouveau, et lorsqu'ils viennent à la tâter, ils établissent non sans surprise l'identité de cet objet avec sa représentation tactile antérieurement acquise, et s'écrient : « C'est une boule ! » Par conséquent, le monde matériel est entièrement dépendant du développement de nos organes des sens, et pour des animaux qui auraient ces organes autrement constitués, il apparaîtrait tout différent et en conformité avec leurs sensations spéciales. On peut même dire qu'avec notre mort, avec la destruction des sens et du système nerveux, le monde matériel disparaît complètement dans sa forme actuelle.

Ces faits ont une portée très étendue. Ils nous montrent que ce qui nous apparaît comme monde matériel est, en réalité, notre propre sensation ou idée représentative des objets, notre âme même. Lorsque je regarde un corps, autrement dit quand je le perçois par les sens, je n'ai point, en réalité, un corps en dehors de moi, mais bien seulement une série de sensations dans mon âme. Je n'en sais pas davantage. Tout le reste n'est qu'hypothèse.

Il est nécessaire que nous nous pénétrions de cette vérité fondamentale, que nous abandonnions l'erreur de l'existence du monde matériel en dehors de notre âme. Pour nous habituer à cette conception, il faut nous familiariser avec ses conséquences.

Tout d'abord se pose la question : Si le monde matériel n'est que

ma propre sensation, ou mieux (puisqu'il s'agit d'un complexe de sensations) s'il n'est que ma propre représentation, qu'est donc, en dehors de mon âme, ce qui produit en moi cette idée par l'intermédiaire des sens; en d'autres termes, qu'est-ce donc, en réalité, que le monde extérieur? Il me faut pourtant admettre qu'il existe une raison, une cause à ce fait qu'il se forme en moi une représentation du monde matériel. Mais cette question contient de nouveau une faute. La science de la Nature a, comme on sait, montré que tout phénomène dans le monde matériel a sa cause dans un autre phénomène matériel. Ce n'est que l'expression de la loi sur les effets et les causes, c'est-à-dire la loi de la causalité. Mais maintenant, puisque tout phénomène matériel n'est que ma propre sensation ou représentation, je dois donc dire que la cause pour ma sensation des objets matériels n'est de nouveau qu'une sensation ou représentation de ma part; que, par conséquent, la cause ne réside pas en réalité en dehors de mon âme, contrairement à ma conclusion erronée, mais bien dans mon âme elle-même. Cette conception n'est, à proprement parler, qu'une circonlocution pour exprimer le fait que notre idée de causalité s'est formée uniquement par l'association des expériences isolées que notre âme a recueillies par l'observation de la succession régulière de ses propres éléments, de ses sensations et représentations; en d'autres termes, que la causalité, de même que toutes les autres sensations, représentations, idées, ou quelle que soit l'expression adoptée pour cela, n'existe elle-même que dans notre propre conception, dans notre âme même. Mais si la cause de la représentation que je me forme des objets matériels réside dans mon âme, elle ne peut alors se trouver en dehors. Il n'y a donc aucun motif d'admettre l'existence d'une réalité en dehors de notre âme.

La causalité des phénomènes est, en fait, toujours le même motif sur lequel divers philosophes ont cherché à fonder la réalité d'un « monde extérieur » existant en dehors de l'âme. Si donc il se trouve que l'argument lui-même repose sur la même erreur que l'hypothèse, la démonstration ne peut fournir que l'étrange spectacle d'une preuve à tirer de ce qui précisément est à prouver. Mais puisque le monde extérieur, existant en apparence en dehors de notre âme, n'est en réalité qu'une représentation de celle-ci, et puisque le fondement pour l'hypothèse d'une réalité existant à côté de l'âme ne se trouve être qu'une illusion, il nous devient absolument impossible de justifier cette hypothèse d'un monde extérieur.

On ne saurait nier que cette conséquence doit paraître quelque peu paradoxale à celui qui, pour la première fois, poursuit ce raisonnement; car il fera aussitôt cette objection qu'en dehors de lui, il existe beaucoup d'autres hommes ayant aussi leur âme et pouvant soutenir la même chose d'eux-mêmes et de leur âme. Dans ce cas, en dehors de son âme, il en existerait encore beaucoup d'autres. Mais, là aussi, l'illusion est évidente. Si je m'en tiens toujours et uniquement au

seul fait incontestable que le monde matériel est ma propre représentation, j'aboutis encore ici, par une plus mûre réflexion, à la conclusion que, seule, mon âme existe réellement. Les autres hommes sont pour moi des corps, et je ne puis percevoir rien autre chose en eux. Ils ne sont donc, d'après notre conception, que mes propres représentations psychiques. Maintenant ils me disent, il est vrai, qu'ils ont eux aussi une âme comme moi, et qu'ils sentent et pensent de même. C'est juste, mais ce qu'ils me disent, leurs paroles, leurs mouvements ne sont toujours encore que des phénomènes matériels, par conséquent que mes propres représentations. Leur âme, d'après notre langage scientifique, a son siège dans le cerveau. Mais, s'il m'arrive dans une opération chirurgicale d'explorer le cerveau, je puis me convaincre que là encore il n'existe rien autre chose que des éléments matériels. Mais les corps ne sont que mes propres représentations. Je serai donc forcé de conclure que ce que je prends pour l'âme d'un autre n'est encore que ma propre représentation. Bref, quelle que soit la voie où je m'engage, j'en arrive toujours à la conséquence : que tout ce qui paraît être en dehors de moi, que ce soit un corps brut, un homme vivant ou l'âme d'un homme, n'est en réalité que ma propre représentation, mon âme même. Je ne sors jamais de mon âme. Même ma propre individualité n'est qu'une conception de mon âme, et je ne puis pas dire en définitive : le monde est *ma* représentation, mais bien : le monde est *une* représentation ou une somme de représentations, et ce qui me paraît être mon individualité n'est qu'une partie de ce complexe de représentations, de même que l'individualité d'autres hommes et le monde matériel dans son ensemble.

Au premier coup d'œil, ces considérations paraîtront surprenantes et étranges à beaucoup; pourtant elles ne sont pas absolument neuves. Le fait fondamental que tout le monde matériel n'est qu'une représentation de notre âme, fait dont les conséquences nous conduisent avec une inéluctable nécessité aux résultats précédemment exposés, si on ne commet aucune erreur de raisonnement, ce fait fondamental a déjà, depuis plus de deux siècles, fourni à DESCARTES le point de départ de sa philosophie; plus tard, BERKELEY, et, à une époque plus récente, FICHTE et SCHOPENHAUER l'ont aussi utilisé comme base de leurs systèmes, d'ailleurs assez différents pour le reste; et c'est aussi une semblable pensée fondamentale que tout récemment MACH (1), parmi les naturalistes, a prise comme point d'appui pour ses conceptions théoriques de la connaissance. *Il faut espérer que cette pensée fondamentale gagnera de plus en plus de terrain dans l'étude de la Nature, car c'est la seule qui tiennne fortement à l'expérience, la seule qui n'ait besoin d'aucune hypothèse, la seule qui conduise, en définitive, avec une nécessité inéluctable, à une conception vraiment monistique du Monde. L'antique conception du*

(1) E. MACH : *Beiträge zur Analyse der Empfindungen*. Iéna, 1886.

dualisme du corps et de l'âme, conception qui déjà avait atteint sa plus haute perfection dans la théorie de la métempsychose des Egyptiens, et qui se traîne d'un bout à l'autre de toute l'histoire de la philosophie, cette conception ne pourra être écartée d'une manière définitive que par cette affirmation : Il n'existe qu'une seule et unique chose, l'âme.

3. — Psychomonisme.

Si nous jetons un coup d'œil sur l'histoire des problèmes qui, pendant le long développement de la vie intellectuelle de l'homme sur la terre, ont occupé la raison des penseurs, nous voyons que maints problèmes, qui déjà émouvaient l'antiquité la plus reculée, se sont conservés jusqu'à nos jours sans modification ni solution; que d'autres, par contre, sont résolus, mais que beaucoup de ceux auxquels on attacha pendant des siècles un intérêt de premier ordre, sont tombés complètement dans l'oubli, bien qu'ils n'aient reçu aucune solution. L'ancien problème de la « quadrature du cercle », où plus d'un s'est vainement creusé la tête, celui du « mouvement perpétuel » qui a été, depuis l'antiquité, un des problèmes principaux de la physique, et beaucoup d'autres ont complètement disparu sans laisser de traces, et cependant personne n'a trouvé la « quadrature du cercle », personne n'a construit un « moteur perpétuel ». Si nous nous demandons comment il se fait qu'à notre époque aucun homme ne s'occupe plus de ces problèmes, la réponse est simple : c'est parce que nous avons reconnu que la position de la question, qui se trouvait au fond de ces prétendus problèmes, était fautive. Si nous posons de fausses questions, si, par exemple, nous demandons de diviser sans reste par deux tous les nombres de la série des nombres, nous ne pouvons pas nous attendre à obtenir une réponse juste, et nous pouvons peiner nuit et jour à la sueur de notre front, sans trouver aucune solution. Tels étaient les problèmes énoncés plus haut. Pendant des siècles, la raison humaine s'est torturée sur cette lice honorable, et des générations de penseurs, après cet effort loyal et ce désir constamment inassouvi d'une solution, se sont succédé dans la tombe où elles ont trouvé pour toujours le repos qu'elles cherchaient en vain dans le silence du cabinet.

La question de l'explication des phénomènes psychiques par les matériels est un de ces problèmes-là. Aujourd'hui encore, il occupe infatigablement tout esprit qui n'est point satisfait, si des bornes lui sont posées au développement de son tableau du Monde; mais à présent aussi, chacun trouve que, malgré ses méditations les plus profondes, il ne fait point avancer la solution du problème. C'est seulement petit à petit que se frayera dans les esprits la conviction que ce problème ressemble à ces autres problèmes dont la solution devait échapper à l'effort séculaire de la raison humaine, parce que la question était mal posée.

En fait, vouloir expliquer les phénomènes psychiques par les matériels est une tentative chimérique, et c'est ce que les considérations précédentes suffisent à établir. Nous avons trouvé que l'unique « réel » que nous puissions découvrir dans le monde est l'âme. La représentation du monde matériel n'est qu'un produit de cette dernière et nous pouvons dire, en modifiant un ancien adage des sensualistes : *Nihil est in universo, quod non antea fuerit in intellectu*. Mais la représentation du monde matériel n'est pas toute l'âme, car il entre dans cette dernière beaucoup de parties constituantes, comme les simples sensations de douleur, de plaisir, etc., qui ne sont point des représentations d'objets matériels. L'objet de la psychologie, l'étude de l'âme, consiste donc dans l'analyse de tout ce que nous possédons dans celle-ci. En étudiant le contenu de l'âme, en décomposant les phénomènes psychiques supérieurs de large complexité, associations et suites d'idées en leurs parties constituantes plus simples, la psychologie parvient finalement aux phénomènes psychiques les plus primitifs, les éléments psychiques, et trouve de même les lois d'après lesquelles se produit la coordination de ces éléments en associations et séries d'idées de plus en plus élevées. De même que dans les mathématiques, on déduit la série infinie des nombres de leur formation légitime par l'unité numérique, de même l'objet de la psychologie consiste en ceci : ramener l'infinie variété des phénomènes psychiques à leur formation légitime par les éléments psychiques. Mais l'idée de la matière, ou mieux d'un atome, n'est point un élément psychique, mais bien une association d'idées déjà complexe et hautement développée. Un atome n'est pas autre chose qu'un objet ayant toutes les propriétés d'un corps et il renferme beaucoup de notions distinctes comme celles de dureté, d'im-pénétrabilité, etc., et en outre les représentations de forme, d'étendue, etc., qui, toutes, supposent déjà des processus psychiques très compliqués. Lors donc que la science de la Nature réduit les phénomènes du monde matériel à la mécanique des atomes, son entreprise est parfaitement juste, mais elle ne fait par là rien autre chose que déduire les phénomènes des corps à grandes dimensions des propriétés de leurs parties élémentaires. Mais, lorsqu'on essaie de ramener à des mouvements d'atomes tous les phénomènes psychiques et non seulement les représentations du monde matériel, mais aussi d'autres phénomènes psychiques, comme les simples sensations, cette entreprise est aussi absurde que la tentative de déduire tous les nombres de la série des nombres de 2 au lieu de l'unité; car l'idée complexe d'atome n'est nullement une unité, nullement un élément psychique. C'est en cela que réside la faute du problème et c'est pour ce motif que toutes les tentatives faites pour expliquer les phénomènes psychiques par les matériels sont condamnés à échouer, comme l'a montré d'une manière si éclatante l'histoire de la pensée humaine.

Le véritable problème est conçu en termes précisément inverses. Il ne

consiste pas à vouloir expliquer les phénomènes psychiques par les matériels, mais bien plutôt à ramener à leurs éléments psychiques les phénomènes matériels, de même que les autres phénomènes psychiques, puisqu'ils ne sont que des représentations de l'âme.

Il n'est pas rare qu'on se heurte dans la science de la Nature à cette opinion, que la connaissance du monde se divise en deux modalités, absolument tranchées et n'ayant rien à faire l'une avec l'autre : la « métaphysique » et l'étude de la Nature. La première est laissée à la philosophie, la seconde se limite à l'étude du monde matériel. Mais chaque sorte de connaissance, y compris la connaissance scientifique de la Nature dont l'objet est le monde matériel, n'est elle-même qu'un processus psychique; par conséquent dans l'étude de la Nature, on s'occupe aussi, plus ou moins bien, de « métaphysique » (pour employer cette expression ancienne et malheureuse), et même, sans cette soi-disant « métaphysique », il ne saurait y avoir aucune étude de la Nature. C'est ce qui est fréquemment méconnu ou négligé à dessein. Et pourtant, on ne saurait se débarrasser de ce fait par le procédé connu de l'autruche.

D'après ces considérations, on voit quelle contradiction se trouve dans cette distinction entre la nature (*φύσις*) et quelque chose « derrière » la Nature (*μετὰ τὴν φύσιν*). Il n'y a qu'un monde; qu'on l'appelle Nature ou Ame ou Réalité ou tout autrement, ce ne sont que des noms. Par conséquent, il n'y a aussi qu'une espèce de phénomènes et non deux. Dès qu'il s'agit donc de la question des principes et des bases de la connaissance, toutes les frontières artificielles s'écroulent. Ne nous faisons donc pas illusion! Le but qui se présente à l'esprit humain dans la recherche théorique, ce n'est pas seulement la connaissance du monde matériel inanimé, ni seulement celle des corps vivants, ce n'est pas non plus simplement la connaissance de tel ou tel phénomène psychique, mais *ce à quoi tend l'esprit humain, ce qu'il désire ardemment, c'est en définitive la connaissance du Monde*. Toutefois, une division du travail dans l'investigation, non seulement n'est pas à rejeter, mais s'impose même en pratique, en raison de l'énorme quantité des phénomènes; il faut seulement ne point perdre de vue le but purement extrinsèque de celle-ci et ne pas confondre les limites que l'on s'est tracées à soi-même entre les différents terrains de travail, avec les limites naturelles de l'objet. Si le gouffre entre la philosophie et la science continue à s'élargir artificiellement, les siècles à venir en pâtiront amèrement; car d'un côté la spéculation sans frein, d'un autre côté la spécialisation de la recherche, prendront toujours plus d'extension, au lieu d'opérer de part et d'autre un rapprochement pour le plus grand bien d'un travail fait en commun. L'étude de la Nature ne saurait accomplir de progrès profitables sans un plan de travail philosophique; et il est facile de voir, par l'histoire de la science, que les grandes découvertes ne sont jamais nées d'une étude spécialisée et bornée,

mais ont toujours été faites par des investigateurs travaillant d'une manière vraiment philosophique, d'après un plan méthodique et avec la conscience du but à atteindre. Mais la philosophie ne saurait non plus obtenir de résultats réellement importants par voie purement spéculative, si elle ne s'en tient étroitement aux faits solidement établis, et ne subordonne sévèrement ses spéculations au contrôle critique de l'expérience. Un progrès véritable, ainsi que le montre le mieux l'histoire de la science, n'est jamais réalisé que par une recherche réfléchie. Toutes les réflexions théoriques précédentes sur la connaissance peuvent nous donner une base pour la recherche, et tout investigateur doublé d'un penseur doit les avoir envisagées et mûries, toujours plus largement et librement, pour pouvoir travailler avec fruit.

L'acquisition la plus importante que nous aient fournie ces considérations fondamentales est le point de vue monistique, qui nous fait apparaître le monde comme une Unité, et nous montre que le Dualisme entre le monde matériel et l'âme est une illusion. Le monde matériel est une partie de notre âme. On ne saurait donc être surpris — alors que ce fait envisagé d'un autre point de vue paraît si étonnant — que les lois qui gouvernent le monde matériel et celles qui régissent les phénomènes de notre âme, soient complètement identiques. Nous devons voir bien plutôt une conséquence nécessaire de nos considérations, dans le fait que nous trouvons les phénomènes du monde matériel ordonnés d'après l'espace, le temps et la causalité, et que nous y reconnaissons les lois de notre propre logique. Les lois que nous transportons au monde matériel, sont précisément les lois de notre propre pensée; ce sont les lois d'après lesquelles se produisent nos phénomènes psychiques, car le monde matériel n'est que la résultante de nos représentations. Dans ce sens, toute la science n'est donc que de la psychologie.

* * *

Voyons maintenant, par un coup d'œil rétrospectif, quelle forme prend, d'après ces considérations, notre investigation de la Nature. Nous étions partis de cette question : s'il existe pour nous des limites à la connaissance du monde, si des barrières infranchissables se dressent sur notre route? C'est bien le cas, en effet, si nous entendons par connaissance la réduction des phénomènes à des mouvements d'atomes, à la mécanique des atomes; car, d'un côté, par là il reste à expliquer l'atome, par conséquent la matière; et d'autre part, il n'est pas possible de ramener les phénomènes psychiques à la mécanique des atomes, comme l'a montré de la manière la plus claire la discussion approfondie de DU BOIS-REYMOND. Mais si nous embrassons la notion de connaissance dans un sens plus général, le seul juste après tout, en entendant par connaissance la réduction des phénomènes aux éléments de la réalité, nous trouvons alors qu'il n'existe aucune limite, car la

seule réalité est notre âme, et tous les phénomènes sont exclusivement en elle. L'explication consiste donc uniquement à ramener tous les phénomènes psychiques à leurs éléments. Dans ce sens, toute l'étude de la Nature, et en général toute science, est en définitive de la psychologie. Mais par là nous arrivons au point de vue seul conséquent du Monisme : la conception unitaire du monde, d'après laquelle tous les phénomènes se déduiraient d'une cause unique. De ce point de vue, nous reconnaissons aussi la raison pour laquelle nous devons rencontrer des limites, lorsque nous définissons la connaissance comme étant la réduction des phénomènes à la mécanique des atomes. Un atome n'est, en aucune manière, un élément de la réalité, mais bien une représentation complexe de l'esprit, et, par conséquent, tous les phénomènes ne sont pas réductibles aux atomes; de même, dans la série des nombres dont l'élément est l'unité numérique 1, tous les nombres ne sont point réductibles à un nombre plus compliqué que 1, soit à 2, mais bien seulement à cette unité même qui entre dans tous et sert à former toutes leurs combinaisons. Il est évident, d'après cela, qu'une limite ne saurait pas davantage exister pour l'étude des phénomènes psychiques, que pour l'étude des phénomènes du monde matériel; car puisque les corps, par conséquent les atomes ou la matière, ne sont que des représentations de l'esprit — par conséquent, des phénomènes psychiques — ils peuvent être ramenés, aussi bien que ceux-ci, aux mêmes éléments psychiques.

C. — Le Vitalisme.

Revenons maintenant aux phénomènes vitaux. Nos réflexions nous ont montré la possibilité de ramener à une cause commune tous les phénomènes, les matériels comme les psychiques. La question qui provoqua nos considérations générales — à savoir si les phénomènes vitaux ne relèvent pas des mêmes causes que les phénomènes de la Nature inanimée — serait donc tranchée dans le sens positif, si nous remontions jusqu'aux dernières causes, et si nous trouvions qu'il n'y a pas de limites infranchissables à notre investigation. Mais bornons-nous maintenant au domaine spécial de la physiologie, à l'étude des phénomènes vitaux corporels; puisque nous savons, d'après les données de la science, que les phénomènes des corps bruts peuvent être déduits des propriétés des plus petits éléments matériels, les atomes doués de force, il faut alors nous demander si les phénomènes des corps vivants sont aussi réductibles aux mêmes facteurs.

Le Vitalisme dit non. Dans les organismes règne une force particulière qui donne naissance aux phénomènes vitaux : *la force vitale*. La force vitale est absolument spéciale aux corps vivants et n'est pas identique aux forces physico-chimiques de la matière brute.

Ces mots renferment la donnée essentielle du Vitalisme. Examinons

ce qui peut justifier l'hypothèse d'une force vitale, et sur quoi elle s'appuie.

Nous avons, dans notre aperçu historique sur le développement de la recherche physiologique, appris à connaître l'histoire de la force vitale; nous avons vu que cette théorie se forma comme annexe à la découverte des phénomènes de l'irritabilité, et nous avons reconnu que la conception d'une force vitale ne reçut jamais une définition précise, qu'elle resta plutôt toujours flottante, et ne servit que comme principe commode d'explication. L'obscurité de cette conception d'une force vitale mystique, inconnue, représente la difficulté principale pour son examen critique. Si l'idée était saisissable et nettement définie, on pourrait alors l'attaquer plus facilement.

L'affirmation d'une force vitale s'appuie uniquement sur le fait que certains phénomènes vitaux n'ont pu, jusqu'ici, être ramenés aux lois physico-chimiques. Effectivement, nous avons déjà fait, à propos des résultats obtenus jusqu'ici par la recherche physiologique, la décourageante constatation que nous ne sommes jamais parvenus à expliquer parmi les phénomènes vitaux, que les grossières fonctions physiques et chimiques du corps, et que partout où nous avons tenté d'en approfondir les causes, nous nous sommes toujours butés à une énigme insoluble. BUNGE soutient même (1) : « Plus nous scrutons les phénomènes vitaux, en multipliant les côtés de notre analyse, plus nous nous efforçons d'en approfondir l'étude, plus aussi nous en arrivons à nous convaincre que certaines manifestations, auxquelles on avait déjà cru pouvoir donner une explication physique ou chimique, sont en réalité d'une nature bien plus compliquée, et narguent jusqu'ici toute espèce d'interprétation mécanique. »

Il n'est pas douteux que beaucoup de phénomènes vitaux, et tout particulièrement les phénomènes élémentaires et généraux, échappent jusqu'ici à toute explication physico-chimique; on n'est cependant pas logiquement autorisé à déduire de ce fait l'assertion que les phénomènes en question ne s'effectuent point d'après des lois physico-chimiques, et qu'il existe une force vitale particulière les produisant. Il y a au contraire beaucoup de circonstances qui parlent contre l'existence d'une force vitale.

Malgré tous leurs efforts, les vitalistes n'ont point réussi jusqu'à présent à démontrer dans les organismes l'existence de quelque force particulière, c'est-à-dire susceptible d'être caractérisée par ses effets, comme l'ont fait la physique et la chimie pour les forces de la nature inorganique. Pour aucune des fonctions du corps qui devraient dériver de l'activité d'une force vitale, ils ne sont parvenus à réfuter l'assertion, que ces fonctions ne sont en réalité que l'expression de conditions physico-chimiques complexes. On avait cru, par exemple, pendant

(1) BUNGE : *Lehrbuch der physiologischen und pathologischen Chemie*. 2^e édition. Leipzig, 1889.

longtemps, que certaines substances qui se trouvent exclusivement dans les organismes vivants, ne sauraient se former que par l'activité de la force vitale, et qu'elles ne pouvaient pas être préparées par les procédés de la physique ou de la chimie. Cet argument, autrefois si important pour l'hypothèse d'une force vitale, a déjà été ébranlé, comme nous l'avons vu (p. 25) par WÖHLER en 1828 (1); ce chimiste parvint en effet à opérer dans le laboratoire la synthèse d'un corps qui n'apparaît que comme un produit des échanges dans l'organisme vivant, l'urée, et cela en partant du cyanate d'ammoniaque (Az H^4) CAz O , qui est un isomère de l'urée (Az H^2) ^2CO , c'est-à-dire qui contient un nombre égal des mêmes atomes, dans une disposition différente. Or, le cyanate d'ammoniaque peut être préparé avec des substances purement inorganiques. Cette synthèse de l'urée a été suivie depuis de toute une série d'autres synthèses de même importance, qui montrent que des substances caractéristiques de l'organisme peuvent être produites artificiellement. L'hypothèse d'une force vitale, pour la formation de ces matières dans l'organisme, était par là rendue superflue. Sans doute, on n'a pas encore réussi à produire artificiellement beaucoup de substances du corps des animaux et des végétaux. Il est vrai que, jusqu'ici, nous n'avons pas encore pu fabriquer dans le laboratoire les plus importantes de ces matières, les albuminoïdes; mais les raisons de cet échec sont faciles à saisir. Nous ne connaissons pas encore d'une façon précise la composition chimique des albuminoïdes; nous savons assurément quels atomes elles renferment, mais nous n'avons encore aucune idée de la façon dont ces atomes sont accouplés les uns aux autres. Il est donc évident que nous ne pouvons pas encore songer à tenter avec succès la préparation artificielle des matières albuminoïdes. Un deuxième motif de notre impuissance est que nous n'avons, jusqu'ici, aucune idée précise sur les conditions physico-chimiques qui président à la formation de ces matières dans l'organisme. Mais comme la chimie l'a précisément montré plus ou moins dans ces derniers temps, pour qu'un processus chimique se réalise, il faut non seulement que les substances nécessaires soient en présence, mais encore que d'autres conditions déterminées soient remplies. Ainsi, la chimie a trouvé que maintes réactions qui ne s'effectuent pas dans un espace large, ont lieu très facilement dans des espaces capillaires, les autres conditions restant d'ailleurs identiques, et inversement. Un exemple bien connu en est fourni par la combinaison de l'oxygène et de l'hydrogène dans la mousse de platine du briquet de DÖBEREINER. Comme on le sait, l'hydrogène qui s'échappe par un tube dans l'air, ne se combine pas de lui-même avec l'oxygène de l'atmosphère; par contre, s'il traverse les pores capillaires de la mousse de platine, la combinaison se produit aussitôt; l'hydrogène brûle avec une flamme brillante

(1) WÖHLER : *Ueber künstliche Bildung des Harnstoffs*. Dans : Poggendorff's Annalen der Physik und Chemie, vol. XII, 1828.

en donnant de l'eau. On donne à ces phénomènes le nom de *condensations*. Inversement, on sait aussi que beaucoup de processus chimiques n'ont lieu que lorsque de grandes quantités de matière sont en présence, et manquent par contre avec un nombre moindre d'atomes, phénomène désigné sous le nom *d'action de masse*, et qui joue un rôle important, non seulement dans le laboratoire, mais aussi, comme on l'a déjà démontré, dans le corps animal. Depuis peu, WENDT et PREYER (1), en se basant particulièrement sur l'existence de phénomènes de condensation et l'absence d'actions de masse dans les espaces capillaires, ont cherché à expliquer pourquoi, dans l'organisme qui nous offre dans les cellules et leur contenu de tels espaces capillaires, certaines réactions chimiques se passent autrement que lorsqu'elles sont provoquées en grand.

Une autre réflexion qui nous fait paraître encore plus insoutenable l'hypothèse d'une force vitale, est la suivante. Les recherches calorimétriques les plus récentes ont montré que chez l'animal adulte qui se trouve en parfait équilibre de nutrition, c'est-à-dire qui élimine de son corps par les excréments autant d'atomes qu'il en reçoit par les aliments, il se produit aussi un parfait équilibre dynamique; en d'autres termes, la même quantité d'énergie qui entre dans l'animal comme force chimique de tension avec les aliments, se retrouve de nouveau quand elle abandonne l'organisme par l'activité vitale des organes. Nous devons donc faire dériver toute la somme des actions énergétiques de l'organisme uniquement des quantités d'énergie qui sont entrées dans le corps avec la nourriture. Si nous ne voulions pas l'admettre, nous serions amenés à une conséquence complètement absurde; car si les fonctions de l'organisme étaient entretenues sur un fonds particulier d'énergie, par une « force vitale », il nous faudrait faire l'hypothèse d'une part, que la force vitale se formerait continuellement de rien dans le corps, pour subvenir d'une manière permanente à ses fonctions, et d'autre part, que l'énergie potentielle des aliments disparaîtrait continuellement comme superflue. Mais une telle interprétation ne pourrait plus être acceptée aujourd'hui par aucun vrai naturaliste.

JEAN MÜLLER qui, lui aussi, était vitaliste, sentit cette difficulté, bien qu'il ne connût pas encore la loi de la conservation de l'énergie, et il chercha à l'éviter, en faisant agir la force vitale d'après les lois physico-chimiques. Mais de cette façon, une force vitale spécifique, qui serait quelque chose de différent des forces physico-chimiques, se trouve déjà mise de côté; car la notion de force vitale devient alors une simple expression pour désigner les conditions physico-chimiques complexes qui déterminent les phénomènes vitaux. En fait, pour beaucoup de naturalistes, le mot n'a pas d'autre sens, et si JEAN MÜLLER

(1) PREYER et WENDT : *Ueber den Chemismus im lebendigen Protoplasma. I. Mittheilung*. Dans : *Himmel und Erde*, illustrirte Monatsschrift, herausgegeben von der Urania-Gesellschaft. 4^e année, 4^e fascicule, octobre 1891.

avait déjà été familiarisé avec la loi de la conservation de l'énergie, nul doute qu'il eût évité d'employer l'expression de « force vitale ».

Depuis le milieu du siècle, l'ancienne conception de la force vitale a complètement disparu de la physiologie. Il paraît donc d'autant plus surprenant que les mots sonores du vitalisme aient pu encore, de nouveau, se faire entendre çà et là. Un examen plus attentif de ce phénomène nous montre cependant qu'il s'agit seulement ici de l'emploi très impropre de l'ancien mot, dont le sens a complètement changé, et que ce que l'on nomme « Vitalisme » et « Néo-vitalisme » correspond à quelque chose de tout autre que ce qu'on entendait dans l'ancienne théorie par « Force vitale ». D'une manière générale, on distingue dans le nouveau vitalisme deux groupes, que l'on peut désigner brièvement sous les noms de « Vitalisme mécanique » et « Vitalisme psychique », s'il est permis de s'exprimer ainsi (1).

Le « Vitalisme mécanique » consiste dans la thèse soutenue de différents côtés, qu'à la vérité les phénomènes vitaux reposent bien aussi au fond sur l'activité de facteurs physiques et chimiques, mais que les forces physiques et chimiques dans les organismes vivants sont reliées en un complexe si spécial, jusqu'ici inexploré, qu'on doit provisoirement les mettre en regard de toutes les autres forces de la Nature inorganique sous l'étiquette d'une force vitale particulière, caractérisant seulement ce qui se passe dans les organismes vivants. En d'autres termes, on entend par « Force vitale » uniquement le mécanisme spécial des forces physico-chimiques qui se trouve à la base des phénomènes vitaux. Il est évident qu'il n'y a rien à objecter à ce que cette conception a de réellement fondé. Mais autre chose est de savoir si la désignation de « Force vitale » et « Vitalisme » est justifiée dans ce cas. Cette notion n'a rien à faire avec l'ancien vitalisme qui admettait une « force hypermécanique » comme cause des phénomènes vitaux. C'est donc seulement renoncer à l'avantage que nous donne la conviction péniblement acquise de l'unité des causes dans toute la Nature, que de revenir à une expression malheureuse qui éveille en nous un préjugé tout à fait particulier.

Tout autre chose est le « Vitalisme psychique », tel qu'il est défendu par BUNGE (2), et, dans ce qu'il a d'essentiel, quoique aussi sous une forme plus poétique que claire, par RINDFLEISCH (3). Ce n'est pas à proprement parler une théorie physiologique, mais plutôt une doctrine philosophique qui émane de la notion, parfaitement fondée, de l'insuffisance du matérialisme et se sert d'une manière regrettable des noms tout à fait impropres de « Vitalisme » et « Néovitalisme ».

(1) VOY. VERWORN : *Erregung und Lähmung*. Vortrag, gehalten in der zweiten allgemeinen Sitzung der 68. Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte zu Frankfurt a. M., 1896.

(2) BUNGE : *Lehrbuch der physiologischen und pathologischen Chemie*. 2^e édition. Leipzig, 1889.

(3) V. RINDFLEISCH : *Neovitalismus*. Vortrag, gehalten auf der 67. Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte zu Lübeck, 1895.

Envisageons, par exemple, d'un peu plus près, le point de vue vitaliste de BUNGE. Par la proposition : « Mais si les adversaires du vitalisme prétendent que dans les êtres vivants, il n'existe pas d'autres facteurs d'activité que les seules et uniques forces et substances de la nature inanimée, je dois combattre cette théorie », BUNGE exprime assurément sans équivoque, la profession de foi d'un vitaliste. Cependant, il n'en résulte pas moins clairement de ses développements ultérieurs, que son vitalisme en réalité n'est point du tout le Vitalisme. Effectivement, on s'aperçoit que le vitalisme de BUNGE est essentiellement un « idéalisme philosophique », émanant de considérations semblables à celles de notre étude théorique de la connaissance. Toutefois, BUNGE n'aboutit qu'à une inconséquence, lorsqu'il attribue une âme à la Nature organique, et la refuse par contre à l'inorganique, et c'est cette inconséquence qui le pousse à se déclarer pour le vitalisme ; car l'âme est pour lui le facteur qui distingue les phénomènes du monde des corps vivants de ceux des corps bruts. Comme, d'ailleurs, nous éprouvons une grande satisfaction à constater qu'un de nos plus remarquables physiologistes a déjà énergiquement défendu les mêmes pensées que celles auxquelles nous avons été conduit nous-même dans nos considérations générales, nous ne pouvons nous refuser à rappeler le passage correspondant de l'introduction de son livre, dont la pensée profonde n'a pas été assez remarquée. BUNGE dit à propos de la loi de JEAN MÜLLER sur l'énergie spécifique des organes des sens : « J'ai ici en vue la simple loi d'après laquelle un seul et même excitant, un seul et même phénomène extérieur, une seule et même « chose en soi », agissant sur différents sens, produit (dégage) toujours des sensations différentes, tandis que différents excitants, agissant sur le même sens, produisent toujours la même sensation ; c'est-à-dire que les phénomènes extérieurs n'ont rien de commun avec nos sensations et représentations, que le monde extérieur est pour nous un livre scellé de sept sceaux, que les états et les phénomènes de la conscience seuls sont accessibles à notre observation et à notre intelligence.

Cette vérité si simple est pourtant ce que l'esprit humain a conçu de plus grand et de plus profond. C'est elle aussi qui nous donne la conception exacte de ce qu'est le « Vitalisme ». Ce n'est pas du vitalisme que de se contenter d'un mot en renonçant à penser. Le principe du vitalisme est de nous engager dans la seule vraie route de la connaissance qui part du connu, le monde intérieur, pour expliquer l'inconnu, le monde extérieur. C'est la route opposée, la fausse route que prend le Mécanisme — lequel n'est autre chose que le Matérialisme — car il part de l'inconnu du monde extérieur, pour expliquer le connu, le monde intérieur. »

Nous avons déjà vu que pour expliquer les phénomènes du monde dans leur ensemble, il nous faut remonter à des éléments tout autres que les atomes ; que par contre, en nous bornant aux phénomènes

matériels, nous ne trouvons aucune différence entre les facteurs qui agissent dans les corps bruts et ceux qui agissent dans les corps vivants. Tout corps, qu'il soit vivant ou sans vie — et la logique l'exige *à priori* — doit être soumis aux lois générales de la matière que nous enseignent la physique et la chimie. Il est clair que la physique et la chimie ne sont pas encore aujourd'hui des sciences achevées, et que même certaines de leurs données tout à fait essentielles pourront subir dans l'avenir de profondes modifications. Ceci n'en est pas moins certain : *Jamais il ne se trouvera pour la physiologie un autre principe d'explication des phénomènes vitaux que celui de la physique et de la chimie relatif à la nature inanimée. L'hypothèse d'une force vitale est, de toutes façons, non seulement superflue, mais encore inadmissible.*

D. — Physiologie cellulaire.

Comment se fait-il qu'après le long oubli, qu'on aurait pu croire définitif, dans lequel était tombée la fameuse idée de l'existence d'une force vitale, des naturalistes modernes se soient efforcés de ressusciter ce mot proscrit et l'aient pris pour devise, malgré la grande diversité de ses acceptions? D'où vient l'attrait que ces mots « Force vitale », « Vitalisme », etc., ont pu exercer encore dans ces derniers temps sur des investigateurs tels que HANSTEIN (1), KERNER (2), BUNGE (3), RINDFLEISCH (4) et d'autres encore? La raison n'en est point difficile à découvrir. C'est la même qui, autrefois, à l'époque de HALLER, a engendré l'idée de la force vitale, et notamment l'impossibilité d'expliquer mécaniquement certains phénomènes vitaux, c'est-à-dire de les ramener aux principes de la physique et de la chimie. Sans doute, ce fait n'a point subi de modification pendant les années suivantes, mais on l'a négligé davantage, tant que l'attention a été captivée par les découvertes physiologiques mémorables de LUDWIG, DU BOIS-REYMOND, HELMHOLTZ et d'autres. Mais aujourd'hui que les brillantes découvertes des grands physiologistes de notre siècle sont poussées jusque dans leurs conséquences, et que la mécanique des grossières fonctions du corps est connue dans ses parties essentielles; aujourd'hui qu'on s'efforce d'approfondir jusque dans leurs détails les résultats obtenus par les vieilles méthodes, et que celles-ci ne peuvent plus rien fournir de saillant et d'essentiellement nouveau, aujourd'hui, ce fait est plus remar-

(1) J. v. HANSTEIN : *Das Protoplasma als Träger der thierischen und pflanzlichen Lebensverrichtungen*. Heidelberg, 1880.

(2) A. KERNER v. MARILAUN : *Pflanzenleben*. Leipzig, 1887.

(3) BUNGE : *Loc. cit.*

(4) RINDFLEISCH : *Aerztliche Philosophie*. Festrede zur Feier des dreihundertundsechsten Stiftungsfestes der Königl. Julius-Maximilians-Universität. Würzburg, 1888. — Du même : *Neovitalismus*. Vortrag, gehalten auf der 67. Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte zu Lübeck, 1895.

qué et le *desideratum* qu'il comporte mieux senti. A cela vient s'ajouter un autre motif. L'étude actuelle de la Nature se trouve encore sous le charme de cette puissante formule magique par laquelle DU BOIS-REYMOND a paralysé et découragé toute tendance au progrès, en imposant à l'esprit avec son « *ignorabimus* » une éternelle renonciation à la découverte de la vérité, nécessité qu'on reconnut avec d'autant plus d'empressement qu'elle était exprimée par la bouche d'un tel orateur et sous une forme si saisissante. Cette renonciation, jointe au fait que les méthodes en usage jusqu'ici rencontrent les plus grandes difficultés vis-à-vis de certaines énigmes de la vie, suffit à donner la raison psychologique de cette tendance à la coquetterie avec le vitalisme, que celui-ci soit paré à l'ancienne ou à la nouvelle mode.

Cependant l'esprit humain n'admet pas facilement une telle renonciation, et DU BOIS-REYMOND lui-même ne s'y résigne pas aisément. Cette aversion naturelle pour un éternel désintéressement laisse déjà présumer qu'on ne saurait en aucune façon baser une telle doctrine sur la nature de l'esprit humain. Mais si cette déclaration d'impuissance vis-à-vis des énigmes de la vie n'est pas fondée — ce que d'ailleurs reconnaissent en pratique la plupart des investigateurs —, si les phénomènes matériels de la vie reposent sur des processus mécaniques, il ne nous reste plus qu'à nous engager dans une autre voie.

Nous sommes parvenus, en physiologie, à un moment critique, tel qu'il ne peut s'en manifester de plus clair. L'apparition du néovitalisme en est un symptôme. De même qu'aux grandes crises de l'histoire, des esprits et des présages se manifestent à des gens hallucinés, de même de nos jours, l'ancien spectre de la force vitale se relève et apparaît à plus d'un naturaliste.

Il n'est pas difficile de voir ce qui caractérise ce point critique en physiologie. En jetant un coup d'œil sur les acquisitions de cette science, nous voyons que nous avons appris à connaître, en grande partie, les grossiers phénomènes chimiques et physiques du corps, et cela grâce aux ingénieuses méthodes de recherche et aux grandes découvertes des savants de notre époque, jusqu'à un degré de précision qu'on ne rencontre d'ordinaire que dans les découvertes de la physique. Nous connaissons les lois du fonctionnement du cœur, du mouvement du sang, des modifications de l'air dans les poumons, de la secousse musculaire, de la conductibilité des nerfs; nous connaissons les fonctions des organes des sens; nous savons de quelle manière les sucs digestifs agissent sur les aliments; nous connaissons le substratum anatomique spécial de beaucoup de processus psychiques. Mais tout cela ne représente que les actions massives des grandes parties du corps, les derniers résultats de l'activité vitale. Tout ce qu'il nous est donné d'acquérir de plus maintenant par les méthodes spéciales, créées d'ailleurs dans ce but par les grands maîtres de la physiologie, ne peut consister essentiellement qu'en un développement de nos connaissances

actuelles jusque dans leurs plus fins détails et en une application de ces méthodes à des conditions analogues. C'est ce que montre un simple coup d'œil jeté sur la littérature physiologique, c'est ce qu'apprend chaque nouveau fascicule de ses archives. Il n'y a donc pour le moment aussi, en physiologie, aucune direction dominante dans le genre de la direction physique, qui existait il y a encore peu de temps. Dans la voie actuelle, il est rare qu'une nouvelle grande découverte soit faite, malgré une dépense de connaissances et de pénétration souvent digne d'admiration, et cependant le problème propre de la vie n'est pas encore résolu. Nous ne voulons pas aller aussi loin que BUNGE, et soutenir que tous les phénomènes susceptibles jusqu'ici de recevoir une explication mécanique, ne sont point, d'une manière générale, des phénomènes vitaux; mais il faut cependant reconnaître que les phénomènes vitaux généraux et élémentaires ne peuvent jusqu'ici recevoir aucune explication. L'impuissance de la physiologie actuelle, en face des processus vitaux les plus simples, montre clairement que les méthodes qui ont servi à expliquer en gros le mécanisme des fonctions spéciales, si ingénieuses qu'elles soient et conformes à leur but, nous font défaut quand il s'agit d'un autre objet, l'étude des phénomènes vitaux *élémentaires* et *généraux*.

Pour résoudre les problèmes élémentaires et généraux, il faut nous engager dans une tout autre voie. Mais il n'y a qu'une route, et cette route nous l'avons déjà assez clairement indiquée lorsque, après notre aperçu sur l'histoire du développement de la recherche physiologique, nous en avons récapitulé les résultats. *C'est à la cellule que nous ramène toujours l'étude de chaque fonction spéciale de l'organisme. C'est dans la cellule musculaire que se trouve le problème du mouvement du cœur, de la contraction musculaire; dans la cellule glandulaire, la cause de la sécrétion; dans la cellule épithéliale, dans le leucocyte, le problème de l'absorption des aliments, de la résorption; et c'est dans la cellule nerveuse ganglionnaire que réside le secret de la régulation de toutes les fonctions du corps. Depuis longtemps, la théorie cellulaire nous a montré que la cellule est l'élément constituant du corps vivant, « l'organisme élémentaire », dans lequel les phénomènes vitaux ont leur siège; depuis longtemps, l'anatomie et l'embryogénie, la zoologie et la botanique ont reconnu l'importance de ce fait, et le beau développement de ces sciences a montré d'une manière éclatante la fécondité de ces recherches sur la cellule. En physiologie, on a commencé seulement dans ces derniers temps à envisager cette conséquence si simple et si logique, que cette science ayant pour objet l'étude des phénomènes vitaux, c'est dans le lieu où ceux-ci ont leur siège qu'elle doit les rechercher, c'est-à-dire au foyer même de la vie, dans la cellule. Si donc la physiologie ne veut pas se contenter d'approfondir encore les connaissances obtenues jusqu'ici sur les grossières fonctions du corps humain, mais si elle prend à tâche d'expliquer les phénomènes vitaux élémentaires et généraux, elle n'atteindra ce résultat qu'en devenant* **PHYSIOLOGIE CELLULAIRE.**

Il pourrait paraître paradoxal que la physiologie ne commence maintenant à se développer de *physiologie des organes* qu'elle était en *physiologie cellulaire*, que trente-cinq ans seulement après que RUDOLF VIRCHOW (1), dans sa « pathologie cellulaire », eut établi le principe de l'étude de la cellule comme fondement de toute la recherche organique, principe sur lequel reposent actuellement toutes nos conceptions médicales. Cependant, nous ne devons voir dans ce fait que le développement naturel d'une investigation qui, partant des grossières fonctions des organes, pénètre peu à peu, de plus en plus profondément, jusqu'à ce qu'elle soit parvenue à la cellule. L'anatomie a été de tout temps l'avant-courrière de la physiologie, et elle doit l'être pour lui aplanir le chemin. De même que l'anatomie est partie des grands organes du corps pour parvenir seulement dans notre siècle jusqu'aux plus petits éléments, les cellules, sur la fine étude morphologique desquelles repose l'éclatant progrès de l'histologie moderne, de même la physiologie devait aussi commencer par l'étude des grandes fonctions organiques, les plus évidentes, et ne pouvait seulement qu'à notre époque pénétrer jusqu'aux phénomènes vitaux des cellules. Nous nous rendrions coupables d'une grande ingratitude en méconnaissant la haute importance des recherches physiologiques accomplies jusqu'ici, car c'est sur leurs résultats que nous nous appuyons d'une façon plus ou moins consciente pour élever plus haut notre édifice; le but et les idées de nos devanciers devront nous conduire plus avant, et leurs méthodes ne seront pas pour nous superflues dans l'avenir. En outre, dans notre jugement porté sur la marche progressive de la recherche physiologique, il est une circonstance qu'il ne faut pas oublier, c'est la *circonstance psychologique de la mode*. Chaque science dans son développement est puissamment influencée par les grandes découvertes. Où que nous portions nos regards dans l'histoire de la recherche scientifique, partout nous trouvons que les découvertes imposantes, comme celles de LUDWIG, CL. BERNARD, DU BOIS-REYMOND, LIEBIG, PASTEUR, KOCH en physiologie, détournent l'intérêt des autres domaines et amènent un grand nombre de chercheurs à poursuivre leurs travaux dans la même direction, avec les mêmes méthodes, surtout quand ces méthodes se montrent particulièrement fécondes, comme dans les cas qui viennent d'être cités. C'est ainsi que certains domaines de travail, en rapport avec des découvertes faisant époque, deviennent précisément à la mode, alors que l'intérêt disparaît pour d'autres. Cependant avec le temps, il s'établit toujours un équilibre; car chaque domaine est limité et s'épuise. C'est à un tel moment que nous sommes visiblement arrivés en physiologie; *la physiologie des organes a franchi le point culminant de son développement*. La physiologie cellulaire, elle aussi, s'épuisera avec le temps, et elle sera supplantée dans le cours de l'irrésistible développement par

(1) RUDOLF VIRCHOW : *Die Cellularpathologie in ihrer Begründung auf physiologische und pathologische Gewebelehre*. 1^{re} édition. Berlin, 1858.

d'autres objets et d'autres méthodes, suivant l'état du problème et son exigence du moment.

Provisoirement, le champ de la physiologie cellulaire s'étend encore devant nous à perte de vue. Il y a pourtant des savants qui, tout en étant convaincus de la nécessité pressante d'une physiologie cellulaire, et tout en comprenant que la cellule doit être notre objet d'investigation, en tant que foyer des processus vitaux, doutent encore que nous puissions, en général, avoir prise sur les problèmes de la vie dans la cellule. On peut aussi exiger qu'une technique et des méthodes soient indiquées, pour servir de base à une physiologie cellulaire. Le doute émis sur la possibilité de cette entreprise provient, pour la plus grande part, d'un fait déjà signalé et qui, nous devons le déplorer ici, caractérise la physiologie depuis la mort de JEAN MÜLLER, *l'absence de toute physiologie comparée*. La physiologie n'a pas encore recueilli cet important héritage de notre plus grand maître. Combien peu d'objets d'expérience possède la physiologie actuelle! Ce sont principalement le chien, le lapin, le cobaye, la grenouille et quelques autres animaux supérieurs. Combien sont peu connus les nombreux et magnifiques sujets d'expérience, que nous offre l'immense multitude des formes animales inférieures! Et précisément, parmi ces objets il en est qui sont propres à nous fournir, d'une façon étonnante, la solution des questions physiologiques élémentaires.

Le fait est que, lorsqu'on cherche dans la physiologie cellulaire la solution des problèmes de la digestion, de la résorption, du mouvement, etc., on se heurte facilement à des difficultés plus ou moins grandes dans l'étude de la vie des cellules glandulaires, des cellules épithéliales de l'intestin, des cellules musculaires, etc. Cependant, les recherches admirables de HEIDENHAIN sur la sécrétion, la formation de la lymphe, la résorption, etc., ont montré quels résultats peuvent fournir, là aussi, les méthodes de la physiologie cellulaire. Ces expériences histologiques, conformes à un plan méthodique, consistent à placer les cellules vivantes, encore en connexion avec le corps, dans certaines conditions déterminées, et à étudier alors le résultat final chez l'animal soudainement sacrifié, afin d'en tirer des conclusions sur les processus qui ont lieu pendant la vie, dans les conditions correspondantes; on peut en attendre encore, sans aucun doute, de féconds résultats. Les cellules des tissus présentent aussi des conditions relativement favorables pour l'étude chimique; car, dans beaucoup de cas du moins, la chimie des tissus est en état de faire des recherches sur les échanges de matières dans les grands amas cellulaires, et d'en tirer des conclusions pour la vie de chaque cellule isolée; et en fait nous lui sommes redevables de notions absolument essentielles sur la chimie des échanges. Mais il est évident que, dans le corps animal, les occasions sont rares de pouvoir utiliser comme objet d'étude des tissus purs, c'est-à-dire des amas de cellules de même sorte, et la signification des

résultats augmente considérablement en incertitude avec la complication morphologique de l'objet. En outre, les recherches sur les cellules des tissus sont limitées par le fait que les tissus, du moins ceux des animaux à sang chaud, présentent de grands obstacles à l'application de certaines méthodes, comme par exemple à l'expérimentation microscopique. Les difficultés sont notablement moindres sous ce rapport pour les cellules libres de l'organisme, par exemple les globules blancs du sang; aussi en résulte-t-il que nous avons acquis dans ces derniers temps, précisément sur les phénomènes vitaux des leucocytes, des notions très approfondies, grâce surtout aux travaux de METSCHNIKOFF, LEBER, MASSART, BUCHNER et beaucoup d'autres.

Mais si l'on se place au *point de vue de la physiologie comparée*, que J. MÜLLER défendit toujours avec énergie, un vaste champ d'étude, s'étendant à perte de vue, s'ouvre alors pour la physiologie cellulaire. La méthode comparative nous montre d'abord un fait d'importance fondamentale : c'est que *les phénomènes vitaux élémentaires appartiennent à toute cellule*, que ce soit la cellule d'un tissu des animaux supérieurs, ou celle d'un tissu des animaux inférieurs, que ce soit une cellule végétale ou enfin une cellule libre, un organisme unicellulaire indépendant. Chacune de ces cellules montre les phénomènes vitaux généraux, dans leur forme individuelle. Armé de cette méthode, l'investigateur n'a plus qu'à choisir dans la multitude des formes organiques les objets les mieux appropriés à son but expérimental particulier; et ceux-ci s'imposent à son choix, s'il a quelque connaissance du monde animal et végétal. Il n'est donc pas nécessaire de se cramponner avec inquiétude à l'étude des seules cellules des vertébrés supérieurs, que l'on ne peut d'ailleurs utiliser à l'état vivant que dans des cas exceptionnels pour l'expérimentation microscopique; car aussitôt qu'elles sont isolées des tissus, elles ne se trouvent plus dans leurs conditions de vie normales et meurent rapidement, ou donnent des réactions de nature à conduire à des conclusions erronées. Les cellules des tissus des animaux invertébrés, ou à sang froid, et celles des plantes sont déjà des objets d'étude plus favorables sous ce rapport, parce que leur examen peut être fait dans des conditions s'approchant davantage de la normale; cependant il est rare aussi qu'elles supportent de longues séries d'expériences. Mais les objets les plus favorables qu'on puisse imaginer pour le but que se propose la physiologie cellulaire, sont représentés par les *organismes unicellulaires à vie libre, les Protistes*. On les croirait véritablement créés par la Nature pour les physiologistes; car, en outre de leur grande capacité de résistance, ils offrent encore un autre avantage inestimable pour l'étude : comme de tous les organismes actuellement vivants, ce sont eux qui se rapprochent le plus des formes primitives les plus simples qui peuplaient autrefois la terre, il en résulte que l'on peut y reconnaître encore sous leur forme la plus simple et la plus primitive, beaucoup de phénomènes vitaux qui, dans les cellules des

agglomérations cellulaires, se sont développés et extrêmement compliqués par adaptation unilatérale.

On a pu sans doute émettre l'opinion que telles formes cellulaires adaptées à une fonction tout à fait spéciale, dans les tissus des animaux supérieurs, fourniraient au contraire, pour l'étude des phénomènes vitaux correspondants, des objets de beaucoup préférables aux organismes unicellulaires qui nous montrent des phénomènes analogues. Ainsi, on a dit en particulier : La cellule musculaire striée est bien plus appropriée à l'étude des mouvements de contraction que ne l'est une amibe, chez laquelle les phénomènes de la vie, encore non différenciés, sont tous réunis dans le même substratum. Mais quelque logique que puisse paraître au premier abord cette assertion, elle ne résiste pas à un examen plus approfondi. Il y aurait d'abord erreur à admettre docilement que les organismes unicellulaires sont les seuls chez lesquels les différents phénomènes vitaux seraient réunis sans différenciation en une cellule. La même chose peut assurément se dire de toute cellule de tissus, quel que soit le but spécial auquel elle est adaptée, quel que soit le phénomène vital particulier qu'elle manifeste au premier plan. Toute cellule, de quelque nature qu'elle soit, accomplit toutes les fonctions élémentaires de la vie. Une cellule musculaire ne peut pas plus qu'une amibe exécuter ses mouvements sans se nourrir, sans respirer, sans éliminer ses produits d'excrétion, etc. Il n'y a, d'une manière générale, aucune cellule qui accomplisse une seule fonction, car il entre dans la nature du processus vital de ne pouvoir se manifester que sous des côtés multiples. Il est donc absolument faux de regarder le phénomène de la contraction comme étant d'une interprétation plus simple dans la cellule musculaire que dans l'amibe. Mais, de plus, l'observation microscopique apprend que le mouvement de contraction dans la cellule musculaire striée est lié à un substratum d'une complication morphologique déjà beaucoup plus grande que dans l'amibe. La différenciation dans la cellule musculaire d'éléments de plusieurs sortes, dont nous ne connaissons d'ailleurs pas encore complètement la signification, est vraiment étonnante, quand on la compare à la simplicité du corps cellulaire nu d'une amibe. Au reste, l'histoire de la physiologie nous montre que, malgré la somme énorme de travail qui a été dépensée dans cette étude de la contraction musculaire, c'est à peine si nous nous sommes élevés jusqu'ici dans la solution du problème au-dessus de conjectures d'ordre très général. Il n'est donc pas seulement légitime, mais bien aussi nécessaire de prendre comme principal objet de recherche, pour l'étude du problème de la contraction, les formes les plus simples de la substance contractile, et il en est de même pour les autres problèmes. Sans doute, on devra pour l'étude d'un phénomène vital élémentaire, toujours choisir parmi les organismes unicellulaires, tel objet qui montre ce phénomène avec le plus d'évidence; on devra, pour l'étude de la sécrétion, choisir les formes cellulaires chez les-

quelles l'acte de la sécrétion est facilement accessible à la recherche; de même aussi pour l'étude des phénomènes de contraction, on ne prendra pour objet que ceux dans lesquels les mouvements sont directement observables. En outre, il sera nécessaire de comparer les phénomènes vitaux dans différentes espèces de formes cellulaires; car, seule, une *physiologie cellulaire comparée* est capable de séparer les faits spéciaux et accessoires des faits généraux et essentiels. Toutefois, il serait absurde de négliger l'étude des cellules des tissus pour les organismes unicellulaires. Les occasions ne sont pas rares où des cellules de tissus ou des masses de tissus végétaux ou animaux méritent la préférence sous tel ou tel rapport, et où même les cellules des tissus doivent être employées de toute évidence comme objet d'étude: comme, par exemple, dans beaucoup de problèmes *spéciaux* de physiologie qui ne se rattachent qu'à des formes déterminées de cellules ou de tissus. Un point de vue exclusif, une schématisation, un formulaire de règles générales seraient ici peu à leur place. Le choix de l'objet sera déterminé dans chaque cas particulier, uniquement par la donnée du problème. *Le seul point qui ne devra jamais être perdu de vue dans toutes ces recherches, c'est l'étude de la vie de la cellule.*

La morphologie, avant-courrière de toute physiologie, a, ici aussi, aplani la voie à l'investigation physiologique. Nous connaissons aujourd'hui la structure des cellules, quelles soient libres ou associées en tissus, jusque dans ses plus fins détails, et nous sommes précisément redevables à la recherche histologique de plus d'un important éclaircissement, de plus d'une précieuse inspiration dans le domaine des phénomènes vitaux, particulièrement pour les cellules des tissus, comme les cellules du système nerveux central, des glandes, des muscles, etc.

Pour l'application des méthodes physiologiques expérimentales à la cellule, nous n'éprouvons aucun embarras; car ici on trouve toujours, sous l'immense variété des formes, plusieurs objets d'étude appropriés à chaque but particulier, et permettant d'employer de préférence les méthodes spéciales les plus variées.

Pour commencer par la méthode la plus facile, nous pouvons employer très commodément *la simple observation microscopique* des phénomènes vitaux dans les cellules libres, et aussi, suivant les circonstances, dans les cellules des tissus. Par la seule observation, nous avons appris à connaître d'une façon assez précise les phénomènes vitaux les plus apparents de la cellule et parfois à les scruter très profondément. Parmi les premières conquêtes de cette simple méthode, qu'il suffise de mentionner les expériences si précieuses sur les plus fines particularités de la fécondation, de la division et de la reproduction qu'ont faites à notre époque FLEMMING, BÜTSCHLI, VAN BENEDEN, les frères HERTWIG, STRASBURGER, BOVERI, HEIDENHAIN et beaucoup d'autres, en partie sur des cellules vivantes, en partie sur des cellules fixées dans des conditions vitales déterminées.

Mais nous pouvons aussi sous le microscope exécuter des *vivisections* sur la cellule, sur la même échelle et avec une plus grande précision de méthode que lorsque nous opérons macroscopiquement sur les animaux supérieurs. Plusieurs expérimentateurs, comme GRUBER, BALBIANI, HOFER, etc., se sont déjà servis fréquemment de ce procédé opératoire avec grand succès, et une série de travaux a prouvé jusqu'à l'évidence quelle fécondité pouvait résulter de cette méthode opératoire de vivisection cellulaire pour l'étude du problème de la physiologie générale. C'est aussi à l'aide de ces méthodes de vivisection que ROUX, CHABRY, les frères HERTWIG, DRIESCH et d'autres exécutèrent leurs remarquables recherches expérimentales sur le développement des animaux.

Nous pouvons encore instituer les expériences les plus étendues sur les *actions exercées par différentes qualités d'excitants* sur les phénomènes vitaux de la cellule ou des diverses formes cellulaires, et précisément dans ce domaine, on a déjà pu réunir un matériel de faits très considérable. De nombreuses recherches sur les organismes unicellulaires ont montré que les actions d'excitation qui se produisent dans la cellule par l'emploi d'excitants chimiques, mécaniques, thermiques, lumineux, galvaniques ont toutes la plus grande portée pour la connaissance des phénomènes vitaux. Ces expériences ont, dans ces dernières années, répandu une clarté de plus en plus grande sur les lois générales de l'excitation et de la paralysie des processus vitaux et sur leurs conséquences, et permis aussi de comprendre un peu mieux le phénomène de « l'inhibition », jusqu'à présent si obscur.

Nous pouvons enfin aborder l'étude des *conditions chimiques* des phénomènes vitaux dans la cellule, et cela, aussi bien avec les méthodes macro-chimiques qu'avec les procédés micro-chimiques. De grandes masses d'organismes unicellulaires, tels que cellules de levûres, leucocytes, spermatozoïdes, et non dans une moindre mesure des associations entières de cellules, comme les tissus, ont déjà fourni pour la recherche macro-chimique d'excellents objets d'étude. Nous devons à ces recherches nos connaissances les plus importantes sur la composition chimique et les échanges de matières de la cellule. Mais nous trouvons aussi pour la recherche micro-chimique une foule d'objets favorables, quoique nous n'ayons fait jusqu'ici, dans ce sens, que le premier pas, vu que les méthodes microscopiques de la chimie sont encore peu développées. Cependant, les travaux de MIESCHER, KOSSEL, LILJENFELD, LOEW et BOKORNY, ZACHARIAS, LÖWITT et d'autres, ont prouvé que l'étude micro-chimique de la cellule a devant elle un très riche avenir en perspective.

Il est toutefois superflu d'énumérer toutes les méthodes particulières qui trouvent leur emploi sur le terrain de la physiologie cellulaire. Toutes les méthodes sont en somme utilisables, lorsqu'elles peuvent servir à un moment donné pour un but expérimental spécial.

Il nous faut en physiologie toujours en revenir aux points de vue

qui, autrefois, ont guidé et façonné d'une manière si profitable les recherches de notre grand maître JEAN MÜLLER. JEAN MÜLLER a soutenu toute sa vie, en pratique et en théorie, cette opinion qu'il ne saurait y avoir une méthode physiologique, mais que toute méthode est bonne lorsqu'elle conduit au but. Il choisissait toujours la méthode d'après le problème du moment, et jamais le problème d'après la méthode, comme cela arrive fréquemment aujourd'hui. Ce n'est pas la méthode qui doit être unifiée en physiologie, mais bien le problème. Pour la solution de ce problème, le physiologiste doit employer d'égale sorte les méthodes d'investigation chimique et physique, anatomique et embryogénique, zoologique et botanique, mathématique et philosophique, et cela d'après l'exigence du but spécial à atteindre. Mais toutes ces méthodes doivent conduire à un seul but :

L'explication de la Vie.

CHAPITRE II

De la Matière vivante.

I. — Composition de la matière vivante.

A. — L'individualisation de la matière vivante.

1. — La cellule comme organisme élémentaire.
2. — Parties constituantes générales et spéciales de la cellule.
3. — Cellules polynucléées et syncyties.

B. — Caractères morphologiques de la matière vivante.

1. — Forme et dimensions des cellules.
2. — Le protoplasma.
 - a. — Éléments figurés du protoplasma.
 - b. — Substance fondamentale du protoplasma.
3. — Le noyau de la cellule ou nucléus.
 - a. — Configuration du noyau.
 - b. — Substance du noyau.
 - c. — Structure du noyau.

C. — Propriétés physiques de la matière vivante.

1. — Consistance de la matière vivante.
2. — Poids spécifique de la matière vivante.
3. — Propriétés optiques de la matière vivante.

D. — Propriétés chimiques de la matière vivante.

1. — Les éléments organiques.
2. — Les combinaisons chimiques de la cellule.
 - a. — Les matières albuminoïdes.
 - b. — Les hydrates de carbone.
 - c. — Les graisses.
 - d. — Les composés inorganiques de la matière vivante.
 - e. — La répartition des matières entre le protoplasma et le noyau.

II. — Matière vivante et matière brute.

A. — Organismes et corps inorganiques.

1. — Différences morphologiques
2. — Différences génétiques.
3. — Différences physiques.
4. — Différences chimiques.

B. — Organismes vivants et inanimés.

1. — Vie et mort apparente.
2. — Vie et mort.

GALIEN, le père de la physiologie, avait déjà reconnu clairement que, pour expliquer les phénomènes vitaux d'un organe quelconque, il est d'abord nécessaire d'en connaître, d'une manière précise, les conditions anatomiques, et cette notion essentielle s'est maintenue jusqu'à nos jours, pour le plus grand bien de la physiologie moderne. Toute recherche physiologique doit considérer comme premier préliminaire indispensable, la connaissance du *substratum* matériel dont elle envisage les phénomènes vitaux, et cela n'est pas moins vrai pour la physiologie générale que pour la physiologie spéciale. L'étude de la matière vivante, c'est-à-dire l'étude de sa *composition et des différences quelle présente d'avec la matière brute*, devra donc être le point de départ de la physiologie générale.

I. — Composition de la Matière vivante.

Dissiper le voile mystérieux qui enveloppe les secrets de la matière vivante, de cette substance qui d'elle-même se nourrit et respire, se meut et s'accroît, se reproduit et se développe, c'est là une tentative qui, de toute antiquité, a exercé un singulier attrait sur l'esprit des plus profonds penseurs. L'antiquité croyait d'une façon naïve pouvoir expliquer la constitution des corps vivants par un mélange de certaines matières. Ainsi, HIPPOCRATE se représentait le corps humain, comme composé à l'état normal de sang, de mucus et de bile, mélangés dans certaines proportions. Le moyen âge qui cherchait à résoudre le problème de la Nature entière avec le secours de la toute puissante alchimie, croyait déjà être sur la trace du secret de la matière vivante. Les nombreux essais faits au moyen âge, dans la noire officine de l'alchimiste, pour préparer artificiellement la substance vivante, montrent combien cette erreur était enracinée. C'est un trait qui n'est pas peu caractéristique pour le degré de développement auquel se trouvait la science à cette époque, que cette curieuse attente avec laquelle, dans la demi-obscurité fantastique de son laboratoire, entouré d'étranges adeptes et d'appareils bizarres, l'alchimiste du moyen âge espérait à chaque instant voir l'homunculus sortir tout achevé de la cornue ou du creuset. Mais, si fiers que nous soyons de notre science moderne, nous n'avons pas le droit

de nous moquer des recherches du moyen âge, si nous réfléchissons que depuis ce temps-là jusque dans notre siècle, et même jusqu'à l'époque la plus récente, on a persévéré dans la même tentative en voulant préparer artificiellement non plus, il est vrai, l'homme lui-même, l'homuncule, mais bien les formes les plus simples de la matière vivante. Et cependant, tous ces essais ressemblent à l'entreprise d'un homme qui voudrait composer un mécanisme compliqué sans connaître les parties nécessaires pour cela. En fait, si simple que parût, au moyen âge, le problème de la préparation artificielle de la matière vivante, le progrès de la saine raison et de la recherche critique a toujours de plus en plus montré combien nous sommes encore, pour le moment, ignorants de sa plus fine composition. Mais comment pourrait-il être possible de préparer une substance chimique, dont la constitution n'est pas même connue? Le but de la recherche moderne a donc tendu, de plus en plus, à déterminer la *composition de la matière vivante*, et les résultats ne se sont pas fait attendre. L'investigation moderne a fait une étude approfondie de la configuration, des propriétés physiques, de la fine structure et de la constitution chimique de la matière vivante, et des esprits infatigables sont occupés à dissiper, davantage encore, le voile qui enveloppe ce problème.

A. — L'Individualisation de la Matière vivante.

1. — La Cellule comme Organisme élémentaire.

Si nous jetons un regard sur le monde organique qui habite la surface de la terre, nous voyons que la matière vivante ne forme point une masse unique et cohérente, mais qu'elle est séparée en individus distincts. La conception de *l'individualité organique* n'est pas absolument facile à définir, et beaucoup de savants, particulièrement HAECKEL (1) dans ces derniers temps, se sont déjà efforcés de lui donner une forme générale. Elle naquit anciennement par abstraction, l'homme et les animaux supérieurs apparaissant comme des *unités*, comme des êtres indépendants les uns des autres. Mais, de même que toutes les anciennes conceptions dont la formation découlait d'un cercle limité de connaissances, s'élargirent plus tard de plus en plus, de même l'idée d'individu, devenue trop étroite sous sa forme primitive, dut subir une extension qui la rendit applicable à un plus grand cercle de faits.

La notion primitive, qui constituait l'essence de l'idée d'individu, était la notion *d'indivisibilité*. Un individu serait donc un tout unitaire, ne pouvant être divisé sans perdre ses propriétés caractéristiques. Tant qu'on n'envisagea que l'homme, les vertébrés et, à la rigueur encore, les insectes, cette définition ne rencontra, en fait, aucune difficulté;

(1) ERNST HAECKEL : *Generelle Morphologie der Organismen*. Berlin, 1866.

car, un vertébré ou un insecte ne saurait être décomposé, par division, en plusieurs individus distincts. Cependant, si l'on descend un peu plus bas dans la série animale, ou si l'on veut appliquer aussi la même notion au règne végétal, des difficultés ne tardent pas à apparaître.

Il y a dans l'eau douce de nos étangs et de nos lacs un représentant particulier de la grande famille des Polypes, l'*Hydre d'eau douce*. Ce petit animal, long environ d'un centimètre, avec son corps grêle, en forme de sac, auquel se trouvent annexés plusieurs longs tentacules filiformes (fig. 2 A), commença déjà, peu après la découverte du microscope, à captiver l'attention des observateurs. On trouva

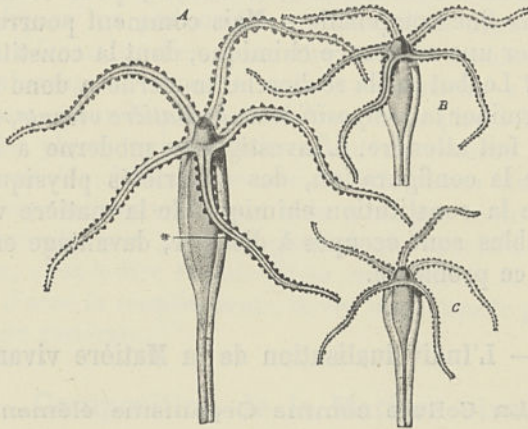


Fig. 2. — *Hydra fusca*, polype d'eau douce. A, sectionné transversalement; B et C, les deux fragments ont régénéré deux individus complets.

notamment, que cet être merveilleux peut être divisé par une section transversale en deux moitiés dont chacune reforme un individu complet, seulement de proportions plus petites. L'extrémité antérieure, qui porte les tentacules, ferme simplement la plaie de section et se fixe de nouveau par son extrémité postérieure; l'extrémité postérieure, par contre, émet de nouveaux tentacules par les bords de la blessure, et au bout de peu de temps les deux fragments sont devenus des hydres complètement développées. On peut même pousser encore plus loin la division de chaque fragment, et finalement partager tout l'animal en un grand nombre de petits morceaux; chacun de ceux-ci régénérera un individu complet. Ici, par conséquent, l'individu simple a été partagé en deux ou plusieurs individus. Si donc l'indivisibilité était le seul critérium permettant de distinguer si on est, oui ou non, en présence d'un individu, alors l'hydre ne serait point un individu, puisqu'elle se laisse diviser sans que ses fragments perdent les particularités caractéristiques de l'animal originel, et tel est aussi le cas pour tout arbre, pour tout arbrisseau.

La condition d'*indivisibilité* ne saurait donc entrer dans la définition

de la notion d'individu, mais bien seulement la condition *d'indivision*, d'unité. Tant que l'hydre n'est pas sectionnée, elle se présente comme un individu, comme un tout indivis, comme une unité. Par sa division, l'individu primitif disparaît il est vrai, mais il en résulte deux nouvelles unités, qui, aussi longtemps que leur division n'est pas poussée plus loin, représentent réellement des individus complets. La condition *d'unité* peut donc seule entrer comme critérium dans la définition de la notion d'individu, parce qu'elle peut être prise dans un sens assez général pour s'appliquer à tous les cas spéciaux. Un individu organique ne serait, par conséquent, qu'une masse unitaire de matière vivante.

Mais sous cette forme très générale, la définition devient trop large, car elle impliquerait que tout petit fragment de matière vivante que nous pouvons séparer d'une cellule sous le microscope, serait encore un individu. Nous ne saurions cependant nous décider à considérer un tel fragment comme un individu, quand nous voyons que toute particule de matière vivante qui ne possède plus la signification d'une cellule, est toujours infailliblement destinée à périr au bout de quelque temps. La faculté d'auto-conservation représente donc une condition qui doit encore appartenir à la notion d'individu. Par conséquent, nous pouvons dire : *un individu organique est une masse unitaire de matière vivante qui, sous certaines conditions vitales extérieures, est capable de se conserver elle-même.*

Cette définition s'applique d'abord à tous les organismes isolés, à vie libre, qui sont séparés les uns des autres dans l'espace et ne peuvent être divisés artificiellement, par conséquent à tous les organismes dans la forme où ils se trouvent dans la Nature; mais la définition est encore plus étendue, car elle embrasse non seulement les organismes dont le corps représente un tout cohérent dans l'espace, mais bien aussi des groupes homogènes d'organismes distincts dont chacun peut bien être, il est vrai, séparé des autres dans l'espace, mais qui tous dans leur ensemble forment une *unité*. De cela, une fourmilière nous fournit un exemple. La fourmilière représente un individu, en tant qu'elle constitue un tout unitaire, dans lequel les parties isolées sont, comme les membres d'un organisme, unies dans une collaboration commune. Mais une association de fourmis, d'autre part, comprend des individus absolument distincts : des mâles, des femelles, des ouvrières, des combattants, etc., et nous voyons déjà que *l'individualité peut être de valeur très différente*. La colonie de fourmis, c'est-à-dire un individu, embrasse de nouveau une grande quantité d'individus. Nous avons, par conséquent affaire ici à des individualités de degrés tout différents. Il convient donc pour différencier ces degrés d'individualité, de considérer la forme individuelle la plus étendue comme étant un individu d'ordre plus élevé, et les formes individuelles associées comme des individus d'ordre inférieur. Il y a dans les colonies de

coraux des rapports absolument semblables à ceux qui existent entre la fourmilière et la fourmi isolée. Ici, la branche de corail dans son entier (fig. 3 *a*) est un individu d'ordre élevé, chaque polype séparé (fig. 3 *b*) par contre un individu d'ordre inférieur; la différence d'avec la fourmilière consiste seulement en ce que les individus d'ordre inférieur restent réunis les uns aux autres par l'intermédiaire d'une substance fondamentale.

Il est donc bon de passer en revue les différents degrés d'individualité que nous trouvons dans le monde organique. Le groupement en

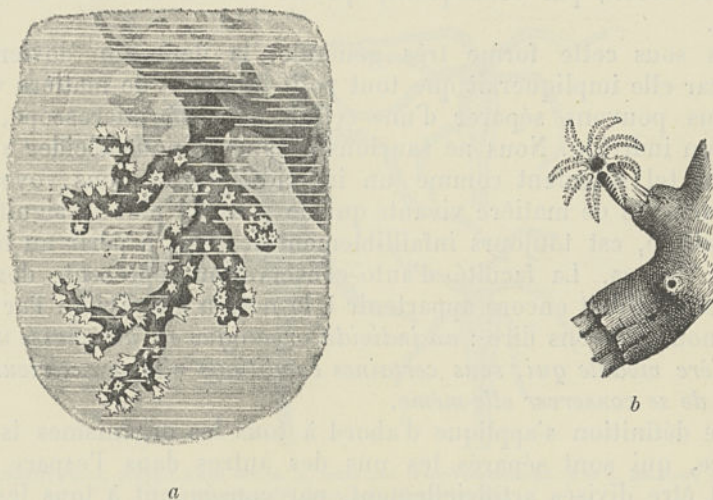


Fig. 3. — *Eucorallium rubrum* (corail rouge). *a*, une branche de corail avec un grand nombre d'individus; *b*, un individu isolé, fortement grossi, d'après HAECKEL.

Etat, la *colonie* est évidemment le plus haut degré d'individualité, car une somme de colonies ne représente pas un degré supérieur, une nouvelle unité. D'autre part, le degré le plus inférieur de l'individualité dans l'Etat, est l'individu isolé. Voyons si ce dernier comprend des degrés d'individualité encore plus inférieurs. On pourrait déjà, dans un certain sens, considérer la colonie de coraux comme un individu formé d'organes distincts; mais le rapport apparaît encore plus nettement dans un autre groupe de cœlentérés, chez les Siphonophores. Les Siphonophores représentent des individus composés d'un certain nombre d'organes développés de différentes sortes. Tous ces organes dont les uns sont spécialisés pour le mouvement, d'autres pour la nutrition, quelques-uns pour la reproduction, d'autres pour la défense du corps entier, se groupent autour d'un axe longitudinal suivant un ordre régulier (fig. 4). Mais tous ces organes sont des individus distincts, car l'étude du développement des Siphonophores nous montre d'une part, qu'ils proviennent tous par bourgeonnement de parties morphologi-

quement homologues, et d'autre part, que dans certains cas des individus isolés, comme par exemple les *cloches natatoires*, se détachent de la tige pour mener alors une vie indépendante comme méduses. Nous voyons donc que nous pouvons comprendre les Siphonophores comme une colonie d'organes distincts et que ce premier degré d'individualisation embrasse les degrés inférieurs, les organes. Recherchons s'il y a des degrés d'individualité encore plus inférieurs que les organes. Par la dissection attentive d'un organe, soit du bras d'un homme, nous trou-

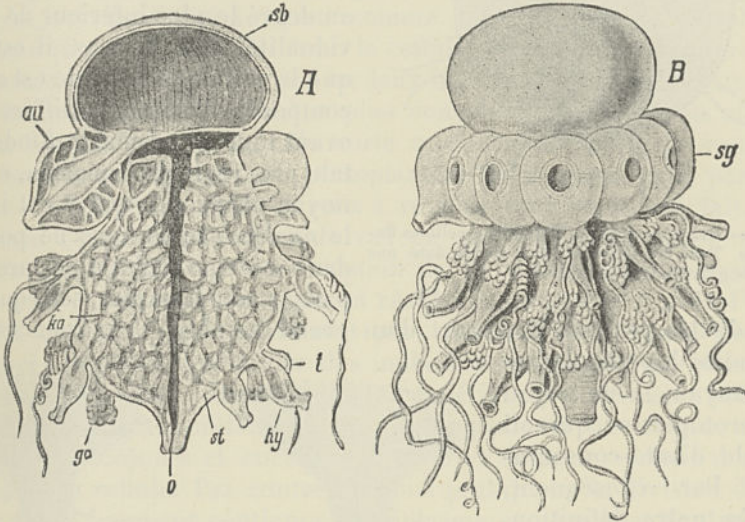


Fig. 4. — *Stephanalia corona* (siphonophore). A, en coupe longitudinale; B, aspect extérieur; sb, vésicule natatoire; sy, cloches natatoires; go, grappes sexuelles; hg, cavité gastrique; o, cavité gastrique principale; t, tentacles. Tous les organes sont des individus distincts, d'après HAECKEL.

vons que celui-ci est aussi composé de parties de nature différente que nous nommons tissus. Le bras contient des tissus musculaires, nerveux, osseux, etc.; la caractéristique d'un organe est donc d'être composé de plusieurs tissus de différentes sortes. Les degrés d'individualité les plus inférieurs seraient donc les tissus. En fait, il y a des organismes qui ne possèdent qu'une seule et unique forme de tissu, chez lesquels il n'y a encore aucune différenciation de parties tissulaires distinctes. On trouve dans le groupe des algues de nombreux représentants de ces tissus à vie libre. L'*Eudorina elegans*, par exemple, est une petite boule gélatineuse, transparente, dans laquelle sont inclus côte à côte un grand nombre de globules distincts, qui, à un examen plus approfondi, apparaissent comme des particules de matière vivante séparées les unes des autres. Ces petites particules à existence autonome sont des cellules. Dans le cas particulier, chaque cellule possède deux élégants *flagella*, par le mouvement desquels toute la boule gélatineuse mûriforme se déplace dans l'eau (fig. 5). Chacune de ces cellules flagellées est un

individu autonome, et continue à vivre sans aucun trouble quand elle

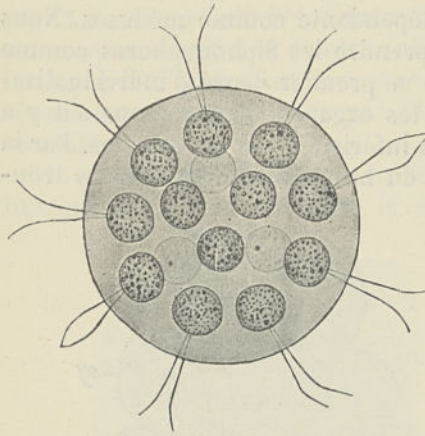


Fig. 5. — *Eudorina elegans*. Colonie de cellules flagellées. Tous les individus sont inclus dans une capsule gélatineuse commune.

cune d'elles périsse. Il ressort d'un n'y a point de protoplasme sans noyau, ni de noyau sans protoplasme, qui soit capable d'auto-conservation. Par conséquent, d'après notre définition, aucun des deux ne forme un individu. Et conformément à cette manière de voir, il ne saurait exister dans toute la Nature aucun organisme qui représentât un degré d'individualité inférieur à la cellule. *La cellule est le degré d'individualité le plus simple, la cellule est comme le dit BRÜCKE (1), « l'organisme élémentaire ».*

Ce qui semble en contradiction avec cette conception de la cellule comme individu de dernier ordre, c'est le fait

est séparée de la sphère gélatineuse, comme cela arrive d'ailleurs spontanément pour la reproduction. Ici nous voyons donc que le degré d'individualité du tissu recèle en lui la cellule isolée. Le tissu est une colonie de cellules. Mais avec la cellule nous sommes parvenus au degré le plus inférieur de l'individualité. Nous voyons, il est vrai, que la cellule elle-même est encore composée d'éléments différents et avant tout d'une masse fondamentale propre, le protoplasma, et d'un noyau plus solide qui y est inclus, le *nucleus*; mais nous ne pouvons dans aucune cellule séparer ces parties constituantes, sans que cha-

grand nombre d'expériences qu'il

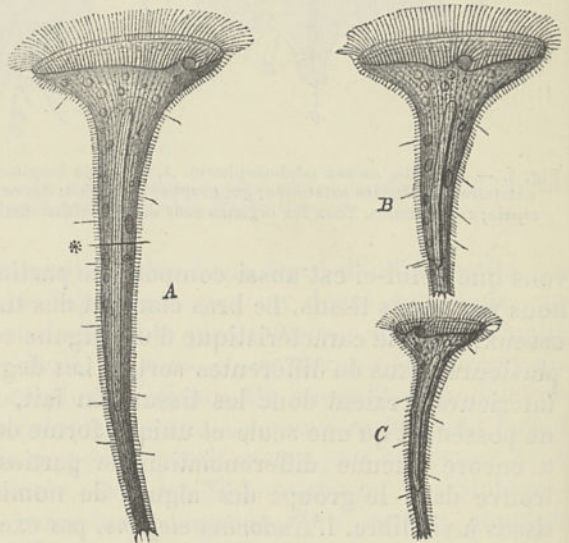


Fig. 6. — *Stentor Raselli*, infusoire en forme de trompette. A, sectionné en travers; B et C, les deux fragments ont régénéré des individus complets. La masse claire, étirée en long dans l'intérieur de l'infusoire, représente le noyau.

(1) BRÜCKE : *Die Elementarorganismen*. Dans : Wiener Sitzungsbericht. Année 1861, vol. XLIV, 2^e partie.

établi récemment par beaucoup d'expériences, que la cellule peut, sous certaines conditions déterminées, être divisée aussi en fragments qui continuent à vivre sans trouble d'une manière durable et peuvent même se reproduire. Lorsqu'on divise, par exemple, sous le microscope une cellule à vie libre, un infusoire, soit l'élégant *Stentor Roeselii* (fig. 6, A) qui vit dans l'eau douce et est particulièrement propre à cette recherche, de manière que chaque moitié renferme un morceau de son long noyau en forme de bâtonnet, on assiste alors au même phénomène que chez l'Hydre : chacun des deux fragments reconstitue un petit *Stentor* complet, et continue à vivre comme tel d'une façon absolument normale (fig. 6, B et C). Ici donc la cellule, l'individu de dernier ordre, a cependant été divisée encore en deux individus et elle pourrait même être fragmentée en un nombre plus considérable d'individus si l'opération était effectuée de telle sorte que chaque morceau renfermât non seulement un peu de protoplasma, mais aussi une partie du noyau de la cellule. Nous aurons à revenir souvent sur ce fait, d'importance fondamentale. Mais le cas en question n'est qu'en contradiction apparente avec la conception de la cellule comme organisme élémentaire, car ce ne sont pas en réalité de nouveaux degrés d'individualité que nous avons obtenus par cette division, mais bien des *Stentors* complets, c'est-à-dire des individus ayant la forme et la signification d'une cellule. Dans toutes les expériences de division cellulaire où les fragments contiennent du protoplasma et du noyau, chaque fraction est toujours et encore une cellule; nous ne sortons donc pas par là de la cellule. Par contre, si nous pratiquons la division de telle sorte qu'un fragment contienne protoplasma et noyau, et l'autre seulement du protoplasma sans noyau, alors, le premier reste vivant et représente une cellule complète, mais le dernier, qui ne se trouve plus au degré d'individualité de la cellule, meurt infailliblement. *La cellule reste donc dans tous les cas l'organisme élémentaire.*

En récapitulant les notions précédentes, nous pouvons distinguer dans le monde des organismes cinq degrés d'individualité, et les caractériser de la façon suivante :

1. *Les individus de premier ordre sont les cellules.* Elles représentent les organismes élémentaires, dans lesquels n'entrent plus d'unités plus inférieures, capables d'une vie indépendante. L'infusoire cilié unicellulaire *Stentor* en est un exemple (fig. 6).
2. *Les individus de deuxième ordre sont les tissus.* Les tissus sont des associations d'individus de premier ordre, tous semblables entre eux. Un exemple en est fourni par l'algue flagellée, *Eudorina* (fig. 5).
3. *Les individus de troisième ordre sont les organes.* Les organes sont des associations de différentes sortes d'individus de deuxième ordre. Par exemple l'*Hydre* (fig. 2), dont tout le corps consiste seulement en deux couches de tissus.

est-ce à
l'anneau
une colonie
protoc.

4. *Les individus de quatrième ordre sont les personnes.* Les personnes sont des associations de différents individus de troisième ordre. Par exemple, l'homme dont le corps est formé de la réunion de différents organes.
5. *Les individus de cinquième ordre sont les États.* Les États sont des associations d'individus de quatrième ordre, telles qu'en forment, par exemple, les fourmis, les abeilles.

Ce schéma exige cependant encore une remarque. Il montre d'abord que chaque individu d'un ordre plus élevé consiste en une réunion d'individus de l'ordre situé immédiatement au-dessous. Mais maintenant, les éléments constituants d'un individu d'ordre plus élevé ne sont pas toujours des individus réels; c'est-à-dire qu'ils ne sont pas toujours capables de vivre d'une vie autonome, lorsqu'ils sont séparés de leurs connexions. Ils n'ont la propriété d'auto-conservation qu'autant qu'ils vivent en association; ce sont donc seulement des individus virtuels. Prenons, par exemple, un individu de quatrième ordre, c'est-à-dire une personne, soit un homme; cette personne se compose d'organes distincts, par conséquent de parties qui, par leur forme, ont la signification d'individus de troisième ordre. Mais ces organes ne sont que des individus virtuels et non réels, car ils périssent lorsqu'ils sont séparés de leurs connexions. Le même cas peut se présenter pour les individus de tout ordre. Ainsi, par exemple, la cellule d'un tissu animal séparée de ses semblables n'est pas capable d'une vie indépendante; elle n'est donc contenue que comme individu virtuel dans les tissus. Au contraire, dans d'autres cas, les éléments constituants d'un individu d'ordre plus élevé peuvent être aussi des individus réels de l'ordre immédiatement inférieur, comme c'est le cas, par exemple, pour l'*Eudorina*, chez laquelle chaque cellule isolée est capable d'une vie autonome.

Le fait essentiel qui découle de ces considérations est qu'en dernière instance, tous les individus vivants, à quelque ordre qu'ils appartiennent, ou bien sont composés de cellules comme parties constituantes élémentaires, ou bien sont eux-mêmes des cellules à vie libre. La cellule doit donc être le foyer des processus dont les phénomènes vitaux sont l'expression, c'est-à-dire être le siège des processus vitaux eux-mêmes.

Contrairement à cela, ALTMANN (1) a, dans ces derniers temps, essayé de démontrer qu'il y aurait un degré d'individualité encore plus bas que la cellule, et de réfuter du même coup la notion que les cellules seraient les organismes élémentaires. On sait depuis longtemps que dans l'intérieur des cellules, se trouvent largement répandus au sein d'une substance d'aspect homogène, des grains arrondis de différentes grosseurs, qui sont désignés sous le nom de corpuscules élémentaires,

(1) ALTMANN : *Die Elementarorganismen und ihre Beziehungen zu den Zellen*. Leipzig, 1890.

granules ou microsomes (fig. 7). Dans beaucoup de cas, ces granules ne sont qu'en petit nombre dans la cellule; dans d'autres cas, toute la cellule en est bourrée, de sorte que la substance fondamentale disparaît presque dans leurs intervalles. Ces granules sont considérés par ALTMANN comme les véritables organismes élémentaires et désignés par lui sous le nom de *Bioblastes*. Ils représenteraient, d'après cet auteur, les véritables éléments vivants de la cellule, sur lesquels reposeraient les phénomènes vitaux. La cellule elle-même, d'après l'opinion d'ALTMANN, devrait donc être regardée comme une *colonie de Bioblastes*, par conséquent, non plus comme un organisme élémentaire, mais bien comme un individu d'ordre plus élevé. Sans doute, le Bioblaste isolé ne peut plus continuer à vivre lorsqu'il est séparé de ses connexions avec le reste des Bioblastes de la cellule. Cependant, il y aurait aussi, d'après ALTMANN, des Bioblastes à vie libre dans la Nature, et ce seraient les Bactéries. La grande multitude des Schizomycètes et des Bactéries ne représente, d'après lui, rien de plus que des organismes élémentaires à vie libre, tout à fait équivalents, sous le rapport de leur degré d'individualité, aux granules ou bioblastes qui entrent dans la composition du contenu cellulaire.

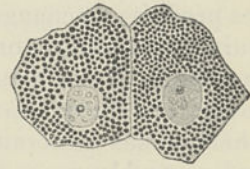


Fig. 7.— Cellules hépatiques avec granules, d'après ALTMANN.

En vain chercherait-on à découvrir dans les travaux d'ALTMANN une base solide à cette hypothèse, d'après laquelle les Bioblastes représenteraient les organismes élémentaires. Par contre, il n'est pas difficile de reconnaître l'inconsistance de cette opinion, en sorte que la majorité des savants s'est prononcée absolument contre elle, et que la tentative faite par ALTMANN pour démontrer dans les soi-disant Bioblastes un degré d'individualité inférieur encore à la cellule, doit être considérée comme ayant complètement échoué.

Les deux principales raisons qui font paraître inadmissible « l'hypothèse granulaire » sont les suivantes. D'un côté, ALTMANN embrasse dans la notion du granule tous les éléments les plus divers du contenu cellulaire, éléments qui ne peuvent absolument pas être assimilés les uns aux autres. ALTMANN a, il est vrai, renoncé récemment à l'opinion que les corps chlorophylliens, qui donnent aux cellules végétales leur couleur verte, seraient également des granules; toutefois, sa conception renferme encore maintenant les éléments les plus hétérogènes. Ainsi, ALTMANN a considéré comme granules non seulement les fins corpuscules grisâtres qui se trouvent largement répandus dans les cellules libres et les cellules de tissus les plus variées, et qui possèdent une composition chimique et une importance pour la vie cellulaire des plus différentes, mais bien aussi les fins corpuscules de matière colorante des cellules pigmentaires qui donnent à certains tissus leur couleur caractéristique, en outre les fines formations lamellaires bien connues

du vitellus et, enfin, même les petites gouttelettes d'huile et les globules graisseux qui se rencontrent dans différents tissus, particulièrement dans le foie et les cellules du tissu conjonctif sous-cutané. Sous le nom de granules dans le sens de ALTMANN, sont réunis pêle-mêle et considérés comme organismes élémentaires, les grains de nourriture absorbés, les fragments d'aliments n'ayant subi aucune transformation ou digestion, les produits d'échanges de la cellule, toutes substances, par conséquent, qui remplissent ou ont à remplir les rôles les plus divers dans la vie de la cellule. Mais, d'autre part, ALTMANN ne démontre dans aucune de toutes ces formes granulaires, prises isolément, une manifestation des phénomènes généraux de la vie, et c'est cependant là une condition indispensable pour qu'on soit autorisé à adopter pour le granule la dénomination « d'organisme élémentaire ». Au reste, personne ne considérerait comme ayant chance d'aboutir une tentative visant cette démonstration, en particulier s'il s'agit d'une goutte d'huile logée dans la cellule ou d'un grain de pigment. Maintenant, il est vrai, ALTMANN croit devoir considérer les Bactéries comme des granules à vie libre ; pourtant, non seulement cette conception manque de tout point d'appui, mais en outre, dans ces derniers temps, les remarquables recherches de BÜTSCHLI (1) ont apporté la preuve que les Bactéries sont des cellules complètes, par conséquent des organismes qu'ALTMANN regarde comme des colonies de Bioblastes.

Ces considérations suffisent déjà pour renverser la théorie des granules comme organismes élémentaires. *Il paraît tout à fait inadmissible d'interpréter comme organismes élémentaires des formations auxquelles nous ne connaissons point d'analogues dans aucun des organismes à vie libre.* Si nous le faisons, la conception de l'individu organique s'écroule complètement, car nous n'avons alors aucun droit de nous arrêter à une partie quelconque de matière vivante, et nous pourrions en définitive, avec la même raison, désigner comme organisme élémentaire un atome d'oxygène, ou de carbone ou tout autre qui, assurément, joue un rôle actif dans le processus vital. Alors, il y aurait autant d'organismes élémentaires différents que d'éléments organiques. Autre chose est de savoir ce que nous voulons désigner comme un organisme, comme un individu organique, autre chose ce que nous voulons qualifier de vivant en général. Sur la dernière question, nous nous expliquerons plus tard ; mais pour ce qui est de la première, si nous ne voulons pas que la notion de l'individu organique nous échappe, nous devons nous en tenir sans réserves à la nécessité, qu'à l'organisme revient la somme de tous les phénomènes vitaux qui représentent la propriété d'auto-conservation ; et il n'y a que la cellule qui réponde à cette condition. *La cellule demeure donc l'individu de l'ordre le plus inférieur — la cellule est l'organisme élémentaire.*

(1) BÜTSCHLI : *Ueber den Bau der Bakterien und verwandter Organismen.* Leipzig, 1890.

2. — Parties constituantes générales et spéciales de la Cellule.

La pensée que l'immense multitude des phénomènes qui caractérisent la vie, sont déjà liés, dans tous leurs éléments essentiels, au globule microscopique de matière vivante qui représente la cellule isolée, exerce une impulsion si irrésistible vers des recherches plus étendues, que, depuis le temps où on reconnut la signification des cellules comme organismes élémentaires jusqu'à nos jours, une armée innombrable d'investigateurs s'est attachée à approfondir l'étude de la cellule et de ses éléments; nous devons à cette circonstance que notre connaissance morphologique de la cellule s'élargit d'année en année, et que la notion qu'elle renferme gagne toujours de plus en plus en précision.

L'idée que l'on doit se faire de la nature de la cellule n'a pas toujours été la même. L'origine de la notion cellulaire se trouve, comme nous l'avons vu (voir p. 29) dans l'observation microscopique des plantes. Les microscopistes des XVII^e et XVIII^e siècles découvrirent que les tissus végétaux, à côté d'organes en forme de longs tubes, contenaient aussi de petits éléments ayant l'aspect de chambrettes, limitées par des parois et logeant un liquide dans leur intérieur. Ces petites formations reçurent le nom de *cellules*, en raison de leur ressemblance avec les alvéoles des rayons de miel construits par les abeilles. Ainsi, on se représentait à cette époque la cellule comme une gouttelette de liquide entourée de tous côtés par une paroi ou une membrane. C'est la membrane cellulaire, limitant la chambrette ou vésicule, qui avait conduit à adopter cette dénomination très caractéristique de *cellule* pour les cellules végétales. Cette conception continua à avoir cours lorsque SCHLEIDEN découvrit à côté du liquide ou suc cellulaire, une masse muqueuse, de consistance visqueuse, le « mucus végétal » ou, comme le nomma MOHL, « le protoplasma », et lorsque SCHWANN, d'autre part, eut étendu la notion de cellule aux parties élémentaires des tissus animaux.

Les travaux fondamentaux de MAX SCHULTZE (1) donnèrent pour la première fois à la notion de cellule une tout autre signification. L'étude des Rhizopodes, ces organismes unicellulaires, dont le corps protoplasmique nu peut à volonté changer de place en étirant sa substance visqueuse en fins filaments ou réseaux, conduisit MAX SCHULTZE à cette opinion que la membrane ne pouvait être une partie essentielle de la cellule, (car les nombreuses formes de Rhizopodes n'ont aucune membrane pendant toute leur vie), mais que la substance vraiment essentielle était celle que DUJARDIN (2) avait déjà désignée antérieurement sous le nom de *Sarcodé*, chez les Rhizopodes nus et les infusoires d'eau douce.

(1) MAX SCHULTZE : *Ueber Muskelkörperchen, und was man eine Zelle zu nennen habe*. Dans : Arch. f. Anatomie u. Physiologie. 1861. — Du même : *Das Protoplasma der Rhizopoden und der Pflanzenzellen*. Leipzig, 1863.

(2) DUJARDIN : *Histoire naturelle des Zoophytes-Infusoires*. Paris, 1841.

Par une comparaison des Rhizopodes avec les cellules végétales, MAX SCHULTZE apporta la preuve que la substance des Rhizopodes, le sarcode, est tout à fait identique au contenu visqueux des cellules végétales, le protoplasma, et il fonda de la sorte la théorie du protoplasma, d'après laquelle la partie constituante essentielle de la cellule est le protoplasma. La conception que la cellule serait un simple grumeau de protoplasma, reçut dans la suite une éclatante confirmation, à l'encontre de l'ancienne conception qui regardait la membrane cellulaire comme essentielle; car non seulement on apprit à connaître l'existence d'une très grande quantité de cellules dépourvues de membrane, avec l'énorme multitude des formes de Rhizopodes unicellulaires auxquels appartiennent les Polythalamies à carapace calcaire ou foraminifères, et les radiolaires à carapace siliceuse, aussi bien que les amibes complètement dépourvues de carapace, mais encore on vit que dans le développement de beaucoup de plantes et d'animaux, un stade unicellulaire se présente dans l'œuf qui manque de toute espèce de membrane cellulaire. Ainsi, depuis que MAX SCHULTZE a fondé la théorie du protoplasma, la conception que la membrane serait un élément constituant général de la cellule, a été complètement abandonnée.

Toutefois, avec la définition de MAX SCHULTZE, toutes les parties constituantes principales ou générales de la cellule ne se trouvent pas encore épuisées. Déjà BROWN (1) avait découvert en 1833 dans le protoplasma, une autre formation particulière, le noyau, apparaissant comme un corpuscule arrondi, qui se différenciait nettement du protoplasma circonvoisin par son pouvoir réfringent différent. SCHLEIDEN (2) qui s'empara de cette découverte de BROWN, démontra que le noyau est un élément de la cellule largement répandu dans le protoplasma de beaucoup de végétaux, mais se laissa égarer dans sa théorie de la phytogénèse, à considérer le noyau comme l'élément duquel naîtraient les cellules dans le cours du développement individuel des plantes. Depuis ce temps-là, on a accordé de plus en plus d'attention au noyau. On le trouva non seulement dans les cellules végétales, mais encore, d'après les travaux de SCHWANN (3), dans les cellules animales les plus diverses. Mais c'est plus particulièrement, lorsqu'on apprit à colorer le noyau au moyen de certaines matières tinctoriales comme le carmin, l'hématoxyline, etc., et à le rendre ainsi nettement visible dans le protoplasma où il est inclus, qu'on en vint de plus en plus à le considérer comme un élément très caractéristique de la cellule, et qu'on se demanda s'il pourrait y avoir des cellules sans noyau et si ce dernier ne serait pas un élément général et essentiel de la cellule, tout comme le protoplasma.

(1) BROWN : *Observations on the organs and mode of fecundation in Orchidæ and Asclepiadæ*. Dans : Transactions of the Linnean Society. Londres, 1833.

(2) M. SCHLEIDEN : *Beiträge zur Phylogenesis*. Dans : Müller's Archiv. 1838.

(3) TH. SCHWANN : *Mikroskopische Untersuchungen über die Uebereinstimmung in der Structur und dem Wachsthum der Thiere und Pflanzen*. 1839.

Parmi les Rhizopodes unicellulaires à vie libre, sur lesquels les recherches de MAX SCHULTZE avaient attiré l'attention, HAECKEL (1) en découvrit toute une série dans lesquels aucune trace de noyau n'était décelable, et il les désigna sous le nom de *Monères*, parce qu'ils paraissaient constitués par un simple grumeau de protoplasma et représentaient de ce fait les organismes les plus inférieurs et les plus simples qu'on pût imaginer. Un autre groupe d'organismes dans lesquels on ne put déceler non plus aucun noyau, est le groupe des micro-organismes qui, dans ces derniers temps, a captivé l'attention : les Schyzomycètes ou Bactéries, les êtres vivants les plus petits qui existent, qui, tout en possédant déjà une forme fixe, invariable, ne permettent cependant de reconnaître aucune trace d'une différenciation dans leur corps protoplasmique. Si nous exceptons les globules rouges du sang des animaux à sang chaud, qui ne montrent non plus aucune différenciation de leur substance en deux parties différentes, en protoplasma et noyau, mais qui se développent aux dépens de véritables cellules nucléées, alors les deux groupes des *Monères* et des Bactéries renferment les seules cellules qui paraissent dépourvues de noyau.

Cependant la conception des *Monères*, comme cellules dépourvues de noyau, se modifia de plus en plus avec les progrès de la technique microscopique des colorations, aujourd'hui si perfectionnée. Grâce à l'emploi des nouvelles méthodes de coloration, un nombre toujours plus grand d'organismes, parmi ceux que HAECKEL avait décrits sous le nom *Monères*, fut reconnu comme ayant les caractères de cellules nucléées; chez beaucoup d'entre eux, on démontra la présence d'un grand nombre de petits noyaux, et GRUBER (2) découvrit des formes chez lesquelles la substance nucléaire se trouve dispersée dans tout le protoplasma en une quantité innombrable de granulations d'une extrême petitesse (fig. 8). Ainsi, le nombre des *Monères* primitives se réduisit de plus en plus, et les quelques représentants de ces organismes qui n'ont pu être soumis à de nouvelles recherches, sont considérés aujourd'hui par la plupart des observateurs, comme étant également des cellules nucléées, dans

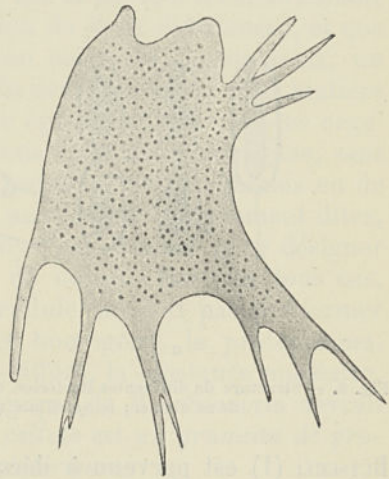


Fig. 8. — *Pelomyxa pallida*. Rhizopode à substance nucléaire finement divisée, d'après GRUBER.

(1) ERNST HAECKEL : *Biologische Studien*, 1^{er} fascicule : *Studien über Moneren und andere Prolisten*. Leipzig, 1870.

(2) A. GRUBER : *Ueber einige Rhizopoden aus dem Genueser Hafen*. Dans : *Berichte der naturforschenden Gesellschaft zu Freiburg i. B.* Vol. IV. 1888.

lesquelles seulement l'insuffisance des anciennes méthodes avait fait méconnaître les noyaux, de même que pour les autres que l'on sait à présent être nucléées.

Les Bactéries ont, beaucoup plus longtemps que les Monères, défié les efforts faits pour établir en elles une différenciation correspondant au noyau et au protoplasma des autres cellules. Toutes les méthodes de coloration imaginables et les plus forts grossissements microscopiques furent impuissants à décèler deux formes de matière vivante distinctes l'une de l'autre, dans leur corps de dimensions infimes et d'aspect complètement homogène. Nos connaissances demeurèrent dans cet état jusque dans ces dernières années, malgré la puissante extension que prit la bactériologie à notre époque. Ce n'est que tout récemment que

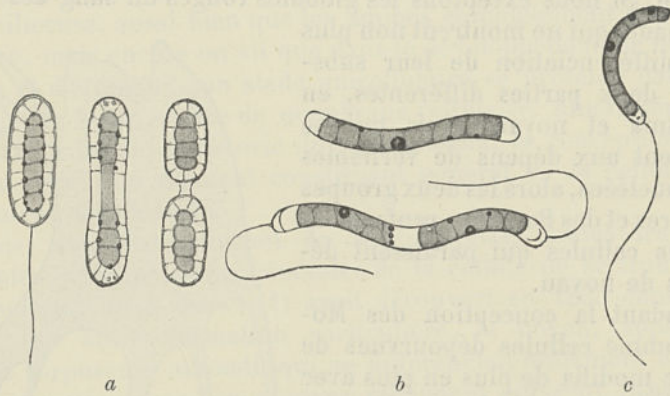


Fig. 9. — Structure de différentes Bactéries, d'après BÜTSCHLI. a, *Bacterium lineola*, normal et en train de se diviser; b, *Spirillum undula*; c, Bactérie d'eaux marécageuses.

BÜTSCHLI (1) est parvenu à découvrir une fine structure dans le corps des Bactéries. A l'aide de forts grossissements, et par une imprégnation ménagée avec les colorants spécifiques du noyau, qui, comme l'hématoxyline par exemple, ne colorent que le noyau et non le protoplasma, BÜTSCHLI trouva notamment que l'on peut rendre visibles dans le corps des Bactéries, deux substances différentes, dont l'une se colore intensivement, et l'autre ne prend point la matière colorante. Le rapport de quantité entre les deux substances est caractéristique. La masse de substance colorée dépasse notablement celle qui reste incolore. D'autre part, la position respective des deux substances est variable, suivant les différentes formes de Bactéries. Chez les unes, par exemple *Bacterium lineola* (fig. 9, a), la substance colorée est située au milieu, et l'incolore forme autour de celle-ci une mince couche périphérique; chez d'autres, en particulier les Spirilles tordues en tire-bouchons, comme le *Spirillum undula* (fig. 9, b) commun dans les eaux stagnantes, toute la matière

(1) O. BÜTSCHLI : *Ueber den Bau der Bakterien und verwandter Organismen*. Leipzig, 1890.

incolore se rassemble à une ou aux deux extrémités de l'axe longitudinal du corps dont le reste n'est composé que de substance colorée. Cette différenciation de la substance du corps en deux parties différentes, dont l'une prend les colorants spécifiques du noyau tandis que l'autre reste incolore, paraît correspondre complètement à la séparation de la matière vivante en noyau et protoplasma, telle qu'elle caractérise toutes les autres cellules; et d'ailleurs, nous avons dans le règne animal des formes cellulaires qui montrent un rapport entièrement semblable entre les masses des deux substances, notamment les spermatozoïdes, dont le corps unicellulaire consiste pareillement en une grande masse de substance nucléaire, à côté d'une quantité seulement très minime de protoplasma.

Ainsi, d'après l'état actuel de nos connaissances, il semble bien que, parmi les organismes vivant de nos jours sur la terre, il n'existe aucune cellule qui ne présente une différenciation de deux substances, et que toute cellule possède, par conséquent, en outre du protoplasma, un noyau. Quant à savoir si, dans le cours du développement de la matière vivante, il a pu exister sur la terre, à une époque antérieure, des organismes dont tout le corps consistait en une substance homogène, sans trace de différenciation, c'est une autre question. S'il y a jamais eu de tels organismes, on pourrait les opposer aux *cellules* proprement dites, en leur donnant le nom de *cytodes*, employé par HAECKEL pour désigner les organismes élémentaires dépourvus de noyau. Mais en tous cas, nous devons retenir que la notion de cellule ne doit pas renfermer seulement l'idée d'une masse unique et homogène, le protoplasma, mais encore celle d'une substance qui en diffère, la substance nucléaire. En conséquence, la définition morphologique de MAX SCHULTZE devrait être élargie de la manière suivante : *La cellule est un grumeau de protoplasma avec un noyau distinct dans son intérieur.*

Mais la définition est-elle ainsi complète ou y a-t-il encore d'autres éléments qui doivent entrer dans la conception morphologique de la cellule? Quand on examine à de forts grossissements le protoplasma des cellules, on voit qu'en outre du noyau, il y a encore dans beaucoup de cellules plusieurs éléments distincts, inclus dans la masse fondamentale protoplasmique. Ainsi, on trouve dans maintes cellules des gouttelettes d'huile; dans d'autres, des grains de pigment; dans les cellules végétales, des grains d'amidon, etc.; mais aucun de tous ces corps ne se rencontre dans chaque espèce de cellule; ce ne sont que des éléments spéciaux et nullement généraux de la cellule. Cependant, l'opinion paraît s'être accréditée dans ces derniers temps qu'à côté des deux éléments cellulaires généraux connus jusqu'ici, le protoplasma et le noyau, il en existerait encore un troisième, le *corpuscule polaire*, *corpuscule central* ou *centrosome*.

Ce n'est que tout récemment qu'on a acquis une connaissance un peu précise du centrosome (fig. 10). Il avait déjà été remarqué, il est

vrai, lorsqu'on étudiait, il y a une vingtaine d'années, les phénomènes particuliers de la division du noyau dans la multiplication cellulaire; mais ce n'est que plus tard qu'il fut reconnu par VAN BENEDEN (1) et BOVERI (2), comme un élément essentiel dans la cellule, se reproduisant par division comme le noyau. VAN BENEDEN en vint donc à penser que le centrosome serait un élément général de la cellule, au même titre que le noyau et le protoplasma, et cette opinion reçut un appui des observations de FLEMMING, SOLGER, HEIDENHAIN, etc., qui décélèrent aussi un ou plusieurs centrosomes dans d'autres espèces de cellules, comme les leucocytes, les cellules pigmentaires, épithéliales, etc., et, à la vérité,

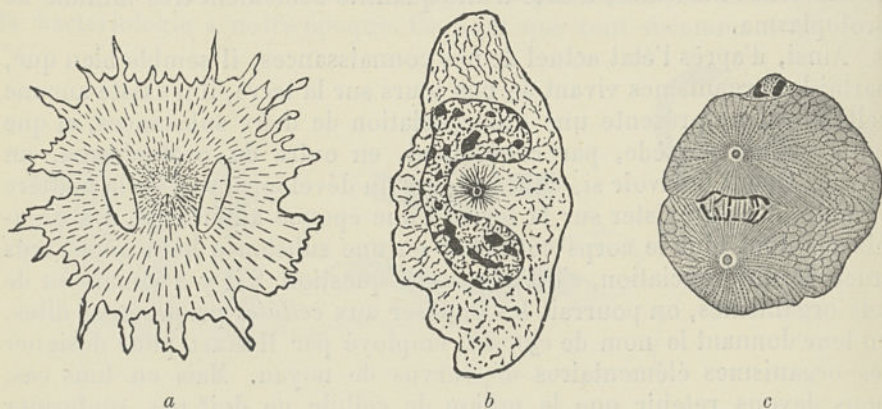


Fig. 10. — *a*, cellule pigmentaire du brochet. Entre les deux noyaux se trouve le centrosome avec ses rayons protoplasmiques, d'après SOLGER; *b*, leucocyte d'une larve de salamandre. A côté et à droite du noyau en bissac se trouve le centrosome avec sa couronne de rayons, d'après FLEMMING; *c*, cellule-œuf en train de se diviser. Autour des deux centrosomes se voient nettement les radiations protoplasmiques, d'après BOVERI.

même dans le moment où ces cellules n'étaient point en état de division. Toutefois, pour un grand nombre de cellules, on n'est point parvenu jusqu'ici à démontrer l'existence d'un centrosome, ce qui, d'ailleurs, tient peut-être à la nature de ce corps. Le centrosome est un corpuscule très difficilement décelable dans le protoplasma en raison de son extrême petitesse, et on ne saurait lui reconnaître une structure avec nos moyens actuels d'observation. A cela s'ajoute qu'il ne prend pas du tout les matières colorantes habituelles. Aussi, les tentatives de M. HEIDENHAIN pour trouver des colorants spécifiques du centrosome, comme il en existe pour le noyau, n'ont-elles pas fourni de résultats complètement satisfaisants. Le centrosome ne ressort nettement que grâce au rayonnement du protoplasma dont il s'entoure dans certains

(1) E. VAN BENEDEN : *Recherches sur la maturation de l'œuf, la fécondation et la division cellulaire*. Dans : Archives de Biologie, vol. IV, 1883. — VAN BENEDEN et NEYDT : *Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitotique chez l'ascaride mégalocephale*. 1887.

(2) TH. BOVERI : *Zellenstudien*. Dans : Jenaische Zeitschr. f. Naturwissensch. 1887, 1888, 1890.

états de la cellule. Lors de la division de la cellule notamment, le protoplasma se dispose sous forme d'une couronne de rayons autour du centrosome comme point central (fig. 10), et ce dernier devient alors facilement décélabile, en raison de cet entourage particulier.

Tandis qu'un grand nombre d'observateurs, principalement VAN

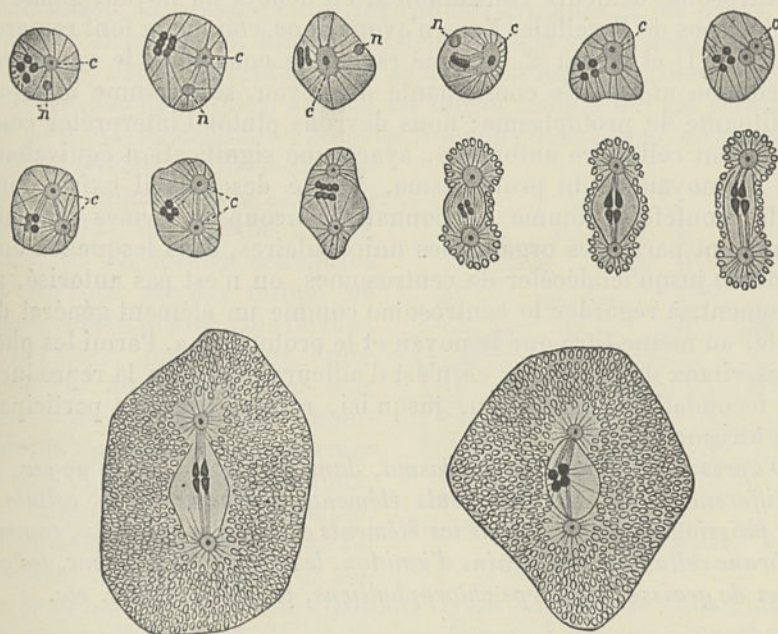


Fig. 11. — Division et expulsion du centrosome dans le noyau des cellules séminales de l'*Ascaris megalcephala*. En haut, deux rangées de stades successifs du noyau (*n*, nucléole; *c*, centrosome). Au-dessous, deux cellules séminales après sortie du centrosome hors du noyau, d'après BRAUER.

BENEDEN, inclinent à voir dans le centrosome un élément spécial de la cellule, puisqu'il paraît toujours dans le protoplasma séparé du noyau, O. HERTWIG (1) défend l'opinion que le centrosome est une partie de la substance nucléaire, qu'il appartient par conséquent au noyau et qu'il ne passe dans le protoplasma que pendant l'activité de ce dernier, lors de la fécondation et de la division, pour réintégrer de nouveau le noyau, et redevenir une partie de la substance nucléaire dans l'état de repos de la cellule.

Les remarquables recherches de BRAUER (2), sur le développement des cellules séminales de l'Ascaride du cheval (*Ascaris megalcephala*) ont montré dans ces derniers temps que cette hypothèse de HERTWIG se réalise en fait dans certains cas. BRAUER a pu établir que le centrosome

(1) O. HERTWIG : *Die Zelle und die Gewebe*. Iéna, 1892.

(2) A. BRAUER : *Zur Kenntniss der Herkunft des Centrosomas*. Dans : *Biologisches Centralblatt*, vol. XIII, 1893. — Du même : *Zur Kenntniss der Spermatogenese von Ascaris megalcephala*. Dans : *Archiv für mikroskopische Anatomie*, vol. XLII.

dans ces cellules est contenu pendant leur stade de repos dans le noyau lui-même où il se divise même, dans certains cas, pour passer alors seulement dans le protoplasma et y faire naître la formation rayonnée dont il a coutume de s'entourer lors de la division de la cellule (fig. 11). Mais nous savons maintenant d'autre part que, dans la plupart des cas, le centrosome demeure constamment en dehors du noyau, même pendant le repos de la cellule. Nous n'avons donc, comme le font remarquer HEIDENHAIN (1) et BOVERI (2), aucune raison de considérer le centrosome, soit comme une partie constituante du noyau, soit comme une partie constituante du protoplasma; nous devons plutôt l'interpréter comme un élément cellulaire autonome, ayant une signification équivalente à celle du noyau et du protoplasma, à côté desquels il existe dans la cellule. Toutefois, comme on connaît beaucoup de formes cellulaires, notamment parmi les organismes unicellulaires, dans lesquelles on n'a pu encore jusqu'ici décèler de centrosomes, on n'est pas autorisé, pour le moment, à regarder le centrosome comme un élément général de la cellule, au même titre que le noyau et le protoplasma. Parmi les phénomènes vitaux de la cellule, ce n'est d'ailleurs que dans la reproduction et la fécondation qu'on a pu, jusqu'ici, reconnaître une participation du centrosome.

D'après tout cela, le protoplasma, dans sa totalité, et le noyau, avec ses différenciations, sont les seuls éléments généraux de la cellule que nous puissions opposer à tous les éléments cellulaires spéciaux, comme la membrane cellulaire, les grains d'amidon, les grains de pigment, les gouttelettes de graisse, les corps chlorophylliens, les centrosomes, etc.

3. — Cellules polynucléées et Syncyties.

Nous avons précédemment différencié les uns des autres dans la Nature organique cinq degrés d'individualité; mais maintenant il faut nous rappeler que dans le monde des êtres vivants, il n'existe jamais en réalité aucune limite tranchée. Nous avons différencié les cellules comme organismes élémentaires des degrés d'individualité immédiatement supérieurs, les tissus; et il pourrait en résulter l'apparence, qu'en fait il n'existerait aucune limite plus tranchée que celle qui sépare un tissu (lequel consiste en une réunion de cellules de même sorte) d'avec une cellule isolée, et qu'il serait très facile de distinguer deux degrés d'individualité l'un de l'autre. Mais en réalité, il n'en est pas ainsi. Il y a certains organismes qui ne permettent pas de reconnaître facilement s'ils sont organismes élémentaires ou tissus, et nous pouvons nous con-

(1) M. HEIDENHAIN : *Neue Untersuchungen über die Centrankörper und ihre Beziehungen zum Kern und Zellenprotoplasma*. Dans : *Archiv für mikroskopische Anatomie*, vol. XLIII, année 1894.

(2) TH. BOVERI : *Ueber das Verhalten der Centrosomen bei der Befruchtung des Seeigelees, nebst allgemeinen Bemerkungen über Centrosomen und Verwandtes*. Dans : *Verhandlungen der physikalisch-medicinischen Gesellschaft zu Würzburg*. Nouvelle série, vol. XXIX, 1895.

vaincre clairement ici, de même que dans beaucoup d'autres cas où il s'agit de tracer des limites dans la Nature, que toutes les délimitations et définitions doivent contenir, en dernière analyse, un élément plus ou moins arbitraire, que toutes les limites et définitions ne sont qu'un *expédient psychologique* destiné à venir en aide à l'intelligence.

Les formes de passage entre les cellules typiques et les tissus véritables sont nombreuses. Elles consistent en ceci : que dans l'intérieur d'une même masse de protoplasma se trouvent inclus plusieurs noyaux. Dans beaucoup de cellules, au lieu du noyau unique qui est caractéristique pour le type cellulaire, nous en trouvons deux. Ainsi, on rencontre très fréquemment dans beaucoup de tissus, comme le tissu cartilagineux (fig. 12), des cellules à deux noyaux. De ces formes cellulaires nous arrivons par des termes de passage, à trois, quatre, cinq noyaux et davantage, jusqu'à ces organismes qui renferment dans leur protoplasma une quantité innombrable de noyaux. Comme formes cellulaires à noyaux peu nombreux, nous trouvons, par exemple, maintes cellules épithéliales (fig. 13, a), comme cellule à nombreux noyaux le grand infusoire cilié *Opalina*, vivant en parasite dans l'intestin de la grenouille (fig. 13, b), et comme formes à noyaux innombrables diverses algues marines, parmi lesquelles, par exemple, *Caulerpa* (fig. 14) représente une cellule gigantesque, de la forme et de la grandeur d'une feuille qui, dans une couche mince et lamelleuse de protoplasma, renferme une énorme quantité de noyaux, tous ceux-ci étant avec le protoplasma entraînés dans un mouvement lent et continu entre les deux parois cellulaires, c'est-à-dire entre les deux faces de la feuille.

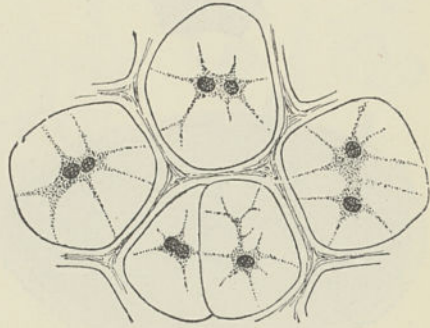


Fig. 12. — Cellules cartilagineuses. Les cellules contiennent deux noyaux.

Tous ces organismes à plusieurs noyaux peuvent être différenciés, comme cellules polynucléées, des tissus pluricellulaires avec lesquels ils forment une transition; il suffit pour cela d'accorder de l'importance à cette circonstance, que dans les cellules polynucléées le territoire protoplasmique entourant chaque noyau n'est pas délimité de ses voisins, mais représente par sa fusion avec tout le reste du protoplasma une seule et unique masse, paraissant seulement séparée comme telle de l'extérieur par une surface déterminée, tandis que dans les tissus chaque territoire protoplasmique appartenant à un noyau est nettement délimité d'avec tous les autres. *La cellule polynucléée représente donc encore une cellule qui est caractérisée comme tout par une certaine configuration de surface; mais le tissu est formé d'une somme de*

cellules distinctes, dont chacune possède sa configuration propre, nettement délimitée.

Il est plus difficile de savoir si nous avons affaire à des cellules polynucléées ou à des tissus véritables, quand il s'agit de certains organismes inférieurs qui ont été revendiqués comme végétaux par les

Fig. 13.

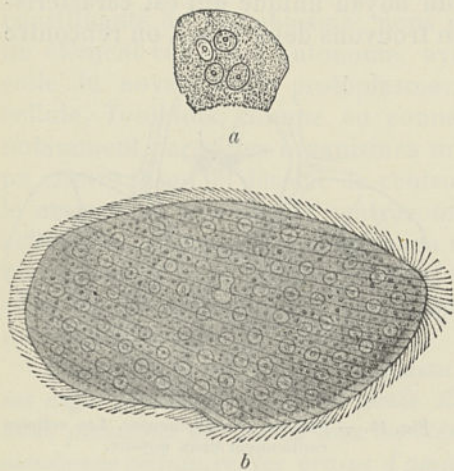


Fig. 13. — *a*, cellule épithéliale à noyaux multiples de la vessie chez l'homme, d'après VIRCHOW; *b*, *Opatina ranarum*, infusoire cilié unicellulaire, à nombreux noyaux, parasite de l'intestin de la grenouille, d'après ZELLER.

Fig. 14.

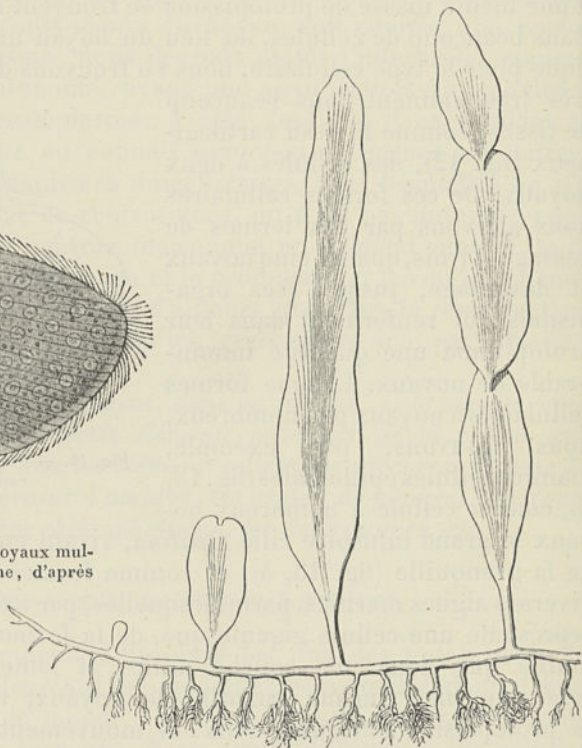


Fig. 14. — *Caulerpa*, algue marine en forme de feuille. Chaque feuille, constituée par une mince couche de protoplasma, renfermée avec d'innombrables petits noyaux entre deux parois lamelleuses de cellulose, d'après REINKE.

botanistes et fréquemment comme étant des animaux par les zoologistes, et qui sous beaucoup de rapports présentent un grand intérêt. Ce sont les *Myxomycètes*. Dans les bois touffus, sur les feuilles et les branches d'arbre en décomposition, on aperçoit quelquefois des réseaux blancs, jaunes ou brunâtres qui s'étalent sur leurs supports en cordons délicats, ramifiés, fréquemment sur une longueur de plusieurs décimètres (fig. 15, I). Ces réseaux qui parfois aussi forment des masses de même aspect, épaisses, grumeleuses, sont, comme l'apprend un examen plus attentif, d'une consistance molle, visqueuse. Lorsqu'on observe de nouveau un tel réseau, après quelques heures ou au bout d'une

journee, on constate qu'il a non seulement change de place mais encore modifie completement sa configuration, et si on en preleve un fragment sur une lamelle de verre et qu'on le maintienne dans un endroit humide, on peut voir que toute la masse ne tarde pas a se mouvoir lentement et a envoyer de-ci de-la de fins prolongements qui se ramifient en arborisations et se fusionnent en un reseau. Bref, on voit que tout le reseau vit. Ces etres particuliers sont connus sous le nom de *Myxomycetes*. Ils consistent en un protoplasma completement nu. Dans les fins cordons de leurs *plasmodies*, on trouve par l'examen et la coloration microscopiques une grande quantite de noyaux qui, continuellement entraines dans le lent courant du protoplasma, roulent les uns sur les autres et laissent nettement reconnaitre qu'ils ne possedent aucune situation determinee, mais modifient constamment et sans aucune regle leur position dans la masse protoplasmique. Ici, par consequent, aucun territoire cellulaire particulier ne se trouve delimité dans le corps protoplasmique. Nous devrions donc considerer les plasmodies comme des cellules polynucléées, d'après le criterium adopte plus haut. Cependant, dans cette conception, nous sommes livrés à de nouvelles hesitations lorsque nous suivons le mode de formation des plasmodies de Myxomycetes. Les Myxomycetes se reproduisent par spores, c'est-à-dire par de petites capsules microscopiques dont l'enveloppe eclate, pour donner issue à une petite cellule nue, à forme changeante, pourvue d'un noyau (fig. 15, *a, b, c*). Comme il existe toujours cote à cote un tres grand nombre de spores, un grand nombre de cellules arrivent simultanément à l'eclosion. Bientot toutes ces cellules se réunissent, se fusionnent les unes aux autres et forment de la sorte une seule grande masse de protoplasma dans laquelle est contenue une multitude de noyaux (fig. 15, *e, f*). Tandis que la masse protoplasmique se nourrit et s'accroit, les noyaux se multiplient aussi par division, et ainsi se trouve enfin constituee la grande plasmodie de Myxomycete étalée en reseau. Ce plasmodium, bien qu'il represente une masse unique de protoplasma avec nombreux noyaux, sans delimitation de cellules, tire donc cependant son origine de la reunion de nombreuses

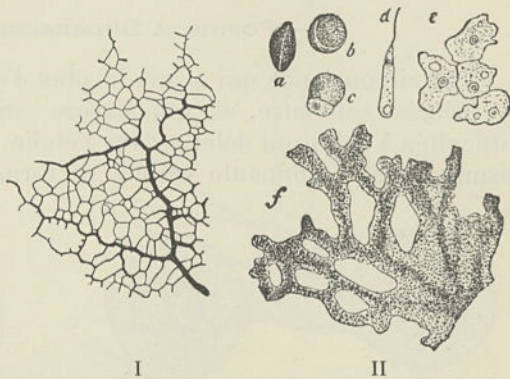


Fig. 15. — I. *Aethalium septicum*. Fragment d'une plasmodie de Myxomycete en forme de reseau, grandeur naturelle. II. *Chondrioderma difforme*. *f*, fragment d'une plasmodie; *a*, une spore; *b*, la même se gonflant; *c*, le contenu de la spore s'échappant au dehors; *d*, la spore s'est transformée en une cellule flagellée; *e*, les cellules flagellées se sont transformées en amibes qui se réunissent de nouveau pour former un plasmodium. II, d'après STRASBURGER.

après le criterium adopte plus haut. Cependant, dans cette conception, nous sommes livrés à de nouvelles hesitations lorsque nous suivons le mode de formation des plasmodies de Myxomycetes. Les Myxomycetes se reproduisent par spores, c'est-à-dire par de petites capsules microscopiques dont l'enveloppe eclate, pour donner issue à une petite cellule nue, à forme changeante, pourvue d'un noyau (fig. 15, *a, b, c*). Comme il existe toujours cote à cote un tres grand nombre de spores, un grand nombre de cellules arrivent simultanément à l'eclosion. Bientot toutes ces cellules se réunissent, se fusionnent les unes aux autres et forment de la sorte une seule grande masse de protoplasma dans laquelle est contenue une multitude de noyaux (fig. 15, *e, f*). Tandis que la masse protoplasmique se nourrit et s'accroit, les noyaux se multiplient aussi par division, et ainsi se trouve enfin constituee la grande plasmodie de Myxomycete étalée en reseau. Ce plasmodium, bien qu'il represente une masse unique de protoplasma avec nombreux noyaux, sans delimitation de cellules, tire donc cependant son origine de la reunion de nombreuses

cellules distinctes. Nous n'avons par conséquent pas le droit de considérer les plasmodies de Myxomycètes comme des cellules polynucléées, tandis que d'autre part nous ne sommes pas fondés non plus à les regarder comme des tissus véritables, puisque nous ne trouvons aucune limite cellulaire marquée pour chaque noyau. Il a donc fallu créer un nom particulier pour ces degrés intermédiaires entre la cellule isolée et le tissu, et on les a appelés *Syncyties*.

B. — Caractères morphologiques de la Matière vivante.

1. — Forme et Dimensions des Cellules.

Une circonstance qui a mis le plus d'obstacle au développement de la théorie cellulaire, et qui, encore aujourd'hui, cause de grandes difficultés à celui qui débute dans l'étude de la fine structure des organismes, c'est l'étonnante variété de formes que présente chacune des

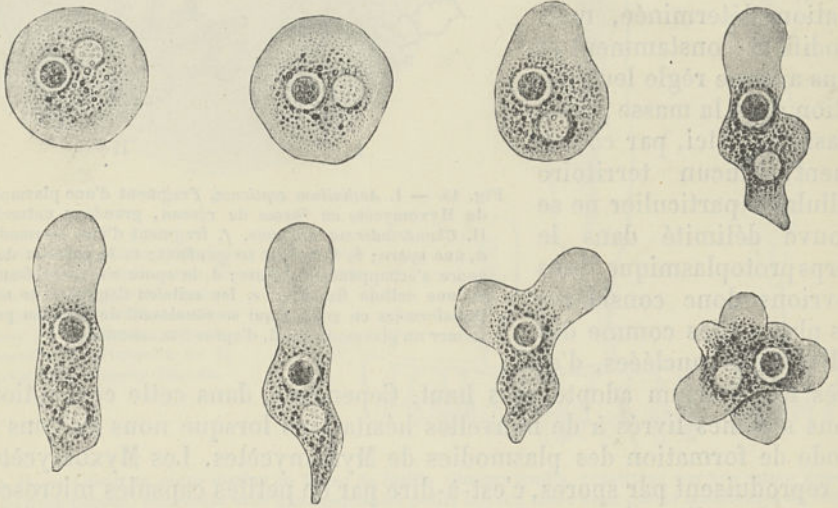


Fig. 16. — Différentes formes affectées par une Amibe dans ses mouvements de reptation. L'exoplasma hyalin se porte toujours en avant. Au milieu et en arrière se trouve l'endoplasma granuleux avec le noyau plus sombre et la vacuole plus pâle.

parties constituantes élémentaires des êtres vivants. *Les formes des différentes sortes de cellules* sont tellement variées qu'un observateur inexpérimenté a souvent quelque peine à se représenter qu'il s'agit seulement ici de diverses modifications d'un seul et même élément, d'un seul et même type. Mais en face de cette inépuisable variété des différentes formes cellulaires, il existe, d'autre part, une très grande constance de forme pour une seule et même espèce de cellule, en sorte qu'une cellule quelconque d'un tissu du corps humain, par exemple du foie, de la

peau, de l'os, du sang, etc., se laisse toujours reconnaître comme telle, c'est-à-dire comme cellule du foie, de la peau, de l'os, du sang, etc.

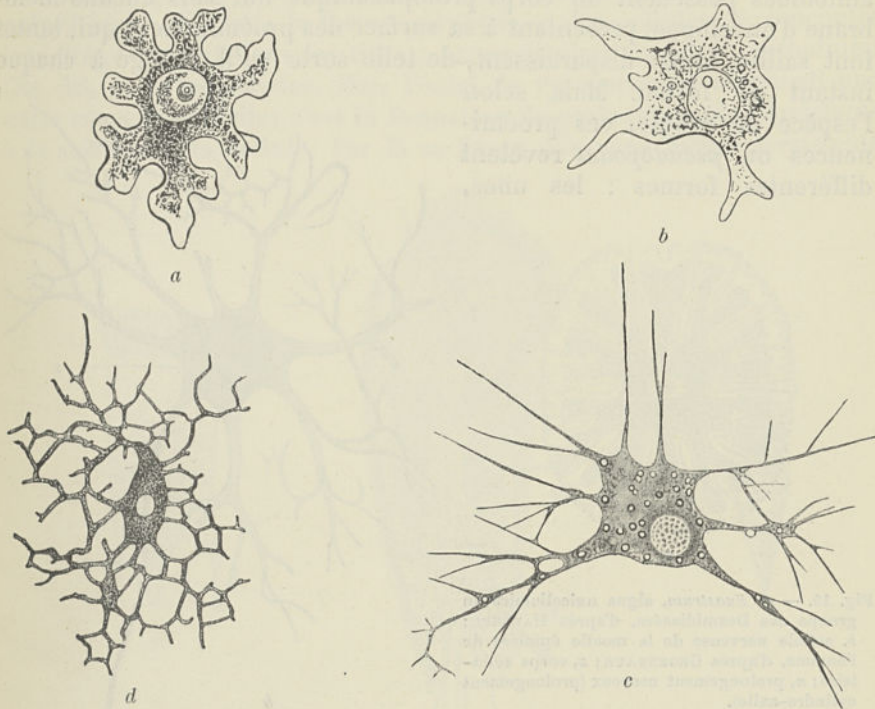


Fig. 17. — *a*, cellule-œuf d'une éponge calcaire, d'après HÆCKEL; *b*, globule sanguin de l'écrevisse, d'après HÆCKEL; *c*, *Biomyxa vagans*, Rhizopode d'eau douce; *d*, cellule pigmentaire de la queue d'une larve de grenouille.

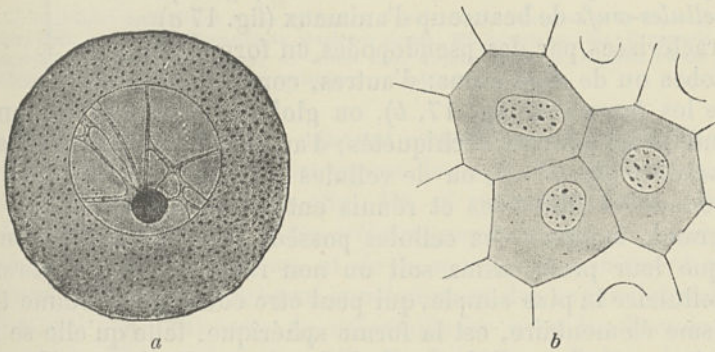


Fig. 18. — *a*, cellule-œuf de l'ovaire de l'oursin, d'après HERRWIG; *b*, cellules épidermiques de la grenouille.

Quelques exemples feront bien ressortir cette grande diversité de forme des cellules.

Il y a un assez grand nombre de cellules qui ne possèdent aucune

forme constante, mais qui modifient continuellement leurs contours et sont désignées pour cela sous le nom de *cellules amiboïdes*. Les cellules amiboïdes possèdent un corps protoplasmique nu, sans aucune membrane d'enveloppe, présentant à sa surface des proéminences qui, tantôt font saillie, tantôt disparaissent, de telle sorte qu'il change à chaque instant de forme. Mais selon l'espèce de cellule, ces proéminences ou *pseudopodes* revêtent différentes formes : les unes,

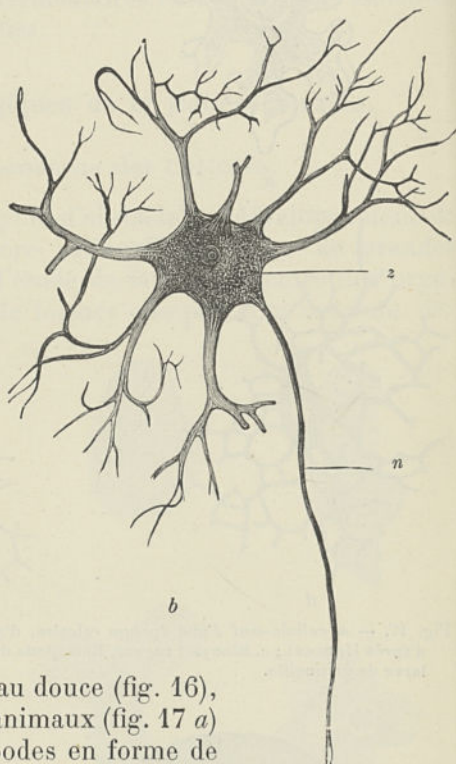
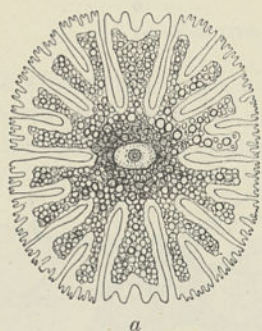


Fig. 19. — *a*, *Euastrum*, algue unicellulaire du groupe des Desmidiacées, d'après HÆCKEL; *b*, cellule nerveuse de la moelle épinière de l'homme, d'après GEGENBAUR; *z*, corps cellulaire; *n*, prolongement nerveux (prolongement cylindre-axile).

comme par exemple les *Amibes* d'eau douce (fig. 16), ou les *cellules-œufs* de beaucoup d'animaux (fig. 17 *a*) sont caractérisées par des pseudopodes en forme de larges lobes ou de digitations; d'autres, comme par exemple les *leucocytes* (fig. 17, *b*), ou globules incolores du sang, par des pseudopodes pointus, déchiquetés; d'autres encore, comme beaucoup de *Rhizopodes* (fig. 17, *c*), ou de cellules pigmentaires (fig. 17, *d*) par des pseudopodes filiformes et réunis entre eux en un réseau.

La grande majorité des cellules possède toutefois une forme constante, que leur protoplasma soit ou non revêtu d'une membrane. La forme cellulaire la plus simple, qui peut être considérée comme type de l'organisme élémentaire, est la forme sphérique, telle qu'elle se réalise entre autres pour les cellules-œufs de beaucoup d'animaux (fig. 18, *a*). Les écarts de cette forme typique se font dans diverses directions. Déjà, du fait que les cellules entrent en connexion avec leurs semblables, comme c'est le cas pour tous les tissus, leur configuration sera influencée par la pression à laquelle elles sont soumises de la part de leurs voisines. Une cellule, qui par elle-même est ronde, doit donc

déjà dans les tissus, en vertu de simples lois mécaniques, prendre une forme polyédrique, de même que des pois pressés fortement dans un flacon et qui s'y gonflent, perdent leur forme arrondie et deviennent polyédriques. En fait, la forme polyédrique des cellules se rencontre très fréquemment dans les tissus, en particulier la peau (épithélium) (fig. 18, b) et les glandes. Mais l'écart du type primitif reconnaît une autre cause essentielle; c'est la formation de prolongements persistants à la surface de la cellule. Par là se fixent dans une forme persistante

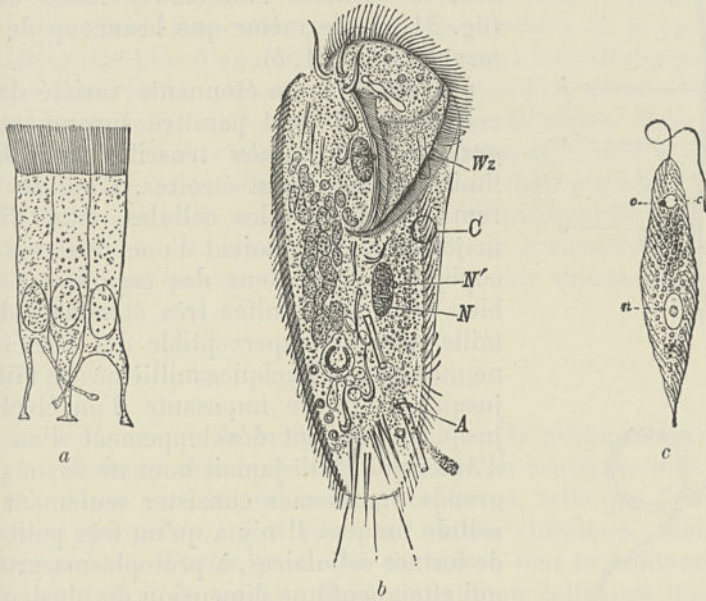


Fig. 20. — a, cellules épithéliales à cils vibratiles, d'après SCHIEFFERDECKER; b, *Stylonychia mytilus*, infusoire cilié, avec cils différenciés de plusieurs sortes; Wz, péristome cilié; C, vacuole contractile; N, macronucleus; N', micronucleus; A, orifice anal, d'après STEIN; c, *Euglena viridis*, infusoire à flagellum unique; n, noyau; o, tache oculaire; c, vacuole, d'après STEIN.

des configurations cellulaires souvent complètement semblables à celles que montrent d'une façon passagère les cellules amiboïdes. L'algue unicellulaire verte *Euastrum* (fig. 19, a) représente une telle cellule à prolongements lobulés, et les *cellules ganglionnaires* de notre système nerveux central, du cerveau et de la moelle, qui donnent naissance aux fibres nerveuses, possèdent constamment des expansions et prolongements qui ont beaucoup de ressemblance avec les Pseudopodes de beaucoup de Rhizopodes (fig. 19, b). D'autres cellules, les *cellules à cils vibratiles*, présentent à leur surface des prolongements mobiles, mais persistants, ayant l'aspect des cils des paupières. Ces cellules ciliées sont très répandues et ne se rencontrent pas seulement dans les tissus en tant que *cellules épithéliales à cils vibratiles* (fig. 20, a), mais encore à l'état de liberté, formant la grande armée des *Infusoires*

ciliés et des *Infusoires flagellés*, soit que leur corps unicellulaire possède un grand nombre de cils vibratiles semblables ou de différentes sortes (fig. 20, *b*) soit qu'il ne porte qu'un seul ou un petit nombre de prolongements flagelliformes (fig. 20, *c*). Enfin, nous avons des cellules qui s'écartent du type originel, en ce qu'elles s'étirent énormément en long suivant une seule direction, de manière à revêtir un aspect rubané ou filiforme. Les formes extrêmes de ce genre sont les *cellules musculaires* lisses et striées (fig. 21, *a*), de même que beaucoup de *spermatozoïdes*. (fig. 21, *b*).

A côté de cette étonnante variété de formes cellulaires, il peut paraître surprenant que la *grandeur des cellules* n'oscille que dans des limites relativement étroites. C'est un fait très remarquable que les cellules, dans l'immense majorité des cas, soient d'une petitesse microscopique. La grandeur des organismes se meut bien entre des limites très étendues, depuis la taille presque imperceptible des Bactéries, qui ne mesure que quelques millièmes de millimètre, jusqu'à la masse imposante d'un éléphant, ou jusqu'au puissant développement d'un Sequoia d'Amérique. Mais jamais nous ne voyons les plus grands organismes consister seulement en une cellule unique. Il n'y a qu'un très petit nombre de formes cellulaires, à protoplasma grumeleux, qui atteignent une dimension de plusieurs millimètres, et les cellules qui possèdent une telle taille présentent, comme nous le ferons bientôt remarquer, un corps protoplasmique amiboïde, dont la surface se modifie constamment et est entraînée dans un mouvement giratoire. Le fait que les cellules grumeleuses, qui ont un rayon à peu près égal dans toutes les dimensions et dont le protoplasma ne présente pas un courant continu, ne dépassent jamais quelques millimètres, ce fait ne souffre que des exceptions apparentes.

Fig. 21. — *a*, cellule musculaire lisse, d'après SCHIEFFERDECKER; *b*, spermatozoïde de *Salamandra maculata*, d'après HERTWIG; *k*, tête; *sp*, pointe; *m*, segment moyen; *u*, membrane ondulante; *ef*, filament terminal.

On pourrait, par exemple, faire valoir comme une exception de ce genre l'œuf des oiseaux. Comme on le sait, l'œuf de poule, avant d'être pondu, ne représente encore qu'une cellule unique. D'après cela, un œuf d'autruche devrait être une cellule unique grumeleuse, de taille gigantesque, qui apparaîtrait en contradiction avec la règle établie. Cependant cette exception, comme nous l'avons dit, n'est qu'apparente, car le protoplasma réellement actif ou

vivant de la cellule-œuf n'a qu'une très faible dimension, et n'existe que sous forme d'une lamelle mince et délicate recouvrant le reste de la masse; et cette dernière, de son côté, n'est formée que du jaune inactif, c'est-à-dire du matériel nutritif destiné au développement ultérieur de la cellule. Par conséquent, nous n'avons pas ici, en réalité, une masse solide, grumeleuse de matière vivante, mais bien seulement une mince lamelle de protoplasma; et une semblable exagération de développement suivant une ou deux dimensions se présente aussi pour toutes les cellules qui dépassent les dimensions ordinaires, comme, par exemple, les cellules musculaires striées des muscles de la jambe qui souvent atteignent plus d'un décimètre de long, ou les cellules ganglionnaires, avec leurs prolongements nerveux de plus d'un mètre d'étendue, ou encore les cellules en forme de feuille de *Caulerpa*. Mais ce qui ressort de tous ces faits, c'est la notion que *le rapport entre la masse et la superficie de la cellule ne dépasse jamais une certaine grandeur*. Comme nous le verrons plus tard, ce phénomène est intimement lié à la nature de la matière vivante, et un organisme massif, de grande taille, ne peut jamais être construit qu'avec de très petits éléments autonomes, comme le sont les cellules.

2. — Le Protoplasma.

On a souvent commis la faute de considérer le protoplasma comme une simple substance chimique. Cette conception renferme une double erreur; car, d'une part, la notion du protoplasma, telle que l'ont créée les anciens cytologistes, n'est pas une notion chimique, mais bien morphologique, et, d'autre part, elle embrasse *tout* le contenu de la cellule à l'exception du noyau. Mais ce contenu cellulaire n'est une substance simple ni dans le sens chimique, ni dans le sens morphologique, mais bien un mélange d'un grand nombre d'éléments morphologiques; et il faut remarquer qu'une réduction de la notion du protoplasma à certains éléments de la cellule est déjà, pour ce motif, tout à fait inadmissible, et conduit à des conséquences entièrement fausses, parce qu'il n'est pas possible d'éliminer comme accessoires l'un ou l'autre de ces éléments. La notion de protoplasma doit donc être maintenue sous tous les rapports dans son sens originel, comme une notion morphologique collective; le protoplasma est une somme, un mélange d'éléments morphologiques les plus divers. Dût-on peu à peu, et toujours de mieux en mieux, caractériser chimiquement et morphologiquement chacun des éléments qui composent le protoplasma, que la notion précédente n'en serait pas modifiée. Chacune des substances de la cellule peut avoir une importance différente dans les processus vitaux, mais c'est là une tout autre question qui n'a rien à faire avec la notion de protoplasma.

Lorsque nous étudions le contenu du protoplasma, nous pouvons

déjà, à un examen superficiel, distinguer deux groupes d'éléments: d'une part, différents corps figurés, comme des grains, des gouttelettes, etc.; et d'autre part, une masse fondamentale uniforme, visqueuse, d'aspect homogène, dans laquelle sont contenus les premiers, de même que le noyau. Mais tandis que dans maintes cellules la masse

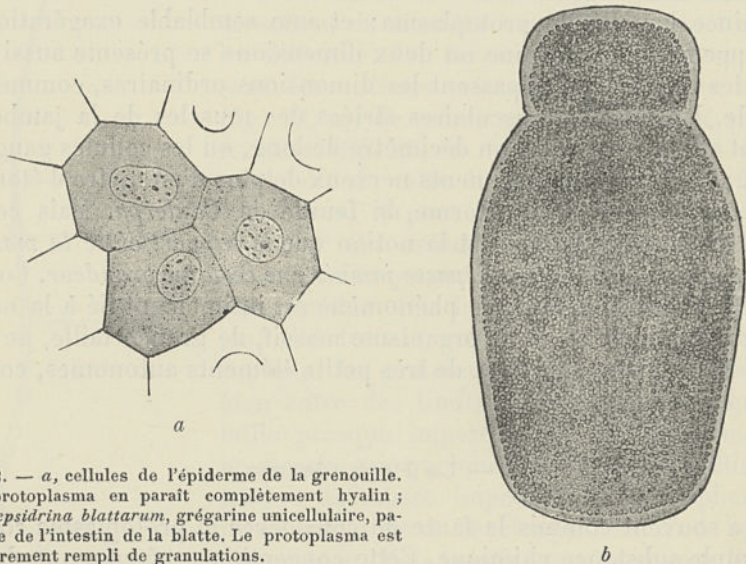


Fig. 22. — *a*, cellules de l'épiderme de la grenouille. Le protoplasma en paraît complètement hyalin; *b*, *Clepsidrina blattarum*, grégarine unicellulaire, parasite de l'intestin de la blatte. Le protoplasma est entièrement rempli de granulations.

fondamentale ne montre comme enclaves que quelques corps figurés, comme, par exemple, beaucoup de cellules épithéliales (fig. 22, *a*), dans d'autres, les éléments granuleux sont en telle abondance, que la substance fondamentale homogène devient à peine visible, comme cela arrive pour beaucoup de cellules végétales et, d'une façon particulièrement prononcée, pour certains organismes unicellulaires vivant en parasites, les Grégarines (fig. 22, *b*).

a. — Éléments figurés du Protoplasma.

Dès que nous considérons les éléments figurés du protoplasma, nous voyons qu'ils sont de nature très variée, mais que tous sont des éléments cellulaires spéciaux et ne se rencontrent pas, par conséquent, dans toutes les cellules. Ainsi, nous y trouvons des corps qui ont la plus grande importance pour la vie de la cellule dans laquelle ils sont contenus, et qui impriment à certaines cellules un cachet caractéristique; mais nous y trouvons aussi des éléments qui ne jouent absolument aucun rôle dans les processus vitaux, comme, par exemple, les résidus indigestes des aliments. Nous rencontrons, en outre, des particules alimentaires non encore digérées; mais nous remarquons aussi

des éléments qui proviennent de certaines transformations des aliments par les processus vitaux, ou qui représentent même des substances de nouvelle formation, et enfin nous découvrons, d'une manière constante dans certaines cellules, des organismes particuliers qui y vivent en symbiose ou en parasites et peuvent, dans certains cas, jouer un rôle dans les processus vitaux de la cellule.

Parmi les éléments figurés du protoplasma qui ont une signification de premier ordre dans la vie de la cellule, qui, par conséquent, peuvent être regardés comme des organes de la cellule, ou mieux *organoïdes* (puisque sous le nom d'organes, nous entendons des formations pluricellulaires), les *corps chlorophylliens* des cellules végétales sont particulièrement importants. Ces petits corps, le plus souvent arrondis, quelquefois rubanés, sont inclus dans la masse fondamentale du protoplasma (fig. 23, a); ce sont eux qui donnent aux cellules végétales et par là à toute la plante, leur

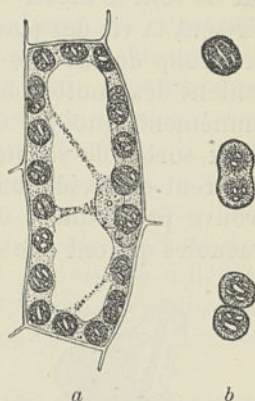
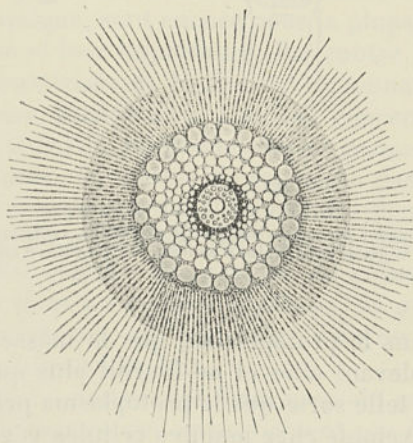


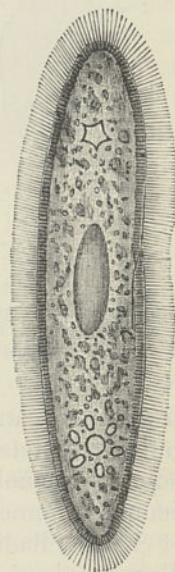
Fig. 23. — a, cellule végétale avec ses corps chlorophylliens; b, un corps chlorophyllien en train de se diviser.



a



b



c

Fig. 24. — a, cellule végétale d'un poil staminal de *Tradescantia*, d'après STRASBURGER. b, *Thalassicola nucleata* (un radiolaire). c, *Paramecium aurelia*, infusoïre cilié contenant à ses deux extrémités dans son protoplasma une vacuole pulsatile.

magnifique couleur verte, car leur substance molle, composée d'albumine, est imprégnée d'une matière colorante d'un vert intense. Les corps

chlorophylliens ont une extrême importance pour les cellules végétales, car ils sont le théâtre d'une partie des processus de nutrition qui caractérisent la vie des plantes. D'autres organoïdes, qui ont également dans beaucoup de cas une grande importance pour la vie cellulaire, représentent des gouttes de liquide ou *vacuoles*, comme on les appelle communément, quoique d'une manière assez impropre. On peut distinguer deux sortes de vacuoles. Il y a des gouttes de liquide qui ne se rencontrent qu'accidentellement dans le protoplasma, en un endroit où se trouve précisément une substance avide d'eau; mais il y a aussi des vacuoles qui ont une existence permanente et qui souvent se trouvent en

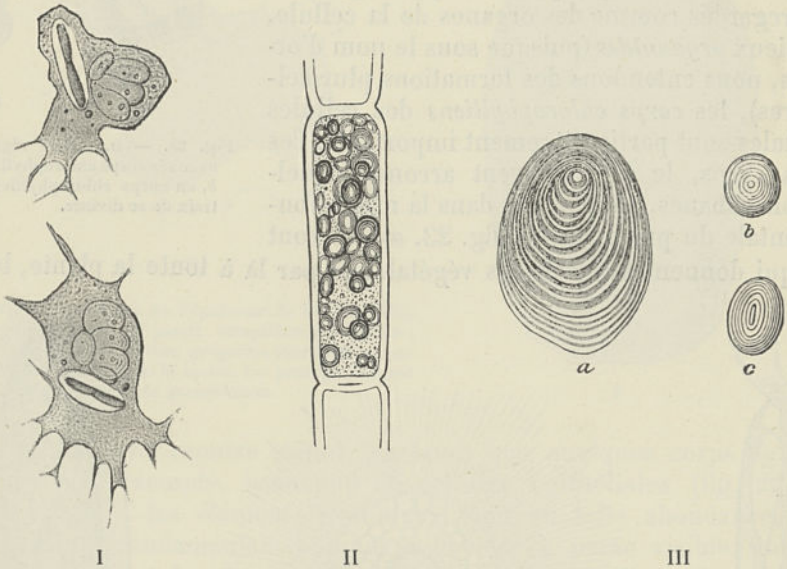


Fig. 25. — I. Leucocytes ou globules blancs du sang de la grenouille, renfermant une bactérie, d'après METSCHNIKOFF. — II. Cellule végétale avec grains d'amidon. — III. Grains d'amidon isolés. *a*, de pomme de terre; *b*, de maïs; *c*, de pois.

si grande quantité dans le protoplasma, que la masse de ce dernier se retire complètement devant elles et ne fournit plus que de fines parois pour les vacuoles, de telle sorte que le protoplasma prend l'aspect d'une écume, comme par exemple chez maintes cellules végétales (fig. 24. *a*) et chez les Radiolaires (fig. 24. *b*). Aux vacuoles permanentes qui servent d'organoïdes à la cellule, appartiennent enfin les vacuoles dites contractiles ou pulsatiles, gouttelettes de liquide disparaissant et reparaisant rythmiquement à la même place dans le protoplasma, par suite d'un mouvement du liquide qui se mélange au protoplasma, puis se rassemble de nouveau, d'une façon rythmique. Beaucoup de ces vacuoles pulsatiles ont encore un canal excréteur particulier et une paroi propre permanente, comme c'est le cas, par exemple, pour beaucoup d'organismes

unicellulaires à vie libre, particulièrement les infusoires ciliés. (fig. 24, c).

A côté de ces formations permanentes du protoplasma, on rencontre maintenant dans beaucoup de cellules, des éléments figurés qui n'y apparaissent que d'une façon passagère. A cette catégorie appartiennent avant tout les *corpuscules nutritifs* qu'on trouve dans les cellules qui se nourrissent par ingestion de particules alimentaires figurées. Il n'est pas rare que des organismes unicellulaires nus, comme les amibes, les globules blancs du sang, les infusoires et d'autres, montrent dans leur intérieur de petites algues, des bactéries, des infusoires qu'ils ont captés dans le milieu ambiant (fig. 25, I) et qui parfois, se différencient à peine des autres éléments figurés du protoplasma. Ces aliments sont peu à peu digérés et disparaissent alors en tant qu'éléments figurés du protoplasma.

On trouve, en outre, fréquemment dans le corps cellulaire comme *produits de la digestion*, des grains particuliers, le plus souvent arrondis, et cela aussi bien dans les cellules qui ingèrent des aliments figurés que dans celles qui se nourrissent d'aliments liquides; ces grains de nature très diverse (fig. 7, fig. 22, b) sont pour une part ceux qu'ALTMANN a réunis sous le nom de *granules* et qu'il considère, ainsi que nous l'avons vu, comme les organismes élémentaires, comme les derniers éléments de la matière vivante. Ces produits d'échange de la matière vivante, qui, sous forme de granules, contribuent à former le corps protoplasmique, sont encore pour la plupart peu connus quant à leur composition et leur importance. Par contre, il en est d'autres qui sont très bien caractérisés et facilement reconnaissables, comme par exemple les *grains d'amidon* à couches concentriques des cellules végétales (fig. 25, II et III), les *gouttelettes de graisse* dans les cellules de la glande mammaire, les *grains de glycogène* dans les cellules hépatiques, les *grains de pigments* dans les cellules pigmentaires de la peau de beaucoup d'animaux colorés (fig. 17, d), les grains albumineux d'*aleurone* dans les cellules des graines en germination, les cristaux d'*oxalate de chaux* dans les cellules végétales, de *guanate de chaux* dans les cellules pigmentaires, et beaucoup d'autres dont l'énumération détaillée nous conduirait trop loin.

On trouve dans le contenu de beaucoup de cellules un quatrième groupe d'éléments figurés qui ne participent pas du tout, ou ont cessé de participer aux processus vitaux. Ce sont les corps indigestes accidentellement ingérés, comme les *grains de sable* que l'on rencontre chez beaucoup d'amibes (fig. 26); en outre, les résidus indigestibles des aliments, comme *carapaces*, *squelettes*, *coquilles* d'organismes ayant servi de nourriture, et enfin les *matières excrémentitielles* qui, en tant que produits accessoires inutilisables ou produits terminaux des échanges nutritifs, demeurent encore un certain temps dans le corps cellulaire, pour en être expulsés petit à petit.

Enfin, parmi les éléments figurés du protoplasma dans certaines cellules, particulièrement chez des animaux aquatiques, il n'est pas rare de rencontrer des organismes unicellulaires qui y vivent en symbiose ou comme parasites et qui, bien qu'ils n'appartiennent pas assurément au protoplasma de la cellule, remplissent cependant, dans certains cas, un rôle important pour la vie de leur hôte. De tels organismes, vivant à l'état de symbiose, sont représentés principalement par plusieurs algues, les *Zooxanthelles* et *Zoochlorelles*, dont la nature d'organismes autonomes a été, pendant longtemps, un sujet de discussion. Ces algues se rencontrent en grand nombre dans les cellules d'animaux inférieurs et particulièrement de beaucoup d'infusoires et de radiolaires, auxquels elles fournissent l'oxygène par l'activité de leurs corps chlorophylliens, de telle sorte

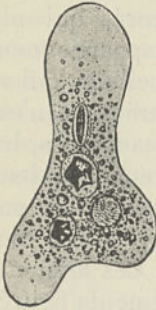


Fig. 26. — Amibe contenant dans son protoplasma une carapace de Diatomée et deux grains de sable.

que leurs hôtes possèdent pour leur respiration un haut degré d'indépendance vis-à-vis du milieu ambiant (fig. 27).

Nous ne citerons pas ici, dans une énumération qui serait fastidieuse, chacun des éléments figurés que l'on peut rencontrer dans telle ou telle cellule. Une semblable liste remplirait plusieurs pages. Il nous importe seulement ici de voir combien tous ces éléments figurés du protoplasma, qui peuvent se trouver dans chaque cellule, sont de nature variée, et combien il est inexact par conséquent de considérer le protoplasma comme une substance simple. Laissons-là maintenant ces éléments figurés du protoplasma, pour diriger notre attention sur la substance fondamentale homogène.

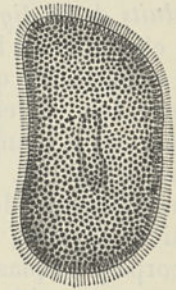


Fig. 27. — *Paramœcium bur-saria*, infusoire cilié dont l'exoplasma est rempli de petites algues parasites (*Zoochlorelles*).

b. — Substance fondamentale du Protoplasma.

Comme nous l'avons déjà fait remarquer, la *substance fondamentale du protoplasma*, dans laquelle sont inclus les granules, etc., paraît, à un examen superficiel complètement homogène. C'est ce qu'on peut constater le plus facilement dans les cellules dont la substance fondamentale ne contient que peu d'éléments figurés, particulièrement chez beaucoup d'amibes, ces cellules à vie libre, rampant çà et là au fond des eaux stagnantes, qui, avec leur corps protoplasmique nu, changeant continuellement de forme, représentent les plus inférieurs et les plus simples des organismes habitant la surface du globe. Ces intéressants organismes élémentaires présentent d'ordinaire à leur surface des prolongements ou pseudopodes, complètement dépourvus de granu-

lations, en forme de lobules ou de digitations, et d'aspect absolument hyalin et sans structure (fig. 16, p. 86 et fig. 28). En fait, il n'est pas rare que chez les amibes, le protoplasma hyalin ne possède, en réalité, aucune structure. C'est, du moins, ce qu'ont montré les recherches faites jusqu'ici avec les meilleures méthodes histologiques.

Mais cette homogénéité de la substance fondamentale du protoplasma n'est pas la règle; on trouve plutôt, par l'emploi de très forts grossissements, que la très grande majorité des cellules possèdent en réalité dans leur masse fondamentale, en apparence homogène, une structure extrêmement fine et caractéristique.

Déjà, en 1844, REMAK (1) avait observé que non seulement les fibres nerveuses, mais aussi les cellules ganglionnaires des centres nerveux possèdent une très fine structure fibrillaire, et son observation fut confirmée et étendue par toute une série d'investigateurs, particulièrement par MAX SCHULTZE (2). Plus tard, on découvrit aussi dans quelques autres cellules, dans les cellules glandulaires, épithéliales, musculaires, etc., un aspect strié du protoplasma : ainsi se forma chez quelques observateurs, l'idée qu'une structure fibrillaire du protoplasma serait un fait très répandu, et cette opinion est encore défendue aujourd'hui particulièrement par FLEMING, BALLOWITZ et CAMILLE SCHNEIDER.

Cependant, cette notion de la texture fibrillaire du protoplasma subit de bonne heure une modification. FROMANN, en particulier, a depuis 1867 par une longue série de travaux, cherché à démontrer que la fine structure du protoplasma pour toutes les cellules ne serait pas, à proprement parler, fibrillaire, mais bien réticulée : opinion qui, presque en même temps, fut émise par HEITZMANN et reçut bientôt une plus large extension. D'après cette conception, le protoplasma doit former un réseau, ou mieux un filet dont les points nodaux nous apparaissent comme des granules séparés. Tout le réticulum de la cellule est ouvert à l'extérieur, et entre ses filaments se trouve un liquide qui est différent de celui du milieu ambiant, par conséquent différent de l'eau ou des sucs de l'organisme, etc. Il est difficile de se représenter, dans la théorie de la structure réticulaire du protoplasma, comment il peut se faire que le suc cellulaire intérieur, malgré sa forte teneur en eau, ne se mélange pas continuellement avec le liquide ambiant, dans les cellules dépourvues de membrane, comme le sont les leucocytes et les



Fig. 28. — Amibe dont les pseudopoles sont formés de protoplasma complètement hyalin et homogène. A côté du noyau se trouve dans l'endoplasme une vacuole pâle, contractile (gouttelette liquide).

(1) R. REMAK : *Neurologische Erläuterungen*. Dans : *Archiv für Anatomie u. Physiologie*. 1844.

(2) M. SCHULTZE : *Allgemeines über die Structurelemente des Nervensystems*. Dans : *Stricker's Handbuch der Gewebelehre*. 1871.

amibes, auxquelles s'appliquerait justement d'une manière très exacte la structure réticulée de HEITZMANN. Les tentatives faites pour colorer avec certaines matières colorantes des masses protoplasmiques vivantes et sans membrane, montrent toujours clairement que les liquides colorés ne pénètrent pas dans le protoplasma tant qu'il reste vivant. Ces difficultés et d'autres semblables qui résultent de la conception du protoplasma comme réseau ouvert de tous côtés à l'extérieur, ont alors déterminé beaucoup d'observateurs à se déclarer formellement contre la théorie de la structure réticulaire du protoplasma, bien que, de différents côtés, on ait constaté pour beaucoup de cellules une *apparence* réticulée.

Les remarquables recherches par lesquelles BÜTSCHLI (1) a, dans ces dernières années, tenu sans cesse en éveil la curiosité du monde savant, nous ont fourni des éclaircissements ne laissant rien à désirer sur le caractère réel de ces structures protoplasmiques si souvent observées. Lorsqu'on examine au microscope, à de forts grossissements, le protoplasma d'une cellule renfermant des vacuoles ou des gouttelettes de liquide, en nombre tel que son contenu prenne un aspect mousseux, ce n'est pas l'image d'un grand nombre de vacuoles ou de vésicules comprimées que l'on perçoit, mais bien celle d'un réseau dont les filaments représentent la coupe transversale des minces parois des vacuoles. Cela provient de ce que, à de forts grossissements, on ne peut voir que des surfaces et jamais des solides; de ceux-ci, le microscope ne montre que la coupe optique. Or la coupe optique d'une écume représente un réseau. De là vient que le protoplasma, fortement vacuolisé, donne à de forts grossissements l'aspect d'un réseau. Ce fait amena BÜTSCHLI à la conviction que l'apparence finement réticulée du protoplasma d'aspect homogène à de plus faibles grossissements, telle qu'on l'avait déjà observée pour tant de cellules, ne serait aussi que l'expression optique d'une texture spumeuse résultant de la réunion de bulles extraordinairement fines. Pour trancher cette question, BÜTSCHLI chercha à préparer artificiellement des émulsions microscopiques d'une délicatesse égale à celle des structures protoplasmiques en question, et il y réussit de la manière la plus satisfaisante. Pour ces expériences, il se servit d'huile finement triturée avec de la potasse ou du sucre de canne. Une petite goutte de ce mélange huileux étant placée sur une lame de verre dans une goutte d'eau, recouverte d'une lamelle et observée au microscope, on la voit prendre aussitôt une structure spumeuse extraordinairement fine; en effet, les particules de potasse ou de sucre de canne qui sont réparties dans toute la goutte d'huile, attirent par diffusion l'eau de l'extérieur, de telle sorte que de très fines gouttes d'eau se rassemblent et se pressent dans la goutte d'huile et transforment celle-ci en une émulsion extrêmement fine. Les émulsions huileuses obtenues de cette

(1) O. BÜTSCHLI: *Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma*. Leipzig, 1892. — On y trouve la littérature qui s'y rapporte.

manière présentait une ressemblance si frappante avec la structure du protoplasma, qu'elles pouvaient à peine en être distinguées. Les figures 29 *a* et *b*, qui sont empruntées à BÜRSCHLI, permettent de reconnaître au premier coup d'œil la complète identité de structure des deux objets. D'après les recherches très consciencieuses et très étendues que BÜRSCHLI a publiées dans son ouvrage, il ne peut maintenant y avoir

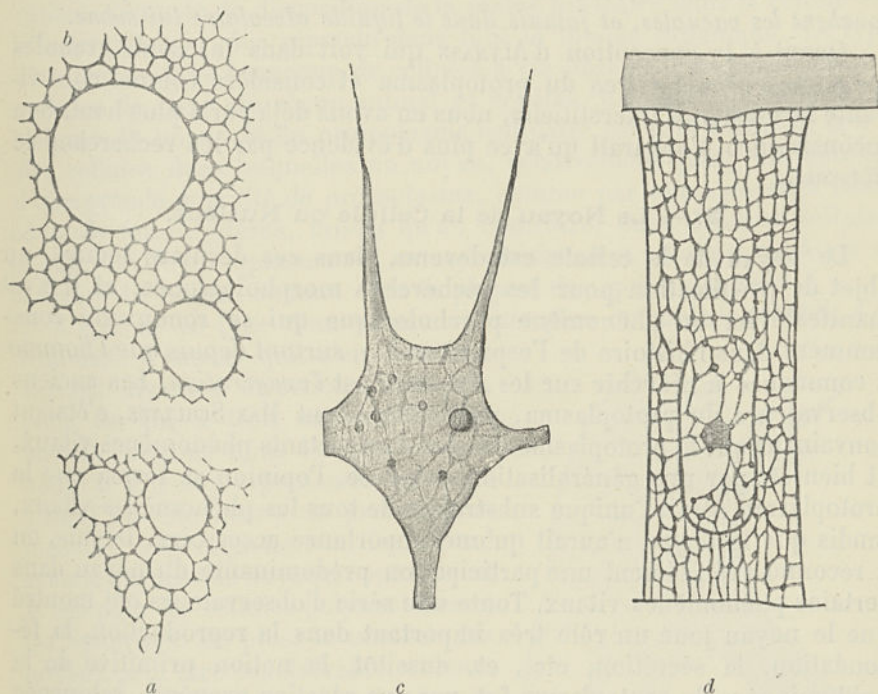


Fig. 29. — *a*, Structure spumeuse du protoplasma intra-capsulaire de *Thalassicola nucleata*; *b*, émulsion d'huile d'olive et de sucre de canne; *c*, structure du protoplasma dans une expansion pseudopodique d'un foraminifère (*milliola*); *d*, structure protoplasmique d'une cellule épidermique du lombric, d'après BÜRSCHLI.

aucun doute que les fines structures du protoplasma en question sont en réalité des structures spumeuses; c'est-à-dire qu'elles consistent en ceci, que dans une masse fondamentale homogène se trouvent incluses, en énorme quantité, des vacuoles extraordinairement fines, presque à la limite des objets perceptibles au microscope, et qui se touchent entre elles de si près que leurs parois ne forment qu'une lamelle relativement mince. BÜRSCHLI a, de plus, démontré cette structure spumeuse du protoplasma sur un si grand nombre de formes cellulaires les plus diverses (fig. 29 *a*, *e*, *d*), qu'on ne pourrait plus aujourd'hui en contester la large portée.

D'après toutes ces recherches récentes, nous pouvons maintenant

nous représenter de la manière suivante la fine texture morphologique du protoplasma. *Le protoplasma consiste en une masse fondamentale, dans certains cas homogène, mais le plus souvent finement structurée et offrant alors une texture spumeuse ou alvéolaire, masse dans laquelle se trouvent inclus, en plus ou moins grande quantité, des éléments figurés de nature très variée ou granules. Dans le protoplasma spumeux, les granules se trouvent toujours au niveau des angles et des arêtes par où se touchent les vacuoles, et jamais dans le liquide alvéolaire lui-même.*

Quant à la conception d'ALTMANN qui voit dans les seuls granules les parties élémentaires du protoplasma et considère comme non vivante la substance interstitielle, nous en avons déjà parlé plus haut. Son inconsistance n'apparaît qu'avec plus d'évidence par les recherches de BÜTSCHLI.

3. — Le Noyau de la Cellule ou Nucléus.

Le noyau de la cellule est devenu, dans ces derniers temps, un objet de prédilection pour les recherches morphologiques, et il s'est manifesté ici un phénomène psychologique qui se renouvelle constamment dans l'histoire de l'esprit humain, surtout depuis que l'homme a commencé à réfléchir sur les choses, c'est l'*exagération*. Les anciens observateurs du protoplasma, particulièrement MAX SCHULTZE, s'étaient convaincus que le protoplasma montre d'importants phénomènes vitaux, et bientôt, par une généralisation exagérée, l'opinion se forma que le protoplasma serait l'unique substratum de tous les phénomènes vitaux, tandis que le noyau n'aurait qu'une importance accessoire. Depuis, on a reconnu précisément une participation prédominante du noyau dans certains phénomènes vitaux. Toute une série d'observateurs ont montré que le noyau joue un rôle très important dans la reproduction, la fécondation, la sécrétion, etc., et, aussitôt, la notion primitive de la prédominance du protoplasma fut, par une réaction exagérée, retournée en sens inverse et transformée dans la conception de la prédominance du noyau. Comme nous le verrons dans un chapitre ultérieur, la vérité se tient ici, comme il arrive souvent, dans un juste milieu. Mais toute réaction est exagérée. Comme un pendule, les opinions oscillent d'abord d'un extrême à l'autre autour de la position de repos, et ce n'est qu'au bout d'un certain temps que le juste milieu est définitivement atteint. Toutefois, c'est grâce à ces recherches sur le noyau, que notre connaissance de cet élément de la cellule a pris une notable extension (1).

a. — Configuration du Noyau.

La configuration du noyau présente de nombreuses variétés dans les différentes cellules.

(1) Les résultats des recherches sur le noyau, particulièrement dans les cellules végétales, ont été réunis et brièvement résumés par A. ZIMMERMANN dans son livre : *Die Morphologie und Physiologie des pflanzlichen Zellkerns. Eine kritische Literaturstudie*. Léna, 1896.

La notion du noyau dérive de l'observation de ces formes cellulaires dans lesquelles, au milieu d'une masse protoplasmique diffuse, se trouve placé un seul noyau plus ou moins arrondi, se différenciant essentiellement du protoplasma circonvoisin par son pouvoir réfringent et sa consistance. Plus tard, on trouva que le noyau présente un contraste tranché avec le protoplasma, dans sa façon caractéristique de se comporter vis-à-vis de certains réactifs, en particulier les matières colorantes. Ce mode de disposition de la masse nucléaire dans la cellule est effectivement le plus répandu dans tout le monde organique. Le type s'en trouve dans beaucoup de cellules à vie libre et dans la plupart des cellules de tissu du règne animal et végétal. En outre, le rapport de volume du noyau et du protoplasma cellulaire est très variable. Il y a des cellules dans lesquelles un noyau, relativement petit, est entouré d'une grande quantité de protoplasma, comme par exemple chez beaucoup de foraminifères, tandis qu'au contraire, dans d'autres cellules, la quantité de protoplasma est extraordinairement minime vis-à-vis de la masse du noyau, comme chez la plupart des spermatozoïdes.

A côté de ce type d'un noyau unique plus ou moins arrondi, s'en trouvent d'autres qui s'en écartent suivant diverses directions. D'abord, pour ce qui a trait au nombre des noyaux; comme nous l'avons vu plus haut, il y a des organismes qui consistent en une masse de protoplasma indivise, dans laquelle sont inclus une grande quantité de noyaux, comme c'est le cas pour les cellules polynucléées et les Syncyties. De plus, le nombre des noyaux peut être considérable, et leurs dimensions si exigües, qu'on les trouve répandus dans tout le protoplasma comme une fine poussière, ainsi que GRUBER (1) l'a observé chez certains rhizopodes du port de Gênes, spécialement chez *Pelomyxa pallida* (fig. 30). Une telle division de la masse nucléaire a évidemment pour résultat d'en rendre la surface beaucoup plus grande que lorsque la même quantité en est rassemblée en un seul noyau, et cette circonstance est particulièrement importante au point de vue physiologique.

Mais ce principe de l'augmentation de surface arrive à se réaliser pour un noyau unique par des modifications de sa forme. On rencontre des formes qui présentent les écarts les plus variés et les plus étendus

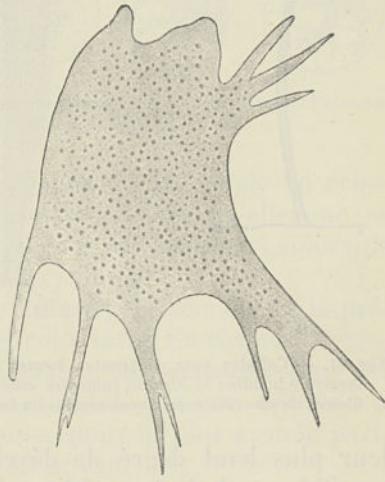


Fig. 30. — *Pelomyxa pallida*, rhizopode du golfe de Gênes, avec substance nucléaire finement divisée dans le protoplasma, d'après GRUBER.

(1) GRUBER : *Ueber einige Rhizopoden aus dem Genueser Hafen*. Dans : Bericht der naturforschenden Gesellschaft zu Freiburg i. B. Vol. IV. 1888.

d'avec la forme ronde typique. Des noyaux en forme de boudin, de ruban (fig. 31, *a*), de chapelet (fig. 31, *b*), sont notamment très répandus chez les infusoires ciliés. Encore plus loin dans ce sens et toujours d'après le principe de l'augmentation de surface, nous arrivons aux noyaux en forme d'étoile et ramifiés, tels que ceux que l'on rencontre dans certaines cellules du corps des insectes, et qui atteignent

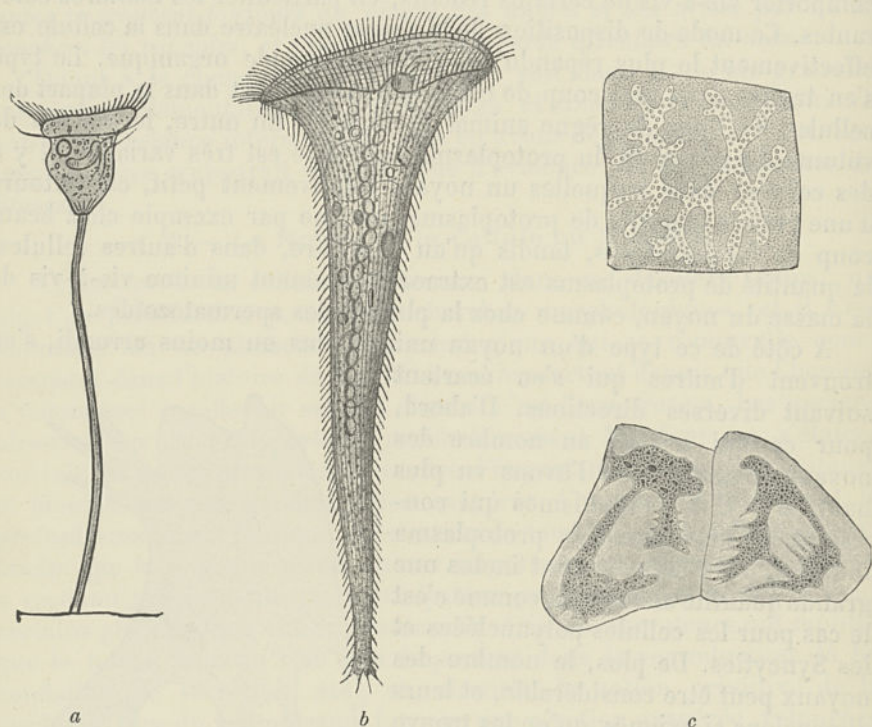


Fig. 31. — Cellules avec différentes formes de noyaux; *a*, *Vorticella*, infusoire cilié avec noyau en forme de boudin; *b*, *Stentor*, infusoire cilié avec noyau en forme de chapelet; *c*, cellules des glandes filaires de chenille avec noyau ramifié en forme de bois de cerf, d'après KORSCHULT.

leur plus haut degré de développement dans ces formes nucléaires ramifiées en bois de cerf des cellules des glandes filaires chez beaucoup de chenilles (fig. 31 *c*). Il est remarquable de voir que ce sont précisément les cellules sécrétantes, caractérisées par conséquent par une grande activité, qui mettent plus particulièrement en évidence le principe de la multiplication de surface du noyau par ramification.

b. — Substance du Noyau.

Pour ce qui est des caractères de la substance du noyau, ils donnent lieu aux mêmes considérations que le protoplasma. Le noyau n'est pas plus que le protoplasma une substance simple. C'est une production morphologique, un organoïde de la cellule, qui se compose de plusieurs

éléments différents, éléments qui peuvent être différenciés les uns des autres au microscope plus ou moins nettement suivant les cas, mais qui ne se rencontrent pas toujours réunis dans toutes les cellules. En raison de l'extrême petitesse de l'objet, il est parfois difficile de caractériser chacun de ces éléments d'une manière tranchée. Par suite, l'identité de maints éléments nucléaires d'une forme cellulaire avec ceux d'une autre forme ne peut pas toujours être mise hors de doute, et des recherches plus étendues sont encore nécessaires pour que nous parvenions à distinguer avec une complète certitude quels éléments nucléaires d'une cellule correspondent exactement à tels ou tels éléments d'une autre cellule. Toutefois, on peut déjà dès maintenant assez bien caractériser toute une série d'éléments nucléaires qui, semble-t-il, sont très largement répandus. Les substances que l'on trouve le plus constamment dans le noyau des différentes cellules sont les suivantes :

1° Le *suc nucléaire* représente la substance fondamentale liquide dans laquelle sont contenus tous les autres éléments figurés du noyau (fig. 32). Comme M. HEIDENHAIN, REINKE et KORSCHOLT l'ont montré récemment, le suc nucléaire présente dans beaucoup de cellules, pendant la vie, un aspect très finement granuleux.

2° La *substance nucléaire achromatique* forme dans cette substance fondamentale un échafaudage de fines trabécules caractérisées par ce fait, qu'elles ne se laissent pas plus que le suc nucléaire imprégner par les divers colorants typiques du noyau, comme carmin, hématoxyline, etc.

3° La *substance nucléaire chromatique* diffère précisément de la précédente par son affinité pour ces matières colorantes. En règle générale, elle est contenue sous forme de petits grains ou particules dans les travées de la substance achromatique, et c'est sur son aptitude à prendre les matières colorantes que repose, pour la plus grande part, notre connaissance de la fine structure du noyau.

4° Le *corpuscule nucléaire* (nucléole) est un granule homogène, le plus souvent unique dans le noyau, formé par une substance fortement réfringente, qui paraît proche parente de la substance chromatique. Comme la substance du nucléole prend régulièrement la matière colorante aussi bien que la substance chromatique, le corpuscule nucléaire a été considéré par beaucoup d'observateurs comme n'étant qu'une accumulation particulière de substance chromatique ; mais cette opinion n'est pas acceptable, en raison de ce que les deux substances se comportent différemment vis-à-vis de certains réactifs chimiques.

Toutes ces substances, auxquelles viendront peut-être encore s'en ajouter d'autres par une connaissance plus complète du noyau, se

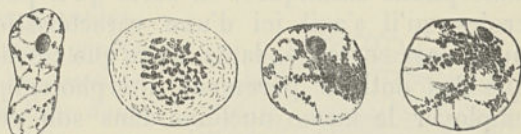


Fig. 32. — Différents noyaux des spermatocytes de l'ascaride du cheval, d'après HERTWIG.

trouvent dans les différentes cellules en quantité très variable. Tandis que maintes cellules contiennent l'une ou l'autre substance en grande quantité dans leur noyau, la même substance dans une autre cellule passe complètement à l'arrière-plan, et même certaines substances paraissent pouvoir faire complètement défaut dans beaucoup de noyaux. Les substances du noyau sont souvent entourées et limitées du protoplasma par une *membrane nucléaire* spéciale, mais qui n'est pas plus un élément général pour le noyau que la membrane cellulaire pour la cellule.

ZACHARIAS (1) et FRANK SCHWARZ (2) ont, dans ces derniers temps, cherché à remplacer par d'autres termes les noms usités jusqu'ici pour ces substances nucléaires. Ainsi la substance chromatique a reçu le nom de nucléine, l'achromatique celui de linine, la substance du nucléole celui de paranucléine ou pyrénine, le suc cellulaire celui de paralinine et la substance de la membrane nucléaire celui d'amphipyrénine. Il serait pourtant fâcheux que ces dénominations fussent adoptées dans le langage courant, car elles mènent facilement à des confusions avec des conceptions chimiques, en sorte qu'il pourrait en résulter l'erreur de croire qu'il s'agit ici d'une caractéristique chimique des éléments nucléaires correspondants, alors que ces derniers ne doivent comporter que des notions purement morphologiques. Que si nous voulions employer le terme nucléine dans son véritable sens chimique, nous mettrions par là la substance chromatique en opposition chimique avec les autres substances nucléaires, opposition qui, en réalité, n'existe pas sous cette forme, car ces autres substances nucléaires appartiennent aussi chimiquement à cette soi-disant nucléine dont elles ne représentent que des variétés. Il convient donc de conserver aux éléments morphologiques du noyau leurs noms primitifs, employés plus haut, et de ne pas y introduire une notion chimique.

Mais il est encore un phénomène intéressant relativement à la différenciation des substances nucléaires. C'est le fait qu'en dehors des substances qui se trouvent réunies dans la plupart des cas dans l'intérieur du noyau, il s'est produit aussi pour maintes cellules une différenciation de masses distinctes détachées dans le champ du protoplasma cellulaire, de telle manière que deux sortes de formes nucléaires entièrement différentes se trouvent exister côte à côte dans la même cellule. Cette disposition se réalise presque sans exception chez les Infusoires ciliés, qui, à côté d'un gros noyau, le *macronucleus*, formé principalement de substance chromatique, possèdent encore un ou plusieurs, parfois un grand nombre de ces noyaux accessoires ou *micronuclei* dans lesquels prédomine la substance achromatique. Pour admettre que les deux sortes d'éléments chez les infusoires correspondent réellement à deux substances nucléaires différentes, on se base sur les phéno-

(1) ZACHARIAS dans : Botanische Zeitung. Années 1881, 1882, 1883, 1885 et 1887.

(2) F. SCHWARZ : *Die morphologische und chemische Zusammensetzung des Protoplasmas*. Breslau, 1887.

mènes qui, d'après les remarquables recherches de R. HERTWIG (1), apparaissent dans la conjugaison de deux infusoires. Ici, le noyau principal se désagrège complètement dans le protoplasma et, par sa nouvelle disposition après la conjugaison, il se différencie de la substance du noyau accessoire. Tandis que chez les Infusoires ciliés cette condition de deux formes nucléaires différentes persiste durant toute la vie, pour une famille de Rhizopodes, les *Diffugiés*, il serait établi qu'une différenciation en deux sortes de noyaux n'apparaîtrait que pendant la période de conjugaison, pour faire place ensuite à une disposition uninucléée (2).

c. — Structure du Noyau.

Jetons encore pour terminer un regard rapide sur la structure du noyau : nous avons déjà vu que la substance achromatique forme dans la substance fondamentale du suc nucléaire granuleux un échafaudage, dans les travées et points nœuds duquel sont inclus la substance chromatique et les corpuscules nucléaires, absolument de la même manière que les éléments figurés, les granules, etc., sont renfermés dans les parois alvéolaires du protoplasma. La ressemblance est même poussée si loin dans certains cas, comme l'a montré BÜTSCHLI, que la substance achromatique offre dans le noyau la même structure alvéolaire que celle que possède dans la règle la masse fondamentale du protoplasma (fig. 33).

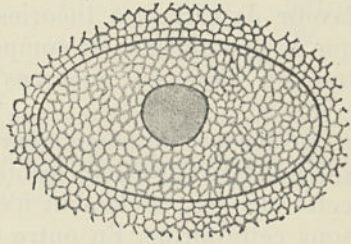


Fig. 33. — Structure alvéolaire dans le noyau d'une cellule ganglionnaire, d'après BÜTSCHLI.

Mais toutes ces structures ne sont caractéristiques que pour le stade désigné sous le nom d'état de repos de la cellule. Aussitôt que la cellule commence à se reproduire par division, des modifications tout à fait spéciales et très compliquées apparaissent dans la structure de la substance du noyau, modifications que nous analyserons plus tard dans un autre chapitre.

C. — Propriétés physiques de la Matière vivante.

1. — Consistance de la Matière vivante.

Bien que déjà les anciens cytologistes, comme SCHLEIDEN, MOHL et d'autres, se basant sur l'observation directe eussent considéré le contenu de la cellule comme liquide, lorsqu'ils comparaient sa consistance

(1) R. HERTWIG : *Ueber die Conjugation der Infusorien*. Dans : *Abhandlungen der Königlich bayrischen Akademie*. Munich, 1889.

(2) M. VERWORN : *Biologische Protistenstudien. II*. Dans : *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*, vol. L. 1890.

à celle du mucus, plus tard une opinion se fit jour à plusieurs reprises qui tendait à considérer le protoplasma comme formé d'une substance fondamentale solide. Cette opinion naquit d'abord de considérations purement théoriques. BRÜCKE (1), en particulier, pensait que le contenu de la cellule ne pouvait pas être une masse liquide, parce que les phénomènes vitaux ne sauraient être liés à un substratum liquide, mais supposent au contraire une « organisation » déterminée, organisation qui est incompatible avec les caractères d'un liquide. La manière de voir de BRÜCKE rallia bientôt plusieurs adhérents ; mais la constitution solide du contenu cellulaire parut surtout devoir être appuyée par la notion de la structure réticulée du protoplasma telle que la défendaient FROMANN et HEITZMANN. On croyait avoir trouvé dans le réticulum l'échafaudage solide à l'organisation duquel étaient liés les phénomènes vitaux. Mais sur ces entrefaites il fut reconnu que la structure réticulaire du protoplasma reposait sur une illusion d'optique, et ainsi l'hypothèse de la consistance solide du protoplasma fut de nouveau privée de tout fondement réel. Effectivement, étant donnés nos moyens actuels de recherche microscopique, il faut une forte dose de prévention en faveur de certaines théories insoutenables, pour se dissimuler le fait que le protoplasma se comporte physiquement comme un liquide, abstraction faite de quelques différenciations existant dans certaines cellules.

L'idée que les phénomènes vitaux ne peuvent avoir qu'un substratum solide, et qu'il est impossible qu'un élément liquide leur serve de base, cette idée non seulement n'est pas fondée, mais est même insoutenable sous cette forme. En outre qu'elle s'appuie sur une base inacceptable, elle est en contradiction avec les faits les plus faciles à observer. Il est, par exemple, complètement incompréhensible qu'avec une constitution en réseau plus ou moins rigide le protoplasma puisse posséder la faculté de se déplacer par un mouvement de courant, comme on l'observe facilement chez certaines cellules végétales et chez les amibes. Il est impossible qu'un réseau solide se prête à un tel courant, dans lequel les particules de sa masse se mélangent continuellement les unes avec les autres, comme on le voit nettement chez les amibes. Si, au premier abord, la théorie de la consistance solide ne paraît pas en contradiction avec la manière d'être des cellules à formes fixes, elle est absolument inconciliable avec les phénomènes que présentent les masses protoplasmiques nues.

La conception de la nature liquide du contenu cellulaire a été de nouveau, dans ces derniers temps, défendue avec énergie par différents observateurs, surtout BERTHOLD (2) et BÜTSCHLI (3), et c'est à peine si l'on

(1) BRÜCKE : *Die Elementarorganismen*. Dans : Wiener Sitzungsbericht. Année XLIV, 2^e partie, 1861.

(2) G. BERTHOLD : *Studien über Protoplasma-mechanik*. Leipzig, 1886.

(3) O. BÜTSCHLI : *Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma*. Leipzig, 1892.

trouverait quelqu'un de familiarisé avec les phénomènes vitaux, qui pût encore la méconnaître. Il suffit d'observer quelques-uns des phénomènes suivants pour être convaincu aussitôt de la consistance fluide du contenu cellulaire.

Avant tout, la preuve de la nature liquide du protoplasma se trouve dans les *phénomènes de mouvement* déjà mentionnés. Dans les trabécules protoplasmiques des cellules végétales et dans les pseudopodes des Rhizopodes, on aperçoit un mouvement de courant analogue à celui d'un fleuve dont l'eau coule tranquillement, courant tantôt plus

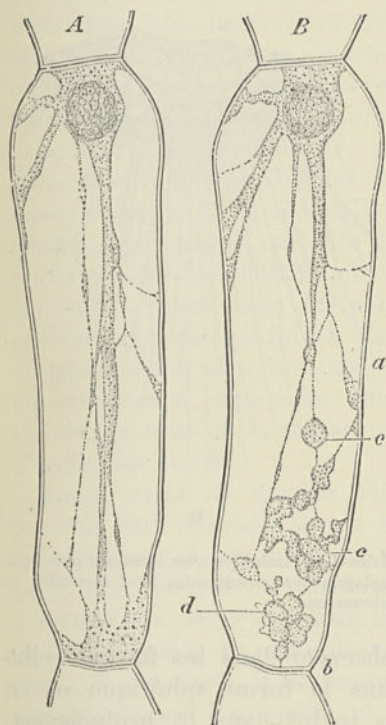


Fig. 35. — *Tradescantia*. Cellules d'un poil staminal. *A*, avec courant protoplasmique normal; *B*, la même cellule excitée par un courant d'induction. Le protoplasma s'est pelotonné en un certain nombre de globules le long des trabécules (*c*, *d*), d'après KÖHNE.

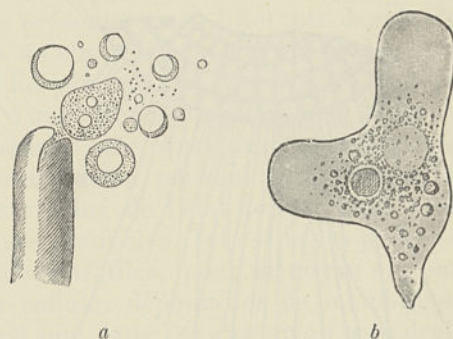


Fig. 34. — *a*, Utricule de *Vaucheria*; par une déchirure de son extrémité supérieure le protoplasma s'échappe au dehors et forme des globules arrondis, d'après PFEFFER; *b*, amibe avec une vacuole pâle et diverses petites gouttelettes grassieuses.

lent, tantôt plus rapide, et d'une intensité inégale dans les différents points, en sorte que ses particules se mélangent continuellement les unes aux autres, comme il est surtout facile de l'observer en suivant le mouvement des éléments figurés inclus dans la masse fondamentale du protoplasma, les granules, les gouttelettes de graisse, etc. Comment une masse fondamentale rigide pourrait-elle couler comme de l'eau dans le lit d'un fleuve?

Un autre fait qui démontre clairement la consistance fluide du protoplasma, est la formation en gouttelettes ou en boules des masses protoplasmiques qui s'échappent par une déchirure de la membrane cellulaire. Un bel exemple de ces agglomérations en forme de boules ou de gouttes nous est fourni par le protoplasma de l'algue *Vaucheria* (fig. 34. *a*). Mais on peut observer encore de telles agglomérations en boule dans les trabécules protoplasmiques en mouvement de cellules

végétales complètement indemnes, lorsque celles-ci, par exemple, sont traversées par un courant électrique. Le protoplasma s'amasse alors en sphérules et en petits fuseaux qui, lorsqu'on interrompt le courant, s'étendent de nouveau en long, mélangent leur substance et sont repris par le mouvement circulatoire (fig. 35). Semblable fait s'observe pour les pseudopodes filamenteux de beaucoup de rhizopodes marins, lorsqu'on leur imprime des secousses fortes ou prolongées (fig. 36), et de même pour beaucoup d'autres objets.

Un troisième ordre de phénomènes qui indiquent la consistance

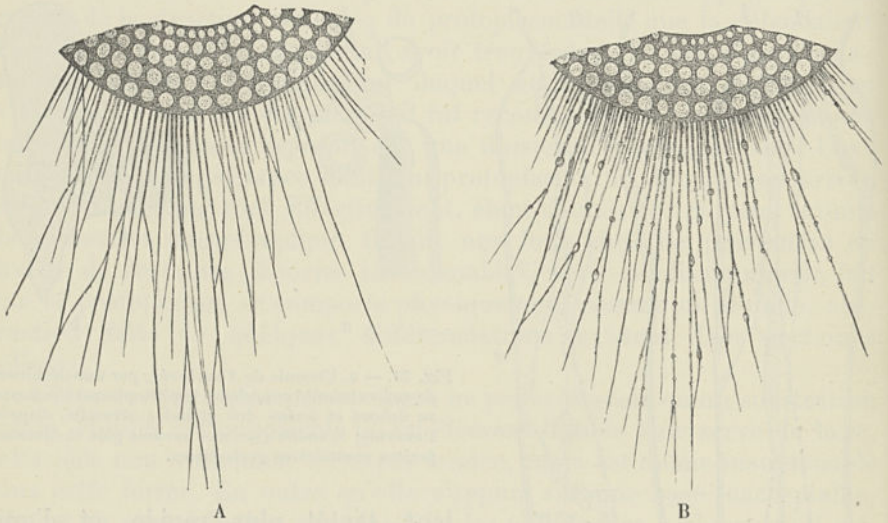


Fig. 36. — *Orbitolites*. Partie du disque calcaire multiloculaire du foraminifère avec filaments pseudopodiques en extension. A, à l'état tranquille; B, le protoplasma des pseudopodes s'est rassemblé en globules et en fuseaux à la suite d'excitation par fortes secousses.

fluide du protoplasma et que l'on peut observer dans les formes cellulaires les plus différentes, consiste dans la forme sphérique ou en goutte que prennent les amas liquides inclus dans le protoplasma, comme par exemple les soi-disant vacuoles, les gouttelettes de graisse, d'huile, etc., qui apparaissent disséminées çà et là dans le protoplasma, s'accroissent, et dans certaines conditions peuvent disparaître de nouveau (fig. 34, b). Si la masse fondamentale du protoplasma était solide, il serait incompréhensible que ces gouttelettes de liquide, de grosseur très différente, prissent précisément toujours la forme sphérique et conservassent cet aspect lorsqu'elles s'accroissent. La forme sphérique de ces inclusions n'est explicable mécaniquement que si le milieu environnant exerce une pression égale de tous côtés et se déprime dans une égale mesure, c'est-à-dire s'il est lui-même liquide.

On trouverait en nombre illimité de tels phénomènes, compatibles seulement avec le caractère fluide du protoplasma. Mais ceux que nous

avons cités suffisent amplement pour montrer que les phénomènes vitaux peuvent très bien être liés à un substratum liquide. D'ailleurs les états fluide et solide de la matière ne sont pas séparés l'un de l'autre par une limite tranchée, mais bien au contraire reliés par des transitions insensibles. D'après nos conceptions physiques actuelles, la différence entre les états gazeux, liquide et solide de la matière, repose seulement en ceci, que les molécules sont animées d'un mouvement rapide dans le premier cas, un peu plus faible dans le second et encore moindre dans le dernier cas. Par conséquent, puisqu'il n'existe entre eux qu'une différence graduelle, il est impossible de leur assigner une limite tranchée. La matière vivante présente aussi différents degrés de mobilité des particules, c'est-à-dire qu'elle est formée d'un liquide plus ou moins épais suivant les cas. En général elle possède la consistance et la mobilité de l'albumine d'œuf crue; cependant elle acquiert aussi une certaine fermeté, et même, dans quelques cas, certaines différenciations persistantes du protoplasma peuvent avoir la consistance d'une molle gelée déjà très voisine de l'état solide, mais sans perdre cependant la mobilité de leurs particules. Tel est le cas pour les fibres musculaires, les fouets et cils vibratiles, pour le noyau et pour la couche superficielle de maintes cellules dépourvues de membrane, par exemple les infusoires. Ce n'est que dans ces cas qu'on a le droit de parler d'une structure un peu plus solide. Cependant ces caractères de consistance visqueuse sont toujours limités localement dans la cellule; le reste de la masse cellulaire présente toujours les propriétés d'un liquide fluide.

Enfin, nous ne devons pas oublier que dans cette masse liquide peuvent être déposés toutes sortes d'éléments figurés de différentes consistances, et que nous n'avons donc pas affaire à un liquide *homogène*, mais bien à un *mélange*, ou, comme le dit BERTHOLD, à une « émulsion ». Pour ce motif, il paraît aussi inadmissible de parler d'un *état d'agrégation* du protoplasma, comme l'ont fait beaucoup d'observateurs. Strictement, il ne saurait être question d'un agrégat que pour une substance homogène et non pour un mélange contenant des substances qui possèdent, elles-mêmes, les états d'agrégation les plus différents.

La nature fluide de la matière vivante représente sa propriété physique la plus importante. Elle suppose que cette substance doit être soumise aux lois physiques des liquides. Aussi verrons-nous, contrairement à l'hypothèse qui considère les processus vitaux comme compatibles avec une organisation *solide*, que précisément les phénomènes de la vie ne peuvent se comprendre qu'avec la supposition d'un état plus ou moins *liquide* de leur substratum, c'est-à-dire d'un état dans lequel les particules matérielles sont plus ou moins *mobiles*. Les formations qui, comme les tendons, les fibres conjonctives, les cellules épidermiques, la substance des os, des cartilages, etc., possèdent une

consistance rigide, ne montrent jamais aucun phénomène vital actif, et l'ancien adage : *Corpora non agunt nisi soluta*, s'il est contestable dans sa généralité, s'applique absolument à la matière vivante.

2. — Poids spécifique de la Matière vivante.

Parmi les propriétés physiques de la matière vivante, son poids spécifique présente une notable importance pour l'intelligence de certains phénomènes vitaux. Si l'on projette dans de l'eau distillée des cellules de différentes sortes ou des fragments de tissus aussi homogènes que possible, on observe à peu près généralement qu'ils tombent au fond. Il en résulte donc que *le contenu cellulaire, pris en bloc, a en général un poids spécifique supérieur à celui de l'eau*, c'est-à-dire supérieur à 1. Dans ces derniers temps, JENSEN (1) a déterminé d'une façon un peu plus précise le poids spécifique de l'infusoire cilié uni-cellulaire *Paramecium aurelia*, et cela de la manière suivante. On sait qu'on peut élever le poids spécifique d'un liquide par addition de sels solubles, et le graduer très finement par augmentation de la concentration. JENSEN plaçait donc des Paramécies dans une solution faible de carbonate de potassium dont il élevait graduellement la concentration, jusqu'à ce que ces organismes, au lieu de tomber au fond du récipient, se maintinssent au contraire au milieu du liquide, indice que la solution possédait alors le même poids spécifique que le corps des Paramécies. Alors, à l'aide d'un aréomètre, il déterminait la densité de la solution, et il se trouva ainsi que le corps cellulaire des Paramécies possédait un poids spécifique d'environ 1,25. En général, le poids spécifique de la matière vivante ne doit pas présenter une valeur beaucoup plus élevée. Autant que l'indique jusqu'ici l'expérience, il s'agit toujours de valeurs qui ne sont guère plus élevées que 1.

Il y a seulement certains cas où le poids global des cellules s'écarte de ces conditions générales, où *la cellule prise en bloc a un poids spécifique plus petit que 1*. Ces cas s'expliquent sans plus de façons, si nous nous rappelons que le protoplasma n'est pas une substance homogène. Représentons-nous, par exemple, des cellules renfermant des gouttes de graisse dans leur substance fondamentale; quoique cette dernière ait une densité supérieure à celle de l'eau, il deviendra possible que la cellule, dans sa totalité, possède un poids spécifique moindre, si l'accumulation de la graisse, dont la densité est notablement inférieure à celle de l'eau, atteint une telle importance qu'elle dépasse le poids du reste du corps protoplasmique. Tel est en effet le cas pour les cellules graisseuses du tissu conjonctif sous-cutané de l'homme et de beaucoup d'animaux; aussi ces tissus surnagent-ils lorsqu'on les jette dans l'eau. Les hommes à tissu adipeux très développé ont, pour ce motif, de moindres efforts à faire que les maigres, dans la natation, pour se sou-

(1) PAUL JENSEN : *Die absolute Kraft einer Flimmerzelle*. Dans : Pflüger's Archiv, vol. LIV, 1893.

tenir sur l'eau. D'autres substances encore jouent le même rôle que la graisse dans le corps cellulaire, et avant tout les bulles gazeuses qui peuvent, suivant les circonstances, en abaisser énormément le poids spécifique, comme cela se rencontre par exemple chez maints rhizopodes d'eau douce porteurs d'une coquille (*Arcella, Difflugia*).

Il résulte de ces faits que la cellule peut par l'accumulation de matières plus légères ou plus lourdes diminuer ou augmenter son poids spécifique, suivant les circonstances, et par cet artifice, sans autre besoin d'organes quelconques de locomotion, s'élever ou s'abaisser activement dans l'eau; et c'est là une propriété qui est d'une très grande importance pour la vie de certains organismes dans maintes conditions, par exemple lorsqu'à l'endroit où ils se trouvent, les conditions vitales deviennent défavorables. *Mais dans tous les cas où les cellules acquièrent un poids spécifique inférieur à celui de l'eau, ce sont toujours des éléments spéciaux, et jamais la totalité du protoplasma qui leur donnent cette densité moindre.* La masse fondamentale du protoplasma paraît toujours être un peu plus dense que l'eau.

3. — Propriétés optiques de la Matière vivante.

Si pour terminer, nous jetons un coup d'œil rapide sur les propriétés optiques de la matière suivante, nous voyons que le protoplasma est, dans la plupart des cas, tout à fait incolore ou grisâtre, transparent en couches minces, lorsqu'il ne renferme pas d'enclaves d'éléments figurés, opaque en couches épaisses, et qu'il réfracte la lumière un peu plus que l'eau.

Quant aux cas particuliers, on trouve que les diverses formes de matière vivante se comportent différemment suivant les caractères de leurs éléments constituants. Certains éléments figurés, tels que gouttelettes de graisse, gouttes d'eau, grains de chlorophylle, peuvent être intensivement colorés, de telle sorte que les cellules dans lesquelles ils se trouvent en grande abondance, paraissent teintées en jaune, en rouge, en vert, etc., comme par exemple dans les tissus végétaux. De même le pouvoir réfringent de chaque élément est variable, celui des gouttes d'eau dans les vacuoles est moindre, celui des gouttes de graisse est plus considérable que le pouvoir réfringent de la substance fondamentale. Analyser tous les cas particuliers nous conduirait trop loin, mais il est intéressant de considérer de plus près sous ce rapport une forme de matière vivante, la substance dite contractile, c'est-à-dire cette substance qui est capable de certaines modifications de forme (contraction), comme le protoplasma amiboïde, les cils vibratiles et les fibres musculaires.

Déjà, dans la première moitié de ce siècle, BOECK découvrit que certains éléments de la fibre musculaire striée possèdent la double réfraction, c'est-à-dire ont le pouvoir de décomposer un rayon lumineux en deux rayons, dont chacun se propage avec une rapidité différente; et cette propriété de la substance musculaire fut, plus tard,

soumise à des recherches plus précises, particulièrement de la part de BRÜCKE. Depuis, ENGELMAN (1) a observé que, non seulement les couches de muscles striés, mais en général toute substance contractile différenciée en fibres, comme les cellules musculaires lisses et striées, les fibres contractiles ou myoïdes du corps des Infusoires, de même que les cils vibratiles et les flagella de toutes les cellules ciliées, possèdent une biréfringence positive suivant un axe, et cela de telle sorte que leur axe optique coïncide avec la direction des fibres. Ces faits tendent à prouver que la structure moléculaire de toutes ces formations fibrillaires ne doit pas être la même dans la direction des fibres que dans toutes les autres directions, conséquence qui ne manque pas d'importance pour l'intelligence des phénomènes de la contraction. Pour le protoplasma nu et contractile des Rhizopodes, par exemple des amibes, ENGELMANN n'a pu décèler la double réfraction. Ce n'est que pour les Pseudopodes droits et rayonnés de *Actinospherium Eichornii*, élégant Rhizopode d'eau douce, qu'il observa la double réfraction; mais il est très vraisemblable que cette dernière ne provient pas ici du protoplasma contractile, mais bien des rayons rigides qui se trouvent comme organes de soutien dans l'axe des Pseudopodes, et n'ont par conséquent rien à faire avec la contraction.

D. — Propriétés chimiques de la Matière vivante.

1. — Éléments organiques.

Pour dissiper les dernières obscurités qui enveloppent encore la composition de la matière vivante, et pour parfaire la base sur laquelle doit s'élever notre conception des phénomènes vitaux, il nous faut faire appel à la chimie; car, de toutes les sciences de la Nature, la chimie est celle qui pénètre le plus profondément dans la composition de la matière, puisqu'elle pousse l'analyse jusqu'aux plus petits éléments, les atomes. Comme on le sait, la chimie en est arrivée à reconnaître que toute la multitude des formes du vaste monde de la matière est composée d'atomes d'un petit nombre de corps, relativement simples, c'est-à-dire de corps dont la décomposition n'a pu encore jusqu'ici être poussée plus loin. Mais bien qu'on n'ait pas encore réussi jusqu'à présent, par les moyens analytiques de la chimie, à décomposer les soixante-huit éléments chimiques, et bien qu'on ne puisse pas démontrer expérimentalement qu'ils soient formés de substances encore plus simples, cependant aucun chimiste ne met en doute qu'en réalité ces éléments ne représentent aucunement les dernières unités. Conformément à cette manière de voir, on a déjà plusieurs fois entrepris de classer les éléments dans une relation génétique, et cherché à établir

(1) TH. W. ENGELMANN : *Contractilität und Doppelbrechung*. Dans : Pflüger's Archiv für die gesammte Physiologie, vol. XI, 1875.

que la parenté qui se manifeste dans l'analogie des caractères chimiques des éléments isolés et de leurs combinaisons, est une parenté naturelle provenant d'une descendance directe de ces corps les uns des autres. Quelques savants, en particulier MENDELEJEFF, LOTHAR MEYER et, plus récemment, GUSTAV WENDT et PREYER, en s'appuyant principalement sur le poids atomique des éléments et la ressemblance présentée par certains d'entre eux, quant à leurs propriétés et aux caractères de leurs combinaisons, ont été assez heureux dans leur tentative pour réaliser déjà la découverte d'éléments supplémentaires jusque-là inconnus, dont ils avaient prédit l'existence d'après les vides particuliers que présentait leur tableau génétique. D'après WENDT (1) et PREYER (2), les éléments dans le cours de l'évolution du globe, se sont développés par condensation graduelle d'un seul élément originel, l'hydrogène, de telle sorte que les éléments à poids atomique plus élevé dérivent des éléments à poids atomique inférieur, et que tous, en dernière analyse, descendent de l'hydrogène, l'élément qui possède le poids atomique le plus faible. Toutefois, c'est ici où cesse la théorie scientifique, et où commence le règne de l'hypothèse. Si l'hydrogène représente réellement la dernière unité et quel rapport existe entre ses atomes pondérables ou atomes de masse avec l'éther impondérable dont la physique croit devoir admettre l'existence d'après les phénomènes de la lumière et de l'électricité, c'est ce que nous ne savons point encore.

Mais limitons-nous au monde de la matière pondérable auquel appartient la matière vivante, comme tous les autres corps; une analyse chimique élémentaire nous montre que, parmi les 68 corps simples qui entrent dans la composition de la matière en général, on ne trouve que le petit nombre de 12 éléments constants dans la matière vivante. Ces 12 éléments, qui se rencontrent dans toute cellule, sont :

Noms :	Symboles :	Poids atomiques :
Carbone	C	12
Azote	Az	14
Soufre	S	32
Hydrogène	H	1
Oxygène	O	16
Phosphore	P	31
Chlore	Cl	35
Potassium	K	39
Sodium	Na	23
Magnésium	Mg	24
Calcium	Ca	40
Fer	Fe	56

(1) GUSTAV WENDT : *Die Entwicklung der Elemente*. Berlin, 1891.

(2) W. PREYER : *Die organischen Elemente und ihre Stellung im System*. Wiesbaden, 1891. — Du même : *Das genetische System der Elemente*. Dans : *Naturwissenschaftliche Wochenschrift*, vol. VI, n° 52, 1891, et vol. VII, nos 1, 2 et 3, 1892.

A côté de ces éléments organiques *généraux*, il y a encore un petit nombre d'éléments *spéciaux* qui ne se trouvent pas dans toutes les cellules mais qui se rencontrent seulement à l'état sporadique. Ce sont :

Noms :	Symboles :	Poids atomiques :
Silicium	Si	28
Fluor	Fl	19
Brome	Br	80
Iode	I	127
Aluminium	Al	27
Manganèse	Mn	55

Parmi ces derniers, le silicium paraît largement répandu, le fluor moins, tandis que les autres, dont la présence est aussi très restreinte, (avec quelques métaux existant parfois à l'état de traces dans la matière vivante, comme le cuivre), ne possèdent peut-être aucune importance dans les processus vitaux des organismes où ils ont été observés.

Mais aucun de tous ces éléments n'est limité exclusivement à la nature organique.

Le carbone se trouve lié à l'oxygène, comme acide carbonique dans l'air, et en grande masse sous forme de carbonate de chaux dans les sédiments calcaires.

L'hydrogène, combiné également à l'oxygène, recouvre sous forme d'eau la plus grande partie de la surface de la terre.

L'oxygène se trouve soit à l'état de liberté comme gaz dans l'air atmosphérique, qui en renferme environ 21 0/0, soit en combinaison avec un grand nombre d'autres éléments.

L'azote existe de même, soit à l'état libre dans l'air pour 79 0/0 environ, soit aussi en combinaison avec l'oxygène et l'hydrogène, dans l'ammoniaque, l'acide nitrique et les nitrates.

Le soufre est largement répandu en combinaison avec l'oxygène, sous forme de sulfates.

Le phosphore se comporte de même et se trouve partout sous forme de phosphates alcalins et terreux.

Le chlore est extrêmement répandu, lié au sodium dans le sel marin.

Le potassium se rencontre lié au chlore, comme chlorure de potassium, et en combinaison avec des acides sous forme de nitrates, sulfates, phosphates de potasse.

Le sodium se montre partout à la surface du globe, principalement comme chlorure de sodium ou sel de cuisine, dans la mer à l'état dissous aussi bien que dans la terre sous forme d'énormes dépôts sédimentaires.

Le magnésium accompagne régulièrement le potassium et le sodium et se rencontre sous les mêmes combinaisons que ceux-ci, comme

chlorure de magnésium, carbonate, sulfate et phosphate de magnésie.

Le calcium, sous forme de carbonate, silicate, sulfate, phosphate de chaux, compose les énormes couches des sédiments calcaires.

Le fer est extraordinairement répandu à la surface de la terre sous forme de combinaisons sulfurées, aussi bien que d'oxydes et de sels.

Le silicium se montre presque exclusivement en combinaison avec l'oxygène sous forme d'acide silicique et de silicates dans les roches plutoniques.

Le fluor se trouve principalement en combinaison avec le calcium sous forme de spath-fluor.

Le brome et l'iode existent à l'état de bromures et iodures de sodium et de potassium dans beaucoup de dépôts salins, aussi bien que dans l'eau de mer.

L'aluminium est un élément répandu sur tout le globe dans sa combinaison avec l'oxygène comme argile, et celle-ci en combinaison avec l'acide silicique comme feldspath.

Le manganèse enfin, de même que tous les autres métaux qu'on rencontre accidentellement dans certains organismes, se trouve sous forme d'oxydes, de combinaisons sulfurées et de différents sels dans les roches.

Cet aperçu nous montre déjà que tous les éléments organiques entrent aussi dans la composition des corps inorganiques de la surface du globe. Or, comme l'analyse chimique élémentaire de la matière vivante conduit d'autre part à ce résultat qu'en dehors de ces éléments il n'en existe aucun autre dans l'organisme, il en découle ce fait important, qu'il ne saurait être question d'une substance vitale élémentaire, pas plus que d'une force vitale spéciale. *Les termes de « éther vital », de « spiritus animalis », de « matière vitale », etc., dont l'ancienne physiologie était si prodigue, ont donc, avec les progrès réalisés à notre époque par la chimie analytique, complètement disparu aujourd'hui de la science de la vie, et on sait que la matière vivante ne se compose d'aucun autre élément chimique que ceux du monde des corps inanimés.*

Il est cependant encore un fait digne de remarque, c'est que les quelques éléments organiques généraux ne se trouvent pas dispersés çà et là d'une manière confuse dans le système naturel, mais qu'ils y occupent une position déterminée, en ce qu'ils se présentent dans leur ensemble comme éléments à poids atomique très faible. On peut donc en tirer, avec la plus grande vraisemblance, la conclusion que les éléments organiques dans le cours du développement de la matière se sont formés de très bonne heure par condensation, que par conséquent ils existaient déjà à un stade très précoce du développement de notre système planétaire, à une époque où d'autres éléments, comme par exemple les métaux lourds, ne s'étaient pas encore formés.

2. — Les Combinaisons chimiques de la Cellule.

Pour arriver à connaître la constitution chimique de la matière vivante, il nous faut commencer par tuer celle-ci. Si paradoxal que cela paraisse, c'est pourtant, provisoirement, le seul moyen qui nous permette de parvenir à la connaissance du chimisme de la vie, et il nous faut encore laisser sans réplique la mordante raillerie à laquelle se livre MÉPHISTOPHÈLES devant l'écolier au sujet de cette pratique de la chimie physiologique. En fait, il n'est pas possible par les méthodes de la chimie, d'analyser la matière vivante sans la tuer. Tout réactif chimique mis en contact avec elle la détruit et la modifie, et ce que nous soumettons alors à l'analyse n'est plus de la matière vivante, mais bien un cadavre, une substance qui possède des propriétés complètement différentes. Ce n'est donc que par un raisonnement *a posteriori* que nous pouvons conclure des conditions chimiques trouvées sur le cadavre à celles qui existent dans le corps vivant, et nous faire une idée de la chimie de ce dernier; mais, cette conclusion, nous ne pouvons que rarement en vérifier la justesse expérimentalement sur l'objet vivant, et c'est cette circonstance qui seule est cause de l'extrême lenteur du progrès de nos connaissances relatives au chimisme des processus vitaux. Il est clair que, dans cet état de choses, la plus grande circonspection est nécessaire pour ce transport des résultats fournis par un organisme mort aux conditions réunies chez le vivant, et que nous ne devons jamais perdre de vue que les conditions chimiques d'un organisme vivant présentent des différences tranchées d'avec celles de son cadavre.

Si, d'une part, nous sommes persuadés qu'entre les *substances élémentaires* qui composent la matière vivante et celles qui constituent les corps bruts, il n'existe aucune différence essentielle, et que par conséquent il ne se trouve point dans le monde organique d'élément vital particulier, cependant, d'autre part, nous voyons qu'une partie des éléments s'unit dans la matière vivante en combinaisons tout à fait spéciales, caractéristiques seulement pour cette dernière, et ne se rencontrant jamais dans la Nature inanimée. Ainsi nous avons dans la matière vivante, à côté de combinaisons chimiques qui se rencontrent aussi dans la Nature inanimée, des groupements atomiques spécifiques pour la matière organique.

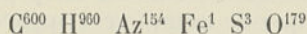
Une grande partie de ces combinaisons organiques, et précisément parmi elles celles qui possèdent la plus grande importance pour la matière vivante, ont une constitution si complexe que la chimie n'est pas encore parvenue jusqu'ici à élucider les rapports de position dans l'espace présentés par les atomes dans leurs molécules, c'est-à-dire dans ces dernières particules qui offrent encore les propriétés de la matière prise en masse, quoique cependant on soit arrivé à connaître

d'une façon un peu plus précise la composition pour 100 de la molécule en atomes des éléments.

Trois groupes principaux de corps chimiques, avec leurs produits de transformation, différencient la matière vivante d'avec la substance des corps bruts : Ce sont les matières *albuminoïdes*, les *graisses* et les *hydrates de carbone*. Parmi ces trois groupes, il n'y a que les matières albuminoïdes et leurs dérivés qui puissent être démontrés avec certitude d'une manière constante dans toutes les cellules, de telle sorte qu'on doit les opposer en tant que produits essentiels ou généraux à l'ensemble des produits organiques spéciaux de la matière vivante.

a. — Matières albuminoïdes.

Le rôle le plus important dans la composition de la matière vivante est rempli par les matières albuminoïdes (ou protéiques), ces corps qui sont absolument indispensables pour la vie de tout être habitant actuellement la surface du globe, et dont la masse constitue l'élément principal de toutes les combinaisons organiques de la cellule. Ces substances renferment sans exception du carbone, de l'hydrogène, du soufre, de l'azote et de l'oxygène, parmi lesquels l'azote est l'élément qui les caractérise spécialement et les sépare des deux autres groupes de corps organiques, les hydrates de carbone et les graisses, de telle sorte qu'on a opposé les albuminoïdes comme corps azotés aux composés dépourvus d'azote. Nous ne connaissons pas encore la constitution stéréochimique de la molécule d'albumine, mais nous savons, par une série d'analyses dans lesquelles cette molécule a été décomposée en un grand nombre de molécules encore elles-mêmes très compliquées, qu'elle doit être extrêmement complexe, et que, tout en ne contenant que cinq éléments C, H, Az, S et O, elle renferme cependant un nombre d'atomes qui souvent dépasse 4.000. PREYER (1) a le premier, en 1866, fait une analyse de l'hémoglobine, cette matière albuminoïde qui donne au sang et spécialement aux globules rouges leur couleur caractéristique, et qui joue dans l'organisme un rôle d'une extrême importance pour le transport de l'oxygène des poumons aux cellules des tissus. PREYER a trouvé la composition suivante à la molécule d'hémoglobine :



et bien que cette formule ait d'abord excité l'étonnement, une série d'analyses a depuis lors fourni des résultats complètement semblables (2).

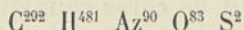
De même, d'après les recherches de GRÜBLER (3), la composition de

(1) PREYER : *De Hæmoglobino observationes et experimenta*. Dissertation. Bonn, 1866.

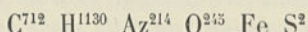
(2) Voyez BUNGE : *Lehrbuch der physiologischen und pathologischen Chemie*. 2^e édition. Leipzig, 1889.

(3) GRÜBLER : *Ueber ein krystallinisches Eiweiss der Kürbissamen*. Dans : *Journal für praktische Chemie*, vol. XXIII, 1891.

l'albumine cristallisée qui se rencontre dans les graines de courge serait représentée par la formule :



ZINOFFSKY (1) trouva pour l'hémoglobine retirée du sang de cheval une formule encore plus élevée que celle de PREYER, soit :



et des formules d'une constitution aussi complexe ont été proposées aussi pour l'albumine du blanc d'œuf. Il résulte de toutes ces analyses *que la molécule d'albumine, en raison de la quantité d'atomes qu'elle renferme, doit avoir d'énormes dimensions.*

Cette grande dimension de la molécule explique l'importante propriété que possèdent les matières albuminoïdes *de ne point diffuser, même à l'état de solution, à travers les membranes animales ou le parchemin artificiel, contrairement à ce qui a lieu pour d'autres corps.* Si l'on place

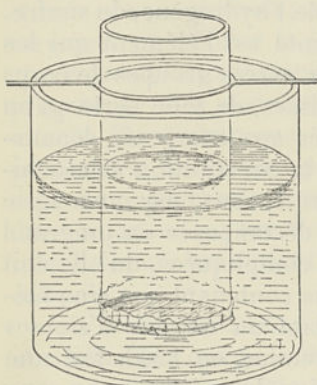


Fig. 37. — Dialyseur.

dans un large tube de verre dont l'ouverture inférieure est garnie d'une membrane ou mieux d'une feuille de parchemin (fig. 37), une solution de sel marin ou de tout autre sel soluble dans l'eau, et si l'on suspend ce tube dans un cristalliseur rempli d'eau distillée, on trouve au bout de peu de temps que la concentration saline a diminué notablement dans le tube de verre, tandis que l'eau du récipient extérieur a acquis alors une teneur en sel aussi élevée que dans le tube intérieur. Par conséquent, le sel a diffusé du tube dans l'eau extérieure à travers la membrane jusqu'à ce que la concentration saline se soit égalisée dans les deux liquides.

Mais si au lieu de sel on emploie une solution d'albumine d'œuf, préparée en mélangeant bien intimement un blanc d'œuf avec environ 100 centimètres cubes d'eau et filtrant, on peut laisser cette solution dans le dialyseur, ainsi que se nomme cet appareil, pendant des heures et des jours, sans qu'une trace d'albumine diffuse du tube dans l'eau extérieure. Ce phénomène s'explique très simplement par la grandeur de la molécule d'albumine. Celle-ci est si volumineuse qu'elle ne peut passer à travers les pores extrêmement fins de la membrane, tandis que les petites molécules de sels n'éprouvent, sous ce rapport, aucun obstacle. Cette propriété a d'ailleurs une certaine importance pour les recherches chimiques sur les albuminoïdes, car on peut toujours facile-

(1) ZINOFFSKY : *Ueber die Grösse des Hämoglobinmoleküls.* Dans : *Zeitschrift für physiologische Chemie*, vol. X, 1885.

ment par la dialyse débarrasser ces matières de tous les sels qui les accompagnent dans leurs solutions.

Le fait que les albuminoïdes et une série d'autres substances qui se comportent de même, ne diffusent pas à travers les membranes, a conduit à l'hypothèse que ces corps, contrairement aux substances qui traversent les membranes, ne forment pas de véritables solutions, mais se dissolvent seulement en apparence dans l'eau. Leur apparente solubilité ne serait, en réalité, qu'une aptitude très prononcée à subir un gonflement. En fait, les albuminoïdes à l'état sec possèdent la propriété d'absorber de très grandes quantités d'eau et, par là, de se gonfler de plus en plus. GRAHAM (1) a déjà, en 1861, opposé ces matières sous le nom de « substances colloïdes » aux corps dits « cristalloïdes »



Fig. 38. — Cristaux d'hémoglobine. I, de l'homme; II, du cobaye; III, de l'écureuil, d'après KIRKES.

et depuis, cette distinction a été généralement adoptée et est devenue traditionnelle. Les colloïdes ne pourraient subir qu'un gonflement et ne cristalliseraient pas; les cristalloïdes, par contre, seraient réellement solubles et pourraient cristalliser. Mais une démarcation aussi tranchée est à peine admissible. D'une part, en effet, il existe des matières albuminoïdes *qui peuvent former de véritables cristaux*, comme l'albumine déjà mentionnée des graines de courge, comme celle des grains d'aleurone très répandue dans les graines et comme aussi l'hémoglobine des globules rouges du sang. Si, par exemple, on agite pendant quelque temps avec un peu d'éther du sang défibriné de cobaye, de manière que l'hémoglobine diffuse de la substance des globules rouges dans le liquide sanguin, et si on laisse évaporer lentement une goutte de ce liquide sur une lamelle de verre, on voit se séparer peu à peu de très élégants cristaux en forme de tétraèdres, qui sont composés d'hémoglobine pure. D'autre part, les matières albuminoïdes, sous l'action de certains réactifs, subissent des *modifications* telles qu'elles *deviennent capables de diffuser à travers les membranes*, sans perdre cependant par là leurs propriétés chimiques caractéristiques. Ces modifications que les albuminoïdes éprouvent, par exemple, sous l'influence des sucs digestifs de l'estomac et du pancréas dans l'organisme,

(1) GRAHAM, dans : Philosophical transactions, vol. CLI, 1^{re} partie, 1861.

sont désignées sous le nom de *peptones*, et on sait qu'elles prennent naissance par dédoublement de la molécule d'albumine avec absorption d'eau, en sorte qu'elles représentent les hydrates de la matière albuminoïde originelle. De ce fait découle une conséquence importante. Puisque la molécule d'albumine, primitivement non dialysable en raison de son énorme dimension, est dédoublée par la peptonisation en molécules de peptone qui sont beaucoup plus petites et par là dialysables, mais qui ont conservé, au point de vue chimique, les propriétés des albuminoïdes, il en résulte *que la molécule d'albumine n'est pas une molécule simple, mais bien une molécule polymérisée, c'est-à-dire qu'elle consiste en une association en chaîne d'un grand nombre de groupes atomiques de même sorte*. Dans le passage à l'état de peptone, la molécule d'albumine se décompose par hydratation en ses groupes atomiques distincts, qui possèdent il est vrai encore toutes les propriétés chimiques des albuminoïdes, mais qui représentent des molécules beaucoup plus petites. L'incapacité des albuminoïdes de diffuser à travers les membranes dépend donc uniquement de leur état de polymérie, et nous avons aussi des cas absolument analogues dans la nature inorganique où nous voyons par exemple certaines formes d'acide silicique ne pouvoir dialyser en raison de leur polymérie. D'après tout cela, il est évident qu'il n'existe aucune différence essentielle entre les solutions de molécules simples, telles qu'en forment les peptones, et les solutions de molécules polymérisées, telles que l'albumine ordinaire en produit.

A la polymérie de la molécule d'albumine se rattache peut-être une autre particularité physique que présentent presque toutes les matières albuminoïdes, à l'exception de leurs hydrates, les peptones; c'est la propriété de se prendre en gelée, de *coaguler*. La coagulation consiste dans un passage de l'albumine de l'état dissous à un état solide. Un moyen qui produit cette coagulation pour presque tous les albuminoïdes, c'est l'ébullition. Dans l'œuf de poule frais, l'albumine se trouve à l'état de solution épaisse, claire, filante; dans l'œuf cuit, par contre, elle est transformée en une masse solide, blanche, opaque : elle est coagulée. L'albumine peut aussi, par l'ébullition, se précipiter de ses solutions diluées sous forme de fins flocons. D'autres moyens encore, comme par exemple les acides minéraux et l'alcool, font coaguler l'albumine dans ses solutions ou la précipitent sous forme d'un trouble du liquide. Que la propriété de coagulation présente une relation quelconque avec la polymérie, c'est ce que semble indiquer le fait que d'autres substances inorganiques, à molécules polymérisées, comme l'acide silicique mentionné plus haut, peuvent, en solutions aqueuses, se prendre en gelée. Si l'on prépare, par exemple, de l'acide silicique en ajoutant de l'acide chlorhydrique à du silicate de soude, de manière qu'il se forme à côté du chlorure de sodium de l'acide silicique libre, on peut alors séparer par dialyse ce dernier du sel auquel il est mé-

langé, car ce corps polymère, avec ses grosses molécules, ne diffuse pas à travers les membranes, à l'encontre de la solution de chlorure de sodium. On peut alors transformer instantanément cette solution d'acide silicique en une masse coagulée en la faisant traverser par quelques bulles d'acide carbonique.

Comme notre connaissance de la composition chimique des matières albuminoïdes est encore jusqu'à présent pleine de lacunes, il nous manque aussi provisoirement un point d'appui pour instituer avec ces substances des réactions chimiques déterminées. On a cependant découvert empiriquement une série de réactions qui sont caractéristiques pour ces matières, et qui permettent de décéler, dans les cas douteux, la présence de l'albumine. A dire vrai, c'est à peine si nous savons quelque chose des transformations chimiques qu'éprouve la molécule d'albumine dans ces réactions. Les plus usuelles de ces réactions dont pas une pourtant ne suffit, à elle seule, pour décéler avec certitude la présence de l'albumine, sont les suivantes :

1° *La réaction xantho-protéique* : Une solution d'albumine bouillie avec de l'acide azotique se colore en jaune, couleur qui passe à l'orange par addition d'ammoniaque.

2° *La réaction du biuret* : Une solution d'albumine alcalinisée avec une lessive de potasse ou de soude, prend à froid, par addition d'une goutte d'une solution de sulfate de cuivre, une légère teinte violette.

3° *La réaction de Millon* : Bouillie pendant quelque temps avec une solution de nitrate de mercure et un peu d'acide azotique, l'albumine coagulée se colore en rose rouge.

4° *La réaction de l'acide chlorhydrique* : Bouillie avec de l'acide chlorhydrique concentré, l'albumine coagulée se dissout avec production d'une légère teinte violette du liquide.

5° *La réaction du ferrocyanure de potassium* : Dans une solution d'albumine acidifiée par l'acide acétique, l'addition d'une petite quantité d'une solution de ferrocyanure de potassium fait apparaître un précipité blanc.

6° *La réaction de l'iode* : La teinture d'iode ou une solution d'iode dans l'iodure de potassium peut servir de bon réactif microscopique des matières albuminoïdes. Par l'iode, le coagulum d'albumine se colore en jaune brun.

En outre de ces réactions, il en est encore beaucoup d'autres proposées par différents observateurs, mais qui sont réservées à certains cas spéciaux.

On peut, d'après les différents caractères de leur solubilité dans l'eau, distinguer parmi les matières albuminoïdes trois groupes : les *Albumines*, les *Globulines* et les *Vitellines* (1).

Les *Albumines* sont simplement solubles dans l'eau distillée. A ce

(1) R. NEUMEISTER : *Lehrbuch der physiologischen Chemie*, 1^{re} partie. Iéna, 1893.

groupe appartient, par exemple, l'ovalbumine qui forme la masse principale du blanc d'œuf, de plus la serum-albumine qui est contenue dans le liquide sanguin, la musculo-albumine ou albumine du muscle soluble dans l'eau et l'albumine végétale qui est à l'état dissous dans le suc cellulaire des végétaux.

Les *Globulines* ne sont solubles dans l'eau que lorsque celle-ci contient des sels neutres, mais non jusqu'à saturation. Par contre, lorsqu'on en sature de sel la solution, la globuline se précipite en flocons, et de même si on dépouille complètement la solution de ses sels par dialyse. Aux globulines appartiennent, par exemple, la serum-globuline qui est également en solution dans le liquide sanguin, le fibrinogène, la troisième matière albuminoïde du sang qui déjà, dans le sang tiré des vaisseaux, se coagule spontanément en flocons et en filaments de fibrine; puis encore la myosine, globuline des muscles, qui de même, se coagule spontanément, par le repos, comme cela se produit par exemple dans la rigidité cadavérique des muscles, et enfin la globuline végétale qui donne aux grains de céréales leur caractère glutineux et, pour ce motif, est aussi désignée sous le nom de « gluten ».

Les *Vitellines* enfin ne sont également solubles que dans les solutions de sels neutres, mais ne sont pas précipitées par saturation de leurs solutions avec ces sels, contrairement aux globulines. A leur groupe appartiennent, par exemple, les plaquettes vitellines du jaune d'œuf et les grains d'aleurone des graines végétales déjà mentionnés, qui, tous deux, représentent des matières albuminoïdes cristallisables.

Tandis que les matières albuminoïdes, qui viennent d'être énumérées, se rencontrent à l'état libre dans la matière vivante, il en est d'autres qui ne s'y trouvent qu'à l'état de combinaison chimique avec d'autres substances. Dans ces combinaisons des albuminoïdes, que l'on a opposées sous le nom de *protéides* aux albuminoïdes proprement dites ou protéines, la molécule d'albumine se comporte, en général, comme un acide faible, pouvant être fréquemment déplacé de ses combinaisons par un acide fort qui vient en prendre la place. Par là, l'albumine devient libre. Nous avons déjà appris à connaître l'une des plus importantes de ces combinaisons, l'*hémoglobine* qui joue dans le sang un rôle si important et qui représente une combinaison d'albumine et de fer. Mais les combinaisons les plus répandues, que les albuminoïdes présentent sans exception dans toute cellule, sont les *nucléines*. Les nucléines résultent, comme ALTMANN (1) l'a montré, d'une combinaison d'une albumine avec l'acide nucléique, acide qui est lui-même une combinaison d'acide phosphorique avec des corps basiques particuliers, les bases nucléiques : guanine, adénine, xanthine et hypoxanthine. De plus, les nucléines peuvent s'unir encore de nouveau à l'albumine pour former ces combinaisons extrêmement complexes qu'on

(1) ALTMANN : *Ueber Nucleïnsäuren*. Dans : *Archiv für Physiologie*, de Du Bois-Reymond. 1889.

désigne sous le nom de *nucléo-albumines*. Une telle nucléo-albumine liée à la chaux est la caséine, corps dont la constitution a suscité pendant longtemps des difficultés à la chimie physiologique. La caséine est la nucléo-albumine du lait combinée à la chaux, qui sert à la fabrication du fromage, et qui possède la propriété de ne point coaguler par l'ébullition du lait, tandis qu'elle précipite aussitôt que la chaux en est séparée par l'addition d'un peu d'acide acétique. Un quatrième groupe de combinaisons albuminoïdes est formé par les *glycoprotéïdes*, dans lesquelles l'albumine est liée à un hydrate de carbone : parmi celles-ci, le mucus ou mucine, contenu dans les cellules des glandes muqueuses, a un rôle important à remplir dans l'organisme.

* * *

A côté de ces matières albuminoïdes proprement dites, que nous venons de caractériser, il existe enfin un certain nombre de corps qui, sous beaucoup de rapports se comportent d'une manière analogue et pour ce motif, sont encore rangés sous le titre d'albuminoïdes. Le groupe des albuminoïdes est une véritable décharge pour la chimie physiologique. Il contient les corps les plus différents, qui sont bien en partie des combinaisons d'albumine et, en partie, des corps de constitution analogue à celle des albuminoïdes, mais qui, par leurs caractères chimiques, présentent beaucoup moins de similitude avec les vrais albuminoïdes et sont bien moins connus. Avant tout, appartient à cette classe d'albuminoïdes une grande partie de ces substances qui sont produites par les cellules pour servir de soutien, de squelette aux parties molles de l'organisme. Une analyse plus étendue des réactions connues jusqu'ici pour chacune des nombreuses substances albuminoïdes, nous conduirait trop loin et est du reste superflue pour le but que nous poursuivons (1). Il suffira de citer ici quelques-uns des corps les plus importants qui se rencontrent sous un état solide, indissous. Les substances de cette sorte, comptées parmi les matières albuminoïdes, sont: la *kératine* qui est contenue dans la plupart des productions cornées, formées par les cellules épidermiques de la peau (cornes, sabots, cheveux, plumes, ongles, etc.); l'*élastine* qui constitue les fibres élastiques du tissu conjonctif et le puissant ligament jaune de la nuque, la matière *collagène* qui forme la substance organique fondamentale de l'os et du cartilage, et qui, par ébullition, se transforme avec absorption d'eau en gélatine; la *spongine*, substance fondamentale de soutien pour les éponges; la *conchioline* qui est la substance organique des coquilles de moule et d'escargot; la *cornéine* des coraux et beaucoup d'autres substances, en particulier celles qui entrent dans la formation du squelette chez les animaux invertébrés.

On compte aussi d'ordinaire, parmi les albuminoïdes, une série de

(1) On trouvera une revue sur ce sujet et en même temps la littérature correspondante dans NEUMEISTER : *Lehrbuch der physiologischen Chemie*, 1^{re} partie. Léna, 1893.

corps très complexes contenant de l'azote, qui, en tous cas, sont des dérivés des albuminoïdes et possèdent la plus grande importance dans la vie de l'organisme, surtout pour la digestion. Ce sont les *ferments* solubles ou *enzymes* comme par exemple : la pepsine, produit des glandes stomacales; la ptyaline, produit des cellules du pancréas et des glandes salivaires; la trypsine, produite également par les cellules pancréatiques, et beaucoup d'autres. Nous parlerons plus loin, d'une manière plus détaillée, des particularités de ces corps et de leur rôle dans la vie de la cellule.

* * *

A côté des substances albuminoïdes dans la matière vivante, se rencontrent constamment certains produits de leur décomposition que nous pouvons différencier en deux groupes : les produits de dédoublement *azotés* et *non azotés*. Avec les *produits de dédoublement azotés*, nous entrons déjà dans une série de substances dont la constitution chimique est connue d'une façon plus précise. Ce sont, comme on les nomme, les « produits de la métamorphose régressive de l'albumine ». A cette catégorie appartiennent avant tout les matières excrétées en grande quantité dans l'urine chez les animaux supérieurs. Parmi celles-ci vient au premier rang l'*urée* $(\text{Az H}^2)^2 \text{CO}$, qui, de tous les produits azotés ultimes de la destruction de l'albumine, est le plus riche en azote, et dont WÖHLER a déjà fait artificiellement la synthèse en 1828. A côté de l'urée, la substance qui contient le plus d'azote est l'*acide urique* $\text{C}^5 \text{H}^4 \text{Az}^4 \text{O}^3$; à ces matières s'ajoutent l'*acide hippurique* et la *créatine* et *créatinine*, dont l'origine est dans la destruction de l'albumine dans les muscles. On rencontre, en outre, les bases nucléiniques déjà mentionnées, comme *xanthine*, *hypoxanthine* ou *sarcine*, *adénine* et *guanine*, produits ultimes de la destruction de la nucléine dans l'organisme vivant : la dernière de ces substances notamment, en combinaison avec la chaux, se rencontre très fréquemment dans les cellules de la peau des amphibiens et des poissons à laquelle elle donne, par ses cristaux, cette apparence brillante et argentée qu'on lui connaît. Enfin, il y a encore un groupe de corps azotés, les *lécithines*, qui se rapprochent des graisses, mais qui contiennent en outre du phosphore; d'après HOPPE-SEYLER, elles ne manqueraient vraisemblablement dans aucune cellule, et on doit les considérer comme des produits de dédoublement des matières albuminoïdes et plus spécialement des nucléines auxquelles elles sont associées.

Parmi les *produits ultimes non azotés* de la décomposition de l'albumine, vient en première ligne celui auquel toute cellule donne naissance, l'acide carbonique. Parmi les autres, les plus importants sont : l'*acide lactique*, l'*acide oxalique* et l'*acide sulfurique*. Nous rencontrons aussi comme dérivé des albuminoïdes, la *cholestérine*, qui paraît exister dans toute substance vivante, mais qui ne se dépose que dans certaines

conditions sous forme de paillettes brillantes et nacrées, comme par exemple à la surface de la peau et dans le bec des oiseaux, et aussi à l'état pathologique dans les calculs biliaires. Quant à sa nature chimique, la cholestérine a la signification d'un alcool qui peut entrer en combinaison avec les acides gras pour donner des produits analogues aux graisses. Enfin, on rencontre encore, comme produits de la transformation de l'albumine dans l'organisme, certains *hydrates de carbone*, spécialement le *sucre de raisin* et le *glycogène*, et aussi des *graisses*, substances qu'il nous faudra considérer un peu plus attentivement en elles-mêmes et dans leurs relations avec leurs produits d'origine.

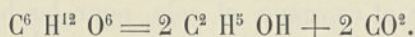
b. — *Les hydrates de Carbone.*

À l'encontre des matières albuminoïdes, les hydrates de carbone ne contiennent pas d'azote. Ils renferment seulement les trois éléments : carbone, hydrogène et oxygène, et cela, pour les hydrates de carbone naturels, toujours de cette manière typique que le nombre des atomes de carbone dans la molécule se monte à 6 ou à un multiple de 6, tandis que le nombre des atomes d'hydrogène est toujours le double de celui des atomes d'oxygène; de telle sorte que ces deux gaz s'y trouvent dans les mêmes proportions que dans l'eau, d'où le terme d'*hydrates de carbone* employé pour désigner ces substances. Les hydrates de carbone sont également très répandus et possèdent notamment une très grande importance pour la constitution de la matière vivante dans les cellules végétales; mais il y a cependant des formes organiques dans lesquelles les hydrates de carbone n'ont pu être décélés; ce ne sont donc pas des éléments généraux de la matière vivante. En outre, le groupe des hydrates de carbone présente des conditions chimiques beaucoup plus simples que celles des albuminoïdes, en sorte que nous pouvons en embrasser facilement les caractères les plus essentiels dans une courte revue.

On peut diviser les hydrates de carbone naturels en monosaccharides, disaccharides et polysaccharides, les deux derniers groupes représentant les divers anhydrides du premier groupe.

Les *monosaccharides* répondent tous à la formule $C^6 H^{12} O^6$ et sont, par conséquent, isomères entre eux. Cependant ils ne sont pas tous stéréoisomères, c'est-à-dire qu'ils ne présentent pas tous le même groupement atomique. Aux monosaccharides appartiennent principalement le *sucre de raisin* (*dextrose* ou *glycose*) et le *sucre de fruit* (*lévulose*), tous deux largement répandus dans les sucres végétaux, le premier se trouvant aussi dans les tissus des animaux. Une des propriétés les plus remarquables des monosaccharides consiste en ce qu'ils prennent facilement l'oxygène au milieu ambiant et par suite réduisent les corps riches en oxygène, propriété sur laquelle reposent les réactions les plus importantes employées pour les décélérer. Les plus sûres de ces réactions

de réduction sont celles de TROMMER et de BÖTTGER. Leur exécution dans un tube à essai est des plus simples. La première consiste en ceci, qu'une solution de sucre alcalinisée réduit l'hydrate d'oxyde de cuivre à l'état d'oxydure de cuivre. On ajoute donc à une solution de sucre rendue alcaline par une lessive de potasse ou de soude, quelques gouttes d'une solution de sulfate de cuivre très diluée, jusqu'à formation d'un précipité bleu, floconneux, d'hydrate d'oxyde de cuivre; puis on porte à l'ébullition : alors l'hydrate d'oxyde de cuivre est réduit à l'état d'oxydure de cuivre rouge ou d'hydrate d'oxydure de cuivre jaune. Dans la réaction de BÖTTGER, on ajoute à une solution de sucre alcalinisée quelques gouttes d'une solution de sous-nitrate de bismuth; celui-ci se réduit alors à l'état de bismuth métallique noir. Une autre propriété très caractéristique des monosaccharides est leur aptitude à fermenter. Ils sont dédoublés notamment par les levûres (*saccharomyces*) en alcool et acide carbonique.



Pour instituer une telle expérience de fermentation, on peut se servir commodément d'une éprouvette du genre de celle de la figure 39; on y introduit une solution de glycose mélangée à de la levûre de bière

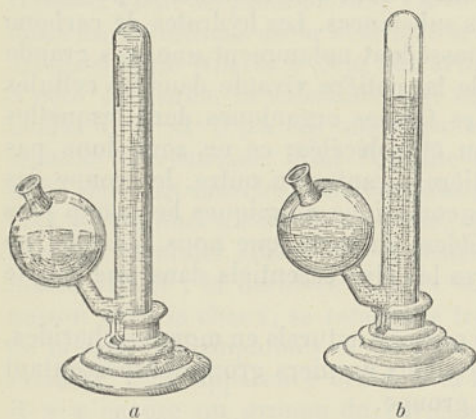


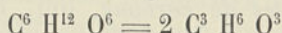
Fig. 39. — Tube à fermentation. *a*, fraîchement rempli; *b*, après développement d'acide carbonique. A la partie supérieure de la branche verticale s'est déjà rassemblée une certaine quantité d'acide carbonique.

fraîche, de manière que le liquide remplisse complètement la longue branche de l'éprouvette qui est fermée à son extrémité. A une température de 30 à 40 degrés environ, commence alors à se produire un dédoublément passablement énergique du sucre, tandis que de fines bulles d'acide carbonique s'élèvent d'une façon continue comme dans un verre de vin sec et se rassemblent à l'extrémité supérieure. Plus l'acide carbonique devient abondant, plus il passe de liquide de la longue branche dans la partie renflée de l'éprouvette,

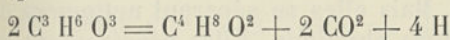
jusqu'à ce que finalement toute la longue branche soit remplie d'acide carbonique. A l'odeur du liquide, on reconnaît facilement la présence de l'alcool. Enfin, citons encore une propriété des monosaccharides qu'ils partagent avec tous les hydrates de carbone solubles; c'est leur faculté de dévier le plan de polarisation de la lumière, et cela, comme leur nom l'indique, la dextrose vers la droite, la lévulose vers la gauche.

Les *disaccharides* peuvent être considérés comme formés de la réunion

de deux molécules de monosaccharides avec élimination d'une molécule d'eau, de telle sorte que nous avons pour eux la formule : $C^{12} H^{22} O^{11}$. Parmi les disaccharides les plus remarquables sont le *sucré de canne* (*saccharose*) qui est contenu en grande quantité dans le suc cellulaire de la canne à sucre, et le *sucré de lait* (*lactose*), l'hydrate de carbone du lait. Par certains procédés, comme l'ébullition avec les acides minéraux dilués ou l'action de certaines bactéries, on peut dédoubler les disaccharides avec absorption d'eau, de telle sorte qu'ils passent de nouveau à l'état de monosaccharides, d'où ils dérivent. Ce passage est désigné sous le nom « d'interversion ». Par l'action de certains agents de fermentation, particulièrement le *bacterium lacticum*, les disaccharides ne subissent pas, il est vrai, la fermentation directe, mais ils sont d'abord transformés en monosaccharides qui eux peuvent alors subir l'action fermentaire de ces organismes. Il se forme par là de l'acide lactique si l'on emploie le *b. lacticum* comme agent de fermentation :



processus qu'on désigne sous le nom de fermentation lactique par comparaison avec la fermentation alcoolique produite par la levûre, et qui a lieu dans le lait qui s'aigrit lorsqu'il est abandonné à l'air libre. Sous l'action d'un autre agent de fermentation, le *Bacillus butyricus*, l'acide lactique peut enfin subir un nouveau dédoublement en acide butyrique, acide carbonique et hydrogène :



de telle sorte qu'à la fermentation alcoolique et lactique s'associe encore une fermentation butyrique.

Les *polysaccharides* enfin représentent des degrés de déshydratation encore plus avancés des monosaccharides, car ils résultent de la réunion de plusieurs molécules de monosaccharides avec perte d'une molécule d'eau, de sorte que leur formule représente un multiple de $C^6 H^{10} O^5$. Parmi les polysaccharides, se trouve une série de corps qui jouent un rôle important :

les uns, dans la vie des cellules végétales, les autres, dans beaucoup de cellules animales, et qui sont largement répandus. Ce sont principalement l'*amidon* qui, sous forme de grains à couches concentriques (fig. 40), se trouve dans toutes les cellules vertes des végétaux; en outre, le *glycogène* qui se rencontre en petits amas, particulièrement dans les cellules du foie, mais aussi en moindre quantité dans beaucoup d'autres

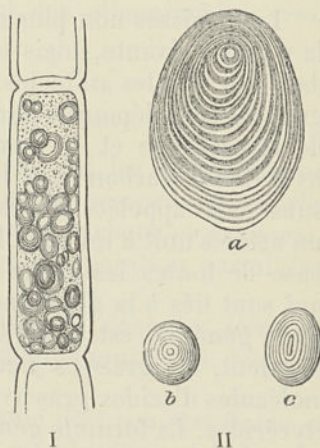


Fig. 40. — I, cellule végétale avec grains d'amidon; II, grains d'amidon isolés; a, de pomme de terre; b, de maïs; c, de pois.

cellules de tissu; et enfin, la cellulose qui forme toutes les membranes cellulaires chez les végétaux et qui peut être décélée aussi dans le règne animal, dans le manteau coriace des tuniciers. Ces corps du groupe des polysaccharides se différencient les uns des autres par leur façon très caractéristique de se comporter vis-à-vis des solutions iodées. L'amidon se colore notamment par l'iode en bleu intense, le glycogène en brun acajou et la cellulose pas du tout, mais seulement en bleu par la présence de l'iode et de l'acide sulfurique.

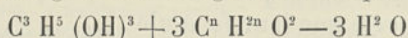
* * *

A côté des hydrates de carbone libres, il existe aussi des *combinaisons* de ces substances dans la matière vivante, comme par exemple avec les albuminoïdes, combinaisons parmi lesquelles nous avons déjà cité plus haut la *mucine*.

Nous avons de même déjà effleuré les principaux *produits de la décomposition des hydrates de carbone*, qui, comme *l'acide lactique, l'acide butyrique, l'acide carbonique*, etc., peuvent aussi se rencontrer dans la matière vivante.

c. — Les Graisses.

Les graisses non plus ne font point partie des éléments généraux de la matière vivante, mais elles sont cependant très largement répandues dans les cellules animales. De même que les hydrates de carbone, les graisses sont dépourvues d'azote et contiennent seulement du carbone, de l'hydrogène et de l'oxygène. Mais elles se séparent nettement des hydrates de carbone par leur nature chimique. Elles représentent des substances appelées éthers, c'est-à-dire des combinaisons dans lesquelles un acide s'unit à un alcool avec élimination d'eau. L'alcool qui est à la base de toutes les graisses, est la *glycérine* $C^3 H^5 (OH)^3$, et les acides qui sont liés à la glycérine appartiennent à la *série grasse* dont la formule générale est $C^n H^{2n} O^2$. Comme la glycérine représente un alcool trivalent, les graisses neutres résultent toujours de l'union de trois molécules d'acides gras avec une molécule de glycérine. Ce sont des triglycérides. La formule générale des graisses est par conséquent :



Comme exemples d'acides gras, on peut ici citer l'acide palmitique, l'acide stéarique, l'acide butyrique, l'acide valérianique et caproïque. A côté d'eux, combiné à la glycérine dans les différentes huiles, se rencontre encore l'acide oléique, qui n'appartient pas toutefois à la série grasse normale.

En concordance avec cette composition, les graisses neutres peuvent être décomposées par des moyens appropriés avec absorption d'eau en leurs éléments constituants, c'est-à-dire en glycérine et acides gras

libres, et ce phénomène se produit aussi dans l'organisme sous l'influence des sucs digestifs. Ce dédoublement a lieu, par exemple, lorsqu'on fait bouillir une graisse neutre avec des liquides alcalins, soit avec une lessive de potasse ou de soude. Par là, les acides gras mis en liberté se combinent avec l'alcali et forment les corps appelés *savons*, que l'on distingue en savons de potasse, de soude, de chaux, etc.

Toutes les graisses sont plus légères que l'eau et insolubles dans l'eau. Par contre, elles se dissolvent facilement dans l'éther. Enfin une propriété caractéristique qui a de l'importance pour le diagnostic microscopique des gouttelettes de graisse dans les cellules, est leur aptitude à réduire l'acide osmique en osmium métallique, qui se dépose comme un enduit noir sur les globules de graisse. Toutefois, cette réaction osmique ne peut à elle seule être regardée comme un critérium sûr pour la diagnose de la graisse, car il y a encore, sans aucun doute, d'autres substances réductrices qui, dans certaines circonstances, peuvent se colorer en noir par l'osmium. En conséquence, la réaction osmique ne peut servir à reconnaître la graisse qu'autant qu'elle est associée à d'autres moyens, solubilité dans l'éther, fort pouvoir réfringent, etc.

Que les graisses, de même que les hydrates de carbone, puissent apparaître comme produits de dédoublement des albuminoïdes, c'est ce que nous avons déjà spécifié.

d. — Composés inorganiques de la Matière vivante.

De même que nous avons pu distinguer, parmi les combinaisons organiques de la cellule, les éléments absolument *généraux* (matières albuminoïdes) des éléments *spéciaux* (hydrates de carbone et graisses), de même nous pouvons aussi établir une telle séparation parmi les éléments inorganiques.

L'intérêt prépondérant se trouve naturellement dans les *éléments inorganiques généraux*, parmi lesquels nous distinguons l'eau, les sels et les gaz.

L'eau est l'élément auquel la matière vivante doit son état fluide et le facile déplacement de ses particules qui est absolument indispensable pour la production des phénomènes vitaux. Elle est, en partie liée chimiquement comme « eau de constitution », en partie libre comme moyen de solution des différentes substances contenues dans la cellule. En conséquence, l'eau se trouve en si grande quantité qu'elle représente en poids plus de 50 0/0 en moyenne de la matière vivante. Si l'on estime par exemple la teneur en eau du corps humain dans son entier qui, en raison de la grande variété des différentes formes de tissus, peut fournir une bonne moyenne, on trouve, ainsi qu'il résulte en particulier des recherches approfondies de BEZOLD, environ 59 0/0 d'eau. Les divers tissus se comportent, en cela, très différem-

ment. Ainsi, les os ne contiennent qu'environ 22 0/0, le foie 69 0/0, les muscles 75 0/0 et les reins 82 0/0 d'eau. Il n'y a donc pas lieu de s'étonner que la teneur en eau de la matière vivante présente des oscillations encore plus grandes entre les différentes espèces animales, et qu'on puisse rencontrer toutes les transitions entre les minimales traces d'eau que contient un rotateur desséché, mais encore capable de revenir à la vie, et la teneur en eau s'élevant certainement à plus de 98 0/0 chez des animaux pélagiques comme les Cténophores.

Dans l'eau sont dissous en outre beaucoup de sels, qui ne font défaut à aucune matière vivante. Une importance toute spéciale paraît revenir aux combinaisons du chlore, aussi bien qu'aux carbonates, sulfates et phosphates alcalins et alcalino-terreux, par conséquent surtout aux chlorure de sodium (sel marin), chlorure de potassium, chlorhydrate d'ammoniaque, et aux carbonates, sulfates et phosphates de sodium, de potassium, de magnésium, d'ammonium et de calcium.

Enfin, dans toute matière vivante se rencontrent des gaz, l'oxygène et l'acide carbonique, qui, autant qu'ils ne sont pas en combinaison chimique, se trouvent presque toujours en solution dans l'eau, et rarement, comme par exemple chez maints organismes unicellulaires, les Rhizopodes, sous forme de bulles gazeuses.

Les éléments inorganiques spéciaux de telle ou telle cellule présentent une grande variété, mais il n'est pas nécessaire à notre sujet de les examiner tous. Il est surprenant de voir apparaître dans certains cas des acides minéraux même à l'état libre, par exemple l'acide chlorhydrique, produit par des cellules particulières des glandes stomacales chez les vertébrés, et l'acide sulfurique sécrété par les cellules des glandes salivaires de plusieurs gastéropodes marins.

e. — Répartition des Matières entre le Protoplasma et le Noyau.

Bien que dans ces dernières années, notre connaissance morphologique de la cellule ait accompli d'importants progrès et que notre analyse microscopique nous en ait révélé les plus fins détails de structure, cependant nos notions sur la nature chimique de chacun des éléments morphologiques ne sont guère avancées. C'est ici qu'entre en jeu la microchimie physiologique avec ses méthodes. Ce n'est que par la combinaison de l'observation microscopique et de la réaction chimique que nous parviendrons à jeter un pont entre ce que nous avons, d'une part, appris à connaître morphologiquement comme substance fondamentale et éléments figurés divers dans le protoplasma et le noyau, et ce que, d'autre part, une analyse chimique grossière nous a montré comme parties constituantes principales de la matière vivante. Jeter ce pont entre la morphologie et la chimie de la cellule est une entreprise difficile, car la plupart des réactions que l'on peut très commodément et facilement instituer dans un verre à réactifs, ne four-

nissent sous le microscope, à cause de la petitesse de l'objet, que des résultats très indécis, quand elles ne nous font pas absolument défaut. Il importe donc, avant tout, de perfectionner des méthodes microchimiques délicates dans lesquelles on puisse avoir toute confiance. Le premier pas dans cette direction a pourtant déjà été fait, et nous avons, çà et là, commencé à nous former un aperçu sur la répartition des substances chimiques caractéristiques dans le contenu cellulaire.

Il s'est trouvé que les différenciations morphologiques que l'on décèle dans le contenu cellulaire, se comportent aussi d'une manière différente au point de vue chimique. Ce sont surtout les recherches de MIESCHER, SCHWARZ, ZACHARIAS, ALTMANN, KOSSEL, LÖWITT, MALFATTI et d'autres qui ont montré qu'il existe des différences chimiques caractéristiques entre les éléments composant les deux parties essentielles de la cellule, le protoplasma et le noyau.

Les matières albuminoïdes qui, seules, représentent les éléments généraux de la cellule, se trouvent, il est vrai, aussi bien dans le protoplasma que dans le noyau; toutefois on a pu établir entre elles une distinction très remarquable. On a notamment reconnu que dans le noyau se trouvent, d'une manière tout à fait prépondérante, les combinaisons phosphorées des albuminoïdes, les nucléines (1) (lesquelles, par contre, paraissent complètement manquer au protoplasma ou, du moins, ne s'y rencontrent qu'en combinaison avec d'autres matières albuminoïdes sous forme de nucléo-albumine), tandis que le protoplasma, de son côté, se constitue, pour la plus grande part, de simples matières albuminoïdes et de combinaisons d'albumine dépourvues de phosphore. Il y a un moyen chimique bien simple de corroborer ce fait. Ainsi que l'a montré MIESCHER (2), les nucléines, à l'encontre de toutes les autres matières albuminoïdes, résistent à l'action digestive du suc gastrique. Par conséquent, lorsqu'on fait digérer des cellules de différentes sortes dans un suc gastrique artificiel, toutes les autres matières albuminoïdes sont dissoutes et il reste un résidu de nucléine. On trouve donc, par là, que le corps protoplasmique est digéré en totalité, tandis que le noyau, à part une diminution de volume insignifiante, persiste avec un contour un peu érodé; et, si l'on essaie sur la substance restante de ce dernier les colorants ordinaires du noyau, on constate que ce qui manque est le suc nucléaire (3), et peut-être aussi la substance achromatique, car tout le reste de la masse accapare plus ou moins fortement la matière colorante. Il en résulte donc que la substance chromatique et les corpuscules nucléaires consistent en nucléine, tandis que le protoplasma de la cellule est constitué par d'autres matières albuminoïdes. LILIENTFELD

(1) KOSSEL : *Ueber die chemische Zusammensetzung der Zelle*. Dans : *Archiv für Physiologie*, de Du Bois-Reymond. 1891.

(2) MIESCHER, dans : *Verhandlungen der naturforschenden Gesellschaft in Basel*. 1874.

(3) MALFATTI : *Zur Chemie des Zellkerns*. Dans : *Berichte des naturwissenschaftlich-medizinischen Vereins zu Innsbruck*. 20^e année, 1891/92.

et MONTI (1) dans le laboratoire de KOSSEL ont cherché, par une réaction microchimique, à fournir la preuve que le phosphore est spécialement localisé dans le noyau. Si on traite une substance contenant de l'acide phosphorique par du molybdate d'ammoniaque, il se forme du phosphomolybdate d'ammoniaque qui, sous l'action du pyrogallol, prend une couleur brun noirâtre foncée. En fait, LILIEFELD et MONTI purent montrer que les noyaux des cellules les plus diverses se colorent en noir au moyen de cette réaction, tandis que le protoplasma reste incolore. Toutefois, on ne peut passer sous silence que bientôt après RACIBORSKI, GILSON et HEINE ont élevé contre cette réaction l'objection qu'il ne s'agirait ici que d'une accumulation de molybdate d'ammoniaque dans le noyau, simulant un peu l'accumulation de chromatine. Il nous faut donc encore être prudents dans les conclusions à tirer de cette réaction.

Les hydrates de carbone paraissent être limités au protoplasma; du moins, on n'en a point trouvé jusqu'ici dans le noyau. Par contre, dans le protoplasma il n'est pas rare de rencontrer ces substances sous forme d'éléments figurés: ainsi, par exemple, le glycogène sous forme de petits amas, dans le protoplasma des cellules hépatiques; les grains d'amidon, d'une manière générale dans le protoplasma de toutes les cellules vertes des végétaux; et la cellulose comme produit d'élaboration du protoplasma à la surface de la cellule.

Il en est des *graisses* comme des hydrates de carbone. Elles paraissent régulièrement faire défaut dans le noyau. Par contre, elles sont largement répandues dans le protoplasma sous forme de gouttelettes et sont toujours reconnaissables à leur forte réfringence ou, dans le doute, à leur coloration en noir par l'acide osmique et à leur solubilité dans l'éther.

Sur le mode de répartition des *éléments inorganiques* dans la cellule, on ne connaît presque rien. Il paraît seulement ressortir des recherches de VAHLEN que les composés potassiques se trouveraient exclusivement dans le protoplasma, non dans le noyau.

Tels sont les faits épars observés jusqu'ici. La grande masse des substances du protoplasma désignées sous le nom de granules, de même que les corps dissous dans le contenu cellulaire, sont, jusqu'ici, complètement inconnus dans leur composition chimique. Ici s'ouvre pour la recherche physiologico-chimique future un domaine à perte de vue, et c'est certainement de l'analyse micro-chimique de la matière vivante que nous devons attendre dans l'avenir la solution du dernier problème de la vie.

* * *

Si, pour terminer, nous embrassons les notions principales qui se dégagent de notre étude analytique, dans un tableau d'ensemble de la

(1) LILIEFELD et MONTI: *Ueber die mikrochemische Localisation des Phosphors in den Geweben*. Dans: *Zeitschrift für physiologische Chemie*. Vol. XVI, 1892.

matière vivante, nous pouvons dire : La matière vivante, telle qu'elle existe actuellement à la surface du globe, apparaît seulement sous forme d'organismes élémentaires, les *cellules*, en partie vivant isolément, en partie réunies en États plus grands et cohérents. Chaque cellule est un petit grumeau, le plus souvent microscopique, d'une *matière fluide*, dans laquelle sont inclus différents éléments en partie figurés, en partie dissous. Il n'y a que la masse fondamentale fluide elle-même, le *protoplasma*, et un corps central un peu plus solide qui y est inclus, le *noyau*, qui puissent être considérés comme des éléments généraux de la cellule, c'est-à-dire comme des éléments se trouvant dans toutes les cellules. Un grumeau de protoplasma avec un noyau est donc une cellule complète, et d'autre part il n'y a aucune cellule qui ne possède noyau et protoplasma. De même que les éléments les plus différents peuvent être distingués morphologiquement les uns des autres dans la substance vivante de la cellule, de même s'y trouvent aussi les produits chimiques les plus divers. Les *corps élémentaires* dont la matière vivante se compose, ne sont pas différents de ceux qui forment la matière brute; cependant ils sont en plus petit nombre, et ce sont principalement les éléments à poids atomique faible qui constituent la substance vivante. Il n'existe pas d'élément vital particulier. Par contre, les *combinaisons* dans lesquelles entrent ces corps élémentaires sont caractéristiques pour la matière vivante et ne se trouvent pas, pour la plupart, dans le monde inorganique. Avant tout, ce sont les *matières albuminoïdes*, les plus compliquées de toutes les combinaisons organiques, qui contiennent les éléments C, H, O, Az, S et ne manquent dans aucune substance vivante. A côté d'elles, se rencontrent encore d'autres combinaisons organiques complexes, comme les hydrates de carbone, les graisses et les produits plus simples qui, ou bien proviennent des matières albuminoïdes, ou bien sont nécessaires à leur formation; de même, enfin, des matières inorganiques, comme les sels et l'eau, qui donne à la substance vivante sa consistance fluide, indispensable pour la vie.

Tel est, esquissé à grands traits, le tableau que nous a fourni l'investigation anatomique, microscopique, physique et chimique de la matière vivante.

II. — Matière vivante et Matière brute.

Mais notre conception de la matière vivante est encore inachevée. Nous nous sommes, il est vrai, formé une idée de sa composition jusque dans ses unités élémentaires actuellement connues, mais il nous manque encore un point de vue pour le tableau d'ensemble et même le point de vue le plus essentiel. *Sur quoi repose la différence caractéristique entre la matière vivante et la matière brute?* La question est grave, car elle ne renferme rien moins que le problème de toute la physiologie,

ce grand problème qui, depuis l'antiquité, a déjà exercé son attrait irrésistible sur l'esprit de bien des penseurs, et qui, avec la puissance du sphinx, fascine encore aujourd'hui l'investigateur et le porte à consacrer toute son intelligence à la solution de l'énigme séculaire : *le problème de la vie*.

Comme nous l'avons vu plus haut, l'idée de vie n'a pas toujours été la même. Depuis son origine chez les peuples primitifs, elle s'est modifiée bien des fois. Voyons s'il est possible de fixer ce concept dans une forme scientifique, en recherchant les différences qui peuvent exister entre la matière vivante et la matière brute.

Cette entreprise doit être naturellement poursuivie dans deux directions, en recherchant d'une part les différences entre les organismes et les substances inorganiques, mais aussi, d'autre part, les différences entre les organismes vivants et morts, car il est clair que nous faisons une distinction tranchée entre les objets qui n'ont jamais été doués de la vie, comme par exemple une pierre, et ceux qui ont vécu, mais qui sont morts, tels qu'un cadavre.

A. — Organismes et Corps inorganiques.

1. — Différences morphologiques.

Dans la comparaison de l'organisme avec les substances inorganiques, on a, avec une sorte de prédilection, commis l'erreur de le mettre en parallèle avec un cristal, au lieu de le comparer à une substance présentant une consistance et, en général, les conditions physiques analogues à celles de la matière vivante, soit à une masse visqueuse. Sur cette comparaison fautive, on a établi une série de différences dont le manque de solidité est évident.

Ainsi on a dit, en pensant aux cristaux : les corps inorganiques ont des formes construites d'après de simples lois mathématiques, avec des arêtes, des angles et des faces parfaitement déterminés, tandis que les organismes ne possèdent pas une configuration susceptible d'être définie mathématiquement. On ne saurait assurément citer la « race humaine cristallisée » que MÉPHISTOPHÉLÈS prétend avoir vu dans ses tournées; mais l'inconsistance de cette différenciation s'impose d'elle-même, lorsqu'on réfléchit que, d'une part, il existe effectivement parmi les organismes des formes mathématiques très simples, — comme il s'en rencontre parmi les rhizopodes, chez les radiolaires pourvus d'un élégant squelette siliceux, ou pour beaucoup de cellules de tissus affectant par compression réciproque une forme polyédrique, ou enfin pour la cellule-œuf parfaitement sphérique; — et que d'autre part, dans la nature inorganique, la forme mathématique des corps solides fait défaut à tous les liquides.

On a avancé de plus : les corps inorganiques comme les cristaux

n'ont pas d'organes, tandis que la possession de ceux-ci caractérise tous les organismes. Mais cela n'est pas exact non plus. Non seulement il y a des organismes sans organes spéciaux, comme les amibes et tous les rhizopodes, chez lesquels le corps protoplasmique fluide ne représente dans son entier qu'un organe unique; mais il y a aussi des formations inorganiques avec des organes réels, comme les machines, dans lesquelles chacune des parties accomplit une fonction entièrement distincte; et cependant personne ne considérera sérieusement une amibe comme un corps inorganique et la machine à vapeur comme un organisme vivant.

On a voulu trouver une autre différence en ceci: que les organismes, à l'opposé de tous les corps inorganiques, sont composés de ces éléments caractéristiques de toute matière vivante, les cellules. Il est exact que la cellule est un élément spécifique pour tous les organismes. Mais ce qui caractérise cette partie constituante élémentaire du monde vivant, ce qui la différencie du monde inorganique tout entier, ce n'est pas sa délimitation morphologique. Nous pouvons aussi, avec facilité, préparer avec des matières inorganiques des objets qui soient composés d'éléments figurés distincts, et de tels objets ont été produits par la Nature, en grande masse, dans les roches qui, comme le granit, consistent en un mélange de cristaux distincts. Ce qui caractérise la cellule, ce sont plutôt ses propriétés chimiques. Cette circonstance ne nous fournit donc pas de différences morphologiques péremptoires.

On a dit enfin: les corps inorganiques possèdent une structure uniforme très simple; les organismes, par contre, une « organisation » très compliquée. Autant qu'on ne comprend sous le nom d'« organisation » que la construction plus ou moins compliquée des organismes aux dépens de parties élémentaires de différentes sortes, les cellules, l'argument est valable dans certaines limites, quoique aussi la différence ne serait jamais qu'une différence de degré vis-à-vis d'une roche composée. Cependant nous devons également faire entrer la cellule en comparaison, car elle représente déjà par elle-même un organisme complet. Mais si l'on veut appliquer cette notion « d'organisation » complexe à la cellule, on ne peut y voir que la grande variété morphologique et la grande complication chimique de ses éléments constituants; or, nous pouvons produire de telles associations complexes par des moyens physico-chimiques, dans un simple verre à réactifs. Entend-on, par contre, sous le nom « d'organisation », un mode particulier d'agencement des parties constituantes, tel qu'il ne s'en rencontrerait pas dans la nature inorganique; cette conception tombe alors plus ou moins dans le mysticisme, lequel, à dire vrai, est toujours encore très en faveur pour l'explication des phénomènes vitaux. Mais nous ne pouvons entrer scientifiquement dans cette voie, car science et mysticisme s'excluent mutuellement l'un l'autre.

Par conséquent, la comparaison des conditions de structure ne nous fournit pas de différences *essentiell*es entre la matière vivante et la matière inorganique; et si nous ne cédon

s pas à la tendance de toujours comparer la matière vivante à un cristal, mais si nous la mettons en parallèle avec un mélange de consistance fluide, nous trouvons que, par ses conditions de structure, elle ne diffère pas plus des mélanges liquides inanimés que ceux-ci ne diffèrent les uns des autres, et même pas autant que ceux-ci ne diffèrent d'un cristal.

2. — Différences génétiques.

Une deuxième série de différences qu'on a cru trouver entre les organismes et les substances inorganiques, se rapporte à la reproduction et à la descendance. Mais ces différences ne sont pas non plus absolument radicales, et il n'est pas besoin d'un examen bien approfondi pour reconnaître qu'on ne saurait fonder sur elles aucune véritable opposition entre les deux groupes de corps.

On a considéré comme un signe distinctif des organismes, leur faculté de se reproduire, faculté qui fait défaut aux corps inorganiques. Mais il n'y a pas là encore une différence péremptoire, car nous connaissons toute une série d'organismes qui vivent et ne se reproduisent cependant point. Il en est ainsi, comme on le sait, de certains individus à organes sexuels atrophiés chez les fourmis et les abeilles, les « ouvrières » ainsi qu'on les nomme, qui forment la plus grande partie de toute la colonie, et qui manquent, durant toute leur vie, de la fonction de reproduction. Mais, en outre, si nous considérons en quoi consiste proprement la reproduction dans les organismes, nous trouvons qu'elle n'est pas autre chose qu'une séparation d'une certaine quantité de la substance du corps, une division de l'organisme même. Ce fait apparaît le plus nettement chez les organismes unicellulaires où il est dégagé au plus haut degré des circonstances concomitantes accessoires. Une amibe, par exemple, se scinde simplement en deux moitiés dont chacune continue à vivre comme une nouvelle amibe. Mais puisque la reproduction ne consiste essentiellement qu'en une simple division de la substance du corps, il n'existe alors aucune différence fondamentale entre la division d'une cellule vivante et celle d'un corps inorganique. Une goutte de mercure qui tombe sur le plancher, se partage en une série de petits globules qui, tous, sont encore des gouttelettes de mercure.

Mais on a dit aussi : Les organismes descendent toujours d'autres organismes, tandis que les corps inorganiques tirent leur origine aussi bien des organismes que des corps inorganiques. Ainsi, il n'est point possible de composer même le plus simple organisme artificiellement avec des matières inorganiques, tandis qu'il n'est pas difficile d'obtenir un corps inorganique, par exemple de l'eau, de différentes façons, aussi

bien aux dépens de substances organiques que de substances inorganiques. Cela paraît être effectivement une différence péremptoire, car il est vrai qu'en dépit de tous les efforts, on n'est point parvenu à montrer qu'un organisme puisse provenir de matières inorganiques, ni dans la Nature, ni dans le laboratoire. Cependant encore cette différence ne saurait être reconnue comme réellement décisive. On peut d'abord objecter que, chez les végétaux, la substance organique se forme continuellement aux dépens des matières inorganiques, car c'est exclusivement aux dépens de celles-ci que les plantes édifient leurs organes. Mais à cela on a répliqué que cette formation de la substance organique aux dépens de l'inorganique, n'est possible que par l'intermédiaire d'organismes vivants, et PREYER (1) a dit : « Les organismes se différencient des corps inorganiques en ce qu'ils supposent toujours l'existence préalable de la matière vivante. » Cependant, même sous cette forme, cette différenciation ne peut au plus s'appliquer que pour notre époque actuelle. L'adage de VIRCHOW, *omnis cellula e cellula*, qui représente la généralisation devenue nécessaire de l'ancien adage de HARVEY, *omne vivum ex ovo*, n'a de valeur qu'en tant qu'il s'applique aux conditions régnant actuellement à la surface du globe. Cela est évident. Mais si nous remontons le cours du développement du globe, nous rencontrons une période où la terre était encore une masse incandescente, sur laquelle aucune cellule ne pouvait exister. Les cellules ont donc dû, à une époque quelconque, tirer leur origine de certaines substances qui n'étaient point des cellules. Mais arrivés à ce point, nous nous trouvons en face des alternatives suivantes : Ou bien, comme l'admet la théorie de la « génération spontanée, » les organismes naquirent un jour, d'une façon quelconque, de substances inorganiques, ou bien la notion de vie doit, comme le prétend la théorie de la « continuité de la vie », être étendue aussi aux corps d'où les cellules se sont développées, quoiqu'ils fussent entièrement différents de la matière vivante des organismes actuels. Si l'on admet la première hypothèse, la différence d'origine des deux groupes de corps tombe d'elle-même, car alors ce n'est pas seulement la nature inorganique, mais aussi la nature organique qui dérive de la matière brute. PREYER se range pourtant à la seconde hypothèse; il considère comme vivants aussi les mélanges de substances d'où sont sorties les cellules, et même en définitive toute la masse incandescente du globe terrestre; et il dit, en donnant à l'adage de HARVEY une extension encore plus grande : *Omne vivum e vivo*; voulant exprimer par là, que la Vie a existé de toute éternité et, en somme, n'a jamais eu d'origine. Quoi qu'il en soit, on n'écarte pas, de cette manière non plus, la difficulté qui s'oppose à une différenciation décisive des organismes d'avec les corps inorganiques, d'après leur origine. Conséquent avec son hypothèse, que la masse incandescente du globe terrestre devrait

(1) PREYER : *Die Hypothesen über den Ursprung des Lebens*. Dans : *Naturwissenschaftliche Thatsachen und Probleme*. Berlin, 1880.

être considérée comme vivante, PREYER admet même que l'inorganique doit provenir de l'organique. Mais il est clair que, de la sorte, la différence établie plus haut pour l'origine des deux grands groupes de corps disparaît pareillement, *car alors non seulement la nature organique mais encore la nature inorganique supposent l'existence de la matière vivante*. Nous voyons donc que, même en donnant avec PREYER une telle extension à la notion de vie, il n'y a pas de raison d'admettre une différence basée sur le mode d'origine pour les époques antérieures du développement du globe.

Le développement de l'organisme ne montre pas davantage que la reproduction et la descendance, une différence péremptoire d'avec les corps inorganiques. Sous le nom de développement, nous comprenons une série de modifications de l'organisme nouvellement formé, qui le rendent en fin de compte semblable à ses générateurs. Cependant, de telles modifications se rencontrent pareillement dans la nature inorganique et ne présentent en cela aucune différence essentielle. Si nous fondons, par exemple, un morceau de soufre dans un creuset sur le feu et versons ensuite la masse en fusion dans de l'eau, nous obtenons une substance brune, semblable à de la gomme, s'étirant en fils, qui n'a pas la moindre ressemblance avec le morceau de soufre dont elle provient. Mais abandonnons-la à elle-même une ou deux heures, et elle devient peu à peu solide et dure; sa couleur brune s'atténue et fait place à une teinte jaune, jusqu'à ce que toute la masse, au bout de quelque temps, ait repris l'aspect ordinaire du soufre. Ici, le morceau de soufre a présenté un développement rapide qui l'a rendu de nouveau semblable au fragment originel. Mais de plus, pour les organismes, le développement n'est en aucune façon un caractère différentiel décisif, car il y a des organismes qui vivent sans se développer, comme par exemple les amibes. Ici, après que l'amibe s'est partagée en deux moitiés, les deux fragments représentent déjà, sans aller plus loin, des amibes complètement développées et ne se différencient de l'individu originel que par leur grosseur.

Enfin, on a cherché aussi à fonder sur le mode d'accroissement une différence entre les organismes et les corps inorganiques, mais sans plus de succès. Pour cela, on a eu de nouveau recours à la comparaison malheureuse de l'organisme avec un cristal. On a dit : le cristal s'accroît par « apposition », l'organisme par « intussusception », c'est-à-dire le cristal s'accroît par une juxtaposition de particules à sa surface, tandis que son intérieur reste sans modification; l'organisme, au contraire, par une introduction des particules dans son intérieur entre les particules déjà déposées de la même façon. Si l'on oppose une cellule comme « tout » à un cristal, il n'y a, effectivement, rien à redire à cela; mais, tous les corps ne sont pas des cristaux, et nous avons déjà vu que la matière vivante pour ses propriétés physiques ne doit être comparée qu'à une masse liquide. Or, les liquides s'ac-

croissent toujours par intussusception, c'est-à-dire que si on ajoute un corps soluble à un liquide, soit du sel à de l'eau, celle-ci dissout le sel et les molécules de ce dernier s'introduisent d'elles-mêmes par diffusion entre les molécules d'eau. Nous avons donc affaire, ici, précisément à un processus identique à celui de l'accroissement de l'organisme.

La comparaison des conditions génétiques des organismes et des corps inorganiques ne nous fournit donc pas davantage de différence fondamentale que la considération des conditions morphologiques, et nous voici, de nouveau, contraints à chercher plus loin.

3. — Différences physiques.

Un troisième groupe de différences que l'on a prétendu exister entre les organismes et les corps inorganiques, comprend les phénomènes de mouvement. Le mouvement, le plus évident de tous les phénomènes vitaux, était déjà considéré aux anciens âges comme un signe caractéristique de la vie, et les peuples primitifs, poussant cette distinction dans ses conséquences, prenaient aussi le vent et les vagues pour des êtres vivants. Pourtant nous ne considérons plus aujourd'hui la mer avec ses vagues comme un organisme vivant, et, d'autre part, nous reconnaissons les conditions d'un organisme dans une graine inerte qui ne présente pas le moindre mouvement, sans cependant être morte. Ainsi, à notre époque, la distinction fondée sur le mouvement a été abandonnée sous sa forme primitive. En revanche, certaines conditions spéciales dans les phénomènes de mouvement ont été regardées comme des signes distinctifs entre les organismes et les corps inorganiques, dans les cas où les deux sont doués de mouvement.

On croyait apercevoir une différence dans les causes qui déterminent les mouvements des organismes et ceux des corps inorganiques. Les premiers, comme les mouvements musculaires, devaient être produits par des causes internes ayant leur siège dans l'organisme lui-même, les autres, comme le mouvement des vagues et des nuages, par des causes externes qui, à la manière du vent, agiraient du dehors sur l'objet. On avait ici plus ou moins en vue cette force mystique, la « force vitale ». Mais nous nous sommes déjà convaincus antérieurement de la non-existence d'une force vitale particulière et, par conséquent, la différence dans les causes de mouvement ne saurait être fondée de cette manière. Au reste, il serait difficile de tracer une limite tranchée entre les causes externes et internes dans beaucoup de cas. En pensant, par exemple, non pas précisément au vent et aux vagues, mais à une machine à vapeur, on pourrait en somme, ici, au même titre que pour un organisme, dire que le travail effectué provient de causes internes, car la tension de la vapeur qui pousse le piston et met les roues en mouvement se trouve dans l'intérieur de la chaudière.

Mais, a-t-on dit, la différence dans les causes de mouvements entre la machine à vapeur et l'organisme consiste en ceci : que la machine à vapeur ne peut travailler qu'en tirant de l'extérieur son moyen de chauffage, tandis que l'organisme travaille en puisant dans son propre fonds. Mais cela est absolument faux. L'organisme, aussi, doit être chauffé, aussi bien que la machine à vapeur, pour demeurer en activité, c'est-à-dire en vie. Son chauffage consiste dans l'apport de nourriture. Oui certes, et l'analogie entre le chauffage de la machine à vapeur et la nutrition de l'organisme va même très loin. Le carbone des aliments est brûlé dans l'organisme, comme le charbon dans la machine à vapeur, c'est-à-dire que les substances nutritives sont oxydées par l'oxygène absorbé par la respiration, de même que le charbon est oxydé, et nous rencontrons dans les deux cas, comme produit terminal, de l'acide carbonique. L'apport de nourriture est-il interrompu, alors l'activité de l'organisme cesse au bout de quelque temps, lorsque toute la nourriture absorbée est consommée, de la même manière que pour la machine à vapeur; dans les deux cas le mouvement s'éteint.

La comparaison de l'organisme avec la machine à vapeur permet aussi de reconnaître facilement l'inconsistance d'une autre différence, en relation étroite avec la précédente. On a dit, notamment, que les organismes se trouveraient en « équilibre dynamique », c'est-à-dire qu'il sortirait de l'organisme sous une forme quelconque la même quantité d'énergie qui y serait entrée, tandis que les corps inorganiques se trouveraient en « équilibre stable ». Il est exact que les organismes à l'état adulte se trouvent en « équilibre dynamique ». Mais si on a vu là une différence décisive d'avec les corps inorganiques, c'est qu'on prenait encore le cristal comme objet de comparaison. Si, par contre, on a en vue la machine à vapeur, on peut y reconnaître de la manière la plus claire un système inorganique dans lequel domine un « équilibre dynamique »; car ce système dégage à l'extérieur sous forme d'énergie mécanique, par l'intermédiaire de la chaleur, exactement la même quantité d'énergie qui y est entrée par la combustion du charbon.

On a indiqué enfin « l'irritabilité » comme une caractéristique générale de tous les organismes vis-à-vis des corps inorganiques. Dans notre aperçu sur l'histoire du développement de l'investigation physiologique, nous avons vu que ce mot d'irritabilité renfermait au début une notion très obscure, et il importe donc, pour éviter les malentendus, que nous définissions ce concept d'une manière précise. Nous pouvons dire seulement, d'une manière très générale : l'irritabilité est la propriété d'un corps de réagir aux actions extérieures par une modification quelconque de son état, sans qu'il existe aucune proportion déterminée entre la grandeur de la réaction et la grandeur de l'action. En fait, une telle irritabilité ou excitabilité est une propriété générale de toute la matière vivante, soit que l'organisme réponde aux influences extérieures par la production de certaines matières, comme le font les

cellules glandulaires, ou par la production de certaines formes d'énergie, comme c'est le cas pour les cellules musculaires, les cellules des organes lumineux, électriques, etc., soit qu'il réagisse par une diminution ou l'arrêt de ses manifestations vitales. Mais cette irritabilité n'est pas non plus la propriété exclusive des organismes, car la matière brute aussi est irritable et répond aux influences extérieures par des modifications spéciales, par exemple par la production de certaines substances, ou par la production d'énergie, sans qu'il y ait toujours une proportion déterminée entre la grandeur de la production et la grandeur de l'impulsion externe. L'exemple le plus net en est fourni par les substances explosibles. La nitroglycérine se décompose sous l'influence d'un choc avec un déploiement considérable de force, en eau, acide carbonique, oxygène et azote, et répond par conséquent à l'excitation extérieure, autant par une énorme production d'énergie que par une modification matérielle. L'irritabilité n'est donc point un signe décisif pour la différenciation des organismes et des corps inorganiques, et nous voyons que les conditions dynamiques pas plus que les conditions morphologiques et génétiques ne nous fournissent une base solide pour établir une opposition radicale entre les organismes et la matière brute. Cherchons encore plus loin.

4. — Différences chimiques.

Ce n'est que par la comparaison des conditions chimiques que nous obtenons enfin une différence entre les organismes et les corps inorganiques.

Nous avons vu, il est vrai, qu'il n'y a point dans l'organisme d'« élément vital » propre, pas plus qu'il n'y existe de « force vitale » particulière. Les éléments chimiques qui composent l'organisme se rencontrent aussi sans exception dans la nature inorganique. Pour ce qui est d'une opposition fondamentale entre la matière organique et l'inorganique, c'est-à-dire une opposition reposant sur une différence *élémentaire* des deux sortes de corps, nous ne devons donc pas non plus nous attendre à la trouver dans le domaine chimique. Mais il existe une différence dans le *mode des combinaisons* dans lesquelles sont engagés les éléments. Nous avons vu que la matière vivante renferme des combinaisons, comme les albuminoïdes, les hydrates de carbone et les graisses, qui ne se rencontrent nulle part dans le monde inorganique. *Mais ce qu'il y a de plus important, c'est le fait qu'un groupe de ces substances chimiques, les albuminoïdes, appartient sans exception à tous les organismes. Si, d'une part, il n'y a pas un seul organisme, qu'il soit vivant ou mort, dans lequel les matières albuminoïdes fassent défaut, d'autre part il n'y a pas non plus, dans la Nature, un seul corps inorganique dans lequel existe une matière semblable ou s'en rapprochant par ses caractères. La possession de la molécule*

complexe d'albumine est effectivement le signe distinctif décisif de l'organisme vis-à-vis de tous les corps inorganiques.

Mais on a été encore plus loin et on a voulu trouver une différence caractéristique entre les organismes et les corps inorganiques, non seulement dans l'existence de combinaisons spéciales, mais bien aussi dans le mode d'arrangement et la succession des processus chimiques dans l'organisme en activité. On a dit : La matière vivante est caractérisée par ses « échanges » ; en effet, certaines combinaisons se forment et se détruisent continuellement, avec rejet à l'extérieur de leurs produits de destruction, et elles se reforment de nouveau aux dépens des matières nutritives empruntées au dehors, de telle sorte qu'il se produit à travers la substance vivante un courant continu de matière causé par la construction et la destruction de ces combinaisons. Effectivement, les échanges de matières représentent un processus très caractéristique pour les organismes *vivants*, et nous verrons plus tard que c'est sur lui que repose le processus vital ; cependant il n'y a là qu'une circonstance différenciant l'organisme vivant de l'organisme mort, mais non de la matière inorganique ; car les phénomènes en question ne sont nullement limités aux organismes, ils se rencontrent aussi dans le règne des corps inorganiques. Un simple exemple nous en est donné par la manière dont se comporte l'acide nitrique dans la production de l'acide sulfurique dit « acide sulfurique anglais ». Lorsqu'on fait agir l'acide azotique sur l'anhydride sulfureux que l'on obtient dans la fabrication de l'acide sulfurique par le grillage des minerais de soufre, l'acide sulfureux prend l'oxygène à l'acide azotique, en se transformant en acide sulfurique, tandis que l'acide azotique passe à l'état d'acide hypoazotique. Si, maintenant, on entretient le passage continu d'un courant d'air pur et d'eau, l'acide hypoazotique sera retransformé en acide azotique et celui-ci cédera de nouveau une partie de son oxygène à une nouvelle masse d'acide sulfureux ; de telle sorte que la molécule d'acide azotique se détruit constamment en cédant de l'oxygène et se reconstitue de même en récupérant ce gaz. De cette façon, avec la même quantité d'acide azotique, une quantité indéfinie d'acide sulfureux peut être transformée en acide sulfurique. Ici nous avons donc, sous une forme simple, c'est-à-dire dans une simple combinaison chimique, un véritable échange de matières, une succession de destruction et néoformation d'une substance avec absorption et élimination de matières qui, en principe, correspond jusque dans ses détails au mode d'échanges des organismes ; et cependant l'acide nitrique est une combinaison inorganique.

De tels phénomènes sont, il est vrai, relativement peu fréquents et ne se rencontrent que très rarement dans la nature, lorsque leurs conditions ne sont pas réunies artificiellement par la main de l'homme. Il n'en résulte pas moins que nous ne sommes pas autorisés à considérer l'existence d'un processus d'échanges de matières comme une

différence péremptoire entre les organismes vivants et les corps inorganiques.

* * *

Si, maintenant, nous portons encore une fois un regard en arrière sur le résultat de notre comparaison, nous trouvons, comme nous l'avons déjà plusieurs fois établi, qu'il n'existe pas de « foncière » opposition entre les organismes vivants et les corps inorganiques. Vis-à-vis de la nature inorganique dans son ensemble, la caractéristique des organismes consiste uniquement dans la possession constante de certaines combinaisons chimiques d'une haute complexité, surtout des albuminoïdes.

B. — Organismes vivants et inanimés.

1. — Vie et mort apparente.

Dans l'Inde, cette antique contrée du miracle et de la magie, il y a, paraît-il, une croyance depuis longtemps répandue que certains hommes, en particulier quelques « fakirs » vivant en odeur de sainteté, posséderaient l'étonnante faculté de pouvoir volontairement suspendre tout à fait leur vie pendant un temps très long, pour reprendre ensuite sans aucun trouble leur existence de privations et de mortifications. Toute une série de cas où des fakirs ont été enterrés dans cet état de vie arrêtée et déterrés après un certain temps, ont été rapportés par des personnes ayant voyagé dans l'Inde, et JAMES BRAID (1), l'auteur bien connu de la découverte de l'hypnotisme, en a rassemblé et rapporté quelques cas, les plus dignes de foi et d'après les récits des témoins. Un de ces cas, qui peut être pris comme type, est le suivant : A la cour de RUNJEET SINGH, un fakir qui s'était volontairement placé en état de mort apparente, fut cousu dans un sac et muré dans une chambre circulaire se trouvant au milieu d'un bâtiment quadrangulaire; après quoi l'unique porte de la chambre fut scellée avec le sceau privé de RUNJEET SINGH. (Il n'y a pas à penser, d'après le procès verbal, qu'il y ait eu dans ce cas exclusion absolue de l'air, pas plus que dans tous les autres cas rapportés.) RUNJEET SINGH, qui lui-même ne croyait pas à l'extraordinaire faculté du fakir, fit en outre surveiller le bâtiment par un cordon de sa propre garde et y plaça quatre postes qui devaient monter une faction continuelle en se relayant toutes les deux heures. Dans ces conditions, le fakir resta six semaines dans son tombeau. Un Anglais qui assista comme témoin oculaire à toute l'épreuve, fait de l'exhumation, qui eut lieu au bout de six semaines, le récit suivant : « Lorsqu'on ouvrit le bâtiment en présence de RUNJEET SINGH, on trouva que les scellés et toute la muraille étaient intacts. La chambre

(1) JAMES BRAID : *Der Hypnotismus*. Dans : *Ausgewählte Schriften*, par J. BRAID. Édition allemande de W. PREYER. Berlin, 1882.

obscur fut alors éclairée, et on y découvrit le sac avec le fakir gisant dans une caisse fermée à scellés également intacts. Le sac, qui présentait un aspect moisi, fut ouvert et le fakir en fut extrait. Le corps était complètement rigide. Un médecin put constater qu'aucune trace de pulsations n'était décelable. Cependant le serviteur du fakir arrosa la tête avec de l'eau chaude et y appliqua une pâte brûlante, enleva la cire avec laquelle avaient été obturés les orifices du nez et des oreilles, introduisit un couteau entre les dents et ouvrit avec force les mâchoires solidement appliquées l'une contre l'autre, attira à l'extérieur la langue retombée en arrière et qui toujours revenait dans cette position, et frotta les paupières closes avec du beurre. Bientôt le fakir commença à ouvrir les yeux, son corps présenta quelques secousses convulsives, les narines se dilatèrent, la peau auparavant raide et ridée reprit peu à peu son apparence normale et, quelques minutes plus tard, le fakir ouvrait les lèvres et disait d'une voix languissante à RUNDJEET SINGH : « Me crois-tu maintenant? »

Des faits semblables ont été rapportés en grand nombre par des témoins plus ou moins dignes de confiance. En outre, on a observé aussi en Europe un cas tout à fait analogue, et BRAD le cite pareillement. C'est le cas bien connu du colonel TOWNSEND qui nous a été rapporté par le D^r CHEYNE, médecin de Dublin très connu aussi des cercles scientifiques : « Il pouvait mourir à son gré, c'est-à-dire cesser de respirer, et par un simple effort de volonté ou de quelque autre manière revenir de nouveau à la vie. Il nous pressa tellement d'assister une fois à l'expérience, qu'à la fin nous dûmes céder. Tous les trois nous sentimes le pouls; il était très perceptible, bien que faible et filiforme et son cœur battait normalement. Le sujet se plaça sur le dos, tout droit, et demeura quelque temps dans cette position. Je tenais la main, le D^r BAYNARD plaça sa main sur le cœur et M. SKRINE maintint la glace d'un miroir devant la bouche. Je trouvai que la tension du pouls baissa progressivement, jusqu'à ce qu'enfin je ne le sentisse plus par le palper le plus attentif. Le D^r BAYNARD ne put plus percevoir la moindre contraction cardiaque et M. SKRINE ne vit aucune trace de vapeur d'eau sur le miroir qu'il tenait devant la bouche. Alors chacun de nous, l'un après l'autre, explora le bras, le cœur et la respiration, mais ne put, même par l'examen le plus soigneux, constater le plus léger signe de vie. Nous discutâmes longtemps, aussi bien que nous le pouvions, cet étrange phénomène. Mais en voyant le sujet demeurer toujours dans le même état, nous pensions qu'il avait poussé trop loin l'expérience, et convaincus à la fin qu'il était réellement mort, nous allions l'abandonner. Il s'écoula ainsi une demi-heure. Vers 9 heures du matin (c'était en automne), comme nous nous disposions à partir, nous remarquâmes quelques mouvements dans le cadavre, et par un examen plus attentif nous trouvâmes que le pouls et les battements du cœur revenaient progressivement. Il commença à respirer et à parler à voix basse. Nous

fûmes tous surpris au plus haut point de ce changement inattendu et, après avoir causé un instant avec lui et entre nous, nous partîmes, pleinement convaincus de toutes les particularités du phénomène, mais remplis d'étonnement et incapables d'en donner une explication satisfaisante. »

Il n'y a pas à dissimuler que ces récits, surtout ceux qui se rapportent aux fakirs de l'Inde, sont bien faits pour exciter tout d'abord la méfiance, et un scepticisme raisonné est le fond même de toute bonne critique. Le doute s'accroît si le cas se présente que le fakir, comme à l'exposition millénaire hongroise à Budapest, est démasqué et ne se trouve être qu'un chevalier d'industrie. Cependant, en nous plaçant au point de vue d'une science libre de préjugés, il faut reconnaître qu'il serait tout à fait absurde de rejeter un fait comme invraisemblable sans autre examen et avec un sourire supérieur, uniquement parce que le récit en paraît étrange au premier abord et parce qu'un imposteur s'en est servi à l'occasion pour en tirer profit. Il est plutôt dans l'usage de l'investigation scientifique de soumettre d'abord le phénomène à un examen rigoureux et avant tout de voir s'il se heurte effectivement à une impossibilité scientifique. Si l'on dépouille tous ces récits des détails plus ou moins sensationnels dont ils sont agrémentés, il ne reste que la simple indication *que certains hommes ont le pouvoir de se placer volontairement dans un état particulier où, par un examen plus ou moins superficiel, on ne peut plus déceler aucun phénomène vital, et de renaître ensuite à la vie normale.* Mais nous connaissons maintenant un assez grand nombre de cas où des médecins, avec les moyens ordinaires de leur art, ne pouvaient plus déceler aucune trace d'un phénomène vital quelconque, ni pouls, ni respiration, ni mouvement, ni excitabilité, et où cependant l'individu considéré comme mort revenait à la vie après quelque temps. Tels sont les phénomènes qui sont habituellement désignés sous le nom de « Mort apparente », et qui, par une série de formes de transition, se relie au sommeil normal. On peut voir de telles formes de transition dans la léthargie, cet état de ralentissement de l'activité vitale dans lequel tombent certaines personnes, sans qu'on puisse les en tirer, comme le « soldat dormant », le « mineur dormant », ainsi que dans les phénomènes particuliers du sommeil hibernant chez les animaux à sang chaud. Mais s'il nous faut admettre la réalité de la mort apparente, le caractère étrange et mystique des récits précédents s'atténue de plus en plus et se limite seulement à cette particularité, que la volonté ait pris sur de tels phénomènes. Mais sous ce rapport aussi, nous savons qu'il est possible par l'exercice, de soumettre à l'influence de la volonté certains processus physiologiques qui normalement y sont soustraits, comme par exemple le mouvement ou l'arrêt de certains muscles. On connaît surtout le fait que dans certains états pathologiques, particulièrement dans les cas d'hystérie grave, beaucoup de phénomènes peuvent être soumis à l'empire de la volonté,

alors que chez l'homme ils y échappent toujours complètement à l'état normal. Nous n'avons donc pas le droit de rejeter de prime abord la possibilité des phénomènes précédemment rapportés, quoique aussi nous ne devons accepter qu'avec une grande circonspection ces récits sur l'enterrement de fakirs vivants, qui proviennent presque exclusivement d'officiers et de fonctionnaires anglais. Il sera donc très intéressant pour les physiologistes de soumettre à une investigation précise ces phénomènes si obscurs, et de rechercher avec une technique minutieuse, quels sont les processus vitaux qui y sont intéressés et jusqu'à quel point ils sont réellement ralentis, et de montrer en fin de compte que ces *phénomènes de mort apparente volontaire*, qui n'ont absolument rien de mystérieux comme on l'a cru souvent, doivent recevoir une explication physiologique.

Combien il serait peu logique de douter de la propriété de certains organismes, de pouvoir conserver la faculté de vivre sans présenter le moindre phénomène vital, et cela pendant un temps si prolongé qu'il dépasse de beaucoup la durée habituelle de leur existence, c'est ce dont nous pouvons nous convaincre si nous passons des vertébrés aux animaux invertébrés, qui, sous ce rapport, se prêtent à une observation beaucoup plus précise.

Déjà LEEUWENHOEK (1) avait fait l'observation absolument merveilleuse que de petits animalcules, existant dans la poussière des toits, peuvent être complètement desséchés, sans perdre la faculté de revenir à la vie lorsqu'ils sont humectés avec de l'eau de pluie. Depuis, ce fait a été vérifié par un grand nombre d'observateurs et décrit d'une façon de plus en plus précise. Effectivement, il n'est pas difficile de se convaincre de sa réalité. Si l'on racle la poussière incrustée sur une vieille gouttière ou sur un vieux tronc d'arbre recouvert de mousse, et qu'on délaie cette poudre sèche avec de l'eau de pluie, on voit déjà apparaître en quelques heures sous le microscope une foule de petits animaux se mouvant avec vivacité entre les particules de limon. Ce sont pour la plupart des représentants du groupe des *Rotateurs*, dont le corps étiré à la façon du tube d'une lorgnette, porte à son extrémité antérieure un organe moteur composé de cils vibratiles serrés, « organe rotatoire » comme on l'appelle, parce que ces cils donnent l'apparence d'un mouvement de roue. A côté des rotateurs, se trouvent souvent aussi les *Tardigrades*, animaux à formes grossières, pourvus de quatre paires de pattes courtes terminées par des moignons de pieds armés de griffes, qui, de même que les rotateurs, possèdent déjà un système nerveux, un appareil digestif, etc. (fig. 41, a). Tant que ces singuliers animaux se trouvent dans l'eau, tous les phénomènes vitaux se manifestent chez eux de la même manière que chez les autres animaux. Mais si on les dessèche lentement sur une lame de verre, on voit au fur et à mesure

(1) LEEUWENHOEK : *Epistole ad societatem regiam Anglicam et alios illustres viros seu continuatio mirandorum arcanorum naturæ detectorum*. Leyde, 1719.

que l'eau s'évapore, leurs mouvements devenir plus paresseux, pour cesser à la fin complètement lorsque la goutte est desséchée. Alors le corps se ratatine peu à peu, le tégument se ride et se fendille; la forme de l'animal se modifie jusqu'à devenir méconnaissable, et au bout de quelque temps de dessiccation, on ne saurait plus la distinguer d'un grain de sable (fig. 41. b). L'animal peut demeurer dans cet état plusieurs années sans éprouver le moindre changement. En l'humectant de nouveau avec de l'eau, on peut alors suivre sous le microscope comment, après ce long et profond sommeil, la vie peut revenir dans ce corps desséché. La « réviviscence » des tardigrades ou « Anabiose », comme PREYER (1) a appelé ce phénomène, suit à peu près les phases suivantes. D'abord le corps se gonfle de nouveau et s'allonge, les fentes et les rides disparaissent lentement, les extrémités ressortent et bientôt l'animal a récupéré sa forme normale. D'abord il reste immobile, mais selon la durée de la dessiccation, tantôt déjà au bout d'une demi-heure, tantôt seulement après quelques heures, commencent à apparaître des mouvements lents, qui deviennent ensuite plus actifs, et de plus en plus fréquents; bientôt l'animal se met à ramper lourdement et à reprendre sa vie, après un long sommeil, au point où elle avait été interrompue.

Ces phénomènes si remarquables de l'anabiose ne sont pas exclusivement limités aux rotateurs et aux tardigrades. Les recherches ultérieures qui suivirent en grand nombre la découverte de LEEUWENHOEK permirent de les constater également chez différents autres organismes. On les a observés chez les *anguillules* du blé niellé, chez des *infusoires* et des *amibes*, et enfin, on les a reconnus encore chez des *bactéries*.

La propriété depuis longtemps connue que possèdent les graines de demeurer à l'état de dessiccation pendant de longues années, sans perdre par là leur faculté de germination, appartient aussi à cette série de phénomènes; on a même cru que les graines pouvaient conserver indéfiniment leur aptitude à germer. On a, comme on le sait, prétendu que les grains de blé trouvés dans les tombeaux des momies d'Egypte

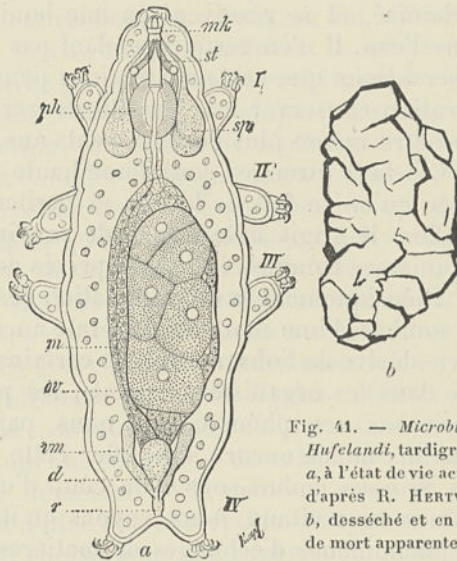


Fig. 41. — *Microbiotus Hufelandi*, tardigrade; a, à l'état de vie active, d'après R. HERTWIG; b, desséché et en état de mort apparente.

(1) PREYER : *Naturwissenschaftliche Thatsachen und Probleme*. Berlin, 1880.

seraient encore capables de germer et de se développer après un repos de plusieurs milliers d'années. Cependant il a été prouvé que cette donnée reposait sur une erreur; MARIETTE, l'égyptologue bien connu, a montré que cette expérience échoue toujours avec les véritables « blés de momie », car les graines trouvées dans les hypogées ont un aspect carbonisé, et se résolvent en une bouillie argileuse lorsqu'on les met dans l'eau. Il n'en reste cependant pas moins établi par de nombreuses observations que certaines graines peuvent dans l'état de complète dessiccation conserver leur faculté de germination plus de cent années et peut-être même plus de deux cents ans.

Ces faits étranges sont d'une haute importance pour la précision de l'idée qu'on se fait de la vie, et invitent à des recherches plus approfondies. Il s'agit notamment de savoir si nous devons considérer les organismes comme réellement privés de vie dans cet état particulier.

Théoriquement la différenciation des organismes vivants et inanimés ne soulève d'une manière générale aucune difficulté sérieuse. L'idée de la vie dérive de l'observation de certains phénomènes qui ne se montrent que dans les organismes vivants, les phénomènes vitaux. Là où nous observons ces phénomènes, nous parlons d'organisme vivant. Nous pouvons même encore simplifier cette base caractéristique de l'idée de vie. Si nous embrassons d'un coup d'œil toute la multitude des divers phénomènes vitaux, nous voyons qu'ils se rangent en trois groupes : en phénomènes d'échanges de matières, de changement de forme et de transformation d'énergie; car tout organisme vivant montre un échange des matières qui le composent, en ce qu'il emprunte continuellement des matériaux à l'extérieur, et rejette de même d'autres substances dans le milieu ambiant; il montre de plus des modifications de forme, en ce qu'il se développe, s'accroît et se reproduit par disjonction de certaines parties, et il montre enfin une transformation d'énergie, en ce qu'il fait passer sous d'autres formes d'énergie, l'énergie chimique puisée dans les aliments, etc. Mais transformations de matière, de forme et d'énergie ne représentent pas trois processus différents, indépendants les uns des autres, mais bien plutôt seulement les différents aspects d'un seul et même processus, car il n'existe pas de matière sans forme ou énergie. Matière, forme et énergie ne sont que les trois côtés sous lesquels nous apparaît le monde physique, la « Matière ». Toute modification de la matière entraîne donc, en outre de l'échange matériel même, et en même temps que lui, une modification de la forme et de l'énergie, quoique aussi dans chaque cas spécial tel côté du processus soit plus évident que tel autre. Nous pouvons donc dire que le *processus de la vie* qui se manifeste à nous extérieurement par les différents *phénomènes vitaux*, consiste dans l'échange de la matière ou plus brièvement dans les *Echanges* (dans le sens général). Par conséquent, c'est dans cet échange de matières que réside la différence entre les organismes vivants et inanimés.

Néanmoins en pratique cette distinction ne se présente pas toujours

d'une manière aussi simple. C'est ce que nous montrent précisément les organismes desséchés; car d'après l'examen que nous en avons fait précédemment, il s'agit de savoir si ces organismes dans leur état particulier ne sont réellement le siège d'aucun échange de matière, ou si leurs échanges sont seulement réduits dans une telle mesure qu'ils ne sont plus perceptibles à nos sens sous l'aspect des phénomènes vitaux, c'est-à-dire si le processus vital est réellement arrêté, ou s'il n'y a seulement qu'un ralentissement de la vie, une *vita minima*. La solution de cette question n'est possible qu'avec les méthodes de recherches les plus délicates et les plus scrupuleuses. A la vérité, la plupart des observateurs ont toujours eu la conviction qu'il s'agirait réellement chez les organismes desséchés d'un arrêt complet de la vie, mais il restait pourtant toujours une objection possible, c'est à savoir que les échanges, dans cet état, deviendraient si faibles qu'ils échapperaient à nos méthodes ordinaires de recherche, à cause de la petitesse de la plupart de ces objets d'expérience. Mais cette objection est écartée maintenant par les recherches que Kocus a instituées dans ces dernières années. Pour des animaux desséchés qui furent isolés et placés sur une lamelle de verre bien propre, toute absorption d'aliments solides ou liquides était exclue, et on pouvait aussi aisément se convaincre par l'observation directe qu'il ne se produisait non plus aucune excrétion de substances liquides ou solides. Kocus (1) a, en outre, démontré de la manière suivante qu'il n'existe pas de respiration, c'est-à-dire une absorption d'oxygène et une exhalation d'acide carbonique. Il choisit pour son expérience différentes graines complètement desséchées et en plaça une grande quantité dans un large tube de verre qu'il ferma après en avoir retiré l'air autant que possible par la machine pneumatique. Ne se fût-il produit alors dans ces graines qu'un minime échange de matière, on aurait dû cependant, en raison de la grande quantité mise en œuvre, trouver au moins une trace d'acide carbonique exhalé. Or, lorsque Kocus analysa après plusieurs mois le contenu du tube par les méthodes les plus délicates, il n'y trouva pas la moindre trace d'acide carbonique ou de quelque autre produit d'échange. Et toutes les fois que cette expérience fut répétée, elle donna le même résultat. Pourtant les graines avaient conservé leur aptitude à vivre et germaient lorsqu'elles étaient ensemencées.

D'après les résultats de ces expériences, nous ne pouvons plus conserver aucun doute sur la réalité de l'arrêt complet de la vie chez les organismes desséchés. Mais devons-nous pour ce motif désigner comme morts les organismes se trouvant dans cet état particulier? Il est vrai que les organismes desséchés sont en réalité privés de la vie, cependant ils ne sont point morts, car chez eux une anabiose reste possible par l'apport de l'eau. L'organisme mort, par contre, ne peut être d'aucune manière rappelé à la vie. La différence entre l'organisme desséché et

(1) W. Kocus : *Kann die Continuität der Lebensvorgänge zeitweilig völlig unterbrochen werden?* Dans : *Biologisches Centralblatt*. Vol. X, 1890.

l'organisme mort réside donc en ceci, que chez le premier toutes les conditions internes de la vie sont encore remplies, et qu'il ne lui manque qu'une partie des conditions externes, tandis que chez l'organisme mort les conditions vitales internes ont subi un trouble irréparable et ne peuvent plus se réaliser malgré la réunion de toutes les conditions externes. PREYER a mis cette différence en évidence d'une manière fort juste. Il compare l'organisme desséché à une montre dont le ressort est monté, mais qui est arrêtée, de telle sorte qu'il suffit d'un choc pour la remettre en marche, et l'organisme mort par contre à une montre dont le ressort est brisé et qu'aucune secousse ne parvient à remettre en mouvement. Nous devons donc faire une distinction tranchée entre l'organisme desséché et l'organisme mort. Mais, d'autre part, nous ne pouvons pas non plus appeler *vivants* de tels organismes, car ils ne montrent point de phénomènes vitaux, et comme nous l'avons vu, ces phénomènes représentent le critérium du processus vital ou de la Vie elle-même. Le mieux que nous puissions faire est donc d'employer pour ces organismes l'expression de « mort apparente ». Cet état de mort apparente dans lequel se trouvent ces organismes, a été désigné par CL. BERNARD sous le nom de *Vie latente*, expression que PREYER a remplacée par celle de *Vie potentielle* pour l'opposer à la Vie ordinaire ou *Vie actuelle* de l'organisme normal. Mais pour employer une expression allemande, nous pouvons dire aussi : Les organismes se trouvent en état de *mort apparente* (Scheintodes).

2. — Vie et Mort.

Si, dans la détermination de la différence existant entre la vie et la mort apparente, on se heurte à des difficultés pratiques pour la démonstration expérimentale que, chez les organismes desséchés, le processus vital est effectivement complètement arrêté, les embarras que l'on rencontre pour tracer une limite entre la vie et la mort sont plutôt *théoriques*.

Il ne nous est pas difficile dans la pratique de la vie journalière de distinguer l'organisme mort du vivant, car nous avons puisé par abstraction notre idée de la mort chez l'homme et les animaux supérieurs, et nous sommes habitués à considérer comme signe de la mort le moment où le cœur s'arrête et où l'homme cesse de respirer. Cependant de cette façon nous ne prenons en considération que les grandes différences qui, à ce moment, tirent leur valeur de la comparaison avec l'état de vie intacte, mais sans remarquer la persistance de certains phénomènes, qui durent encore dans tous les cas longtemps après la mort.

Le critérium de la vie est formé exclusivement par les phénomènes vitaux, c'est-à-dire par les différentes modalités suivant lesquelles le processus vital, l'échange des matières devient perceptible à nos sens. Or, si nous appliquons ce critérium à l'homme, nous voyons qu'en réalité ce dernier n'est point encore mort dans le moment que nous dési-

gnons habituellement comme moment de la mort, et c'est ce que montre immédiatement un examen plus approfondi.

Sans doute les grossiers mouvements musculaires spontanés cessent, l'homme est affaissé et inerte. Mais les muscles restent fréquemment pendant plusieurs heures sensibles aux influences extérieures et y répondent par des secousses et des mouvements; ils sont donc le siège de phénomènes vitaux. Il arrive même un moment où les muscles se rétractent encore une fois d'eux-mêmes d'une façon progressive: c'est la *rigidité cadavérique*. Ce n'est que lorsque celle-ci a cessé, que la vie du muscle est éteinte. Mais, même à ce moment, le corps n'est pas encore tout à fait mort. Ce ne sont que certains organes, certaines parties du corps ou complexes de cellules, comme les cellules du système nerveux, des muscles, etc., qui ne montrent plus aucun phénomène vital; d'autres cellules et complexes de cellules, par contre, continuent à vivre longtemps dans leur état normal, après que la rigidité s'est produite. La surface interne des voies aériennes, par conséquent du larynx, de la trachée, des bronches, etc., est, comme on le sait, recouverte d'un épithélium à cils vibratiles, c'est-à-dire d'une couche de cellules cylindriques serrées les unes contre les autres et qui possèdent à leur surface de fins prolongements piliformes exécutant un mouvement de battement continu et rythmique (voyez fig. 20, a, page 89). Ces cellules à cils vibratiles conservent leur activité normale sur le cadavre pendant plusieurs jours encore après l'arrêt du cœur, par conséquent après la prétendue mort. Elles « survivent », comme on dit. Mais même après quelques jours, la mort n'a pas encore envahi la totalité du corps humain. Les globules blancs du sang ou leucocytes, ces cellules amiboïdes qui ne sont pas seulement entraînées passivement dans le courant sanguin, mais qui émigrent aussi activement dans tous les tissus du corps et jouent un rôle important dans l'économie, sont encore vivants pour la plupart et peuvent, lorsqu'on les maintient dans des conditions favorables, demeurer en vie encore plus longtemps.

D'après tout cela, quel moment doit-on désigner comme moment de la mort? Si on emploie comme critérium l'existence de phénomènes vitaux, on ne peut logiquement pas considérer encore comme moment de la mort celui où disparaissent les mouvements musculaires spontanés et, en particulier, les battements du cœur, car la vie de certains autres agrégats cellulaires persiste encore pendant longtemps. Nous voyons donc qu'il n'y a pas dans le temps un point particulier où la vie cesse et la mort commence, mais bien qu'il existe seulement un passage progressif de la vie normale à la mort complète, transition qui souvent se fait déjà remarquer dans le cours d'une maladie. *La mort se développe de la vie.*

Le développement de la mort s'opère d'une manière très différente pour les diverses classes d'animaux. Tandis que chez les animaux à sang chaud, par suite de la dépendance étroite de tous les tissus dans leur nutrition par le courant sanguin, la mort se développe relativement

vite après l'arrêt de la circulation, pour les animaux à sang froid, au contraire, l'organisme passe en général beaucoup plus lentement de la vie à la mort, et même la mort définitive, c'est-à-dire l'état dans lequel on ne peut plus percevoir dans le corps aucun phénomène vital, n'arrive dans bien des cas que des mois après que l'animal a subi une lésion irréparable, mortelle. En raison de la grande indépendance que présentent les organes d'avec la circulation du sang et aussi vis-à-vis les uns des autres, chez beaucoup d'animaux à sang froid, les parties séparées du corps peuvent survivre un temps très long avant de mourir, propriété qui explique l'emploi que l'on fait de tels animaux, particulièrement de la grenouille, dans maintes expériences physiologiques. On sait que l'on peut détacher d'une grenouille un muscle avec son nerf, et dans des conditions favorables, le conserver en vie pendant des jours entiers avec son excitabilité intacte. Ici apparaît encore plus nettement que chez l'homme ce fait, que la mort ne survient pas instantanément, mais se développe au contraire d'une manière progressive.

Mais on pourrait dire que, dans tous ces cas, il s'agit d'animaux pluricellulaires chez lesquels la mort atteint successivement les différentes sortes de cellules, les unes plus tôt, les autres plus tard; mais comment se comporte sous ce rapport la cellule prise isolément, qui déjà représente par elle-même un organisme vivant? Or, l'histoire de la mort cellulaire correspond exactement au développement de la mort dans l'organisme pluricellulaire, avec ceci en plus que chaque stade principal y apparaît encore plus clairement. Là aussi nous voyons que la mort n'est pas instantanée, mais que la vie normale est reliée à la mort définitive par une série ininterrompue d'états de transition, dont la succession se prolonge fréquemment pendant plusieurs jours et même, comme il n'est pas rare, pendant plusieurs semaines. Nous avons déjà plusieurs fois signalé le fait, que des masses protoplasmiques dépourvues de noyau, que l'on sépare d'une cellule par section, ne peuvent continuer à vivre. Si l'on observe sous le microscope un tel fragment de protoplasma sans noyau, dont le sort est par conséquent fixé, on peut se convaincre qu'il ne passe que progressivement de l'état normal à l'arrêt complet de tous les phénomènes vitaux (1). Certaines formes marines de Rhizopodes sont des objets très favorables pour cette recherche, par exemple l'*Orbitolites*, qui émet à travers les pores de sa carapace calcaire des touffes de filaments protoplasmiques nus, sans noyau, ou *pseudopodes* d'une longueur considérable, avec lesquels il se meut, s'empare des organismes dont il fait sa pâture et les digère. Si l'on sépare par section sous le microscope une certaine quantité de la masse pseudopodique d'un *Orbitolites*, le réseau de filaments se réunit d'abord en une gouttelette arrondie, mais bientôt il émet de nouveau des pseudopodes de forme semblable à ceux de l'animal intact, et se meut

(1) VERWORN : *Die physiologische Bedeutung des Zellkerns*. Dans : *Pflüger's Archiv für die gesammte Physiologie*. Vol. LI, 1891.

comme s'il était encore en relation avec le corps pourvu du noyau. Les nouveaux pseudopodes captent encore les organismes alimentaires, mais ils n'ont plus le pouvoir de les digérer. Ce fait est très important, car il en résulte que le fragment de protoplasma dépourvu de noyau est incapable de s'accroître par une nouvelle formation de substance. En outre, les mouvements de ce petit grumeau microscopique persistent avec leurs caractères normaux encore pendant des heures, et l'irritabilité est aussi conservée. Petit à petit les pseudopodes se retirent et il ne s'en forme plus de nouveaux. Par suite, le fragment se ramasse en un grumeau sphérique. Pourtant nous ne pouvons pas encore dire que cette masse protoplasmique soit morte, car il est encore possible, le lendemain, d'y constater de légères et très lentes modifications de forme, en espaçant les observations par des intervalles de plusieurs heures. Ce n'est qu'après quelques jours que la gouttelette de protoplasma se gonfle et se résout en un amas de corpuscules peu cohérent.

La mort n'est donc pas non plus instantanée dans la cellule; mais elle apparaît comme le terme ultime d'une longue série de processus, qui, commençant par un dommage irréparable du corps normal, conduit peu à peu à la cessation complète de tous les phénomènes vitaux. Mais puisque d'une part, durant le cours de ce processus, les phénomènes vitaux sont encore perceptibles, et que d'autre part, la mort doit arriver infailliblement à la suite du dommage éprouvé, il convient de caractériser la période qui s'étend depuis l'apparition de l'altération mortelle jusqu'à la mort définitive, par un nom adapté à ce stade de transition, et de l'appeler stade de la *nécrobiose*, en donnant une plus large extension à un terme introduit en pathologie par H. SCULTZ et VIRCHOW (1).

Nous voyons donc qu'il est impossible de tracer une limite tranchée entre la vie et la mort; que la vie et la mort ne sont que les deux degrés extrêmes d'une longue série de modifications, qui se déroulent successivement dans un organisme. Mais après avoir établi ce fait, si nous négligeons les phases de transition, pour ne considérer que les degrés extrêmes, d'une part un organisme vivant, intact, et d'autre part le même organisme fixé par tous les moyens de la technique moderne et conservé dans l'alcool, nous pouvons différencier très nettement ces deux degrés en ce que dans le premier le processus vital s'accomplit sans trouble, ainsi que le montre le déploiement des phénomènes vitaux, tandis que dans le dernier le processus vital est arrêté d'une manière complète et définitive, comme le prouve l'absence de tout phénomène vital.

* * *

Après toutes ces considérations, nous sommes maintenant en mesure de formuler une conclusion à notre caractéristique de la matière

(1) R. VIRCHOW: *Die Cellularpathologie in ihrer Begründung auf physiologische und pathologische Gewebelehre*. 4^e édition. Berlin, 1871.

vivante, en d'autres termes de caractériser le processus vital lui-même d'une manière générale.

Nous avons vu qu'il n'existe entre les *organismes* et les *corps inorganiques* aucune différence essentielle, c'est-à-dire aucune différence dans les substances et les forces élémentaires. Les phénomènes vitaux des organismes doivent reposer sur les mêmes lois mécaniques générales que les phénomènes du monde inorganique. Toutefois, il existe entre les deux grands groupes de corps une différence portant sur le mode des combinaisons chimiques dans lesquelles sont engagées les substances élémentaires, en tant que les organismes possèdent des combinaisons d'une grande complexité, en particulier les albuminoïdes qui ne font défaut à aucune matière vivante, combinaisons qui ne se trouvent jamais dans le monde des corps inorganiques. Mais il est clair que cette différence ne peut être que de même nature que les différences qui existent aussi entre les corps inorganiques eux-mêmes relativement à leur composition chimique. En tous cas, la possession des matières albuminoïdes complexes donne aux organismes un caractère spécial qui les met en opposition avec tous les corps inorganiques.

Nous avons vu, en outre, que les *organismes vivants* se différencient des *organismes inanimés* (en état de mort apparente ou réelle) par leurs échanges, c'est-à-dire par le fait que leur substance est dans un état continuuel de désintégration et de régénération, et par conséquent rejette continuellement dans le milieu extérieur des matériaux de déchet, tandis qu'elle puise dans le même milieu d'autres substances pour sa nutrition. Mais la nature de ces produits de déchet nous permet de reconnaître qu'il s'agit d'une destruction de combinaisons azotées, spécialement d'albuminoïdes. Or, puisque nous savons que les matières albuminoïdes avec leurs satellites — qui en partie dérivent de la molécule d'albumine, en partie servent à sa construction — représentent parmi toutes les combinaisons organiques les seuls corps qui ne font jamais défaut à la matière vivante, qui en forment la masse principale et qui suffisent pour la constituer, nous pouvons donc dire que tous les organismes vivants sont caractérisés par les échanges des matières albuminoïdes.

Par là nous avons retiré le bénéfice de nos considérations précédentes et en même temps nous avons donné au problème de toute la physiologie une forme plus simple. Le processus vital consiste dans les échanges des matières albuminoïdes. Si cela est exact, toute la recherche physiologique doit être dirigée dans ce sens, et sa tâche est de poursuivre ces échanges des albuminoïdes jusque dans leurs détails, et de reconnaître dans les phénomènes vitaux un processus qui résulte de ces échanges avec la même absolue nécessité que les phénomènes de la nature inorganique résultent des modifications physiques et chimiques des corps bruts.

CHAPITRE III

Des phénomènes vitaux élémentaires.

I. — Les phénomènes d'échanges de matière (Stoffwechsel).

A. — L'absorption des matières.

1. — Les aliments.
2. — Le mode d'absorption des aliments de la part de la cellule.

B. — La transformation des substances absorbées.

1. — Digestion extra-cellulaire et intra-cellulaire.
2. — Les ferments et leur mode d'action.
3. — Assimilation et désassimilation.

a. — Assimilation.

b. — Désassimilation.

C. — L'élimination des matières.

1. — Le mode d'élimination de la part de la cellule.
2. — Produits de sécrétion et d'excrétion.

a. — Sécrétions.

b. — Excrétions.

II. — Les phénomènes de changement de forme (Formwechsel).

A. — Le développement phylogénétique.

1. — La transmission héréditaire.
2. — L'adaptation.

B. — Le développement ontogénétique.

1. — Croissance et reproduction.
2. — Les formes de la division cellulaire.

a. — Division directe.

b. — Division indirecte.

3. — La fécondation.

4. — Le développement de l'organisme pluricellulaire.

III. — Les phénomènes d'échanges de forces (Kraftwechsel).

- A. — Les formes de l'énergie.
- B. — L'apport d'énergie dans l'organisme.
 - 1. — L'apport d'énergie chimique.
 - 2. — L'apport de lumière.
 - 3. — L'apport de chaleur.
- C. — La production d'énergie de l'organisme.
 - 1. — La production d'énergie mécanique.
 - a. — Mouvements passifs.
 - b. — — — par gonflement des parois cellulaires.
 - c. — — — par modification du turgor cellulaire.
 - d. — — — — du poids spécifique.
 - e. — — — par sécrétion.
 - f. — — — par accroissement.
 - g. — — — par contraction et expansion.
 - Le mouvement amiboïde.
 - Le — musculaire.
 - Le — des cils vibratiles.
 - 2. — La production de lumière.
 - 3. — La — de chaleur.
 - 4. — La — d'électricité.

Ce que nous appelons la vie consiste en une série de phénomènes d'importance très inégale. Dans le grand nombre des activités qui constituent chez l'homme la vie journalière, les unes sont de nature complexe et se composent de plusieurs phénomènes élémentaires, les autres représentent seulement les conséquences secondaires de phénomènes vitaux élémentaires. Même celles qui paraissent simples et immédiates entre toutes, comme la circulation du sang, la respiration, etc., ne représentent point encore des phénomènes vitaux élémentaires. Il n'y a là d'élémentaire que la contraction du cœur et des muscles respiratoires qui produit secondairement la circulation du sang et le mouvement des gaz dans les poumons; car la contraction musculaire ne peut plus être ramenée à l'activité d'autres éléments, elle est l'expression immédiate de la vie des cellules dans lesquelles elle a lieu. *Si donc nous voulons étudier les phénomènes vitaux élémentaires, c'est jusqu'aux cellules où ils se produisent qu'il nous faut remonter.*

Si nous poursuivons toutes les activités complexes et les phénomènes secondaires jusque dans leurs éléments, nous trouvons trois grands groupes de phénomènes vitaux élémentaires, qui, pour n'importe quelle forme de substance vivante, appartiennent à toute cellule; ce sont les phénomènes d'échanges de matière (Stoffwechsel), de changements de forme (Formwechsel) et d'échanges de force (Kraftwechsel). Dans toute substance vivante sans exception, tant qu'elle vit, apparaît un échange incessant de matériaux, de plus des modifications de sa forme,

et enfin une transposition d'énergie, et tous les phénomènes vitaux en général peuvent trouver place dans ces trois grands groupes, lorsqu'on les réduit à leurs manifestations élémentaires.

Cherchons dans ce chapitre à prendre un aperçu sur la multitude des phénomènes vitaux, en nous bornant à relever les faits, et en nous réservant pour un chapitre ultérieur le soin de ramener les phénomènes à leurs causes mécaniques.

I. — Les Phénomènes d'échanges de matières.

A. — L'Absorption des matières.

L'absorption des matières nutritives puisées dans le milieu ambiant représente la « Nutrition » dans le sens le plus large. Si par nutrition on n'entendait que l'acte de manger et de boire accompli par un organisme complexe, cette notion n'impliquerait que le phénomène le plus extérieur de tout le processus nutritif, car ce que nous introduisons comme aliments ou boissons dans un seul organe, l'estomac, profite aux millions de cellules qui composent le corps de l'homme. Pour que le corps se maintienne en vie, *toutes* les cellules doivent recevoir des matières nutritives déterminées. Nos considérations devront donc s'étendre sur deux points, d'une part sur la *qualité des matières* que consomme chaque cellule pour l'entretien de sa vie, et d'autre part sur le *mode d'incorporation* de ces matières nutritives.

1. — Les Aliments.

Toute matière vivante doit, puisqu'elle se détruit continuellement, introduire en elle des matières qui contiennent tous les éléments chimiques nécessaires à sa reconstitution.

Si d'une part l'absorption de substances alimentaires représente un phénomène général pour toute cellule, d'autre part la nature de ces substances nutritives diffère pour chaque forme spéciale de cellules. Mais malgré cette spécialisation des matériaux consommés par chaque forme cellulaire pour son entretien, il est possible de ranger tous les organismes en quelques grands groupes, dans lesquels prédominent et concordent certaines conditions générales dans le mode de nutrition.

Déjà de bonne heure on a trouvé une différence fondamentale dans la nutrition des plantes et des animaux. *Toutes les plantes vertes empruntent au sol et à l'air des substances inorganiques simples pour en construire leur matière vivante, par contre tous les animaux sans exception ont besoin de combinaisons organiques d'une haute complexité, pour pouvoir entretenir leur vie d'une façon durable.*

Ce fait est facile à établir. Pour se convaincre que les animaux ne

peuvent exister sans aliments organiques, il suffit d'instituer une expérience d'alimentation appropriée à ce but. Les animaux succombent toujours au bout d'un temps plus ou moins long à un régime de substances purement inorganiques, comme eau, sels, etc., même si ces substances renferment tous les éléments chimiques de la matière vivante en juste proportion. Au contraire on peut montrer par des expériences convenablement instituées que les plantes vivent aux seuls dépens de substances inorganiques, par exemple en les faisant croître dans des solutions dites « nutritives » qui renferment sous forme de sels inorganiques les éléments chimiques nécessaires à la construction de la matière vivante. Une solution nutritive de cette sorte, contenant en combinaisons solubles les éléments Az, H, O, S, Ph, Cl, Na, Mg, Ca, Fe, par conséquent tous les éléments organiques, à l'exception du carbone, peut être par exemple composée de la façon suivante d'après SACHS (1) :

Eau	1000 centim. cubes.
Azotate de potasse.	1 gramme.
Chlorure de sodium.	0,5 —
Sulfate de chaux.	0,5 —
— de magnésie.	0,5 —
Phosphate de chaux.	0,5 —
Sulfate d'oxyde de fer.	0,005 —

Si l'on plonge la racine d'un grain de maïs en germination dans une éprouvette remplie de cette solution nutritive, en permettant aux parties aériennes de se développer dans l'air (fig. 42), la plante croît admirablement bien à la lumière, se développe en un grand plant de maïs, fleurit et fournit des graines avec lesquelles on peut recommencer l'expérience. Si le sel de fer manque dans la solution, la plante croît également pendant quelque temps, mais demeure décolorée, et l'examen microscopique des feuilles montre que les cellules sont dépourvues de pigment chlorophyllien. Il suffit de l'addition d'une trace de sulfate de fer pour que les feuilles se colorent en vert.

La solution nutritive, ainsi qu'on le voit en jetant un coup d'œil sur les substances qui la composent, ne renferme pas de carbone. Or, puisque la plante entre autres choses a besoin de carbone pour la construction de sa substance vivante, elle doit donc l'avoir emprunté à l'air pendant sa croissance. C'est pour ce motif que l'expérience devait être disposée de manière que les parties supérieures de la plante s'épanouissent dans l'air. Si la plante est placée dans l'air confiné sous une cloche, elle ne tarde pas à mourir. Mais le carbone n'existe dans l'air que sous forme d'acide carbonique; la plante doit donc l'extraire de

(1) JULIUS SACHS : *Vorlesungen über Pflanzen-Physiologie*. Leipzig, 1882.

cette combinaison, et effectivement on peut constater qu'elle consomme très rapidement tout l'acide carbonique que l'on introduit sous la cloche. Ce fait que la plante subvient à son besoin de carbone exclusivement avec l'acide carbonique de l'air, déjà découvert par INGENHOUS et DE SAUSSURE, représente aujourd'hui, après avoir été d'abord mis en doute pendant quelque temps, un des phénomènes les plus importants de toute la physiologie végétale. Par contre, l'azote de la plante, ainsi que le montre une expérience analogue à la précédente, ne peut être tiré de l'atmosphère et est emprunté seulement aux sels azotés dissous dans l'eau.

Il ressort donc de ces expériences que les plantes édifient leur matière vivante avec des combinaisons inorganiques simples, en utilisant l'acide carbonique de l'air qui est absorbé par les feuilles, ainsi que l'eau avec ses sels qu'elle puise au moyen de ses racines. Au contraire, aucun animal n'est capable de construire synthétiquement sa substance vivante aux dépens de simples combinaisons inorganiques, même si ces dernières renferment tous les éléments constitutants de son corps; tous les animaux sans exception ont besoin pour vivre de matériaux organiques déjà tout préparés.

Ce contraste entre l'animal et la plante a en fait une portée très étendue, car il implique expressément *que le règne animal ne saurait exister sans le règne végétal*.

Il y a, il est vrai, un grand nombre d'animaux, les *carnivores*, qui n'ont besoin que d'une nourriture animale, avant tout de viande; mais si l'on va plus loin et qu'on recherche d'où les animaux servant de pâture tirent eux-mêmes leur matériel nutritif, on en vient toujours en dernière analyse aux *herbivores*, et ces derniers ne peuvent vivre sans une nourriture végétale. Ainsi la vie des carnivores dépend aussi en dernière analyse de l'existence des végétaux. Sans les plantes, le règne animal périrait, car seules les plantes sont capables de produire aux dépens de substances inorganiques, des hydrates de carbone, des graisses et de l'albumine, toutes matières nécessaires à l'existence des animaux. On ne saurait donc donner complètement tort à l'ancienne philosophie de la Nature du commencement de notre siècle, quand, avec sa recherche d'expression habituelle, elle désignait tout le règne animal comme parasite des végétaux.

On a cru longtemps que la différence qui vient d'être indiquée dans la nutrition des animaux et des plantes serait décisive, de telle sorte que l'on pourrait distinguer simplement toutes les cellules vivantes, d'après leurs échanges nutritifs, en animales et végétales. Cependant, on a reconnu que cette différence est comprise entre certaines limites, et

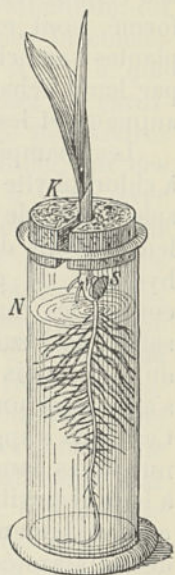


Fig. 42. — Plant de maïs croissant dans une éprouvette remplie d'une solution nutritive. N, solution nutritive; S, grain de maïs; K, bouchon, d'après SACUS.

n'est exacte que lorsqu'il s'agit de cellules animales et de cellules végétales vertes, c'est-à-dire contenant de la chlorophylle, car les éléments des cellules végétales dans lesquels l'acide carbonique est pris et transformé, sont exclusivement les corps chlorophylliens. Mais il y a des plantes sans chlorophylle, comme par exemple les champignons, qui, par leurs échanges, forment en quelque sorte une transition entre les animaux et les plantes vertes.

Les champignons ne possèdent point en effet la propriété des plantes à chlorophylle de tirer leur carbone de l'acide carbonique de l'air atmosphérique; de même que les animaux, ils emploient pour subvenir à leur besoin de carbone des matières organiques, comme albumine, hydrates de carbone, etc., auxquelles ils enlèvent le carbone. Par contre, les champignons se comportent comme les plantes pour l'utilisation de l'azote, en ce qu'ils empruntent celui-ci aux sels inorganiques du sol, tandis que les animaux, pour faire face à leur besoin d'azote s'adressent uniquement aux matières albuminoïdes et à leurs dérivés. Ces faits s'appuient sur des expériences instituées avec des solutions nutritives dans lesquelles les champignons ne poussent pas, s'ils n'ont à leur disposition aucune matière organique, mais prospèrent par contre admirablement, lorsque, par exemple, dans la solution nutritive, à côté des sels azotés on leur fournit encore du sucre. Nous avons donc dans les champignons un groupe d'organismes qui, par les caractères de leurs échanges, tiennent à moitié des animaux et des végétaux. Mais même par là, nous n'avons pas encore épuisé toutes les conditions qui se réalisent. Dans le monde des microorganismes on rencontre de nombreuses formes qui représentent des degrés de transition tout à fait analogues, et, plus on étudie les conditions vitales particulières de ces êtres microscopiques, avant tout des bactéries, plus il semble que dans le groupe de ces organismes inférieurs les échanges ne présentent pas encore une différenciation aussi marquée que chez les animaux et les plantes d'organisation élevée. Ainsi, il n'y a pas longtemps, un bactériologiste distingué WINOGRADSKY (1) a découvert des formes bactériennes qui vivent dans la terre et qui édifient leur matière vivante aux dépens de matériaux exclusivement inorganiques, principalement de carbonate d'ammoniaque et de quelques substances minérales. Ces remarquables bactéries (*Nitromonas*) se comportent donc précisément comme les plantes vertes, bien qu'elles ne possèdent point de chlorophylle, alors qu'au contraire, d'autres formes microbiennes ne peuvent subsister sans aliment organique.

Si nous jetons encore un coup d'œil sur les particularités que présente la nutrition des animaux, nous voyons qu'il y règne une diversité assez grande entre chacune des formes animales sous le rapport des aliments organiques. Il y a, par exemple, des adaptations remarquables

(1) WINOGRADSKY dans : Annales de l'Institut Pasteur. 1890.

à une seule espèce de substance alimentaire. Ainsi, la chenille de la teigne vit exclusivement aux dépens des poils, lesquels sont formés de kératine pure. La kératine, substance très voisine de l'albumine, est donc en état de fournir tous les produits élémentaires pour la constitution de la matière vivante de cet animal. Autrement, il n'y a que l'albumine qui puisse à elle seule, comme par exemple chez les carnivores, suffire à procurer toutes les substances élémentaires nécessaires à la construction du corps, et PFLÜGER (1) a montré récemment, par des expériences approfondies, que le chien même continue à vivre avec une alimentation exclusive d'albumine, tout en accomplissant un dur travail quotidien. L'animal perd rapidement dans ces expériences presque toute sa graisse, mais demeure à un degré remarquable vif, fort et bien portant. Par contre, il est impossible de maintenir en vie des animaux avec une nourriture exclusive de graisse ou d'hydrates de carbone ou même avec les deux combinés. Malgré la plus riche alimentation en graisse ou hydrates de carbone, les animaux consomment alors l'albumine de leur propre corps, comme le montre la persistance de l'excrétion de l'azote dans l'urine, et ils finissent inévitablement par succomber à la consommation. La raison en est bien simple, car puisque la matière vivante se détruit continuellement d'elle-même dans une certaine mesure, il faut, d'autre part, qu'elle se reconstitue d'une manière incessante pour que l'animal puisse vivre. Or, il ne saurait en être ainsi lorsque l'animal est privé d'azote. Mais puisque les animaux, comme nous l'avons vu, ne peuvent utiliser l'azote des combinaisons inorganiques, il en résulte que les corps albuminoïdes qui seuls représentent les substances alimentaires azotées, sont absolument nécessaires pour l'entretien de la vie animale. *Nous nous trouvons donc en présence de ce fait essentiel que seules les matières albuminoïdes, parmi toutes les substances organiques, sont indispensables pour la nutrition des animaux, mais aussi que dans certains cas elles sont à elles seules suffisantes pour l'entretien de la vie.* PFLÜGER différencie donc l'albumine comme « aliment primordial », des hydrates de carbone, des graisses, etc., qui ne jouent que le rôle « d'aliments de remplacement ».

A côté de l'absorption des aliments proprement dits, l'absorption d'*oxygène* représente un processus commun à *tous les organismes* : on le désigne sous le nom de « *Respiration* ». Sans doute tous les organismes ne puisent pas l'*oxygène* sous la même forme et à la même source. Les organismes terrestres l'empruntent à l'air sous forme gazeuse, les organismes aquatiques consomment celui qui est dissous dans l'eau; et les cellules des tissus des animaux pourvus d'une circulation du sang, de même que beaucoup d'organismes parasites, extraient l'*oxygène* de combinaisons chimiques : les cellules des tissus le prennent à l'hémoglobine du sang avec laquelle ce gaz forme une combinaison

(1) PFLÜGER : *Die Quelle der Muskelkraft*. Dans : Pflüger's Archiv, vol. L, 1891. — Du même : *Ueber Fleisch- und Fettmästung*. Dans : Pflüger's Archiv, vol. LII, 1892.

lâche, et même certains parasites à des combinaisons relativement fixes. En outre, tous les organismes n'absorbent jamais qu'une certaine quantité d'oxygène, même si on leur en fournit une plus grande quantité; leur consommation d'oxygène n'est même pas notablement accrue dans un milieu d'oxygène pur. La matière vivante est donc, dans certaines limites, assez indépendante de la quantité d'oxygène qui lui est offerte. *Mais tous les organismes, sans exception, ont absolument besoin d'une certaine quantité d'oxygène pour vivre. Si on intercepte leur source d'oxygène, ils meurent infailliblement au bout d'un temps plus ou moins long. Il n'y a pas de vie sans respiration.*

Enfin, tous les organismes sans exception absorbent de l'eau et avec celle-ci certains sels, qui autant qu'ils ne sont pas déjà contenus dans les autres aliments, sont également nécessaires à l'entretien de la vie (bien qu'aussi les divers organismes présentent des variétés très étendues sous le rapport de la nature des sels qui leur sont nécessaires). Les phosphates, sulfates, carbonates et chlorures de sodium, de potassium, de magnésium, de calcium et de fer paraissent être indispensables pour tous les organismes.

Telles sont, succinctement indiqués, les matériaux de nutrition des organismes. Considérons maintenant comment chaque cellule s'empare de ces aliments.

2. — Le Mode d'absorption des aliments de la part de la Cellule.

Les substances alimentaires se trouvent soit à l'état gazeux, soit à l'état liquide, c'est-à-dire dissous, soit sous une forme solide; mais il s'en faut que toutes les cellules vivantes soient en état d'absorber les aliments solides. Le plus grand nombre des cellules, presque toutes les cellules des tissus animaux, une grande partie des cellules végétales et beaucoup d'organismes unicellulaires n'absorbent que les aliments dissous, soit que leur nourriture consiste exclusivement en substances déjà dissoutes à l'avance, soit que les aliments solides soient d'abord liquéfiés par l'action de certaines sécrétions en dehors du corps cellulaire. Il n'y a qu'un nombre relativement faible de formes cellulaires qui soient en état de s'incorporer des aliments figurés.

Le passage dans la cellule des substances nutritives gazeuses et dissoutes, que nous désignons sous le nom de « résorption », est essentiellement variable, suivant que les cellules possèdent ou non une membrane. Pour les cellules dépourvues de membrane, tous les aliments dissous, de quelque nature qu'ils soient, peuvent entrer immédiatement, à la surface du protoplasma, en relation d'échanges chimiques avec les substances de la matière vivante. Il en est autrement pour les cellules dont le protoplasma est limité extérieurement par une membrane. Ici il est nécessaire que les substances dissoutes soient capables de diffuser à travers les membranes. Celles qui n'ont point cette propriété doivent

donc d'abord être rendues diffusibles, pour parvenir dans l'intérieur de la cellule.

Or, une provision d'aliments gazeux ou dissous se trouve à la disposition de toute cellule.

Chez les végétaux, l'acide carbonique et l'oxygène de l'air entrent en contact avec les cellules des feuilles. Il en est de même dans les poumons des animaux vertébrés. Les plus fines ramifications de l'arbre bronchique se terminent en petits cœcums, nommés alvéoles pulmonaires, qui sont formés d'une couche extrêmement mince de cellules épithéliales et sont enlacés d'un réseau serré de capillaires sanguins à parois également très minces. L'oxygène de l'air introduit par la respiration dans les poumons peut traverser facilement ces minces parois, pour être alors absorbé par les globules rouges et transporté dans tout l'organisme.

De même, les substances dissoutes baignent constamment la surface des cellules. Chez les végétaux elles s'élèvent avec l'eau dans de fins canaux en forme de tubes, et sont ainsi portées directement aux cellules. Pour les organismes complexes, parmi les cellules qui les composent, les unes se trouvent en contact immédiat avec les aliments dissous dans le tuge digestif, comme les cellules épithéliales de l'intestin, les autres, comme celles des tissus en général, sont baignées par le courant sanguin qui leur apporte les aliments dissous et ayant déjà subi une certaine élaboration. De même chez les animaux qui, parmi les invertébrés, ne possèdent aucun système circulatoire, on voit les cellules ou bien entrer en contact immédiat avec l'eau du milieu ambiant, ou bien être baignées par les sucs qui se trouvent dans de fines lacunes intercellulaires. Enfin les conditions les plus simples sont réalisées chez les organismes unicellulaires qui, comme les algues, les bactéries et d'autres, vivent constamment dans une solution nutritive, soit dans l'eau tenant des sels en dissolution, soit dans des liquides organiques.

L'absorption d'aliments solides, figurés, ne se rencontre que chez quelques formes de cellules. Parmi les organismes unicellulaires tous les Rhizopodes, la plupart des infusoires ciliés et quelques infusoires flagellés, s'emparent des aliments solides. Dans les états cellulaires complexes, la même propriété revient aux leucocytes ou globules blancs du sang, désignés aussi pour ce motif sous le nom de « phagocytes » par METSCHNIKOFF; en outre aux cellules migratrices qui jouent chez les animaux inférieurs le rôle des leucocytes, puis aux cellules-œufs à mouvements amiboïdes, comme celles des éponges, et enfin aux cellules épithéliales de l'intestin. D'après le mode d'ingestion des aliments solides, on peut distinguer deux types parmi toutes ces formes cellulaires : les unes peuvent absorber les corpuscules nutritifs en un point quelconque de leur surface : ce sont les cellules amiboïdes auxquelles appartiennent les Rhizopodes, les leucocytes et les cellules épithéliales de l'intestin; les autres possèdent un orifice particulier permanent,

jouant le rôle de bouche; ce sont les infusoires ciliés et flagellés, dont le corps possède déjà une forme fixe avec une couche superficielle plus consistante. Mais, en somme, toutes les cellules qui absorbent des aliments solides, ne peuvent le faire qu'à l'aide de mouvements actifs de leur corps.

Comme exemple du *premier type* nous pouvons prendre l'ingestion de la nourriture chez les *Amibes*. Le processus, qu'il est relativement assez rare de pouvoir observer intégralement, se déroule à peu près de la manière suivante. Lorsqu'on observe une Amibe sous le microscope, dans une goutte d'eau, on la voit ramper en envoyant de-ci de-là des expansions de sa substance vivante, sous l'aspect de prolongements protoplasmiques en forme de larges lobes (fig. 42). Tout à coup, elle se tourne vers une petite algue unicellulaire, se trouvant dans le voisi-

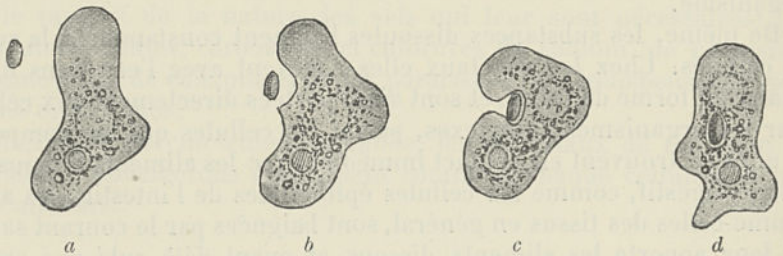


Fig. 43. — Amibe ingérant une algue. Quatre stades successifs de la captation de l'aliment.

nage, et rampe vers elle jusqu'à ce qu'elle arrive à son contact. Aussitôt son protoplasma commence à envoyer du côté de l'algue des « pseudopodes » en forme de lobes pour l'entourer; mais en s'approchant, le protoplasma repousse la proie, et l'amibe doit faire une nouvelle tentative pour s'en emparer. Après plusieurs essais infructueux, l'amibe parvient fréquemment à donner à l'algue une position favorable, et à la maintenir par une légère sécrétion muqueuse, de sorte qu'elle arrive à la saisir et à l'embrasser complètement de ses pseudopodes. En s'étendant maintenant de plus en plus tout autour de sa proie, le protoplasma l'inclut peu à peu de tous côtés, et l'algue finit par se trouver dans l'intérieur de l'amibe, entourée d'une mince couche d'eau à laquelle on donne le nom de « vacuole nutritive »; l'amibe peut continuer alors sans entraves son mouvement de reptation. L'ingestion des aliments solides, chez l'amibe, s'opère donc par un simple afflux du protoplasma tout autour du corpuscule nutritif. Mais cet acte ne se déroule pas toujours aussi simplement. Avant que le corpuscule nutritif, qui cède continuellement à la pression du protoplasma, soit fixé de telle sorte qu'il puisse être entouré de tous côtés par les pseudopodes, les difficultés à surmonter sont souvent si grandes qu'il n'est pas rare que l'amibe s'éloigne de sa proie en poussant des pseudopodes d'un autre côté, et doive de nouveau ramper vers elle pour s'en emparer, si toute-

fois elle ne s'est pas trop écartée de la sphère d'action du corpuscule nutritif.

Chez les autres Rhizopodes, l'ingestion des aliments se produit exactement comme chez l'Amibe, que leurs pseudopodes soient largement étalés, filiformes ou ramifiés. Si les corpuscules nutritifs sont des organismes mobiles, comme par exemple des infusoires, l'excitation causée par leurs mouvements de natation amène la production d'une sécrétion visqueuse de la part du corps du Rhizopode, sécrétion qui est encore accrue par l'irritation que provoquent les efforts qu'ils font pour se dégager, de sorte que ces organismes adhèrent de plus en plus solide-

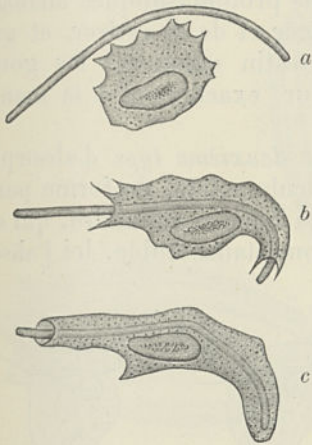


Fig. 44. — Leucocyte de grenouille ingérant une bactérie. Trois stades successifs du processus, d'après METSCHNIKOFF.

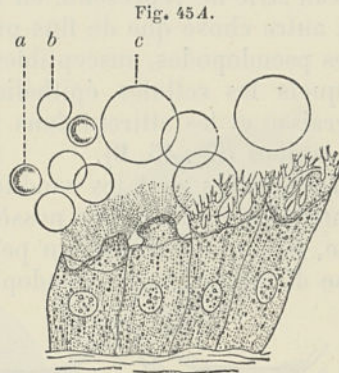


Fig. 45 A.

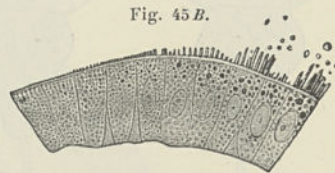


Fig. 45 B.

Fig. 45. — A, cellules épithéliales de l'intestin de la Douve du foie, avec prolongements protoplasmiques pseudopodiques en train d'absorber des globules du sang *a*, *b*, et des gouttelettes de chyle *c*, d'après SOMMER; B, cellules épithéliales de l'intestin d'un animal vertébré en absorption de graisse. Dans l'intérieur de la cellule se trouvent déjà quelques gouttelettes de graisse microscopiques. D'après THANHOFFER.

ment et peuvent être incorporés dans le protoplasma. Les *cellules migratrices* à mouvements amiboïdes et les *leucocytes* captent aussi, de la même manière que les amibes, les aliments solides qui se trouvent dans le sang ou dans les lacunes existant entre les cellules, et possèdent, ainsi que METSCHNIKOFF (1) l'a montré dans ses admirables travaux, une extrême importance pour la protection du corps contre les maladies infectieuses; ces cellules dévorent en effet les bactéries qui ont pénétré dans une plaie (fig. 44), s'opposent à leur pullulation et protègent l'or-

(1) METSCHNIKOFF : *Untersuchungen über die intracellulare Verdauung bei Wirbelthieren*. Dans : *Arbeiten aus dem zoologischen Institut der Universität Wien*, 1884, vol. V. — Du même : *Ueber die Beziehungen der Phagocyten zu Milzbrandbacillen*. Dans : *Virchow's Archiv für Anatomie, Physiologie und klinische Medicin*, vol. CVII, 1886.

ganisme contre une extension de la maladie. Enfin, l'absorption des gouttelettes microscopiques de graisse par les *cellules épithéliales de l'intestin* rentre dans ce mode de captation de la nourriture. Chez les animaux inférieurs, par exemple chez les Vers, l'épithélium intestinal est formé par de véritables cellules amiboïdes dont les pseudopodes entourent les gouttelettes de graisse de la bouillie alimentaire (fig. 45, A). Par contre chez les animaux supérieurs, chez les Mammifères et l'Homme, les cellules épithéliales de l'intestin ont subi quelques modifications. Ce sont des cellules cylindriques qui à leur surface libre, tournée vers la lumière de l'intestin, possèdent un plateau strié. Or, ce plateau strié ne représente en réalité, comme l'a montré THANHOFFER (1), rien autre chose que de fins prolongements protoplasmiques analogues à des pseudopodes, susceptibles de s'allonger et de se retirer, et grâce auxquels les cellules épithéliales de l'intestin entourent les gouttes de graisse et les attirent dans leur intérieur, exactement à la manière des Amibes (fig. 45, B).

Tout autres sont les conditions dans le *deuxième type* d'absorption alimentaire, où la cellule possède une cuticule solide, de forme persistante, et ne présente qu'un petit orifice, la bouche cellulaire, qui conduit directement dans l'endoplasme de consistance fluide. Ici l'absorp-

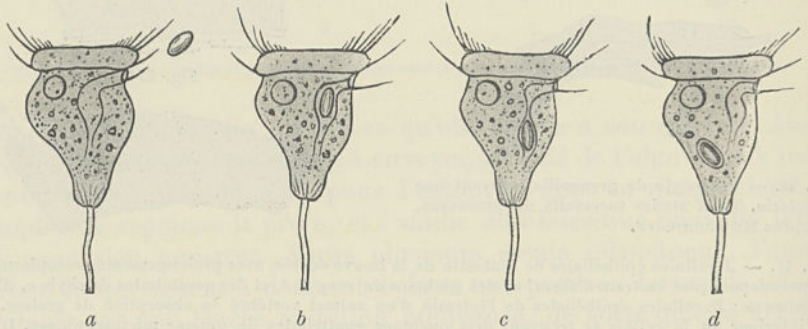


Fig. 46. — Vorticelle à quatre stades successifs de l'absorption alimentaire. Une cellule d'algue est attirée dans la bouche par le tourbillon des cils vibratiles et poussée à travers le pharynx dans l'endoplasma.

tion des substances solides est due exclusivement au mouvement des cils et des flagella de la cellule. Nous pouvons prendre comme exemple l'élégante *Vorticelle*, infusoire cilié dont le corps, en forme de cloche, est fixé sur un pédicule contractile et présente, à son extrémité évasée, une couronne de cils vibratiles disposés en spirale (fig. 46). Au fond de cet entonnoir bordé de cils vibratiles, se trouve la bouche cellulaire qui se prolonge un peu plus loin, en une sorte de pharynx cellulaire, mais se confond alors graduellement avec l'endoplasme de consistance

(1) THANHOFFER : *Beiträge zur Fettresorption und histologischen Structur der Dünndarmzotten*. Dans : Pflüger's Archiv, vol. VIII, 1874.

molle. Les cils vibratiles de la « couronne péristomique » battent continuellement d'un mouvement rythmique et produisent de cette façon dans l'eau un tourbillon qui est dirigé de manière que les petits débris, les particules de limon, les bactéries, les algues, etc., en suspension dans l'eau, sont attirés dans la bouche cellulaire; de là, ces particules passent entourées d'une mince couche d'eau, dans le pharynx cellulaire, grâce aux contractions du corps, puis sont poussées jusque dans l'endoplasme (fig. 46). On peut très facilement suivre ce processus, lorsque, ainsi que l'a déjà fait EHRENBURG (1), on mélange à l'eau des

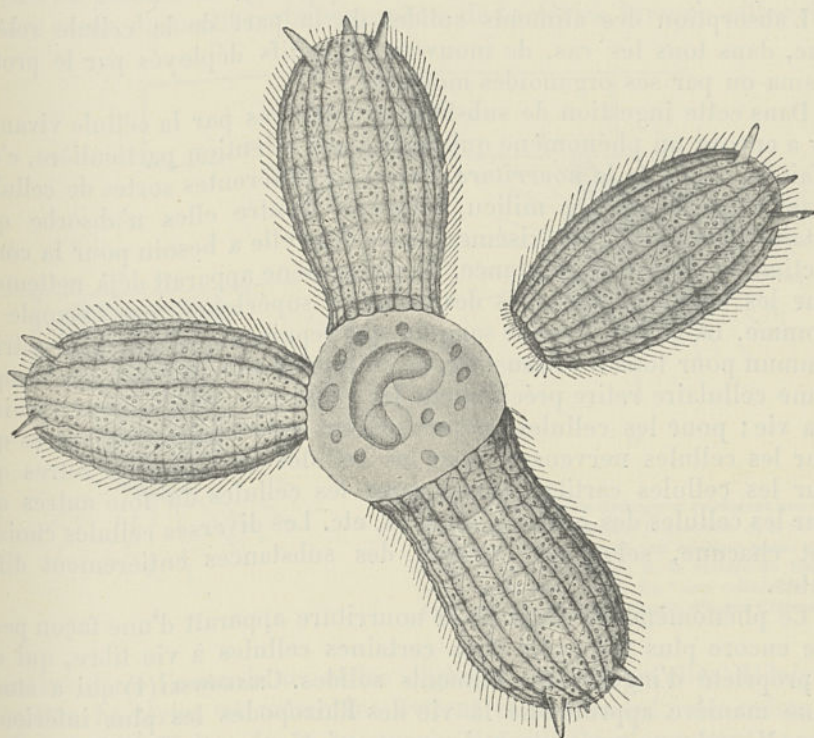


Fig. 47. — Quatre individus de *Coleps hirtus* entourant un bol alimentaire et l'ingérant.

grains de carmin ou d'indigo. On voit alors comment les corpuscules rouges ou bleus sont entraînés par le mouvement de tourbillon dans le corps de la Vorticelle et s'accablent dans son protoplasma en petits bols, qui entourés d'une mince couche d'eau, forment les vacuoles nutritives.

L'ingestion des aliments s'opère chez les autres Infusoires absolument de la même manière que chez la Vorticelle. Les espèces qui

(1) EHRENBURG : *Die Infusionsthier als vollkommene Organismen*. Leipzig, 1838.

nagent en liberté vont souvent, d'elles-mêmes, à la recherche des corpuscules alimentaires solides et les ingèrent en provoquant un tourbillon dans l'eau. Il arrive même que maints infusoires, comme par exemple *Coleps*, petit infusoire cilié, oviforme, pourvu d'une élégante carapace grillagée, ingèrent de gros bols alimentaires, de dimensions plus grandes que leur ouverture buccale; pour cela ils appliquent leur bouche à la surface du bol et l'y pressent de toute la force déployée par leurs cils vibratiles, jusqu'à ce que cet orifice s'élargisse de plus en plus, comme cela se passe chez les serpents. Ils absorbent ainsi le bol alimentaire par une sorte de « suction » (fig. 47).

L'absorption des aliments solides de la part de la cellule relève donc, dans tous les cas, de mouvements actifs déployés par le protoplasma ou par ses organoïdes moteurs.

Dans cette ingestion de substances nutritives par la cellule vivante, il y a encore un phénomène qui mérite une attention particulière, c'est le fait du *choix de la nourriture*. Parmi les différentes sortes de cellules vivant dans le même milieu, chacune d'entre elles n'absorbe que certains matériaux et précisément ceux dont elle a besoin pour la construction de sa propre substance. Ce phénomène apparaît déjà nettement pour les cellules des tissus des animaux supérieurs, par exemple de l'homme. Là c'est le liquide sanguin qui représente le matériel nutritif commun pour tous les tissus. Or, de ce liquide nutritif commun chaque forme cellulaire retire précisément les substances qui sont nécessaires à sa vie; pour les cellules muqueuses, ces substances sont autres que pour les cellules nerveuses, pour les cellules musculaires autres que pour les cellules cartilagineuses, pour les cellules du foie autres que pour les cellules des organes des sens, etc. Les diverses cellules choisissent chacune, selon ses besoins, des substances entièrement différentes.

Ce phénomène du choix de la nourriture apparaît d'une façon peut-être encore plus frappante chez certaines cellules à vie libre, qui ont la propriété d'ingérer des aliments solides. CIENKOWSKI(1) qui a étudié d'une manière approfondie la vie des Rhizopodes les plus inférieurs, les « Monades » nues, nous donne une intéressante description de la manière dont *Colpodella* et *Vampyrella*, deux Rhizopodes formés d'une simple cellule nue, se procurent leur nourriture qui consiste en cellules d'algues vivantes: « Bien que dans leur état de zoospores et d'amibes, les Monades ne présentent qu'un corps protoplasmique nu, cependant leur manière de se comporter dans la recherche et l'absorption de la nourriture est si merveilleuse qu'on croirait être en présence d'actes exécutés par des êtres conscients. Ainsi par exemple la *Colpodella pugnax* perce la cellule de *Chlamydomonas*, suce la chlorophylle qui s'en échappe, puis l'abandonne. Un autre cas remarquable du même

(1) CIENKOWSKI : *Beiträge zur Kenntniss der Monaden*. Dans : *Archiv für mikroskopische Anatomie*, vol. I, 1865.

genre nous est fourni par la *Vampyrella Spirogyræ*. Cette forme amiboïde se fixe sur une cellule saine de *Spirogyra*, en perfore la paroi de cellulose et absorbe lentement l'utricule primordial qui s'en échappe avec son ruban de chlorophylle. Et il n'y a que les cellules de *Spirogyra* qui paraissent pouvoir lui servir de pâture » (fig. 48).

Mais nous n'avons même pas besoin d'aller chercher si loin. Dans notre propre corps nous avons des cellules qui se comportent d'une manière absolument semblable. Ainsi que l'a montré METSCHNIKOFF (1) dans des recherches poursuivies pendant de longues années, les leucocytes ou globules blancs du sang, ces cellules amiboïdes migratrices de notre corps, dévorent certaines espèces de bactéries, lorsque celles-ci ont

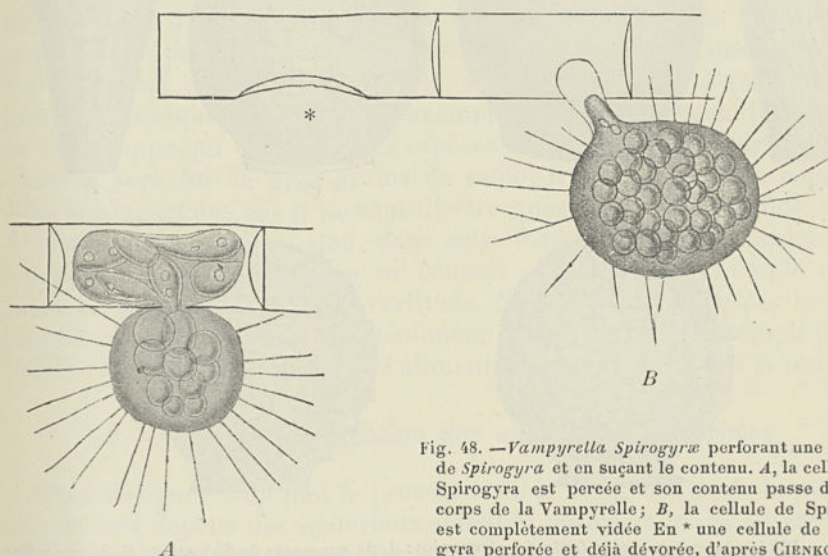


Fig. 48. — *Vampyrella Spirogyræ* perforant une cellule de *Spirogyra* et en suçant le contenu. A, la cellule de *Spirogyra* est percée et son contenu passe dans le corps de la Vampyrelle; B, la cellule de *Spirogyra* est complètement vidée. En * une cellule de *Spirogyra* perforée et déjà dévorée, d'après CIENKOWSKI.

pénétré dans l'organisme, et les digèrent, tandis qu'elles dédaignent d'autres bactéries et même les évitent et les fuient; de même les cellules épithéliales de la muqueuse intestinale s'emparent, comme nous l'avons vu, des gouttelettes de graisse, tandis qu'elles se comportent d'une manière entièrement passive vis-à-vis d'autres particules introduites dans l'intestin, comme les grains de carmin, etc.

Enfin, il est un autre phénomène très intéressant qui, il est vrai, ne consiste pas dans l'ingestion de la nourriture, mais bien dans l'absorption de telles substances qui ont un rôle à jouer dans la vie de l'organisme correspondant, et qu'on a souvent rapporté, quoique à tort, à un pouvoir de sélection de la cellule. Il s'agit de l'absorption des matériaux servant à bâtir la carapace et l'enveloppe dont s'entourent certains rhi-

(1) METSCHNIKOFF : *Leçons sur la pathologie comparée de l'inflammation*. Paris, 1892.

zopodes porteurs de coquilles. Les *Diffugiés*, rhizopodes unicellulaires d'eau douce, dont le corps protoplasmique nu, avec ses pseudopodes en forme de digitation, est renfermé dans une très élégante coquille en forme d'urne ou de bouteille, tirent les matériaux de construction pour leurs élégantes demeures, du limon des mares et des étangs au fond desquels elles vivent (1). Ces éléments de construction sont très variables, mais il est des espèces qui ne forment leur coquille qu'avec

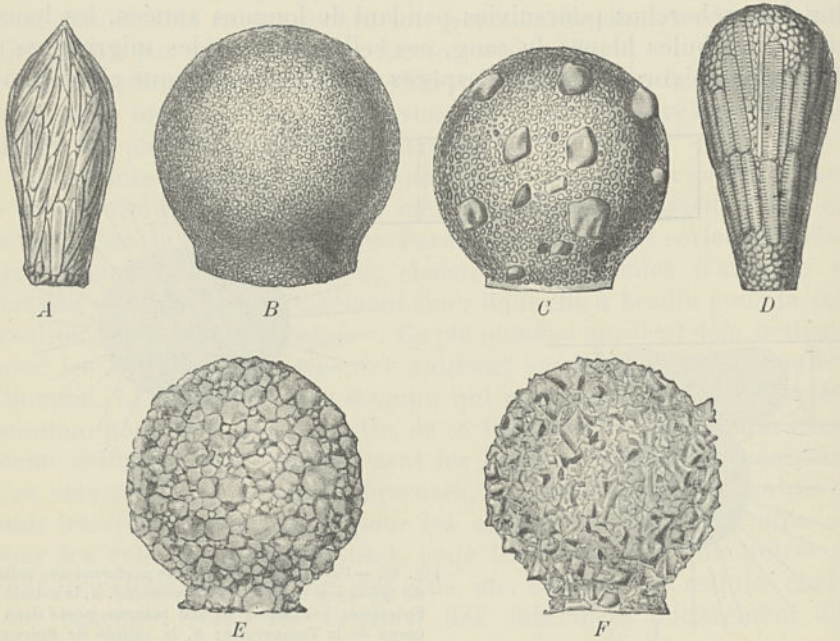


Fig. 49. — Différentes carapaces de *Diffugiés* composées : A, de carapaces de diatomées ; B, de fins grains de sable ; C, de grains de sable fins et grossiers ; D, de carapaces de diatomées et de grains de sable ; E, de gros grains de sable ; F, même forme qu'en E, mais construite de plaquettes de verre bleu.

un matériel parfaitement déterminé (fig. 49). Ainsi, il y a des espèces de *Diffugiés* qui ne construisent leur coquille qu'à l'aide de carapaces d'algues siliceuses ou « Diatomées », tandis que d'autres n'emploient dans ce but que des grains de sable d'une certaine grosseur unis à d'autres particules de limon. On a voulu en déduire que les *Diffugiés* opèrent un choix dans les matériaux de construction qui se trouvent à leur disposition. Cependant il est possible de prouver, du moins dans beaucoup de cas, qu'il ne s'agit pas ici d'un véritable choix, dans le sens indiqué précédemment pour l'absorption de la nourriture par certaines cellules. Si les formes qui habitent un même endroit n'emploient que certains matériaux déterminés pour la construction de leurs

(1) VERWORN : *Biologische Protistenstudien. I.* Dans : *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*, vol. XLVI, 1888.

coquilles, cela dépend plutôt uniquement de cette circonstance qu'elles n'ont souvent à leur disposition que ces sortes de matériaux dans l'endroit en question. Dans tel habitat par exemple où une espèce ne construit son enveloppe qu'avec du limon ou des substances qu'elle sécrète elle-même, on peut constater que les autres matériaux, carapaces de Diatomées ou grains de sable, font totalement défaut. Mais si l'on permet à une espèce de cette sorte d'utiliser d'autres matériaux, en projetant dans le vase où on les cultive du sable très finement pulvérisé, ou mieux encore de la poudre de verre bigarré très finement porphyrisée, on constate que les individus nouvellement formés par multiplication s'entourent d'une délicate carapace de plaquettes de verre bigarré (1). De même, la circonstance que quelques formes n'utilisent pour leur construction que de petits grains de sable, tandis que d'autres en emploient de préférence de plus gros, dépend en partie des caractères des matériaux qui leur sont offerts, et en partie aussi d'autres conditions extrinsèques, comme par exemple de l'étroitesse de l'ouverture de l'enveloppe qui chez maintes espèces ne permet pas au protoplasma d'attirer vers lui de gros grains de sable. Il semble d'après cela que dans la plupart des cas il ne saurait être question d'un véritable choix de matériaux de construction, dans cette formation de la carapace chez les *Diffugiés*, et jusqu'ici on ne connaît encore aucun exemple où ce choix ait pu être établi avec certitude. Nous n'avons donc pas le droit jusqu'à présent de ranger ce phénomène à côté de l'acte accompli par la cellule vivante dans le choix des aliments, ainsi qu'on l'a fait si souvent.

B. — La Transformation des substances absorbées.

Pour désigner d'un mot le processus de la construction de la matière vivante aux dépens des matériaux nutritifs absorbés, nous ne saurions mieux faire que d'adopter le terme d'*Assimilation*, en généralisant de la sorte, ainsi qu'on l'a déjà fait souvent, une notion empruntée aux botanistes. Sous le nom d'assimilation, pris dans son sens spécial, on entend depuis longtemps en botanique, la formation synthétique de la première substance organique visible dans la plante, l'amidon, aux dépens des substances inorganiques absorbées. Mais il importe d'élargir cette conception et d'employer aussi le terme d'assimilation pour désigner la formation des combinaisons organiques complexes, avant tout les albuminoïdes, et cela non seulement chez les végétaux, mais aussi chez les animaux. *Nous comprendrions donc par assimilation l'ensemble des processus qui aboutissent à la construction de la matière vivante jusqu'à son plus haut degré de complexité, la synthèse des albuminoïdes, et à la construction ou assimilation, nous pourrions alors opposer la destruction ou « désassimilation ».*

(1) *Loc. cit.* II. Vol. L, 1890.

1. — Digestion extra-cellulaire et intra-cellulaire.

Corpora non agunt nisi soluta. Cet ancien adage exprime une condition qui joue dans la vie de la cellule un rôle d'extrême importance. Pour que les substances nutritives absorbées puissent exercer une action chimique et servir à la construction de la matière vivante, elles doivent être à l'état dissous ; mais puisque les aliments ingérés par l'organisme se trouvent en partie à l'état solide, ils doivent d'abord passer sous une forme soluble, et ce processus est désigné sous le nom de *digestion*. Nous savons que seules quelques cellules ont la propriété d'ingérer des aliments solides ; pour celles-ci, nous parlons alors d'une « *digestion intracellulaire* », puisque la transformation des aliments figurés en combinaisons dissoutes s'opère ici dans l'intérieur de la cellule. Mais le plus grand nombre des cellules sont incapables d'absorber la nourriture sous une forme figurée ; pour elles, par conséquent, le passage des aliments solides sous une forme dissoute doit déjà s'effectuer en dehors du corps cellulaire, pour que l'absorption soit possible. Nous désignons donc cette transformation sous le nom de *digestion extra-cellulaire* et l'incorporation des aliments dissous sous celui de *résorption*.§

La transformation des aliments figurés, comme albumine coagulée, amidon, graisse, etc., en combinaisons solubles, est opérée par certains sucs sécrétés par le corps cellulaire. Ces sécrétions particulières portent le nom d'*enzymes* ou *ferments solubles*. Nous pouvons suivre le résultat de leur action en dehors de l'organisme, en faisant agir une enzyme, par exemple la *pepsine* produite par les cellules des glandes de l'estomac, sur un flocon d'albumine coagulée. Ajoutons par exemple à une solution de pepsine dans l'eau un égal volume d'une solution à 0,4 % d'acide chlorhydrique, et nous voici en possession d'un suc gastrique artificiel. Si nous introduisons dans ce liquide digestif un flocon de fibrine, c'est-à-dire un flocon de cette matière albuminoïde qui résulte de la coagulation spontanée du sang en dehors des vaisseaux, et si nous portons le tout dans une étuve à la température du corps, nous voyons au bout de quelque temps que le flocon de fibrine solide commence à se gonfler, à devenir transparent à sa surface, et à se dissoudre peu à peu dans le liquide. Finalement, tout le flocon de fibrine disparaît comme tel, et à sa place nous trouvons répandue dans le liquide, de la *peptone*, c'est-à-dire ce produit de transformation des matières albuminoïdes qui, ainsi que nous l'avons vu précédemment, prend naissance par doublement hydrolytique de la molécule polymère d'albumine, est soluble dans l'eau et diffuse à travers les membranes organiques. A côté de la peptone, nous trouvons encore certains produits de transition entre l'albumine et la peptone, qui sont de même solubles dans l'eau, et que l'on désigne sous le nom d'*albumoses*. Quant au mode d'action particulier des ferments eux-mêmes, nous l'étudierons bientôt de plus près.

Les phénomènes qui se passent dans la digestion extra-cellulaire en dehors du corps de la cellule, et que nous pouvons imiter dans un vase inerte, ont également lieu dans la digestion intra-cellulaire à l'intérieur du protoplasma. Ici aussi, nous pouvons suivre le processus et cela avec le plus de facilité dans le corps protoplasmique nu des Rhizopodes. *Lieberkühnia* est un grand Rhizopode d'eau douce pourvu d'une

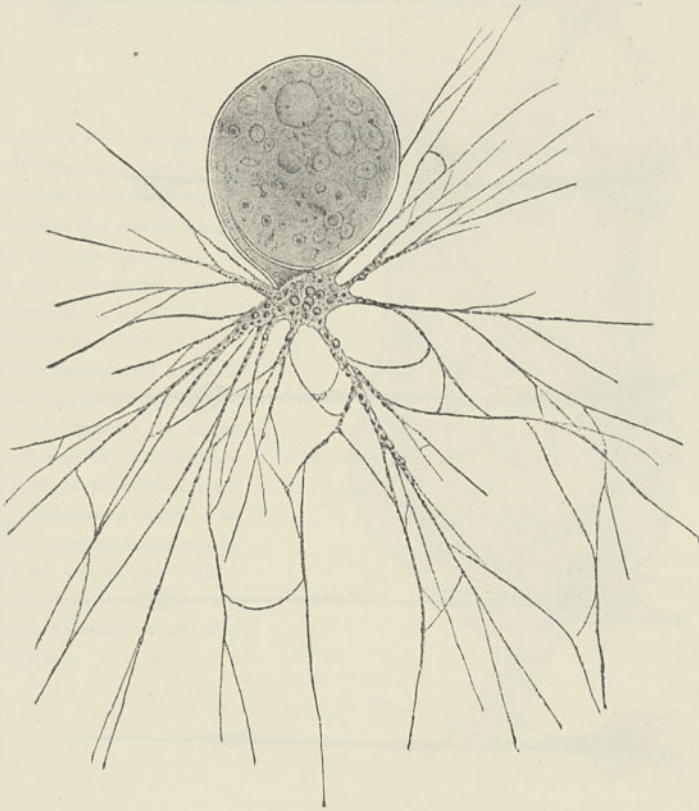


Fig. 50. — *Lieberkühnia*, rhizopode d'eau douce, de la coquille ovoïde duquel sortent des cordons pseudopodiques ramifiés.

enveloppe membraneuse, ovoïde, émettant par un orifice, situé au pôle le plus acuminé, des cordons pseudopodiques épais et divisés en ramifications arborescentes (fig. 50). En observant sous le microscope comment la *Lieberkühnia* saisit et digère un infusoire, nageant imprudemment dans le voisinage de ses pseudopodes (1), nous constatons que la proie demeure d'abord adhérente aux pseudopodes, s'y embarrasse de plus en plus solidement par les violents mouvements de fuite qu'elle

(1) VERWORN : *Psycho-physiologische Protistenstudien*. Iéna, 1889. Tableau III.

exécute, et est alors entourée progressivement, soit en totalité, soit seulement en partie, par le courant protoplasmique (fig. 51). Les mouvements de l'infusoire persistent encore quelque temps, mais deviennent

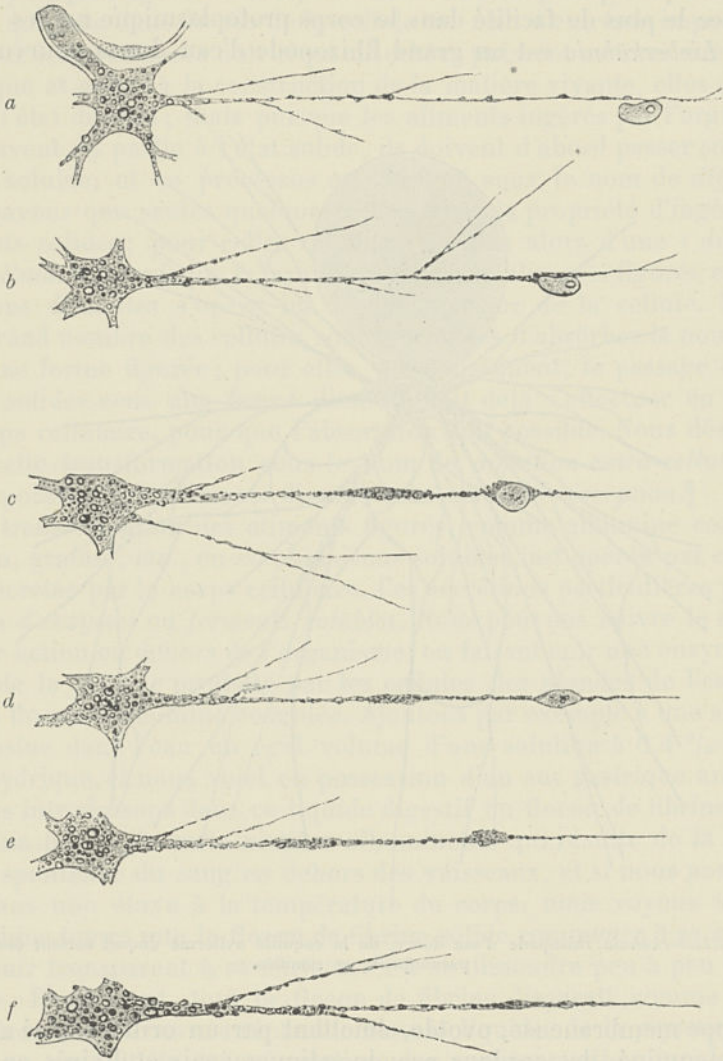


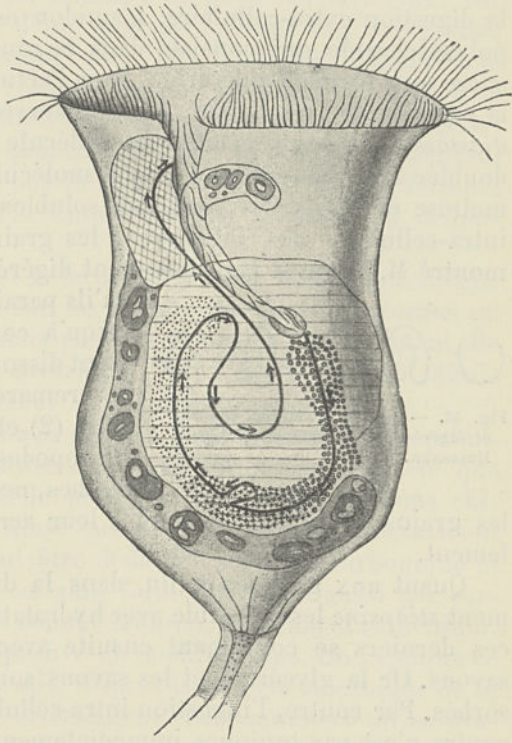
Fig. 51. — Un long pseudopode en extension de *Lieberkühnia* auquel est venu se prendre un infusoire (*Colpidium colpoda*). *a, b, c, d, e, f*, différents stades de la digestion de cet infusoire.

bientôt de plus en plus faibles, et en même temps sa forme commence déjà à se modifier. Alors on le voit diminuer de plus en plus de volume, tandis que les parties liquides et granuleuses passent dans le protoplasma des pseudopodes, s'y mélangent et deviennent indistinctes dans

le courant qui les emporte vers le corps central de la *Lieberkühnia*. Ainsi tout le corps de l'infusoire se trouve dissous peu à peu, et son contenu fluidifié se mélange avec le protoplasma de la *Lieberkühnia*, jusqu'à ce qu'il n'en reste plus rien de distinct. Dans d'autres cas de digestion intracellulaire, comme par exemple chez les amibes et les infusoires, le corpuscule alimentaire est entouré d'une vacuole nutritive dans l'intérieur de l'endoplasma et dissous de la même manière

Fig. 52. — *Carchesium polypinum*.

Schéma de la voie suivie par les aliments ingérés jusqu'à leur digestion et jusqu'à l'excrétion des matériaux de déchet. Les aliments entrent par le pharynx et sont transportés vers le bas (petits cercles), où ils se placent dans la concavité du noyau en forme de boudin (reconnaissable à sa teinte sombre). Ils demeurent un certain temps dans la concavité du noyau (petites croix). Puis ils sont portés de l'autre côté, vers la partie supérieure (points) et reviennent au centre de la cellule où ils se dissolvent. Les excréta sont rejetés au dehors par l'orifice buccal. La ligne noire, munie de flèches, indique le chemin parcouru, d'après GREENWOOD.



que dans l'exoplasma de *Lieberkühnia*. Très intéressantes aussi sont les observations que GREENWOOD (1) a faites sur les infusoires. En suivant la marche des bols alimentaires ingérés par des Vorticelles, particulièrement *Carchesium*, il constata que, tout en subissant la fonte digestive, ils parcourent un chemin parfaitement déterminé dans le corps cellulaire, et que partis du pharynx cellulaire (voyez Vorticelle page 166, fig. 46), ils se dirigent vers la base de la cellule pour revenir enfin à l'orifice buccal, par lequel sont rejetées les parties indigestibles. En outre, il est très remarquable de voir que la masse alimentaire demeure

(1) GREENWOOD : *On the constitution and mode of formation of "Food vacuoles" in Infusoria as illustrated by the history of the processes of digestion in Carchesium polypinum*. Dans : *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, vol. CLXXXV, 1894.

un certain temps dans la concavité que le noyau en forme de boudin tourne vers l'intérieur de la cellule, et que c'est là principalement qu'elle subit sa décomposition. Il ressort de là manifestement que le noyau prend une part effective au processus de la digestion intra-cellulaire.

De même que les albuminoïdes sont digérés par la *pepsine* en milieu acide et par la *trypsine* en milieu alcalin, de même les hydrates de carbone insolubles, comme l'amidon, sont dissous sous l'influence de certaines enzymes, dans la digestion intra-cellulaire aussi bien que dans la digestion extra-cellulaire. L'amidon est, comme nous l'avons vu, un polysaccharide qui consiste dans la réunion de plusieurs molécules de sucre sous forme d'anhydride. Sous l'action de certains ferments, comme la *ptyaline* de la salive et du suc pancréatique chez les animaux, ou la *diastase* chez les végétaux, la molécule polymérisée d'amidon est dédoublée avec absorption d'eau en molécules plus simples, c'est-à-dire de maltose et de glycose, qui sont solubles dans l'eau. Dans la digestion intra-cellulaire des infusoires, les grains d'amidon sont, comme l'a montré M. MEISSNER (1), lentement digérés à leur surface, de telle sorte



Fig. 53. — Grains d'amidon ingérés et digérés par un infusoire, d'après MEISSNER.

qu'ils paraissent comme rongés (fig. 53), jusqu'à ce qu'ils soient enfin complètement dissous. Il semble cependant, d'après les remarquables recherches de GREENWOOD (2) et de MEISSNER (loc. cit.) que des Rhizopodes, comme par exemple les amibes, ne sont pas capables de dissoudre

les grains d'amidon, bien qu'il leur arrive de les ingérer accidentellement.

Quant aux graisses enfin, dans la digestion extra-cellulaire le ferment *stéapsine* les dédouble avec hydratation en glycérine et acides gras, ces derniers se combinant ensuite avec les alcalis pour former des savons. Or la glycérine et les savons sont solubles et peuvent être résorbés. Par contre, l'ingestion intra-cellulaire des gouttelettes de graisse neutre n'est pas toujours immédiatement suivie d'une telle digestion. Comme MEISSNER l'a observé, des amibes et des infusoires conservent pendant des jours entiers dans leur protoplasma, sans leur faire subir de modification, les gouttelettes de graisses ingérées, et GREENWOOD a trouvé que l'*amibe* et l'*actinosphærium* ne digèrent pas du tout la graisse.

2. — Les Ferments et leur mode d'action.

Les ferments forment en physiologie un groupe de corps d'un si haut intérêt, qu'il vaut la peine de les étudier d'un peu plus près et

(1) M. MEISSNER : *Beiträge zur Ernährungsphysiologie der Protozoën*. Dans : *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*, vol. XLVII, 1888.

(2) GREENWOOD : *On the digestive process in some Rhizopods*. Dans : *Journal of Physiology*, vol. VII et VIII, n° 5.

surtout d'élucider leur mode particulier d'action. *Nous entendons par ferments une série de corps organiques d'une grande complexité, appartenant au règne animal et végétal, qui possèdent cette remarquable propriété caractéristique de produire certaines transformations chimiques sans paraître éprouver eux-mêmes de modifications.*

Lorsque dans une réaction chimique ordinaire, deux substances agissent l'une sur l'autre, elles éprouvent toutes deux une modification chimique. Tel n'est point le cas, semble-t-il, pour les ferments; car lorsqu'une quantité déterminée d'une enzyme opérant sur une grande masse d'une combinaison chimique, en a effectué le dédoublement, la même quantité de ferment se retrouve encore sans modification dans le liquide. Théoriquement on pourrait donc à l'aide d'une petite quantité de ferment, dédoubler une quantité illimitée de matière. Il est vrai qu'en pratique, cela n'est guère possible, parce que l'activité du ferment est peu à peu entravée par l'accumulation des produits du dédoublement.

Mais on peut se demander si le ferment ne subit réellement aucune décomposition dans son action sur les substances qu'il transforme, ou bien s'il se détruit lui-même, mais pour se reformer constamment, de façon que la quantité en reste invariable. Nous avons dans la chimie inorganique des analogies en faveur de ces deux possibilités.

Par *action catalytique* et *action de contact*, dans le sens attaché primitivement à ces termes, les chimistes désignaient cette propriété que possèdent certaines substances de produire des décompositions chimiques par leur seul contact. Ainsi SAUNTE-CLAIRE DEVILLE et DEBRAY ont trouvé que l'acide formique peut être dédoublé en acide carbonique et hydrogène non seulement par certains ferments, mais aussi par certains métaux finement pulvérisés comme iridium, rhodium et ruthénium, sans que la molécule de métal éprouve de modifications. On explique ce fait de la manière suivante. On sait, d'après la théorie mécanique de la chaleur, que dans chaque molécule les atomes sont animés d'un mouvement vibratoire continu, phénomène que l'on désigne du nom de « chaleur intra-moléculaire ». Ces vibrations calorifiques intra-moléculaires des atomes de la molécule du métal en question, au contact de la molécule complexe d'acide formique, se communiquent alors à cette dernière et s'associent aux vibrations de ses atomes, de telle façon qu'il en résulte une autre disposition des atomes, c'est-à-dire une destruction de la molécule d'acide formique. D'après une autre conception, c'est l'affinité chimique directe entre les atomes de la molécule métallique et certains atomes de la molécule d'acide formique, qui trouble les vibrations intra-moléculaires des atomes de cette dernière, de manière à y produire une transposition, c'est-à-dire une décomposition, mais sans qu'il en résulte une véritable combinaison entre les atomes du métal et ceux de la molécule d'acide formique. Quelle qu'en soit la raison, en tout cas, dans la molécule qui se dédouble, le mouve-

ment intra-moléculaire des atomes est troublé, alors que la molécule métallique catalysante demeure elle-même sans modification. On connaît en chimie beaucoup d'actions de contact de cette sorte. Ainsi, par exemple, l'eau oxygénée au contact du platine finement divisé se décompose en eau et oxygène, sans que le platine subisse par là de modifications.

Mais à côté de ces actions de contact proprement dites, la chimie connaît aussi des cas dans lesquels le corps actif ne demeure invariable qu'en apparence et ne se modifie en réalité lui-même continuellement, dans le cours des transformations chimiques qu'il produit, que pour se régénérer aussitôt. Le résultat doit être le même dans les deux cas, car dans ces dernières conditions le corps en question se retrouve finalement sous sa forme primitive. Nous avons déjà eu l'occasion de citer un cas de ce genre. Dans la fabrication de l'acide sulfurique anglais, l'acide azotique est continuellement réduit par l'anhydride sulfureux en acide hypoazotique, et se régénère toujours de nouveau en acide azotique au contact de l'oxygène de l'air.

Dans lequel de ces deux cas faut-il ranger l'action des ferments? Cette question n'est pas encore tranchée jusqu'ici avec certitude. Mais il est très vraisemblable que dans ce que nous nommons action fermentaire les deux cas sont représentés.

Dans le grand groupe des ferments nous distinguons deux catégories : les ferments solubles, non figurés ou *enzymes*, et les ferments figurés, organisés, ou *organismes ferments*; et nous entendons par ferments solubles les produits qui sont sécrétés par la cellule vivante et conservent en dehors d'elle leur activité, et au contraire par ferments figurés, la substance vivante de la cellule même à la vie de laquelle est liée l'action fermentaire. Tandis que pour les ferments organisés, l'action fermentaire s'éteint avec la vie de la cellule, les enzymes, en tant que corps chimiques, peuvent être conservés aussi longtemps qu'on le désire, sans perdre leur activité. Les cellules de levure (*Saccharomyces*) qui produisent la fermentation alcoolique de la bière, sont elles-mêmes des ferments organisés, car elles dédoublent le sucre de raisin en alcool et acide carbonique (fig. 54); mais elles produisent en outre une enzyme, « l'invertine », capable de dédoubler le sucre de canne en sucre de raisin. Ces deux actions peuvent être séparées l'une de l'autre. Si l'on tue les cellules de levûre par le chloroforme ou l'éther, on ne réussit plus avec elles à décomposer le sucre de raisin en alcool et acide carbonique, mais l'enzyme au pouvoir inversif a conservé toute son énergie, de sorte que la conversion du sucre de canne en sucre de raisin reste possible après comme avant la mort de la levûre. Dans les organismes ferments, la matière vivante n'exerce donc son action fermentaire qu'autant qu'elle vit, c'est-à-dire que son action est liée à ses échanges nutritifs. Cela indique manifestement que dans les organismes ferments, c'est le deuxième cas qui

est réalisé, le cas qui a pour analogue l'action de l'acide azotique dans la fabrication de l'acide sulfurique; tandis que cette particularité que les enzymes peuvent être remplacées dans leur action par d'autres substances, par exemple des métaux, rend vraisemblable qu'elles agissent par simple contact, de même que le métal finement divisé. Toutefois cette question ne saurait encore être tranchée avec une entière certitude.

Les enzymes, comme les ferments organisés, sont des composés extrêmement complexes qui tous vraisemblablement contiennent de l'azote et dérivent des mutations des matières albuminoïdes.

Elles sont rendues inactives par les substances qui entrent en combinaison avec les corps albuminoïdes et aussi par l'ébullition, tandis que d'autre part, dans certaines limites, une élévation de température en favorise l'action fermentaire, parce qu'elle augmente les vibrations calorifiques intra-moléculaires des atomes.

Mais on pourrait en somme considérer tous les organismes vivants comme ferments figurés, si chez ces derniers l'action fermentaire reposait effectivement sur une destruction et une reconstitution incessantes de leur propre substance; car toute matière vivante transforme constamment les matériaux nutritifs par ses échanges, sans disparaître elle-même, de sorte que nous pourrions comparer les mutations dont elle est le siège à celles de l'acide azotique dans l'exemple relaté précédemment.

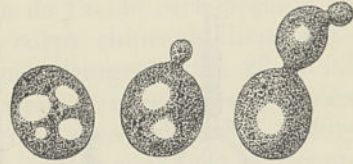


Fig. 54. — *Saccharomyces*, cellules de levûre, d'après REINKE.

3. — Assimilation et Désassimilation.

a. — Assimilation.

La digestion des substances alimentaires sous l'influence des ferments, n'est qu'une préparation au processus de l'assimilation. Ce n'est qu'après être passé à l'état où ils peuvent exercer une action chimique, c'est-à-dire après avoir été dissous, que les matériaux nutritifs peuvent commencer à servir à la construction de la matière vivante.

Le processus de l'assimilation revêt naturellement une forme très variable suivant les différents caractères des aliments absorbés. Aux différences que nous avons appris à connaître entre l'alimentation des plantes et celle des animaux, devront correspondre aussi des différences dans l'assimilation pour les deux groupes d'organismes. Il est évident que les processus qui aboutissent à la formation de la substance vivante dans la cellule végétale, doivent former une bien plus longue série que les processus de l'assimilation dans la cellule animale, car la plante doit construire la molécule si complexe d'albumine aux

dépens des combinaisons inorganiques les plus simples, l'acide carbonique, l'eau, les sels et l'oxygène, tandis que l'animal reçoit déjà tout préparé l'aliment albuminoïde, dont il ne peut se passer, et n'a besoin que de l'utiliser suivant le mode spécifique de sa nutrition. Poursuivons

d'une façon un peu plus détaillée dans les deux séries les processus qui aboutissent à l'assimilation des albuminoïdes, autant que le permettent nos connaissances dont l'imperfection apparaît, il est vrai, ici plus palpable que partout ailleurs.

Envisageons d'abord les végétaux : une simple expérience nous montre le premier pas que fait la plante dans la série des processus conduisant à l'assimilation. Dans un tube cylindrique gradué, renflé en boule et fermé à son extrémité supérieure (fig. 55), introduisons une feuille verte à l'aide d'un fil métallique et faisons pénétrer une certaine

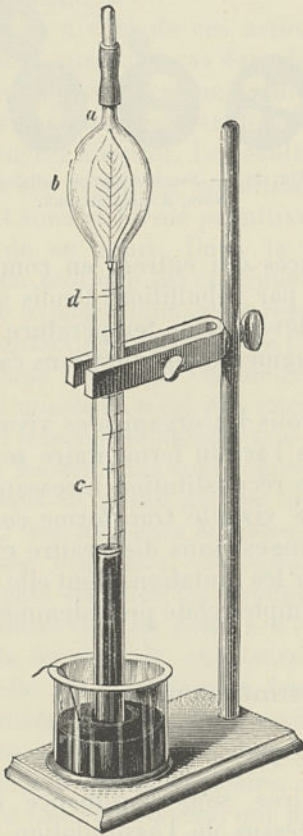


Fig. 55. — Appareil pour l'étude du doublement de l'acide carbonique dans les parties vertes des végétaux, d'après DETMER.

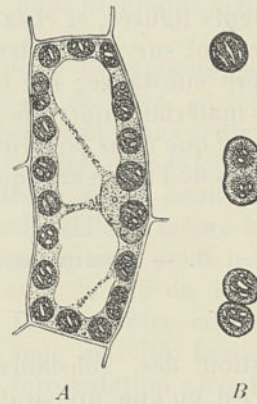


Fig. 56. — Amidon apparaissant comme de petites squames brillantes dans les corps chlorophylliens. A, corps chlorophylliens dans la cellule; B, corps chlorophylliens en train de se diviser. D'après SACHS.

quantité mesurée d'acide carbonique. Fermons l'extrémité inférieure du tube de verre en le plongeant dans la cuve à mercure et abandonnons le tout pendant quelques heures à la lumière solaire. Si nous analysons alors les gaz contenus dans le tube, nous constatons que l'acide carbonique a disparu et qu'à sa place se trouve un égal volume d'oxygène. Or comme l'acide carbonique renferme son propre volume d'oxygène, l'expérience prouve non seulement que la plante a absorbé l'acide carbonique et exhalé de l'oxygène, mais encore qu'elle a exhalé autant d'oxygène qu'il en était contenu dans l'acide carbonique. Le premier

pas fait par la plante dans les processus d'assimilation est donc un dédoublement de l'acide carbonique, lequel s'opère dans les cellules vertes, sous l'influence de la lumière solaire. La plante rejette l'oxygène au dehors. Quant au carbone qui y est retenu, l'observation microscopique nous renseigne sur son sort. Elle nous montre, en effet, que proportionnellement à la décomposition de l'acide carbonique il se forme de l'amidon qui se dépose dans les corps chlorophylliens eux-mêmes sous forme de petits grains fortement réfringents (fig. 23, p. 93 et fig. 56); et SACHS (1) a montré par une série d'expériences que, dès que le dédoublement de l'acide carbonique cesse dans l'obscurité, la formation d'amidon s'arrête également, pour recommencer avec la décomposition de l'acide carbonique aussitôt que la plante est exposée de nouveau à la lumière. Or, comme l'amidon, outre le carbone, renferme encore de l'hydrogène et de l'oxygène en même rapport atomique que dans l'eau, il en résulte qu'il ne peut prendre naissance que par une synthèse s'opérant avec le carbone qui provient du dédoublement de CO^2 et avec l'eau puisée par les racines. *L'amidon est donc le premier produit visible de l'assimilation.*

« Si, dit SACHS (2), l'amidon est le premier et l'unique produit visible, il en résulte sans plus de façons, que c'est de lui que toutes les autres combinaisons organiques de la plante doivent dériver par métamorphose chimique. » Qu'on se rappelle en effet que le milieu nutritif artificiel, dans lequel la plante peut se développer (voir p. 138) ne renferme point de carbone dans sa composition. Si donc la plante arrive à former d'autres hydrates de carbone, des graisses et enfin des matières albuminoïdes, toutes substances qui contiennent du carbone, elle ne peut le faire qu'en utilisant l'amidon comme point de départ. Sans doute, nous ne savons presque rien de précis sur les transformations chimiques spéciales que l'amidon subit ultérieurement; mais nous pouvons du moins nous former, à grands traits, un tableau des processus d'assimilation qui en dérivent. Si l'on réfléchit au fait que l'amidon représente un anhydride de sucre à molécule polymère, on comprendra sans peine qu'il puisse donner naissance très facilement, par dédoublement avec hydratation, à des espèces de sucre solubles. Ainsi, l'amidon peut donc passer à l'état d'hydrate de carbone soluble, condition nécessaire pour rendre possibles les synthèses chimiques ultérieures. De même la formation de graisse aux dépens de l'amidon peut être observée directement.

Si l'on place dans l'air humide des graines de certaines plantes, par exemple *Paeonia*, qui ne contiennent que des hydrates de carbone et

(1) JULIUS SACHS : *Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Bildung des Amylum in den Chlorophyllkörnern*. Dans : *Botanische Zeitung*, 1862. — Du même : *Ueber die Auflösung und Wiederbildung des Amylum in den Chlorophyllkörnern bei wechselnder Beleuchtung*. Dans : *Botanische Zeitung*, 1864.

(2) JULIUS SACHS : *Vorlesungen über Pflanzenphysiologie*. Leipzig, 1882.

point du tout de graisse lorsqu'elles ne sont pas arrivées à maturité, on trouve au bout de quelque temps que tout l'amidon a disparu et qu'à sa place il s'est formé une huile grasse. Par contre, la formation de l'albumine à l'aide des hydrates de carbone est beaucoup plus compliquée. Comme l'albumine, en outre des atomes d'hydrate de carbone, renferme encore de l'azote et du soufre, que la plante ne peut tirer que par ses racines des azotates et des sulfates, il doit se passer tout d'abord ici des transformations complexes de ces sels, puis des synthèses avec les atomes d'hydrates de carbone, tous processus dont les détails échappent complètement jusqu'ici à notre connaissance.

Comment enfin la molécule d'albumine formée par synthèse est-elle utilisée ultérieurement pour la formation de la matière vivante? C'est sur quoi nous ne saurions jusqu'à présent fournir le moindre éclaircissement, en raison de l'extrême insuffisance de nos connaissances sur la constitution chimique des matières albuminoïdes. Ici s'ouvre pour les recherches physiologiques à venir un domaine extrêmement vaste.

Chez les animaux le chemin parcouru depuis la nourriture ingérée jusqu'à la molécule d'albumine vivante est naturellement notablement plus court, car tous les animaux, sans exception, ont besoin de matières albuminoïdes déjà toutes prêtes pour leur nutrition. Mais on peut se demander ce qu'il arrive ultérieurement des matières albuminoïdes peptonisées par la digestion. D'après les recherches de SALVIOLI (1), HOFMEISTER (2), NEUMEISTER (3) et d'autres, on ne saurait plus conserver aucun doute sur le fait que les peptones disparaissent déjà comme telles dans les cellules de la paroi intestinale et que par conséquent elles sont transformées dans la cellule même.

Si l'on porte par exemple un fragment de muqueuse intestinale de lapin dans un liquide contenant de la peptone où les cellules de la paroi de l'intestin peuvent demeurer en vie, on trouve au bout de quelque temps que toute la peptone est disparue. Par contre lorsqu'on injecte une solution de peptone dans le torrent circulatoire d'un animal, toute la peptone est excrétée sans modification par l'urine au bout de peu de temps, et en outre on sait qu'à l'état normal le sang est toujours dépourvu de peptone.

Ces deux expériences prouvent indubitablement que les peptones sont déjà transformées dans leur trajet à travers les cellules de la paroi intestinale. Mais on ne sait pas grand'chose jusqu'ici sur la nature de cette transformation dans la cellule. Peut-être une partie de la peptone se décompose-t-elle immédiatement en produits plus simples de la métamorphose régressive de l'albumine. Ce qu'il y a de sûr, c'est qu'une

(1) GAETANO SALVIOLI dans : Du Bois-Reymond's Archiv für Physiologie, 1880, supplément.

(2) HOFMEISTER : *Das Verhalten des Peptons in der Magenschleimhaut*. Dans : *Zeitschrift für physiologische Chemie*, vol. VI, 1882.

(3) NEUMEISTER : *Zur Physiologie der Eiweissresorption und zur Lehre von den Peptonen*. Würzburg, 1890.

grande partie de la peptone est retransformée de nouveau en albumine et parvient dans les liquides de l'organisme en même temps que l'albumine résorbée directement sans peptonisation. L'albumine dissoute, entraînée dans tout l'organisme par le torrent circulatoire, baigne tous les tissus et est retirée du sang par les cellules qui en effectuent la décomposition : c'est ce qui ressort de ce fait que toute l'albumine absorbée au-dessus d'une certaine quantité, reparait au bout d'un temps extraordinairement court intégralement dans l'urine, sous forme d'urée, d'acide urique, etc. Cette albumine qui se détruit, VOIT (1) crut devoir la distinguer sous le nom d' « albumine circulante » de l'albumine destinée à la « formation des organes », et admit que la décomposition de l'albumine circulante se produirait dans les liquides de l'organisme. Mais, depuis que PFLÜGER et SCHÖNDORFF (2) ont montré, par des recherches précises, que la destruction de l'albumine dissoute dans le sang n'a pas lieu dans le sang lui-même, mais bien dans les cellules des tissus, il n'y a plus de motif pour admettre une telle distinction.

Mais, suivant les circonstances, les cellules retiennent aussi une faible partie de l'albumine dissoute dans le sang soit pour l'utiliser directement, comme pour la croissance, l'augmentation de la matière vivante, soit pour la mettre en dépôt, comme dans l'engraissement, sous forme d'albumine de réserve, c'est-à-dire passive, restant en dehors du mouvement d'échanges. Une telle réserve d'albumine indifférente peut d'ailleurs, dans certaines conditions, comme par exemple dans le jeûne ou dans le développement de l'œuf, sortir de son rôle passif et rentrer dans le mouvement d'échanges. La vitelline de l'œuf est une substance de cette sorte.

Sur le sort des graisses et des hydrates de carbone après leur absorption, on n'en sait guère davantage que sur les transformations éprouvées par les albuminoïdes. La graisse qui est absorbée telle quelle par les cellules, reste souvent pendant longtemps en dépôt comme matière de réserve. De plus, la graisse qui est dédoublée en glycérine et acide gras et résorbée sous cette forme, est retransformée de nouveau en graisse neutre, ainsi qu'il ressort des remarquables expériences de J. MUNK (3), qui, chez des chiens amaigris par un long jeûne, réussit à faire reparaitre un dépôt de graisse dans leurs tissus, en les nourrissant avec des savons dépourvus de graisse ou avec des acides gras libres. De même, le glycose qui résulte du dédoublement des hydrates de carbone peut être transformé synthétiquement en glycogène et se déposer comme tel dans les tissus, avant tout dans les cellules du foie et des

(1) C. VOIT : *Physiologie des allgemeinen Stoffwechsels und der Ernährung*. Dans : Hermann's Handbuch der Physiologie, vol. VI, 1881.

(2) PFLÜGER : *Ueber einige Gesetze des Eiweissstoffwechsels*. Dans : Pflüger's Archiv, vol. LIV, 1893. — SCHÖNDORFF : *In welcher Weise beeinflusst die Eiweissnahrung den Eiweissstoffwechsel der thierischen Zelle?* Ibid.

(3) J. MUNK : *Zur Lehre von der Resorption, Bildung und Ablagerung der Fette im Thierkörper*. Dans : Virchow's Archiv, vol. VC, 1884.

muscles. Mais, quant à la destinée ultérieure de cette graisse et de ce glycogène mis en dépôt, nous savons seulement qu'ils peuvent être consommés dans le jeûne et par un travail musculaire forcé, qu'ils représentent par conséquent un matériel de réserve fonctionnant en cas de besoin comme « aliments de remplacement », dans le sens que PFLÜGER attache à ce terme.

b. — Désassimilation.

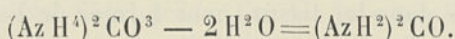
Nos connaissances relatives aux processus de la désassimilation de la matière vivante sont encore plus restreintes que pour les processus d'assimilation. A proprement parler, nous savons seulement que la matière vivante se décompose continuellement d'elle-même, car cela ressort de l'élimination des produits de destruction. Mais, pour ce qui est de la voie suivie par cette destruction depuis les combinaisons albuminoïdes complexes jusqu'à leurs produits ultimes, pour ce qui concerne les transformations chimiques spéciales qui ont lieu dans ce processus, nous ne possédons sur ce sujet que des notions tout à fait insuffisantes, puisque nous connaissons encore si peu la composition chimique des matières albuminoïdes elles-mêmes.

Mais, du moins, il est un fait établi dès maintenant avec certitude, c'est que la plupart des substances qui dérivent de la destruction de la molécule d'albumine, ne représentent pas simplement des groupes atomiques détachés de cette molécule dans laquelle ils se trouveraient déjà à l'avance et préformés; mais qu'elles proviennent seulement par synthèses consécutives de certains produits de dédoublement, soit au moment de la destruction par transposition des atomes dans la molécule d'albumine elle-même, comme nous le savons par exemple de l'acide carbonique, soit seulement plus tard en dehors de la molécule d'albumine par union avec d'autres produits de dédoublement et transposition simultanée des atomes, comme c'est le cas par exemple pour la formation de l'acide urique. Mais il n'y a pas un seul produit de décomposition des albuminoïdes dont nous puissions dire jusqu'à présent qu'il provienne d'une simple séparation de groupes atomiques préformés.

Il est important de connaître au moins les produits les plus essentiels qui dérivent de la destruction de la molécule d'albumine. Comme nous l'avons déjà vu dans l'étude des substances que renferme la matière vivante (voir p. 124), nous pouvons distinguer parmi ces produits de décomposition de l'albumine deux grands groupes, des produits azotés et non azotés. De ces deux groupes il y a des représentants dans chaque cellule; seule leur composition peut différer suivant les cas, d'après le mode caractéristique des échanges nutritifs de la cellule.

Parmi les matériaux azotés, les plus répandus sont l'urée, l'acide urique, l'acide hippurique, la créatine et les bases nucléiniques : xanthine, hypoxanthine ou sarcine, guanine et adénine. Pour la plupart de ces matières, nous ignorons jusqu'ici comment elles proviennent de

la destruction des albuminoïdes; nous avons cependant, pour quelques-unes d'entre elles du moins, des présomptions sur leurs stades intermédiaires. Par exemple, d'après le fait découvert par SCHRÖDER que le carbonate d'ammoniaque traversant le foie d'un chien fraîchement excisé et encore vivant, reparait sous forme d'urée, il est à présumer que le carbonate d'ammoniaque est un précurseur de l'urée, aux dépens duquel les cellules hépatiques forment cette dernière substance par transposition des atomes avec élimination de deux molécules d'eau :



Mais cette conclusion n'est pas absolument forcée et ne représente qu'une présomption, car la possibilité que dans l'organisme même d'autres substances servent encore à la synthèse de l'urée ne saurait être exclue jusqu'à nouvel ordre. Par contre, nous connaissons d'une manière un peu plus certaine le précurseur de l'acide urique, produit d'excrétion qui, chez les reptiles et les oiseaux, renferme la masse principale de l'azote provenant de la destruction de l'albumine. Ce corps précurseur est le lactate d'ammoniaque. Il résulte des recherches de GAGLIO (1), instituées sur des chiens, que l'acide lactique du sang provient de la destruction de l'albumine, car la teneur en acide lactique du sang s'élève et s'abaisse avec la quantité des aliments albuminoïdes et est complètement indépendante de la quantité des hydrates de carbone ingérés. Or, tandis qu'il existe toujours de l'acide lactique dans le sang, il ne s'en trouve jamais aucune trace dans l'urine dans les conditions normales; l'acide lactique doit donc subir une transformation avant d'être éliminé. Ces faits reçoivent leur explication par une expérience de MINKOWSKI (2); cet auteur montra que des oies, après l'extirpation du foie, n'excrètent plus qu'une quantité tout à fait insignifiante d'acide urique, mais à la place de ce dernier de grandes quantités d'acide lactique et d'ammoniaque, sous forme de lactate d'ammoniaque. De ce fait important, MINKOWSKI déduit avec raison que le lactate d'ammoniaque représente un stade intermédiaire dans la formation de l'acide urique, et que ce dernier en dériverait par transposition des atomes. Pour l'acide hippurique qui résulte de la destruction de l'albumine, particulièrement chez les herbivores, nous pouvons aussi nous en représenter la synthèse d'une façon très vraisemblable. L'acide hippurique est dédoublé par l'ébullition avec les acides minéraux ou les alcalis avec absorption d'eau en acide benzoïque et glyco-colle, et ces deux derniers peuvent être réunis de nouveau en acide hippurique avec élimination d'eau par le chauffage sous haute pression. On est donc conduit à supposer que l'acide hippurique se forme aussi par synthèse de ces

(1) GAGLIO : *Die Milchsäure des Blutes und ihre Ursprungsstätten*. Dans : Du Bois-Reymond's Archiv, 1886.

(2) MINKOWSKI : *Ueber den Einfluss der Leberextirpation auf den Stoffwechsel*. Dans : Archiv f. exper. Pathol. u. Pharmakol., vol. XXI, 1886.

deux substances dans le corps des herbivores, où se trouvent réunies les conditions pour la production d'une part de l'acide benzoïque aux dépens de l'albumine ou des combinaisons aromatiques des aliments, d'autre part du glyocolle aux dépens des substances qui donnent de la gélatine et qui dérivent des albuminoïdes. Et effectivement on peut provoquer artificiellement la formation d'acide hippurique non seulement chez les herbivores, mais aussi chez les carnivores; il suffit d'introduire de l'acide benzoïque dans l'estomac, cette substance s'unit alors au glyocolle dans les tissus, pour former de l'acide hippurique, quoique on ignore encore où se produit cette combinaison.

Par contre, nous ne connaissons encore rien sur l'origine de la *créatine*. La créatine, et la créatinine qui en dérive par élimination d'eau, représentent les substances par lesquelles les cellules musculaires éliminent la masse principale de l'azote qui provient de la destruction de leur albumine. Mais, quant à la destinée de la créatine après sa formation, on n'en sait pas davantage que sur son origine même; car bien que la créatine se trouve en quantités considérables dans les muscles, il n'en apparaît que de minimes proportions dans l'urine. Elle semble donc subir quelque transformation dans l'organisme lui-même. Enfin, pour les bases nucléiniques nous savons seulement qu'elles proviennent de la destruction de la nucléine et de ses dérivés; mais, quant aux processus chimiques qui président à leur formation, nous n'en savons pas davantage pour la xanthine et l'hypoxanthine que pour la guanine et l'adénine.

Parmi les produits de transformation non azotés des matières albuminoïdes, les plus importants sont : les graisses, les hydrates de carbone, l'acide lactique et l'acide carbonique. Ceux-ci ne naissent pas non plus par simple séparation d'avec la molécule d'albumine, mais bien par des transpositions intra-moléculaires et des processus synthétiques. On a souvent contesté que la *graisse* puisse naître par transformation des matières albuminoïdes. En face du processus pathologique, dit métamorphose grasseuse des cellules, où à la place des matières albuminoïdes apparaît de la graisse, de telle sorte qu'à la fin du processus morbide la cellule en est remplie et meurt, on devrait, sans parti pris, être conduit à cette conception, qu'ici l'albumine se transforme en graisse. Mais on pourrait élever l'objection que l'albumine de la cellule, dans le courant de la maladie, est seulement déplacée par la graisse venue du dehors. Cette importante question a cependant été tranchée par l'expérience en faveur de la première hypothèse. Dans ce but, LÉO (1) mit à profit le fait que l'empoisonnement par le phosphore détermine une métamorphose grasseuse extrêmement rapide, particulièrement des cellules hépatiques. Il choisit dans un lot de grenouilles six individus d'égale taille et d'égale poids, les sacrifia et détermina leur

(1) LÉO : *Fettbildung und Fetttransport bei Phosphorintoxication*. Dans : *Zeitschr. f. physiolog. Chemie*, vol. IX, 1885.

teneur en graisse. Puis il prit six autres individus, les empoisonna avec du phosphore et les sacrifia au bout de trois jours : le dosage donna une teneur en graisse notablement plus élevée que chez les six premières grenouilles. Cette expérience prouve qu'il doit se former effectivement de la graisse dans l'organisme empoisonné par le phosphore. Mais, FRANZ HOFMANN (1) institua une expérience qui montre plus directement cette origine de la graisse aux dépens de l'albumine. Il prit un amas d'œufs de mouche à viande (*Musca vomitoria*) et le partagea sur la balance en deux lots d'égal poids. Un des lots servit pour la détermination de la teneur initiale en graisse, l'autre fut placé sur du sang dont la faible teneur en graisse fut également appréciée. Les vers nés de ces œufs se nourrirent du sang, s'accrurent, et lorsqu'ils eurent achevé leur développement, HOFMANN détermina pareillement leur contenance en graisse : il se trouva alors qu'ils en renfermaient dix fois autant que les œufs et le sang réunis. Le sucre du sang, en raison de sa faible quantité, ne peut pas entrer en ligne de compte pour cette formation de graisse. Celle-ci n'avait donc pu se former qu'aux dépens de l'albumine du sang.

D'après ces expériences, il est maintenant indubitable que la graisse peut naître de l'albumine. De même, il ne peut exister aucun doute sur la formation des *hydrates de carbone* (glycose et glycogène) aux dépens de l'albumine. On sait déjà depuis longtemps que dans la forme grave du diabète sucré, même avec *exclusion absolue des hydrates de carbone* de l'alimentation, l'augmentation de la quantité d'albumine ingérée élève notablement l'excrétion du sucre dans l'urine. D'autre part, CL. BERNARD a observé que chez les chiens, dépouillés de leur glycogène par le jeûne, cet hydrate de carbone se dépose de nouveau en grande quantité lorsque les animaux sont abondamment nourris d'albumine pure, et MERING (2) trouva plus de 46 grammes de glycogène dans le foie d'un chien qui, après vingt et un jours de jeûne, avait été durant quatre jours nourri exclusivement de fibrine. Il a été fait un grand nombre d'observations analogues, de sorte que la formation des hydrates de carbone aux dépens de l'albumine est maintenant établie d'une manière certaine. La formation de l'acide lactique aux dépens de l'albumine nous a déjà été démontrée par les recherches de GAGLIO (3), desquelles il résulte que la teneur en acide lactique du sang dépend seulement de la quantité d'albumine des aliments et non des hydrates de carbone ingérés. Qu'enfin l'acide carbonique, que tout organisme sans exception exhale pendant la vie, provienne de la destruction de l'albumine et non point uniquement des substances non azotées, c'est ce que démontre, sans aller plus loin, le fait que chez les carnivores la vie peut être entretenue d'une manière durable avec une

(1) FR. HOFMANN. Dans : Zeitschr. f. Biologie, vol. VIII, 1872.

(2) MERING. Dans : Pflüger's Archiv, vol. XIV, 1877.

(3) GAGLIO. Dans : Du Bois-Reymond's Archiv, 1886.

nourriture exclusive d'albuminoïdes. En somme, ce fait important contient la preuve que l'albumine peut servir à former aussi bien toutes les substances qui sont continuellement éliminées de l'organisme, que toutes celles qui sont nécessaires pour l'entretien de la vie.

On a voulu tracer une limite tranchée entre les cellules animales et végétales d'après la nature des transformations chimiques qui se passent dans les deux sortes d'organismes, et on a dit : chez les végétaux ce sont presque exclusivement des synthèses, chez les animaux uniquement des processus de dédoublement qui ont lieu; et cette conception a eu cours jusque dans ces derniers temps. Mais depuis déjà presque vingt ans, PFLÜGER (1) a énergiquement contesté qu'il existât une telle différence fondamentale. En fait, comme nous l'avons montré précédemment, la différence consiste uniquement en ceci, que l'albumine végétale des corps chlorophylliens a conservé la propriété originelle d'assimiler les matériaux inorganiques, tandis que les animaux ont besoin de matériaux organiques tout préparés pour la construction de leur substance vivante. Cependant le corps des animaux aussi bien que celui des plantes est le siège de synthèses et de dédoublements. La synthèse de l'amidon dans la plante doit d'abord être précédée par le dédoublement de l'acide carbonique; et pour que l'amidon puisse être consommé, il faut encore qu'il soit dédoublé en produits plus simples, en différentes sortes de sucre, etc. Enfin, nous avons aussi dans les plantes toute la série des dédoublements qui sont liés à la destruction de l'albumine, dans la désassimilation, précisément comme dans l'organisme animal. Mais par contre, chez l'animal, les synthèses occupent aussi une grande place. L'élaboration ultérieure des matières albuminoïdes digérées, des graisses et des hydrates de carbone pour la construction de la matière vivante, exige l'intervention de processus synthétiques très étendus, et nous avons vu enfin que la plupart des substances de la métamorphose régressive de l'albumine se forment par voie synthétique des produits de dédoublement des matières albuminoïdes. Dédoublements et synthèses marchent toujours de pair dans la cellule animale comme dans la cellule végétale, et l'ancienne division en organismes analytiques et synthétiques n'est que l'expression d'un état antérieur de nos connaissances sur les processus chimiques de la matière vivante.

C. — L'Élimination des matières.

A mesure que la matière vivante absorbe des substances du dehors et les transforme, il se produit naturellement aussi une excrétion des produits de transformation, et la nature de ces produits éliminés par les différentes formes cellulaires est, dans les cas spéciaux, aussi variée

(1) PFLÜGER : *Ueber die physiologische Verbrennung in den lebendigen Organismen*. Dans : Pflüger's Archiv f. d. ges. Physiol., vol. X, 1875.

que celle des matériaux absorbés. Mais dans l'immense multitude des produits excrétés par les différentes formes de cellules, ce n'est que pour un petit nombre d'entre eux que nous pouvons dire de quels processus ils dérivent, en raison de l'imperfection de nos connaissances relatives aux transformations dont la matière vivante est le siège. Pour le plus grand nombre de ces substances, nous ne savons même pas si elles se rapportent à des processus d'assimilation ou de désassimilation; car évidemment, il se forme une grande quantité de produits secondaires, aussi bien dans la série ascendante que dans la série descendante des échanges, soit par simple dédoublement, soit par synthèse aux dépens des produits de dédoublement ou d'autres matériaux, que ceux-ci soient éliminés de l'organisme comme matières de rebut ou comme substances ayant quelque rôle à accomplir ultérieurement. Ce dernier point de vue — à savoir si les matériaux éliminés ont encore quelque utilité pour la vie de l'organisme ou s'ils doivent être enlevés comme produits inutilisables ou de déchet — a donné lieu à une distinction entre les produits d'excrétion, qui, bien qu'étant difficilement acceptable dans toute sa rigueur, offre cependant certains avantages pratiques, en raison de l'énorme multitude de ces différents produits. On distingue les substances éliminées par la cellule, parmi lesquelles il s'en trouve de gazeuses, de liquides et de solides à différents degrés de consistance, en produits de *sécrétion*, si elles ont encore à remplir ultérieurement quelque rôle utile dans la vie de l'organisme, et en produits d'*excrétion*, si elles doivent être rejetées au dehors comme restes inutilisables; on exprime ainsi un certain contraste entre la sécrétion et l'excrétion. Considérons encore d'un peu plus près les deux groupes de substances et le mode de leur élimination.

1. — Le Mode d'élimination des matières de la part de la cellule.

De même que le mode d'absorption des aliments, l'élimination des matières revêt différentes formes, suivant que ces matières sont gazeuses, dissoutes ou figurées.

Il est clair que *l'élimination des substances gazeuses ou dissoutes* doit s'opérer dans les mêmes conditions et de la même manière que l'absorption des substances de même nature, car il ne s'agit ici que du même processus pris en sens inverse. Pour maintes cellules, par exemple, pour beaucoup d'organismes unicellulaires, il est on ne peut plus vraisemblable que l'excrétion des substances dissoutes est déterminée par la vacuole dite contractile (fig. 57), gouttelette liquide qui dans le corps cellulaire se vide et se remplit alternativement par des contractions rythmiques de sa paroi protoplasmique. Ces matières se rassemblent probablement avec l'eau qui afflue de toutes parts dans la vacuole pendant sa diastole, pour être rejetées au dehors par la systole de cette vésicule.

Il est évident que chaque cellule doit éliminer avant tout les produits qui dérivent de ses propres échanges nutritifs. Toutefois, dans les états cellulaires complexes, particulièrement dans l'organisme animal, il existe aussi des cellules qui se sont chargées pour tout le corps de l'excrétion de certaines autres substances. C'est ainsi que les cellules du rein, dans les canalicules urinifères contournés, s'emparent de l'urée formée par les cellules hépatiques et livrée au torrent circulatoire; elles extraient cette substance du liquide sanguin pour la rejeter au dehors. Par contre, d'autres cellules du rein, les cellules du glomérule, capsule microscopique dans laquelle les capillaires sanguins viennent former

un peloton par leurs ramifications, s'emparent avec avidité de l'eau du sang et constituent de la sorte la partie aqueuse de l'urine.

Pour l'élimination des matériaux figurés, nous avons à distinguer deux types. Elle se montre en effet essentiellement différente, suivant que les substances excrétées se trouvent dans la cellule même à l'état dissous et ne deviennent solides qu'au moment de l'excrétion, ou qu'elles existent déjà dans la matière vivante, comme masses figurées devant être rejetées au dehors sous cet état.

Dans le premier cas, réalisé par exemple dans l'excrétion de la plupart des produits squelettiques, comme chondrine, chitine, chaux, etc., etc., nous constatons les

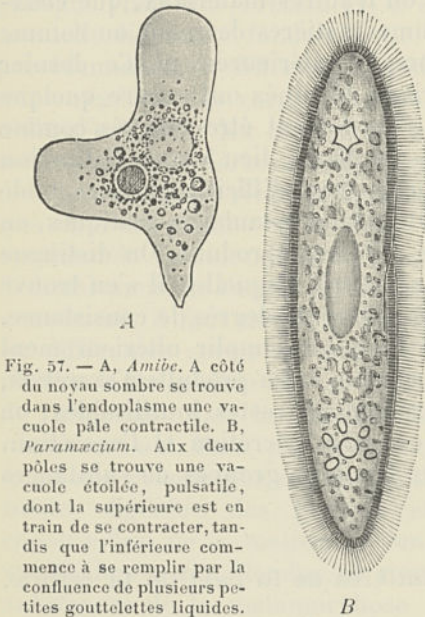


Fig. 57. — A, *Amibe*. A côté du noyau sombre se trouve dans l'endoplasme une vacuole pâle contractile. B, *Paramecium*. Aux deux pôles se trouve une vacuole étoilée, pulsatile, dont la supérieure est en train de se contracter, tandis que l'inférieure commence à se remplir par la confluence de plusieurs petites gouttelettes liquides.

mêmes conditions que pour l'excrétion des substances dissoutes en général; ici ce n'est qu'après leur sortie de la matière vivante que tôt ou tard ces produits prennent la forme solide. Mais cette solidification des matières à l'extérieur n'empêche pas que de nouvelles substances dissoutes continuent à parvenir à la surface du corps et là passent à l'état solide, jusqu'à ce que tous les produits d'excrétion de même nature aient formé une couche solide superficielle. C'est ainsi que prennent naissance les membranes cellulaires, l'enveloppe cellulosique des cellules végétales, la carapace de chitine des insectes, la coquille calcaire des foraminifères, etc.

Nous pouvons mettre en évidence ce mode de formation et en même temps le mode d'accroissement de ces productions superficielles par une expérience indiquée par TRAUPE et vivement discutée en son temps. Lorsqu'on laisse tomber avec précaution une goutte d'une solution de

gélatine dans une solution de tannin, il se forme tout autour de la goutte une enveloppe de tannate de gélatine, dite « *membrane de précipitation* », par suite de la combinaison chimique qui s'effectue entre les deux substances dans la couche limitante. Cette membrane de précipitation présente maintenant le phénomène de l'accroissement aussi bien en surface qu'en épaisseur. On a comparé cette goutte de gélatine en solution tannique à une cellule vivante et on l'a désignée sous le nom de « cellule artificielle ». En effet, par suite de l'attraction de la gélatine pour l'eau, il passe de plus en plus de la solution de tannin à travers la membrane de précipitation; mais le tannin lui-même ne dépasse pas la surface de la goutte, car là il se combine immédiatement à la gélatine, et de cette façon, il produit un épaissement de la membrane par une apposition continuelle de nouvelles couches. Par contre, l'eau pénètre dans l'intérieur de la goutte, de sorte que celle-ci grossit de plus en plus. Par là se produisent dans la membrane de précipitation, des lacunes et des déchirures extrêmement fines, mais qui, dès leur formation, sont immédiatement bouchées par un nouveau précipité. Ainsi la cellule artificielle s'accroît continuellement, et avec régularité, jusqu'à ce que toute la gélatine soit entrée en combinaison. La formation et l'accroissement de la membrane, qui ici pour une grosse goutte, sont relativement rapides, s'effectuent dans les petites cellules vivantes d'une manière lente et graduelle.

En botanique, on s'est livré pendant longtemps à des discussions stériles pour savoir si la membrane de cellulose des cellules végétales se forme par « *intussusception* », c'est-à-dire par intercalation de nouvelles particules entre les anciennes, ou par « *apposition* », c'est-à-dire par un dépôt extérieur; cette discussion était née à la suite de la comparaison ou plutôt de la distinction malheureuse établie par NÆGELI entre les cristaux et les organismes pour leur mode d'accroissement; mais depuis, on en est venu de plus en plus à admettre que les deux processus interviennent dans l'accroissement de la membrane cellulaire, l'un pour l'extension en surface, l'autre pour l'augmentation d'épaisseur. Quand le corps protoplasmique de la cellule grossit, la membrane se distend. Par là, il ne se forme point d'ordinaire, il est vrai, de véritables déchirures, contrairement à ce qui a lieu dans la cellule artificielle; mais par suite de la distension, les espaces interstitiels, existant entre chaque particule de la membrane, deviennent plus larges, de sorte que de nouvelles portions de protoplasma peuvent s'y intercaler. Mais d'autre part la stratification, que de forts grossissements permettent d'apercevoir dans la membrane cellu-

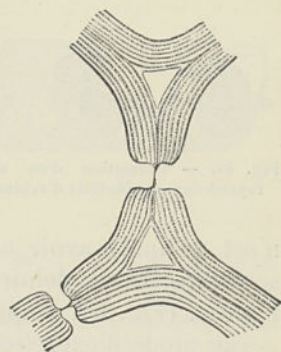


Fig. 58. — Paroi cellulaire d'une cellule de la moelle de la *Clématite*, avec stratification des couches d'accroissement, d'après STRASBURGER.

laire parallèlement à sa surface, et qui est d'autant plus distincte que l'épaisseur en devient plus grande, prouve bien que cet accroissement en épaisseur a lieu aussi par apposition (fig. 58).

Lorsque les cellules sont le siège d'une production et d'une élimination incessantes de matériaux dans leurs échanges, on voit naître peu à peu ces puissantes masses consistantes qui, dans nombre de tissus où les produits de chaque cellule se fusionnent les uns avec les autres, forment

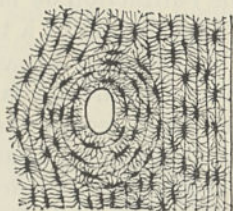


Fig. 59. — Coupe transversale d'un os. Entre les cellules osseuses étoilées se trouve la substance fondamentale compacte. Au milieu de la coupe est la section transversale d'un canalicule osseux. D'après HATSCHER.

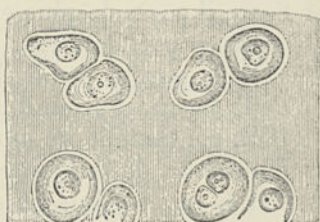


Fig. 60. — Cartilage hyalin. Entre les cellules est interposée une substance fondamentale solide et hyaline. D'après HATSCHER.

ce qu'on appelle les substances intercellulaires, comme par exemple dans le cartilage et l'os (fig. 59 et 60). Mais les matières ne sont pas toujours rejetées au dehors immédiatement; dans beaucoup de cas, elles sont d'abord déposées dans une vacuole et dans la cellule elle-même sous forme d'une masse solide, à laquelle elles continuent à s'ajouter parcelles par parcelles comme pour un cristal. Ainsi, par exemple, les grains d'amidon chez les végétaux, les aiguilles calcaires et les spicules chez les échinodermes, les éponges, etc., se déposent dans la cellule même, et ce



Fig. 61. — Formation d'un spicule calcaire à trois rayons dans une cellule d'échinoderme, d'après SEMON.

n'est qu'après avoir acquis une certaine grosseur que ces productions sont rejetées au dehors, d'après le mode d'excrétion des corps solides figurés. (Fig. 61, d'après SEMON) (1).

Le mode d'excrétion des substances qui se trouvent déjà sous forme d'éléments figurés dans l'intérieur des cellules peut être aussi très facilement observé chez les amibes. Nous avons vu, à propos de l'ingestion des aliments par les amibes, que le bol alimentaire finit par se trouver inclus dans une vacuole nutritive en plein protoplasma. Dans cette vacuole, qu'on peut désigner aussi sous le nom de vacuole digestive, tout ce qui est digestible est dissous et passe dans le protoplasma lui-même; mais les résidus indigestibles comme tests d'algue, carapaces de

(1) R. SEMON : *Beiträge zur Naturgeschichte der Synaptiden des Mittelmeers*. Dans : *Mittheil. der zool. Station zu Neapel*, vol. VII.

diatomées, masses chitineuses de rotifères, etc., restent inclus dans la vacuole et sont enfin excrétés de la manière suivante : dans le mouvement de reptation de l'amibe, il arrive accidentellement que la vacuole digestive approche très près de la surface du protoplasma, de sorte que son contenu n'est plus séparé du milieu ambiant que par une mince paroi. Dans ce cas cette dernière se déchire très facilement par le

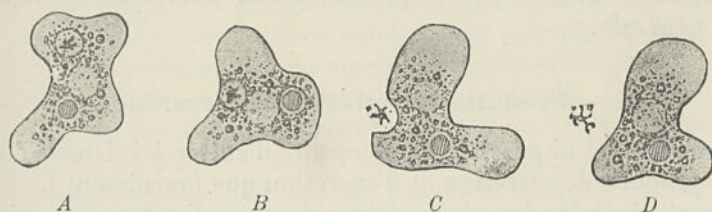


Fig. 62. — Amibes à quatre stades successifs de l'excrétion d'un résidu alimentaire non digéré.

retrait du protoplasma de l'endroit aminci, et le contenu de la vacuole se vide au dehors avec la masse solide qu'elle renferme (fig. 62). Ce mode d'évacuation des éléments figurés de la part du protoplasma se rencontre exclusivement dans les cellules qui sont dépourvues de membrane, donc principalement chez les différentes sortes de cellules amiboïdes.

La sécrétion de mucus représente en quelque sorte une forme de transition entre les modes d'élimination des substances liquides et des substances solides. Cette

sécrétion est fournie par des cellules cylindriques qui, dans les organismes complexes, jouent un rôle extrêmement important, car par leur mucus elles protègent et lubrifient la surface de certains organes internes. Leur noyau, entouré d'un peu de protoplasma consistant, est situé au fond du corps cellulaire, tandis que leur

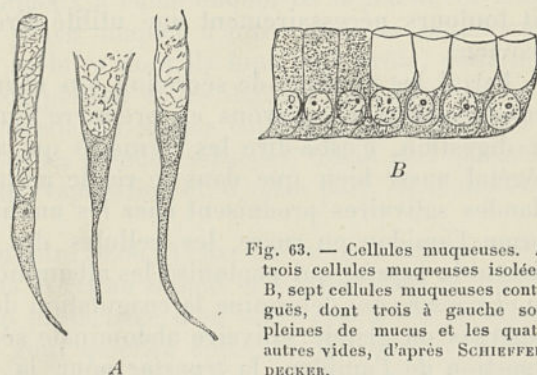


Fig. 63. — Cellules muqueuses. A, trois cellules muqueuses isolées; B, sept cellules muqueuses contiguës, dont trois à gauche sont pleines de mucus et les quatre autres vides, d'après SCHIEFFER-DECKER.

partie supérieure qui confine à la surface libre de la muqueuse est formée d'une substance mucigène se transformant continuellement en mucine. En activité modérée, la cellule fournit constamment un peu de son produit de sécrétion à la mince couche de liquide qui recouvre la surface des tissus. Mais lors d'une sécrétion énergique, toute la boule de mucus qui forme la partie supérieure de la cellule est brusquement expulsée (fig. 63) et se confond avec les bouchons muqueux des cellules

avoisinentes en un enduit épais et visqueux. Une propriété tout à fait remarquable et qui n'est pas encore expliquée, est celle que possèdent beaucoup d'*holothuries*, ces échinodermes en forme de concombre, de transformer très rapidement sous l'influence des excitants leur tégument épais et coriace en une mucosité visqueuse, s'étirant en fils d'un éclat soyeux. En somme, l'étude de la sécrétion au point de vue cellulaire promet de fournir encore plus d'un fait intéressant pour la physiologie générale.

2. — Produits de sécrétion et d'excrétion.

Comme il n'est ni possible ni nécessaire d'entrer ici dans le détail de tous les produits de sécrétion et d'excrétion que fournissent les cellules animales et végétales dans leurs échanges, nous limiterons notre étude aux plus importants d'entre eux.

a. — Produits de sécrétion.

Puisque les produits de sécrétion ont pour caractéristique d'avoir quelque utilité pour l'organisme, on comprend facilement que beaucoup d'entre eux demeurent dans l'économie et ne soient pas rejetés dans le milieu extérieur. D'après cela nous pouvons distinguer les produits de sécrétion en deux groupes, suivant qu'ils sont rejetés au dehors aussitôt après leur formation ou qu'ils sont retenus quelque temps dans l'organisme, soit *dans la cellule*, soit *à sa surface*, sans que d'ailleurs dans les deux cas, chez les organismes complexes, le produit de sécrétion ait toujours nécessairement une utilité directe pour la cellule dont il provient.

Parmi les produits de sécrétion *qui abandonnent l'organisme après leur formation*, nous avons en première ligne ceux qui se rapportent à la digestion, c'est-à-dire les ferments qui apparaissent dans le règne végétal aussi bien que dans le règne animal. Ainsi les cellules des glandes salivaires produisent chez les animaux la *ptyaline*, qui transforme l'amidon en sucre, les cellules des glandes stomacales fournissent la *pepsine* qui peptonise les albuminoïdes, et aussi le *labferment* ou *chymosine* qui détermine la coagulation de la caséine; les cellules du pancréas ou glande salivaire abdominale sécrètent la *ptyaline* pour la digestion de l'amidon, la *trypsine* pour la peptonisation des albuminoïdes, la *stéapsine* pour le dédoublement de la graisse. Nous rencontrons pareillement des ferments chez les végétaux, ainsi par exemple chez les plantes dites carnivores, qui, comme notre *Drosera* qui pousse dans les marais, s'emparent des insectes et les digèrent par une sécrétion de ferments peptonisants. Toutefois jusqu'ici nous ignorons encore si les ferments très énergiques qui sont contenus dans le suc laiteux de certaines plantes, comme *Carica papaya*, et qui ne parviennent point à la surface du végétal, agissent réellement comme sécrétions dans le

sens que nous attribuons à ce terme, ou si on ne doit pas les considérer seulement comme des excréments, comme des produits secondaires des échanges nutritifs; car on n'a pas encore pu jusqu'à présent découvrir s'ils ont quelque importance pour la vie de la plante. Par contre, chez les organismes unicellulaires les ferments sont d'une grande importance pour la nutrition de la cellule, quand ces organismes, comme les bactéries, en sont réduits à une nourriture organique et doivent commencer par dissoudre les aliments solides pour pouvoir les résorber.

D'autres sécrétions, comme la mucine si largement répandue et dont se compose le mucus, ont un rôle multiple à remplir. La mucine, par exemple, protège la cellule même contre les actions nocives extérieures, contre les contacts directs : sous l'influence d'une forte excitation, la cellule muqueuse produit une épaisse couche de mucosité qui la sépare du corps étranger, comme c'est le cas pour les cellules épithéliales des voies aériennes à la suite d'un faux mouvement de déglutition. En outre le mucus, comme celui de la salive, sert à lubrifier le bol alimentaire pour en faciliter le glissement dans le canal étroit de l'œsophage. C'est là d'ailleurs chez l'homme le rôle principal de la salive, car la Ptyaline qui y est contenue n'a que trop peu de temps pour manifester sa propriété saccharifiante, surtout parce qu'elle n'agit qu'en milieu alcalin et qu'elle est rendue inactive dès qu'elle arrive dans le suc gastrique acide. Enfin le mucus sert encore de substance adhésive, particulièrement chez les animaux inférieurs et les organismes unicellulaires. Ainsi les rhizopodes sécrètent à la surface de leur corps protoplasmique un fin enduit muqueux à l'aide duquel ils se fixent sur leur support pour y ramper, et grâce auquel d'autre part ils retiennent solidement les organismes mobiles dont ils font leur proie, pour les faire pénétrer dans leur protoplasma et les digérer. Les graisses ont une signification analogue à celle du mucus comme moyen de protection : ainsi le suif produit par les glandes sébacées, d'une part garantit la peau contre une trop forte évaporation et, d'autre part, en maintient la souplesse.

En outre, ainsi que l'a montré STAHL (1) par une série d'expériences, beaucoup de sécrétions dans le règne animal et surtout dans le règne végétal, exercent une action protectrice d'un autre genre, par la mauvaise odeur ou le mauvais goût qu'elles doivent aux acides et huiles étherées qu'elles renferment. Les organismes se protègent de cette manière contre la voracité de leurs ennemis. Il y a le plus souvent dans ces cas de très intéressantes adaptations à des conditions de vie particulières qui, nées par sélection naturelle, représentent pour l'organisme des dispositions extrêmement avantageuses. Il en va de même aussi dans d'autres cas où les plantes attirent les insectes par l'odeur ou le goût agréable de leurs produits de sécrétion, tels que : huiles étherées,

(1) E. STAHL : *Pflanzen und Schnecken. Eine biologische Studie über die Schutzmittel der Pflanzen gegen Schneckenfrass.* Dans : Jen. Zeitschr. f. Naturw., vol. XXII, nouv. sér., XV, 1888.

nectar des fleurs, etc.; ces insectes avec leurs allées et venues sont de quelque utilité à la plante et lui sont même parfois indispensables, lorsqu'ils transportent le pollen adhérent à leurs pattes sur les fleurs femelles pour les féconder. Des adaptations de cette sorte, d'une opportunité souvent étonnante, sont très fréquentes, en particulier dans le règne végétal, et la physiologie de la sécrétion touche ici intimement à l'intéressante question des rapports réciproques existant entre les animaux et les végétaux.

Enfin, sous le titre de sécrétions dans le sens le plus large, nous pouvons encore comprendre ces substances qui, comme l'amidon, les grains d'aleurone, les gouttelettes de graisse, etc., se produisent dans la cellule et y restent en dépôt pendant un certain temps comme matières de réserve, pour être plus tard consommées dans ses échanges nutritifs.

Aux produits de sécrétion, *qui demeurent dans l'organisme après leur production*, appartiennent presque exclusivement les pigments et les matières qui forment le squelette. Tandis que les pigments qui, le plus souvent, se présentent sous forme de granulations, restent toujours dans le corps cellulaire et possèdent, particulièrement dans les phénomènes de changement de coloration des animaux, une signification qui n'est pas encore complètement élucidée, le plus grand nombre

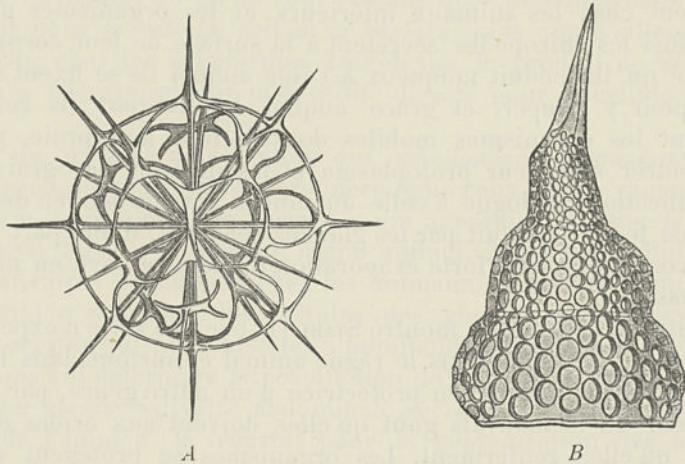


Fig. 64. — Squelette siliceux de Radiolaires, d'après HAECKEL. A, *Dorataspis*; B, *Theoconus*.

des substances formatrices du squelette sont, au contraire, rejetées au dehors, soit qu'elles apparaissent dans la cellule même pour en être expulsées plus tard, comme les aiguilles calcaires et les plaquettes des holothuries, soit qu'elles se séparent immédiatement à la surface de la cellule sous forme de membranes, coquilles ou carapaces, comme les membranes cellulaires, les membranes de *cellulose* des cellules végé-

tales, les carapaces de *chitine* des insectes, les coquilles *siliceuses* des diatomées, les squelettes grillagés si élégants des radiolaires (fig. 64), les tests *calcaires* des foraminifères, etc., soit enfin qu'elles se déposent dans les tissus entre chaque cellule pour former les substances dites « conjonctives », comme la *chondrine* dans le cartilage, la *glutine*, le *phosphate de chaux* dans l'os, et toute la multitude des substances de soutien et de charpente qui rentrent dans le groupe des albuminoïdes, et dont la composition des plus variables dans les diverses classes d'animaux, est encore peu connue.

b. — *Produits d'excrétion.*

Les produits d'excrétion sont bien moins variés que les sécrétions. Les plus importants d'entre eux sont les substances qui dérivent de la métamorphose régressive de l'albumine et que toute matière vivante excrète.

Parmi les *excreta gazeux*, le plus important, celui dont la production est liée sans exception à la vie de toute cellule, est l'*acide carbonique*, produit ultime de la respiration qui, pour la plus grande part, provient de l'oxydation et de la destruction de l'albumine, mais qui peut aussi, selon les circonstances, dériver en partie de processus de fermentation des hydrates de carbone. A côté de l'acide carbonique, comme nous l'avons déjà vu, les végétaux excrètent encore de l'oxygène, lequel provient du dédoublement de l'acide carbonique absorbé par les parties vertes de la plante. Pour ce motif, ainsi que nous l'avons déjà indiqué aussi antérieurement, on a cru trouver un contraste dans les échanges des végétaux et des animaux en ce que les plantes absorbent de l'acide carbonique et rejettent de l'oxygène, tandis qu'inversement les animaux, dans leur respiration, absorbent de l'oxygène et exhalent de l'acide carbonique. Mais des recherches ultérieures ont montré que cette opposition entre les deux séries d'organismes n'existe point en réalité. Il est bien vrai que les animaux absorbent l'oxygène, qu'ils l'emploient pour la combustion de leur matière vivante et qu'ils exhalent de l'acide carbonique comme produit de cette combustion. Mais les plantes en font aussi de même. Chez elles, le phénomène vital élémentaire de la respiration est seulement *couvert* par la consommation et le dédoublement de l'acide carbonique, mais ce dernier processus n'a rien à voir avec la respiration elle-même et se rapporte exclusivement à la construction de la première substance organique aux dépens de matériaux inorganiques. En effet, étudions les échanges de la plante à un moment où il ne s'y forme point d'amidon et où le dédoublement de l'acide carbonique n'a pas lieu, bien que la vie du végétal se manifeste par d'autres phénomènes, c'est-à-dire pendant la nuit ou dans l'obscurité; des expériences gazométriques analogues à celles qui ont été décrites plus haut, nous montreront alors que la plante consomme de l'oxygène absolument de la même manière que l'animal et, comme

lui, exhale de l'acide carbonique. Le processus de la respiration chez la plante ne doit donc pas être confondu avec celui de l'assimilation de l'amidon qui exige une absorption et un dédoublement de l'acide carbonique avec élimination de l'oxygène, et masque ainsi le véritable processus respiratoire qui existe toujours à côté de lui. Les végétaux respirent par conséquent comme les animaux, et nous pouvons dire : *la respiration, c'est-à-dire l'absorption d'oxygène et l'excrétion d'acide carbonique, est un phénomène absolument général dans les échanges nutritifs.*

Parmi les *excreta liquides*, partout nous rencontrons l'eau avec un certain nombre de matières qu'elle tient en dissolution. La cellule prise isolément n'élimine tous ces produits d'excrétion qu'en si petite quantité que, dans l'état actuel des réactions microchimiques, il n'est pas encore possible de les y décèler pour la plupart; nous devons donc pour apprendre à les connaître nous en tenir aux états cellulaires composés. Chez les plantes l'eau est pendant la « transpiration » excrétée et évaporée par les stomates des feuilles. Grâce à l'activité de cellules particulières jouant le rôle d'opercules, les stomates peuvent être ouverts et fermés, et l'excrétion de l'eau se trouve ainsi réglée par la plante de la manière la plus délicate. Chez les animaux ce sont des glandes particulières, les reins et les glandes sudoripares, dont les cellules extraient des liquides de l'organisme l'eau et les substances dérivant de la métamorphose régressive de l'albumine, pour les rejeter au dehors.

Parmi les produits *non azotés* de la destruction de l'albumine, la plupart sont complètement oxydés en acide carbonique et eau, et sont rejetés presque exclusivement sous cette forme. Toutefois, à côté d'eux apparaissent aussi des produits intermédiaires qui, sécrétés par certaines cellules, ont encore un autre sort dans l'organisme même. Il en est ainsi en particulier pour l'acide lactique, qui est déversé dans le liquide sanguin par les cellules musculaires entre autres, et qui se trouve encore dans le sang, mais ne passe pas comme tel dans l'urine. Que l'acide sarcolactique ou paralactique dérive de la décomposition des albuminoïdes et non des hydrates de carbone ingérés, c'est ce qui résulte des expériences déjà mentionnées de GAGLIO (1). Mais l'acide sarcolactique subit encore une transformation ultérieure dans le corps; car, comme nous l'avons vu, les recherches de MINKOWSKI (2) sur des oies à foie extirpé, ont montré que cet acide, probablement combiné à l'ammoniaque, sert à la synthèse de l'acide urique.

Les produits *azotés* de la destruction de l'albumine sont les substances que nous connaissons pour les avoir déjà plusieurs fois rencontrées, surtout l'urée, l'acide urique, l'acide hippurique, la créatine, etc.; en outre, les bases nucléiniques, *xanthine*, *hypoxanthine* ou

(1) GAGLIO : *Die Milchsäure des Blutes und ihre Ursprungsstätten*. Dans : Du Bois-Reymond's Archiv, 1886.

(2) MINKOWSKI : *Ueber den Einfluss der Leberextirpation auf den Stoffwechsel*. Dans : Archiv f. exper. Pathol. u. Pharmakol., vol. XXI, 1886.

sarcine, *adénine*, *guanine*; ces matières sont, pour la plupart, excrétées dans l'urine et, abstraction faite d'une quantité insignifiante existant dans la sueur et les fèces, elles représentent les produits par lesquels tout l'azote ingéré avec les aliments se trouve éliminé de l'économie.

Ce dernier fait, que tout l'azote (à l'exception d'une minime quantité se trouvant dans la sueur et les fèces) est excrété dans l'urine, rapproché de la circonstance que les albuminoïdes et leurs dérivés sont les seules matières contenant de l'azote dans l'organisme, ce fait a acquis une très grande importance en physiologie animale; mais malheureusement il a conduit aussi à une fausse conclusion, qui n'aurait peut-être eu aucune influence immédiate sur le développement de nos idées physiologiques fondamentales, si on n'en avait point encore tiré des déductions plus étendues et très importantes. De ce fait il découle, il est vrai, nécessairement que *tout l'azote excrété dans l'urine doit provenir de la destruction de l'albumine*, mais non point, ainsi qu'on a cru pouvoir le déduire, que tout cet azote donne la *mesure* de la décomposition des albuminoïdes dans l'économie. La dernière conclusion ne serait justifiée que si on savait que les produits azotés provenant du dédoublement de la molécule d'albumine *quittent tous* l'organisme, sans exception. Mais elle manque de tout point d'appui; au contraire, pour ne parler ici que de possibilités, il n'y a absolument aucun fait qui s'oppose à ce que les produits de dédoublement azotés de la molécule d'albumine puissent de nouveau régénérer synthétiquement l'albumine avec des groupes atomiques dépourvus d'azote. En négligeant cette dernière possibilité on en est arrivé, particulièrement pour ce qui concerne les échanges dans le muscle, à des vues qui, malgré leur cachet d'in vraisemblance, se sont transmises traditionnellement et ont conservé leur valeur jusque dans ces dernières années où PFLÜGER (1) a commencé à les attaquer et à les critiquer.

Parmi les produits d'excrétion de la métamorphose régressive de l'albumine, nous pouvons encore ranger un groupe de substances qui dérivent pareillement de la transformation des albuminoïdes, et cela principalement dans les échanges nutritifs des Bactéries. Ce sont les substances appelées *ptomaïnes*, parmi lesquelles quelques-unes, en raison de leur forte toxicité, ont été aussi récemment désignées sous le nom de *toxines*. C'est sur leur action toxique que reposent principalement les maladies graves engendrées par infection bactérienne, comme le choléra, la diphtérie, la dysenterie, le typhus, etc. La composition chimique de ces substances n'est devenue un peu mieux connue que dans ces derniers temps, surtout grâce aux vastes et profondes recherches de BRIEGER (2). Quelques-unes d'entre elles, les *ptomaïnes* découvertes en premier lieu, qui se produisent dans la décomposition des matières albuminoïdes sous l'influence des bactéries de la putréfac-

(1) PFLÜGER : *Die Quelle der Muskelkraft*. Dans : Pflüger's Archiv, vol. L, 1891.

(2) BRIEGER : *Ueber Ptomaïne*. I^e, II^e et III^e partie. Berlin, 1885 et 1886.

tion, par exemple dans le cadavre, sont des bases azotées, proches parentes des substances dites *alcaloïdes* ou bases végétales qui se forment chez les plantes et représentent également des produits d'excrétion extrêmement vénéneux.

Enfin, c'est ici le lieu d'examiner encore en quelques mots une série très intéressante de substances qui sont de même principalement engendrées par les bactéries, mais aussi par beaucoup d'autres cellules, et qui n'ont attiré l'attention des observateurs que dans ces derniers temps. Ce sont les *toxalbumines*, matières albuminoïdes toxiques qui se forment aux dépens d'autres corps, dans les échanges nutritifs de certaines cellules et jouent un rôle important dans la pathologie des maladies infectieuses. Ces toxalbumines sont en général des corps du groupe des globulines et des albumoses. Ainsi par exemple, la « tuberculine », extraite récemment par Kocu des produits d'échanges du bacille de la tuberculose, est une toxalbumose déjà extraordinairement toxique à de faibles doses. Par la production d'une autre toxalbumose, les bacilles diphtéritiques provoquent chez les personnes atteintes de diphtérie, des phénomènes d'empoisonnement caractéristiques qui souvent mettent très longtemps à disparaître. Le poison diphtéritique fut la première toxalbumine connue : elle fut découverte par LÖFFLER (1) et préparée à l'état de pureté par BRIEGER et FRÄNKEL (2). Grand fut l'étonnement, quand on apprit à connaître les premières albumines toxiques, après avoir considéré pendant si longtemps les matières albuminoïdes comme inoffensives, voire même comme des substances alimentaires absolument nécessaires à la vie. Et non moindre fut la surprise lorsqu'on trouva plus tard que l'action toxique du terrible venin des serpents, celle du sang de beaucoup de poissons, comme les Murènes, etc., se rapporte également à la présence de ces toxalbumoses, engendrées ici et sécrétées par les cellules des tissus.

Pour ce qui est enfin des *produits d'excrétion solides*, nous les trouvons presque exclusivement dans les cellules qui ingèrent des aliments figurés. Chez elles les résidus indigestibles de la nourriture sont rejetés au dehors comme *excreta* solides de la manière décrite précédemment. Ce n'est que dans quelques cas que les produits d'excrétion se trouvant dissous dans le contenu cellulaire, passent dans la cellule même à l'état concret avant d'être expulsés, comme cela a lieu, par exemple, chez les infusoires ciliés, d'après les recherches de RHUMBLER (3). Quant aux concrétions de guanine et aux cristaux de guanate de chaux qui forment des dépôts persistants dans le protoplasme de beaucoup de cellules, comme les belles plaquettes cristallines irisées et les aiguilles renfer-

(1) LÖFFLER. Dans : Deutsche med. Wochenschr., 1890, nos 5 et 6.

(2) BRIEGER et FRÄNKEL : *Untersuchungen über Bacteriengifte*. Dans : Berliner klinische Wochenschr., 1890.

(3) L. RHUMBLER : *Die verschiedenen Cystenbildungen und die Entwicklungsgeschichte der holotrichen Infusoriengattung Colpoda*. Dans : Zeitschr. f. wiss. Zool., vol. XLVI, 1888.

mées dans les cellules épidermiques des Amphibies et des Poissons, on ne sait pas encore au juste s'il faut les considérer comme des produits d'excrétion ou bien plutôt comme des substances ayant encore une certaine importance dans la vie de l'organisme qui les possède.

* * *

Jetons encore un coup d'œil rétrospectif sur les phénomènes d'échanges, et réunissons les faits isolés dans un tableau d'ensemble : nous voyons que les échanges nutritifs, depuis l'entrée des matières dans la cellule vivante jusqu'à leur sortie, consistent en une longue série de processus chimiques complexes que nous pouvons représenter sous la forme d'une courbe avec une partie ascendante et une partie descendante. La portion ascendante de cette courbe renferme comme chaînons tous les processus qui aboutissent à la construction de la matière vivante; son point culminant est formé par la synthèse des combinaisons organiques les plus complexes, les corps albuminoïdes; sa portion descendante embrasse les processus de la destruction de la substance vivante jusque dans ses composés les plus simples. Le point initial et le point terminal de la courbe, c'est-à-dire les substances qui entrent dans l'organisme et qui en sortent, sont les mieux connus, par contre les degrés qui en avoisinent le sommet sont moins connus et pour la plupart même complètement ignorés.

La cellule végétale à chlorophylle, et déjà même une simple petite algue unicellulaire à protoplasma vert, comme un *protococcus*, représente un laboratoire chimique dans lequel, aux dépens des substances inorganiques les plus simples, acide carbonique, eau et sels, s'édifie la matière organique par une association de dédoublements et de synthèses. Tout d'abord se forme l'amidon, lequel sert ensuite à constituer les matières albuminoïdes avec la coopération des sels azotés, pendant que prennent naissance les produits secondaires les plus variés. Mais la cellule végétale à chlorophylle n'accomplit pas seulement pour elle-même cette édification des corps albuminoïdes, elle travaille en même temps pour tout l'ensemble des cellules animales qui ont perdu dans le cours du développement la faculté de fabriquer la substance organique aux dépens de matériaux inorganiques. Les substances organiques produites par les plantes servent de nourriture aux herbivores, et la chair des herbivores sert d'aliment aux carnivores. Or, les carnivores ne peuvent vivre qu'avec une alimentation d'albuminoïdes. Nous voyons donc que, de toutes les substances qui apparaissent dans les échanges nutritifs, les unes, comme chez la plante, aboutissent à la formation des matières albuminoïdes, les autres, comme chez les carnivores, ne peuvent se former que par transformation de l'albumine. Mais en fin de compte, dans la plante comme chez l'animal, il se produit une destruction incessante d'albumine, et comme produits ultimes et définitifs des échanges, nous obtenons de nouveau des composés inorganiques

simples, les mêmes qui ont servi à la construction de la matière vivante, notamment de l'acide carbonique, de l'eau et des sels azotés. *Tout l'échange nutritif consiste donc uniquement dans une série de processus se rapportant à la construction et à la destruction des corps albuminoïdes et de leurs combinaisons. Et cela s'applique à la plante aussi bien qu'à l'animal.*

II. — Les Phénomènes de changement de forme.

La forme des organismes n'est point invariable. Même si nous faisons abstraction des changements de forme qui sont liés aux phénomènes de mouvement et que nous prendrons en considération dans un autre chapitre, le monde des organismes nous montre encore des variations de forme très étendues, qui en représentent le *développement*. Nous distinguons deux grandes séries de modifications de forme de la matière vivante : la série du *développement phylogénétique* ou développement de la lignée organique, qui embrasse les modifications de forme de la matière vivante dans son ensemble durant le développement du globe, et la série du *développement ontogénétique* ou développement du germe qui comprend les modifications de forme que parcourt chaque être pris isolément, pendant sa vie individuelle. Les deux séries ont entre elles une étroite connexité, comme l'a montré HAECKEL (1) qui par ses travaux a été l'initiateur et le fondateur de la théorie moderne de l'évolution ; et le développement du germe est, d'une manière générale, une récapitulation abrégée du développement de la souche des organismes.

A. — La Série du développement phylogénétique.

Les formes de la matière vivante à la surface de la terre n'ont pas toujours été celles que nous y voyons aujourd'hui. La paléontologie moderne, l'étude des fossiles des différentes couches de l'écorce terrestre, nous a fait connaître une multitude énorme de formes qui s'écartent d'autant plus de celles vivant actuellement, qu'elles proviennent de couches plus anciennes. Il est vrai que les études critiques de ces dernières années ont rejeté dans le domaine de la fable les êtres extraordinaires dont l'ancienne Géologie peuplait la terre, et relégué ces formes fantastiques au même rang que les figures animales étranges dues à l'imagination des Indiens, des Assyriens, des Incas ; mais toutefois la découverte de fossiles bien conservés, précisément dans ces derniers temps, nous a démontré clairement que le monde des organismes avait une constitution entièrement différente aux périodes antérieures du développement du globe. Nous avons appris à connaître une foule énorme d'organismes qui avant nous peuplaient la terre et

(1) E. HAECKEL : *Generelle Morphologie der Organismen*. Berlin, 1866.

l'eau; mais c'est seulement la théorie de la descendance qui a introduit une connexion causale dans cette multitude de formes, en montrant que les organismes fossiles ne doivent pas être considérés comme de simples curiosités, des « jeux de la nature », ou comme les essais imparfaits d'un Créateur, ainsi qu'on le croyait encore au siècle précédent, mais qu'ils sont comme les branches mortes d'un grand arbre généalogique, puissamment développé, dont les plus jeunes rejetons représentent les organismes actuels, et dont les plus anciens rameaux sont issus d'une racine commune, le règne des protistes (ces derniers nous présentant encore aujourd'hui des descendants directs et peu modifiés dans l'intéressante classe des êtres unicellulaires, les Rhizopodes et les Bactéries, les Infusoires et les Algues). Grâce aux recherches critiques de la morphologie moderne, on est parvenu à esquisser dans ses traits essentiels un tableau de l'arbre généalogique des organismes, et l'idée de la « parenté » naturelle des êtres vivants, dont l'ancienne morphologie systématique avait pressenti la portée, a acquis une réelle importance par les études phylogénétiques. *Notre monde organique actuel est le produit d'un développement historique extraordinairement long, dans lequel certaines formes, comme les Vertébrés, sont le résultat de multiples et profondes transformations, tandis que d'autres, comme les Protistes, se sont conservées depuis l'époque la plus reculée, sans subir de modifications bien considérables.* Cette dernière circonstance, à savoir que nous avons dans les protistes unicellulaires un groupe d'organismes possédant encore dans un état de pureté relative les caractères des vénérables ancêtres de tous les organismes, nous apparaît d'ailleurs aussi comme particulièrement précieuse au point de vue physiologique. Mais étudions encore d'un peu plus près les phénomènes généraux du développement morphologique.

Pas de matière sans forme. Forme et matière sont inséparablement unies l'une à l'autre, et toute matière, toute substance a une forme déterminée, laquelle est l'expression de lois physico-chimiques conditionnées en partie par la nature de la matière même, en partie par les influences des agents extérieurs. La substance vivante n'est qu'une partie de la matière qui compose le globe, et elle n'est pas différente des autres substances, quant à sa constitution élémentaire. La substance vivante doit donc obéir dans ses changements de forme aux lois mécaniques de la matière, aussi bien que tous les autres corps. Mais quelle que soit la forme particulière d'un organisme, il y a deux conditions dont l'action réciproque en détermine l'évolution ultérieure : une condition conservatrice qui agit pour maintenir la forme et une condition évolutive qui agit pour la modifier. La première consiste dans la *transmission* héréditaire des propriétés acquises, l'autre dans l'*adaptation* aux modifications des relations externes.

1. — La Transmission héréditaire

L'hérédité est un phénomène bien connu, à tel point qu'il attire à peine notre attention dans la vie ordinaire, et que nous ne le remarquons que dans certains cas particuliers. L'hérédité consiste simplement dans le fait que les caractères des parents se transmettent par la génération aux enfants, de sorte que les descendants ressemblent à leurs ancêtres d'une manière générale. Les descendants d'un coléoptère sont toujours des coléoptères de même forme; de l'œuf de la poule se développe toujours un poulet; un chien ne peut jamais engendrer que des chiens, un homme des hommes, et jamais d'autres êtres. Cette transmission des caractères des parents aux descendants, apparaît jusque dans les plus petits détails, et ce ne sont pas seulement les formes extérieures du corps qui se transmettent, mais bien aussi certaines formes de mouvement, certaines manières ou habitudes, etc. Ce phénomène nous apparaît plus distinctement chez l'homme, parce que c'est chez l'homme que notre regard s'est habitué à remarquer les particularités les plus délicates. Mais d'ordinaire le phénomène de l'hérédité ne nous frappe que lorsque nous voyons transmis, des parents aux enfants, certains signes caractéristiques : tels que des traits particuliers du visage, des anomalies du corps, par exemple des doigts supplémentaires, des poils sur tout le corps, ou des parties anormales, des difformités, etc.

Mais nous ne voyons pas toujours se transmettre toutes les particularités. Beaucoup de caractères spéciaux ne se transmettent pas du tout, d'autres ne se reportent pas sur la génération la plus proche, mais bien sur la deuxième ou la troisième. On dit qu'il y a retour au type primitif ou *atavisme* quand les caractères des parents se reportent sur la deuxième ou troisième génération en sautant la première. Ainsi il n'est pas rare d'observer chez l'homme que les enfants présentent de nouveau les particularités de leurs grands parents, alors que celles-ci manquaient chez leurs parents directs. Il arrive même que maintes particularités peuvent tout à coup réapparaître, après être restées latentes pendant un grand nombre de générations. C'est ce qui a été en particulier souvent observé chez les races d'animaux domestiques et les plantes cultivées qui ont été obtenues artificiellement par le perfectionnement graduel des formes sauvages. Elles reviennent infailliblement à la forme primitive, lorsqu'on en néglige la culture, et tout éleveur, tout horticulteur connaît un grand nombre d'exemples de ce fait. Traiter plus explicitement ce sujet nous conduirait trop loin, et ce serait d'ailleurs superflu, car les immortels ouvrages de DARWIN (1) et les travaux de morphologie nés sous l'impulsion de la théorie de la descendance, ont vulgarisé une foule d'exemples à l'appui de ces phénomènes.

(1) CHARLES DARWIN : *On the origin of species by means of natural selection (or the preservation of favoured races in the struggle for life)*. Londres, 1859.

Il y a une question touchant au problème de l'hérédité qui, tout récemment, a été mise au premier plan et qui a été discutée d'une façon extraordinairement vive : c'est la *transmission des caractères acquis* chez les organismes pluricellulaires. Les particularités qui ont pris naissance pendant la vie individuelle sous l'action des influences extérieures, par exemple les mutilations, les maladies, etc., peuvent-elles être transmises aux descendants, ou bien cette transmission est-elle limitée aux seuls caractères innés, c'est-à-dire à ceux qui existent déjà dans l'organisme pendant le développement du germe? Tandis que DARWIN, HÆCKEL (1), EIMER (2), et d'autres soutiennent l'opinion que les caractères acquis seraient aussi transmissibles, WEISMANN (3) a cherché à démontrer dans une longue série de travaux que la transmission héréditaire ne se ferait que pour les caractères existant déjà dans les cellules de l'organisme pendant la période embryonnaire. Il doit paraître étrange au premier abord qu'une question dont la solution semble si facile, puisse être l'objet d'hypothèses si opposées; car rien ne paraît plus simple que de déterminer par l'expérience, si, par exemple, des mutilations pratiquées chez un animal adulte se transmettent à ses descendants. En effet, de telles expériences ont été faites par WEISMANN et par d'autres. WEISMANN sectionna la queue à douze souris blanches, dont sept femelles et cinq mâles, et en éleva cinq générations de descendants, en tout huit cent quarante-neuf souris, mais aucun de ces animaux n'arriva au monde sans appendice caudal et celui-ci acquérait toujours sa longueur normale chez l'animal adulte. Semblables expériences ont été souvent instituées, mais elles ne prouvent rien, si ce n'est que les mutilations n'étaient pas transmissibles héréditairement dans les cas en question, et on ne saurait en conclure d'une façon générale qu'aucun caractère acquis n'est transmissible. En revanche, les partisans de l'autre hypothèse ont fourni nombre d'exemples qui paraissent être en faveur de la transmission de certaines particularités acquises. Toutefois WEISMANN a soumis de nouveau tous ces cas à une sévère critique et a cherché à démontrer que pour différents motifs on ne saurait les considérer comme ayant force de preuve. Ainsi la question est jusqu'ici encore en suspens.

Pourtant sa solution ne peut effectivement être fournie que par l'expérimentation. Ce ne sont pas des expériences comme celles qui ont été instituées sur les souris qui la donneront. Il est de prime abord invraisemblable au plus haut point que les mutilations de la queue, des doigts ou des parties analogues du corps puissent se transmettre; car il est à peine admissible que les organes en question affectent avec les

(1) ERNST HÆCKEL : *Generelle Morphologie der Organismen*. Berlin, 1866.

(2) G. TH. EIMER : *Die Entstehung der Arten auf Grund von Vererben erworbener Eigenschaften nach den Gesetzen organischen Wachstums*. 1^{re} partie, Iéna, 1888.

(3) WEISMANN : *Aufsätze über Vererbung und verwandte biologische Fragen*. (Contient tous les travaux de Weismann sur l'hérédité depuis 1881.)

cellules sexuelles une relation assez intime pour que ces dernières puissent être affectées d'une manière appréciable par ces mutilations, et c'est là pourtant la première condition de la transmission puisque celle-ci ne peut s'effectuer que par la génération. Dans les expériences à venir on devrait donc au moins opérer des mutilations sur tels organes qui présentent avec les organes sexuels une corrélation évidente : c'est seulement alors qu'on pourrait constater la possibilité d'une transmission héréditaire.

Mais on ne connaît qu'un très petit nombre de telles corrélations. Ainsi par exemple, chez l'homme, le développement du larynx est en relation avec les organes sexuels. Chez les hommes qui, dans le jeune âge, ont perdu leurs testicules par la castration, le larynx s'est arrêté dans son développement et la voix a conservé la tonalité aiguë de celle de l'enfant. Les soprans de l'église Saint-Pierre de Rome dont les chants délicieux attirent chaque année des milliers d'étrangers, ont souvent été cités comme exemple à l'appui de ce fait. Il faut commencer par scruter davantage les corrélations de ce genre, puis les utiliser pour l'expérimentation, si l'on ne veut pas faire de celle-ci un tâtonnement sans aucun plan et abandonner au hasard la solution de la question. Que les atteintes portées sur les cellules sexuelles, c'est-à-dire sur l'œuf et le spermatozoïde, en influencent à un haut degré le développement ultérieur, c'est ce qui est évident de prime abord et d'ailleurs démontré depuis peu par un grand nombre de remarquables expériences, particulièrement celles des frères HERTWIG (1).

Supposons donc qu'on puisse produire chez l'animal complètement développé ou chez la plante des mutilations capables de modifier la matière vivante des cellules sexuelles ou de l'embryon; nous aurions alors la possibilité de décider expérimentalement si ces mutilations se transmettent comme telles par suite d'une action spéciale sur les cellules sexuelles, ou si elles n'influencent celles-ci que pour provoquer chez les descendants l'apparition de quelque autre défectuosité et anomalie, sans aucune ressemblance avec les mutilations employées. Dans le premier cas, il s'agirait d'une réelle transmission des caractères acquis, non dans le second cas. La question de la transmission héréditaire des caractères acquis reste donc toujours à trancher par l'expérience. Tout ce qu'on en a dit jusqu'ici dans le sens positif ou négatif ne représente que des suppositions plus ou moins vraisemblables.

En tous cas, ce ne sont jamais que les caractères spéciaux qui échappent à l'hérédité. Les caractères généraux de tout organisme déjà transmis pendant de longues générations, qu'ils soient exclusivement innés ou qu'ils aient été réellement acquis un jour par quelque ancêtre, sont toujours reportés dans ce qu'ils ont d'essentiel sur les descendants. Les modifications ont lieu si lentement qu'elles sont à peine appré-

(1) O. et R. HERTWIG : *Ueber den Befruchtungs- und Theilungsvorgang des thierischen Eies unter dem Einfluss äusserer Agentien*. Dans : Jen. Zeitschr. f. Naturw., 1887.

ciales dans l'intervalle des quelques générations qui peuvent être observées pendant la durée d'une ou de plusieurs vies d'homme, et même dans l'intervalle d'un grand nombre de générations, ainsi qu'il résulte de l'identité des espèces animales trouvées dans les hypogées d'Égypte avec les espèces actuelles.

Ainsi le phénomène de l'hérédité représente une condition qui, dans la série du développement phylogénétique, détermine la conservation des particularités morphologiques, une fois que celles-ci se sont réalisées.

2. — L'Adaptation.

La cause qui tend à faire varier les formes, l'adaptation, ne nous frappe pas aussi immédiatement que celle qui tend à les conserver, l'hérédité; cela provient surtout de ce qu'il faut presque toujours de longues périodes de temps pour que les phénomènes d'adaptation soient appréciables, tandis que les phénomènes de transmission héréditaire nous apparaissent à chaque génération d'organismes. Mais si nous n'observons pas facilement les modifications de l'adaptation elle-même, nous en rencontrons cependant chaque jour et à chaque instant les conséquences, le plus souvent, il est vrai, sans en avoir conscience. L'adaptation à un but ou *finalité* des organismes, qui paraissait si étonnante aux anciens naturalistes et qui, jusqu'au milieu de notre siècle, a fait que l'histoire naturelle désorientée versait constamment dans la « téléologie », en d'autres termes la croyance à un plan préétabli du Créateur, telle que l'admet encore aujourd'hui la théologie dogmatique, fidèle aux anciennes traditions, cette finalité en apparence si étrange dans la Nature, est la simple expression ou mieux la conséquence de l'adaptation des organismes à leurs conditions vitales dans le sens le plus large.

Les animaux aquatiques sont adaptés à la vie dans l'eau, les animaux terrestres à la vie dans l'air et cela de la manière la plus conforme au but. Les poissons ont comme extrémités des nageoires qui fonctionnent absolument comme des rames; les vertébrés terrestres ont, au lieu de nageoires, des membres leur permettant de marcher et de ramper sur le sol; les oiseaux enfin ont des ailes; en outre leurs os sont creux et remplis d'air et leur organisation est si parfaitement adaptée à la locomotion aérienne, que jusqu'ici tous les inventeurs de machines volantes artificielles ont vainement cherché à l'imiter. Dans quelques cas nous pouvons suivre dans le cours du développement de l'individu une adaptation à des conditions différentes. Ainsi, par exemple, les larves des amphibiens, de la grenouille, tant qu'elles vivent dans l'eau à l'état de têtards pourvus d'une queue, respirent comme les poissons par des branchies qui sont construites de la manière la plus simple et la plus conforme à leur but, pour retirer sous forme gazeuse l'air en dissolution dans l'eau. Mais aussitôt que les petites grenouilles parviennent sur le sol, elles perdent leur queue, leurs branchies s'atrophient, leurs

poumons se développent et elles respirent alors directement l'air atmosphérique comme tous les animaux terrestres. Si on empêche artificiellement les têtards de grimper sur le sol, ils conservent alors leur queue et leurs branchies, et leurs poumons ne se développent pas, quoique ces animaux atteignent une grande taille. Ces exemples prouvent que tous les organismes sont adaptés à leurs conditions vitales de la manière la mieux appropriée, et des études zoologiques et botaniques ont montré récemment que ces adaptations s'étendent souvent jusqu'aux détails les plus délicats auxquels un observateur non prévenu n'aurait jamais songé.

Comme les conditions à la surface de la terre depuis l'époque de son incandescence jusqu'à nos jours, se sont graduellement et lentement modifiées, et comme en outre des changements assez rapides dans les conditions vitales externes apparaissent continuellement en certains lieux, il en résulte que tous les organismes, dont la structure présente une correspondance si parfaite aux relations générales et spéciales jusque dans les plus petits détails, doivent présenter une adaptation continuelle aux conditions externes, et cela précisément dans la même mesure que se modifient ces dernières. Si cette proportionnalité entre les variations des conditions externes et les modifications des formes organiques n'existait pas, il aurait dû se produire à une époque très reculée une extraordinaire discordance entre la finalité et la structure des organismes. Or, les cas dans lesquels un organe pourrait sembler simplement inutile sont, comme nous le savons, relativement rares, et quant à des dispositions nuisibles, on n'en trouverait peut-être aucune.

Le mode d'adaptation des organismes est double. Nous pouvons distinguer une adaptation individuelle ou personnelle et une adaptation « phylétique » ou de la souche organique. Les deux se font d'une manière tout à fait différente.

L'adaptation individuelle ne se meut que dans des limites très étroites; elle n'a peut-être pour les variations de forme de la série du développement phylogénétique qu'une importance secondaire, et même aucune importance s'il est vrai que les caractères acquis ne sont pas transmissibles; car elle consiste en ceci, que les variations du milieu extérieur agissent directement sur l'organisme même comme causes modificatrices et conformément aux diverses conditions de ce milieu. Ici l'adaptation se manifeste dans les habitudes, le genre de vie, etc., beaucoup plus nettement que dans la forme. Un homme soumis à d'autres conditions vitales, placé dans un autre pays, au milieu d'autres gens, subit de plus en plus dans le cours des années l'influence de son entourage et en prend les mœurs et les coutumes. Les variations de formes par adaptation individuelle à d'autres conditions vitales s'observent beaucoup plus rarement et cela, parce qu'elles exigent déjà des modifications beaucoup plus profondes de ces conditions vitales qui

ne sont plus aussi facilement supportées que les modifications relativement plus légères conduisant à l'adaptation aux coutumes. Déjà une modification légère dans la composition de l'eau amène dans la plupart des cas la mort des animaux aquatiques. Les animaux marins meurent dans l'eau douce, les animaux d'eau douce succombent dans l'eau de mer dans la plupart des cas; il n'y a que quelques formes, particulièrement celles qui vivent à l'embouchure des fleuves, comme beaucoup de poissons, qui soient adaptées aux deux genres de vie. Un crustacé, *Artemia salina*, est particulièrement intéressant sous ce rapport. SCHMANKEWITSCH (1) notamment a établi cette particularité que ce petit crustacé qui vit dans l'eau de mer peut s'habituer peu à peu à vivre dans l'eau douce et présente, dans ces conditions, diverses métamorphoses : d'abord dans l'eau de mer diluée il affecte la forme de *Artemia Milhausenii*, et il finit par prendre celle de *Branchipus stagnalis* dans l'eau douce pure, toutes formes qui affectent des caractères

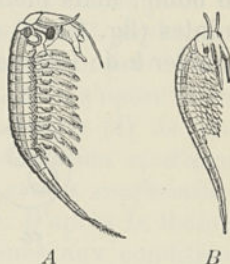


Fig. 65. — A, *Branchipus stagnalis*, forme d'eau douce; B, *Artemia salina*, forme marine du même crustacé, d'après SEMPER.

absolument différents. On connaît aussi des cas analogues pour des cellules isolées. Ainsi A. SCHNEIDER, BRASS et O. ZACHARIAS (2) ont pu produire d'importantes modifications de forme chez des spermatozoïdes, des cellules épithéliales de l'intestin et des amibes, en ajoutant au milieu diverses solutions. En général les organismes unicellulaires, en particulier les infusoires et les rhizopodes, constituent d'excellents objets d'expérience pour l'étude des variations morphologiques qu'entraînent les modifications du milieu ambiant. Un exemple (3) très intéressant est le suivant qui prouve que les différentes formes d'amibes, que l'on a coutume de distinguer d'après l'aspect de leurs pseudopodes, ne doivent pas toujours être considérées comme répondant à des espèces particulières. Dans les infusions de foin en putréfaction on trouve souvent une quantité innombrable de petites amibes parmi les filaments de bactéries qui, par leur feutrage, constituent la pellicule superficielle. Dans une goutte déposée sur le porte-objet, des centaines et des milliers d'amibes affectent tout d'abord la forme sphérique (fig. 66, a). Peu à peu elles commencent à s'étaler en larges pseudopodes dans différentes directions, de manière à prendre la forme amiboïde connue sous le nom d'*amœba proteus* ou *princeps* (fig. 66, b). Mais bientôt se manifeste une direction principale dans le mouvement de reptation, de façon que toute l'amibe représente en quelque sorte un seul pseudopode

(1) SCHMANKEWITSCH : *Zur Kenntniss des Einflusses der äusseren Lebensbedingungen auf die Organisation der Thiere*. Dans : *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, vol. XXIX, 1877.

(2) O. ZACHARIAS : *Experimentelle Untersuchungen über Pseudopodienbildung*. Dans : *Biolog. Centralblatt*, 1885.

(3) M. VERWORN : *Die polare Erregung der lebendigen Substanz etc. IV. Mittheilung*. Dans *Pflüger's Archiv für die ges. Physiol.*, vol. LXV, 1896.

allongé et prend la forme de l'*amœba limax* (fig. 66, *c*). Les amibes continuent à ramper sous cette forme tant qu'elles ne sont pas dérangées. Si on modifie alors la composition du milieu en alcalinisant l'eau très faiblement par l'addition d'une solution de soude, on observe le phénomène suivant. D'abord, toutes les amibes se roulent de nouveau en boule, mais bientôt de leur surface partent de fins pseudopodes en pointes (fig. 66, *d*) qui s'allongent de plus en plus et finissent par ressembler à de longues épines. Ainsi, au bout de quinze à vingt minutes

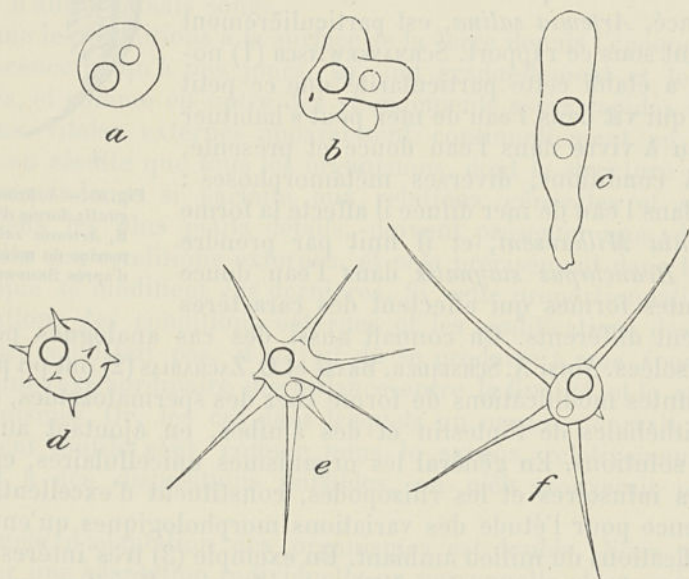


Fig. 66. — *Amœba limax*. *a*, contractée; *b*, au début de la formation des pseudopodes (forme proteus); *c*, forme limax ordinaire; *d*, *e*, *f*, formes prises après l'addition d'une solution de soude; *d*, au début de l'action; *e*, *f*, forme rayonnée.

environ, les amibes prennent l'aspect d'une forme amiboïde très caractéristique, connue dans la classification comme espèce particulière sous le nom d'*amœba radiosa* (fig. 66, *e*, *f*); et elles persistent sous cette forme en ne présentant que des mouvements très lents, aussi longtemps que le milieu conserve sa réaction alcaline. Lorsqu'on les reporte dans leur milieu aqueux habituel, elles reprennent peu à peu leur forme ordinaire d'*amœba limax*. Beaucoup de moisissures se comportent d'une manière absolument analogue et s'habituent à vivre dans des solutions salines concentrées lorsqu'elles ont à leur disposition une quantité suffisante de matières nutritives. Leurs filaments deviennent alors en général notablement plus minces et plus élancés que dans l'eau ordinaire. Cependant, dans beaucoup de cas, la modification des conditions vitales n'agit pas immédiatement sur la forme de l'individu, mais seulement d'une manière invisible sur le plasma germinatif des cellules

sexuelles, de telle sorte que les descendants prennent des formes différentes de celles qu'ils auraient eues sous d'autres conditions; mais cette circonstance se rapporte déjà davantage à l'adaptation phylétique.

L'adaptation phylétique, c'est-à-dire l'adaptation successive de la série des formes aux conditions vitales momentanées, possède pour les variations morphologiques dans la série du développement phylogénétique une importance incomparablement plus grande que la précédente, et est peut-être la seule à avoir quelque influence. Elle s'opère d'une tout autre manière, et c'est l'œuvre immortelle de DARWIN (1) de nous avoir montré la nature et le mécanisme de cette adaptation et d'avoir ainsi fourni une explication naturelle au mystère de cette « conformité à un but » qui semble exister dans le monde organique. D'après la théorie de la sélection de DARWIN, l'adaptation des organismes aux conditions externes ne s'effectue pas par modification immédiate de l'individu pris isolément, mais bien par « sélection naturelle » parmi un grand nombre d'individus, de la même manière que l'amélioration des races est produite par l'éleveur au moyen de la sélection artificielle. DARWIN part du fait de la « variabilité individuelle », c'est-à-dire de ce phénomène que dans toute génération de descendants issus d'un même couple de parents, il n'y a pas un seul individu qui ressemble complètement à l'autre, quoique aussi la différence nous paraisse souvent très minime; et il découvre comme conséquence nécessaire de la « lutte pour l'existence » (*struggle for life*) qu'il doit s'opérer un choix, une sélection parmi les différents individus de chaque génération, d'après la mesure de leur capacité vitale. Comme on le sait, tous les organismes sans exception produisent en germes un nombre tel de descendants que si ces derniers arrivaient tous à l'âge adulte, les conditions vitales deviendraient bientôt insuffisantes. Pour en fournir un exemple saisissant, on a calculé que si des quelques millions d'œufs déposés par une femelle d'esturgeon il se développait seulement un million d'individus femelles se reproduisant de la même façon, déjà la troisième génération ne trouverait plus de place à la surface du globe et la quatrième génération produirait une portion de caviar supérieure au volume de la terre! Mais il n'y a là qu'une fiction, car les conditions vitales ne sont réalisées que pour un nombre très restreint d'individus, et tous les autres meurent. Toutefois, ce ne sont pas des individus quelconques qui succombent à cette lutte pour l'existence en partie passive, en partie active, mais bien presque exclusivement ceux qui ne peuvent soutenir que moins longtemps le combat et qui sont moins bien adaptés aux conditions données. Ceux par contre qui sont les plus forts, les plus vigoureux, les plus aptes à vivre dans les conditions qui leur sont offertes, supportent la concurrence et finissent par demeurer seuls en vie. Ainsi s'opère une sélection des individus les mieux adaptés aux

(1) CHARLES DARWIN : *On the origin of species by means of natural selection*. Londres, 1859.

conditions vitales données; et comme cette sélection, de même que dans le procédé des éleveurs, se poursuit pendant d'innombrables générations et que les individus sélectionnés transmettent leurs particularités par hérédité, il se produit une adaptation progressive des individus aux conditions externes, dont la conséquence ou l'expression est cette conformité des organismes à leurs conditions vitales s'accusant jusque dans les plus fins détails. Si les relations externes demeurent un certain temps sans modifications, alors l'adaptation agit aussi dans le sens conservateur; si ces relations se modifient, que ce soit localement et soudainement, que ce soit d'une façon générale et graduelle, comme dans le développement de toute la surface terrestre, il se produit alors une variation parallèle des formes par adaptation sélective dans la lutte pour la vie. La preuve de la justesse de cette théorie se trouve dans les expériences des éleveurs qui ont fait de tels progrès, notamment en Angleterre, qu'ils peuvent, grâce à une sélection artificielle et d'après des procédés spéciaux, fournir sur commande au bout de quelques années, certaines variétés nouvelles d'animaux domestiques, surtout de pigeons, avec tel ou tel caractère désiré. Ici, la sélection *artificielle* de l'éleveur remplace la sélection *naturelle* qu'accomplit dans la Nature la lutte pour l'existence.

* * *

La théorie de DARWIN nous permet de nous faire une idée d'ensemble, et parfaitement logique, de la manière dont se sont accomplies les variations morphologiques de la matière vivante, depuis les formes les plus simples qui aient habité la surface du globe jusqu'à notre monde organique actuel. Le développement phylogénétique des plantes et des animaux en partant des protistes unicellulaires, pour aboutir d'un côté, par les cryptogames et les monocotylédones, jusqu'aux phanérogames les plus parfaits, d'un autre côté par les cœlentérés et les vers jusqu'aux arthropodes et aux vertébrés les plus différenciés, ce développement peut recevoir une interprétation naturelle, si on reconnaît l'action des quelques lois qui régissent la morphologie.

Toute substance vivante doit, comme toute portion de matière, avoir une forme quelconque déterminée par ses rapports avec les conditions physico-chimiques du milieu. Si les rapports entre les organismes et le monde extérieur restaient toujours les mêmes, il ne se produirait aucune modification des formes organiques dans la série phylogénétique, et, puisque la matière vivante possède la faculté de se reproduire, les descendants seraient toujours en vertu de l'hérédité complètement semblables à leurs générateurs. Mais, puisque les conditions se modifient continuellement sur la surface de la terre, de même que dans tout l'Univers, et puisque la forme de la substance vivante, comme tout corps, subit l'influence de son milieu, cette substance doit donc se modifier pareillement par une adaptation incessante aux nou-

velles conditions. Tels sont les deux facteurs qui agissent en sens opposé, l'hérédité et l'adaptation, et dont les résultats trouvent leur expression dans les variations morphologiques de la série phylogénétique.

B. — La Série du développement ontogénétique.

L'ancienne fiction des métamorphoses de PROTÉE ne trouve nulle part une plus parfaite réalisation que dans l'histoire du développement de l'individu. De même que le monde organique a présenté dans le cours des siècles une variation morphologique ininterrompue, ainsi l'individu isolé, surtout l'animal pluricellulaire, passe, durant son développement jusqu'à l'âge adulte, et dans un temps plus court, par une série de formes très variées, jusqu'à ce qu'enfin il soit devenu semblable à ses générateurs. Il n'appartient pas à la physiologie générale d'entrer dans le détail du « cercle évolutif » des groupes organiques en particulier, car l'histoire du développement individuel ou ontogénétique des organismes, grâce à la puissante impulsion reçue des idées fondamentales de DARWIN et d'HÆCKEL, s'est constituée en une science indépendante, l'embryologie, qui dans ces dernières années a acquis la plus haute importance pour l'intelligence des caractères morphologiques du monde actuel des organismes. Les connaissances embryologiques sont devenues aujourd'hui indispensables à tout naturaliste ou médecin qui ne tombe pas dans une aveugle spécialisation. Mais tout en reconnaissant le droit légitime de l'embryologiste de s'occuper des phénomènes les plus spéciaux du développement ontogénétique, la physiologie doit aussi aborder certains phénomènes vitaux généraux et élémentaires qui sont la base fondamentale du développement de l'individu. Ce sont les *phénomènes de la reproduction*.

Il nous faut étudier les phénomènes de la reproduction dans la cellule, puisque nous devons toujours nous efforcer d'appliquer les méthodes de la physiologie cellulaire à tous les phénomènes vitaux. Et précisément dans ce domaine des phénomènes de reproduction, les méthodes de la physiologie cellulaire se sont montrées particulièrement productives; car la morphologie qui a su s'emparer de toute cette branche de la physiologie, n'y a apporté la lumière que par ses méthodes de recherches sur la cellule, en sorte qu'elle est notre guide pour l'étude de ces processus jusque dans leurs plus fins détails.

1. — Croissance et Reproduction.

La reproduction n'est point séparable de la croissance, car elle ne représente en quelque sorte et dans le sens le plus large, qu'un cas particulier de cette dernière : aussi bien l'ancienne embryologie tendait-elle déjà à considérer la reproduction comme une croissance continuée et étendue au delà de l'individu. Effectivement le processus général

qui constitue l'accroissement, est une *augmentation de la matière vivante*, et c'est en cela aussi que consiste uniquement la reproduction. La différence entre ce que nous nommons accroissement dans un sens restrictif, et le phénomène de la reproduction, réside seulement en cette circonstance que dans le premier cas la matière vivante de nouvelle formation demeure en connexion persistante avec l'organisme originel, et contribue à en augmenter le volume, tandis que dans le dernier cas, une partie de la substance vivante se sépare de l'organisme primitif, soit qu'elle se détache complètement, comme dans la plupart des cas, soit qu'elle demeure en place et seulement séparée par une cloison, comme dans la multiplication des cellules de tissus. Conformément à cela, il existe aussi un grand nombre de transitions entre le phénomène de l'accroissement pris au sens étroit, et la multiplication de la cellule. Nous en avons des exemples en particulier dans maintes cellules polynucléées, comme l'infusoire *Opalina* vivant en parasite dans l'intestin de la grenouille; tout d'abord uninucléé cet animal devient polynucléé dans le cours de son développement, par suite de la division successive de son noyau. Ici donc le noyau est seul à se multiplier, le protoplasma reste indivis, de telle sorte qu'il finit par en résulter une cellule de très grandes dimensions et polynucléaire.

Toute cellule présente, sinon d'une manière persistante, du moins pendant une certaine période de son existence, des phénomènes de croissance : la masse de sa matière vivante augmente. Cela ne peut se produire que par une absorption de matériaux venus du dehors, par conséquent par les échanges nutritifs, et nous pouvons préciser le concept de l'accroissement en disant *qu'il se forme dans les échanges nutritifs plus de matière vivante qu'il ne s'en détruit*. Mais maintenant, comme nous l'avons vu, la grandeur de chaque cellule ne dépasse pas certaines dimensions et, pour une forme cellulaire donnée, elle est contenue dans des limites qui varient peu. Si donc, la masse de matière vivante de la cellule continue à augmenter, le processus doit aboutir à un « accroissement franchissant la limite individuelle »; la masse cellulaire doit se partager, en d'autres termes se reproduire. La cellule se multiplie donc par division et chacune de ses parties, chaque cellule fille est maintenant plus petite, de sorte qu'elle peut s'accroître à son tour jusqu'à ce qu'elle ait acquis de nouveau la limite de ses dimensions individuelles. Mais, dans la multiplication de la cellule par division il faut que les deux éléments cellulaires essentiels, c'est-à-dire le noyau et le protoplasma, prennent part à la constitution des cellules filles, sans quoi celles-ci ne représenteraient point des cellules complètes et ne pourraient pour ce motif demeurer en vie.

Nous envisagerons dans un autre chapitre les causes profondes qui interviennent dans l'accroissement et la limitation de grandeur des cellules, lorsque nous aborderons l'explication mécanique des phénomènes vitaux. Il ne s'agit ici que de donner un aperçu de ces phéno-

mènes. Contentons-nous pour le moment de ce fait que la reproduction n'est qu'un accroissement « prolongé », tandis que la grandeur de la cellule est limitée : la conséquence qui s'en dégage c'est que toute reproduction repose sur une division de la substance vivante de la cellule. Les différents modes de reproduction ne sont pas autre chose qu'une division cellulaire, et c'est avec raison que VIRCHOW a élargi l'ancien adage de HARVEY : « *Omne vivum ex ovo* », dans cette proposition qui est le fondement de toutes les idées modernes sur la multiplication des organismes : « *Omnis cellula e cellula* ».

Cela apparaît d'une façon évidente et sans autre explication chez les organismes unicellulaires. Ceux-ci se reproduisent simplement par division de leur corps cellulaire : pendant la division, chaque fragment revêt déjà la forme de la cellule

mère, et s'il s'agit, comme chez les infusoires, de cellules possédant des dépendances et des organoïdes de différentes sortes, les éléments qui font défaut se régénèrent après la segmentation du corps (fig. 67). Par contre, chez les organismes pluricellulaires (animaux et plantes) il se développe des organes particuliers de reproduction, d'où se détachent certaines cellules, les œufs, qui en continuant à se diviser, reproduisent un organisme semblable à leur générateur. Pour les organismes à sexes séparés, les cellules sexuelles des organes de la reproduction sont différentes chez les individus mâles et femelles. Les éléments sexuels mâles sont les cellules séminales

ou *spermatozoïdes*, les éléments femelles sont les *œufs*. Pour qu'un nouvel individu soit engendré, il faut qu'il s'opère une réunion des deux sortes d'éléments, une *fécondation*, excepté dans certains cas de « *parthénogenèse* », où des individus aptes à vivre peuvent provenir d'œufs non fécondés, comme chez beaucoup de crustacés et d'insectes, etc. Enfin, chez les animaux pluricellulaires inférieurs, à côté de la reproduction sexuelle il y a encore un mode de génération asexuelle, notamment par scission et formation de bourgeons. Dans les deux cas, ce sont des groupes entiers de cellules qui se séparent. Dans la reproduction par scission, par exemple chez certains vers, tout le corps, après avoir acquis une certaine taille par division cellulaire, se segmente en deux

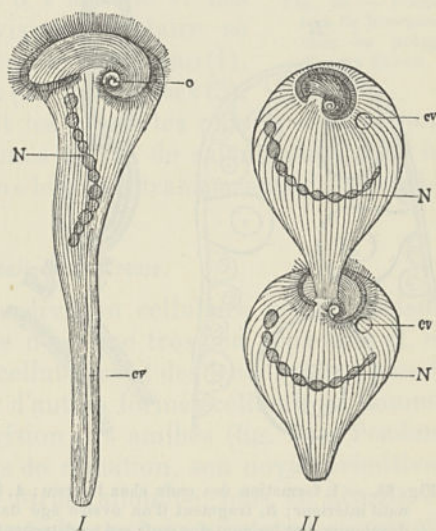


Fig. 67. — *Stentor polymorphus*. N, noyau en chapelet; o, orifice buccal; cv, vacuole contractile; I, jeune individu en extension; II, individu âgé en voie de division, contracté, d'après STREIN.

ou plusieurs parties qui régénèrent de nouveau des individus complets (fig. 69). Dans le bourgeonnement, par exemple chez beaucoup de cœlentérés (fig. 70), il se forme en un endroit du corps par rapide multiplication

cellulaire, un bourgeon qui renferme les éléments cellulaires des différentes couches du corps et qui se détache pour régénérer un nouvel individu.

Par conséquent dans tous les

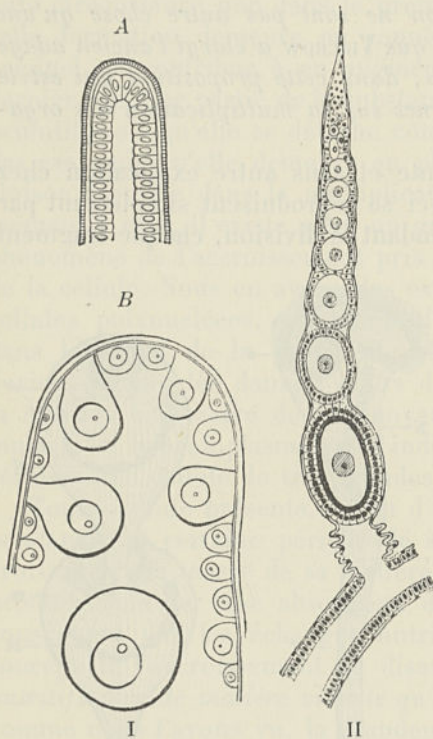


Fig. 68. — I, formation des œufs chez l'oursin; A, fragment d'un ovaire jeune avec l'épithélium germinatif intérieur; B, fragment d'un ovaire âgé dans lequel les cellules de l'épithélium germinatif se développent et forment des œufs qui se détachent, d'après LUDWIG; II, tube ovarien d'un insecte. Dans le tube se trouvent les œufs à différents degrés de développement. D'après HATSCHKE.

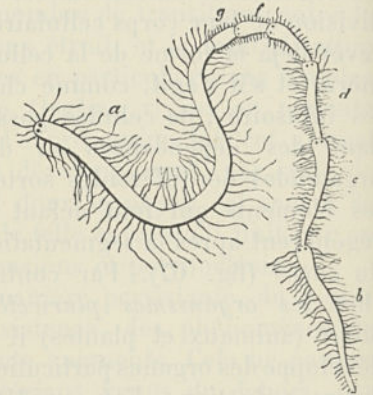


Fig. 69. — *Myrianida*, ver en voie de segmentation. Les individus adhèrent encore entre eux comme les anneaux d'une chaîne; a, l'animal original; b, c, d, e, f, g, les divers segments depuis le plus âgé (b) jusqu'au plus jeune (g), d'après MILNE-EDWARDS.

cas, la reproduction, qu'elle soit sexuelle ou asexuelle, se produit toujours uniquement par division cellulaire, et celle-ci repose sur la croissance. Étudions donc encore d'une façon un peu plus précise chacun des modes de la division cellulaire et analysons les phénomènes remarquables qui se passent alors dans la cellule.

2. — Les Formes de la division cellulaire.

Pour qu'il résulte de la division cellulaire des cellules filles aptes à vivre, il faut, ainsi que nous l'avons déjà fait remarquer, que le noyau et le protoplasma prennent part à la division. Mais tandis que la division du protoplasma s'effectue très simplement par un étranglement de plus en plus profond du corps cellulaire, jusqu'à ce que la masse protoplasmique soit séparée en deux moitiés, pour le noyau la division n'est

aussi simple que dans quelques cas seulement; le plus souvent le noyau est le siège de modifications extraordinairement complexes; mais celles-ci présentent une remarquable concordance dans ce qu'elles ont d'essentiel chez la plupart des cellules, tant animales que végétales. L'étude des plus fins détails de la division cellulaire a fait naître dans ces vingt dernières années une littérature extrêmement touffue: les observateurs, en effet, séduits par la manière très spéciale dont le noyau se comporte dans cette division, en étaient arrivés à cette opinion erronée que ce corps représenterait le seul élément essentiel de la cellule, et qu'on devait l'étudier le plus minutieusement possible précisément dans son état d'« activité ». Les travaux fondamentaux sur la division cellulaire se trouvent dans les remarquables recherches de BÜTSCHLI (1), FLEMMING (2), STRASBURGER (3), HERTWIG (4), VAN BENEDEN (5), BOVERI (6) et d'autres qui trouvèrent les objets les plus favorables pour cet étude dans les cellules des jeunes larves de salamandre, dans les grains de pollen des lilacées et dans les œufs transparents de l'ascaride et de l'oursin.

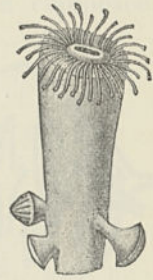


Fig. 70. — Formation de bourgeons chez un polype, d'après CLAUSS.

a. — *Division cellulaire directe.*

La forme la plus simple de la division cellulaire est la division « directe ou amitotique »; mais elle n'est que très peu répandue et, en dehors de quelques organismes unicellulaires et des leucocytes, on ne la rencontre que chez un petit nombre d'autres formes cellulaires. Comme type nous pouvons prendre la division des amibes (fig. 71). Pendant que l'amibe exécute des mouvements de reptation, son noyau primitivement arrondi prend peu à peu une forme allongée, puis en biscuit, et s'étrangle en son milieu, jusqu'à ce que le pont de substance qui réunit les deux moitiés, devenant de plus en plus mince, se rompe; il se forme ainsi deux jeunes noyaux, qui aussitôt prennent de nouveau la forme arrondie. Alors seulement commence la division du corps protoplasmique: l'amibe s'étrangle de la même manière, en forme de biscuit, entre les deux noyaux, sa substance se transporte de part et d'autre jusqu'à ce que les deux moitiés ne soient plus réunies que par un mince

(1) BÜTSCHLI : *Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, Zelltheilung und Conjugation der Infusorien*. Dans : *Abhandl. der Senckenberg. naturf. Gesellschaft*, année 1876.

(2) W. FLEMMING : *Zellsubstanz, Kern und Zelltheilung*. Leipzig, 1882.

(3) E. STRASBURGER : *Zellbildung und Zelltheilung*. 1880. — Du même : *Historische Beiträge*. 1^{er} fascicule : *Ueber Kern- und Zelltheilung im Pflanzenreich*. Iéna, 1888.

(4) O. HERTWIG : *Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies*. Dans : *Morphol. Jahrb.*, vol. I, III et IV, 1875, 1877, 1878. — Du même : *Die Zelle und die Gewebe*. Iéna, 1892.

(5) VAN BENEDEN : *Recherches sur la maturation de l'œuf, la fécondation et la division mitotique chez l'ascaride mégalocéphale*. Leipzig, 1887.

(6) BOVERI : *Zellenstudien*. Dans : *Jenaische Zeitschr. für Naturw. u. Med.* 1887, 1888, 1890.

filament protoplasmique, et celui-ci finit par se rompre, en sorte que deux nouvelles amibes, pourvues chacune de leur noyau, résultent de cette division. Toutefois le processus exige un temps assez long pour

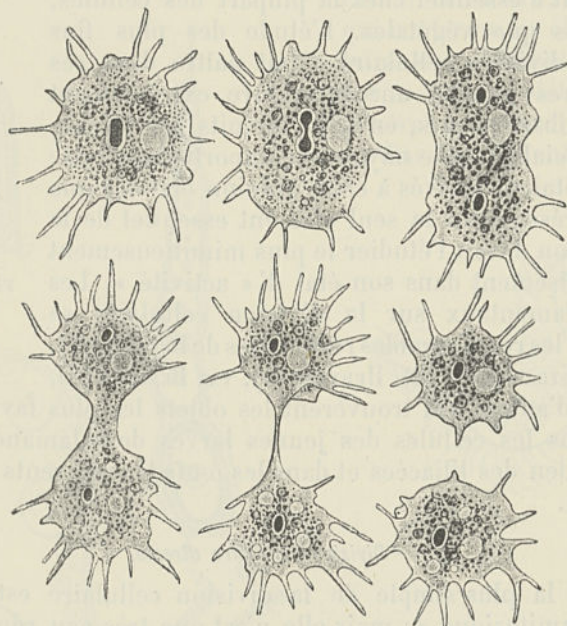


Fig. 71. — *Amaba polypodia* à six stades successifs de division. Le corps foncé entouré d'un halo clair, dans l'intérieur de la cellule, est le noyau, le corps pâle est la vacuole contractile, d'après F. E. SCHULTZ.

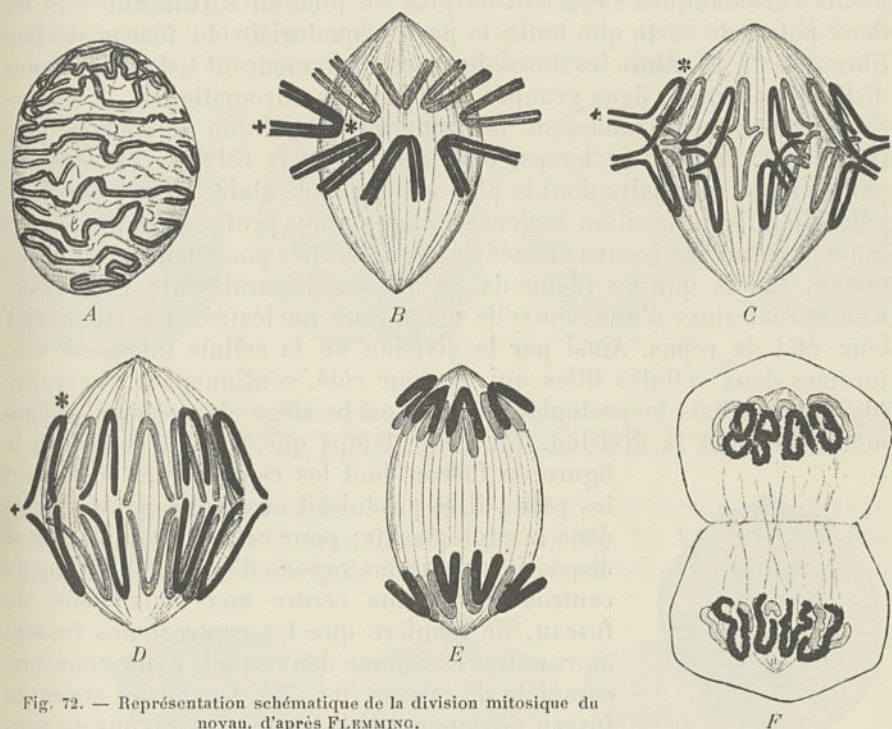
s'accomplir, souvent plusieurs heures, et il ne s'effectue pas toujours tout uniment; le protoplasma se rassemble souvent de nouveau en un seul amas, après avoir déjà subi un étranglement considérable, mais il reprend alors sa distribution en deux segments jusqu'à ce que le trait d'union finisse par se rompre.

b. — *Division cellulaire indirecte.*

Pour le plus grand nombre des cellules animales et végétales, c'est le mode de division dit « indirect ou mitotique » que l'on observe : dans ce cas le protoplasma se divise bien aussi par simple étranglement, mais le noyau subit des modifications très frappantes et typiques d'une grande régularité. Chaque auteur y a distingué plusieurs stades et les a désignés de noms différents. D'une manière tout à fait générale nous pouvons distinguer deux phases dans la division nucléaire, l'une progressive dans laquelle les modifications atteignent leur summum, et l'autre régressive dans laquelle les deux demi-noyaux, résultant de la division, reviennent au « stade de repos », terme par lequel on désigne l'état sous lequel le noyau ne manifeste aucun phénomène de

division. Les figures ci-jointes montreront mieux que toute description les phénomènes de la division nucléaire. (fig. 72).

Si nous partons du noyau « au repos », au moment où il se prépare à la division, nous voyons que la substance chromatique composée,



comme on le sait, de nucléine, se dispose en filaments qui paraissent enroulés en une sorte de peloton lâche (fig. 72 A). Ces filaments qui ont fait donner à cette forme de division nucléaire le nom de division mitotique, et qui sont tous à peu près d'égale dimension, se fendent tous suivant leur longueur, en sorte que chacun d'eux devient double. En même temps la membrane du noyau se dissout et aux deux pôles opposés de la masse nucléaire apparaissent alors distinctement les corpuscules centraux ou centrosomes, entourés de leurs radiations protoplasmiques (page 79) et reliés l'un à l'autre par un système de filaments en forme de fuseau qui dérive de la substance achromatique mélangée au protoplasma. Les filaments chromatiques, une fois dédoublés, se ploient en anse et se groupent à l'équateur du fuseau nucléaire en dirigeant leurs angles vers le centre (fig. 72 B). Aussitôt les fibres du fuseau qui rayonnent autour des centrosomes, attirent par une sorte de contraction les doubles filaments, et cela de telle sorte que des deux moitiés du filament, l'une se porte vers l'un des

pôles et l'autre vers l'autre pôle (fig. 72, C). Ainsi les deux groupes de filaments s'écartent l'un de l'autre et s'éloignent de l'équateur du fuseau (fig. 72 D). Par là se termine la phase progressive de la division nucléaire et commence la phase régressive. Les deux groupes de filaments chromatiques s'écartent de plus en plus en s'avancant vers les deux pôles, de sorte que toute la partie équatoriale du fuseau devient libre (fig. 72 E). Alors les fibres du fuseau commencent à devenir moins distinctes entre les deux groupes de filaments chromatiques, et ceux-ci s'infléchissent et s'amassent de nouveau en peloton à chaque pôle (fig. 72 F). Pendant ce temps, tout le corps de la cellule s'est étranglé par un sillon circulaire dont le plan est perpendiculaire à l'axe des deux pôles du noyau. Ce sillon devient de plus en plus profond, et finalement toute la cellule se trouve divisée en deux moitiés possédant chacune un noyau, tandis que les filaments du fuseau disparaissent; les noyaux s'entourent alors d'une nouvelle membrane nucléaire et reviennent à leur état de repos. Ainsi par la division de la cellule mère, se sont formées deux cellules filles qui, de leur côté, continuent à s'accroître (fig. 72 F). Mais le protoplasma aussi est le siège de certains phénomènes pendant la division. En même temps que prenait naissance la

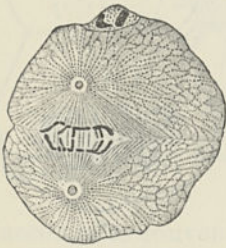


Fig. 73. — Centrosomes avec leurs rayons protoplasmiques dans la division de la cellule-œuf, d'après BOVERI.

figure en fuseau dont les centrosomes formaient les pôles, il se produisait aussi une figure radiée dans le protoplasma; pour cela le protoplasma se disposait comme les rayons d'un soleil autour du centrosome comme centre aux deux pôles du fuseau, de manière que les centrosomes fussent alors entourés comme deux soleils d'une couronne complète de rayons (fig. 73). Quand les stries du fuseau deviennent indistinctes, les rayons du protoplasma disparaissent aussi de leur côté.

Ce mode de division nucléaire mitotique est presque sans exception le même pour les formes cellulaires les plus variées, voire jusque dans les plus fins détails. Par contre la division ne se passe pas toujours d'une façon absolument concordante pour le corps cellulaire pris dans sa totalité. On rencontre dans différents cas quelques écarts du type, en particulier dans la division des cellules-œufs qui contiennent un abondant matériel nutritif (vitellus). Avec O. HERTWIG (1) nous pouvons comprendre toutes les formes de division cellulaire généralement connues, sous les quatre types que voici :

- I. — Segmentation totale;
 - a. Segmentation égale,
 - b. Segmentation inégale,
 - c. Bourgeonnement.

(1) O. HERTWIG : *Die Zelle und die Gewebe*. Iéna, 1892.

- II. — Segmentation partielle;
- III. — Formation simultanée de plusieurs cellules;
- IV. — Division de réduction.

Dans la *segmentation totale*, les cellules filles se séparent complètement l'une de l'autre par une cloison, en sorte que ce sont toujours des cellules parfaitement achevées qui résultent de la division. Mais on peut y remarquer encore certaines différences. Dans le premier cas,

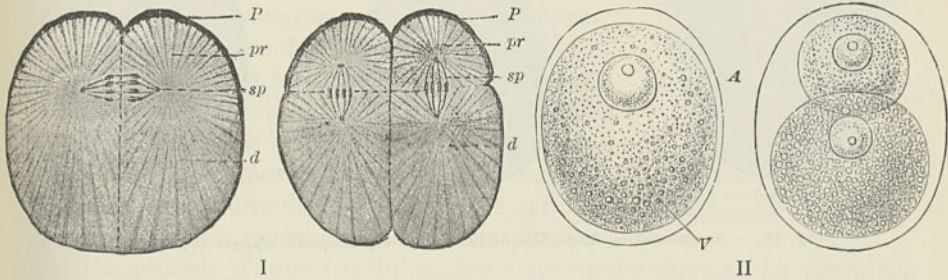


Fig. 74. — I, segmentation d'un œuf de grenouille: *P*, surface pigmentée de l'œuf; *pr*, pôle protoplasmique; *d*, pôle riche en vitellus; *sp*, fuseau nucléaire, d'après HERTWIG; II, segmentation inégale de l'œuf d'un ver (*Fabricia*); *A*, pôle protoplasmique; *V*, pôle riche en vitellus, d'après HAECKEL.

dans la segmentation égale, les cellules filles se ressemblent complètement, comme dans le type figuré ci-dessus (fig. 72 F). D'autres fois, dans la segmentation inégale (fig. 74), les deux cellules filles diffèrent

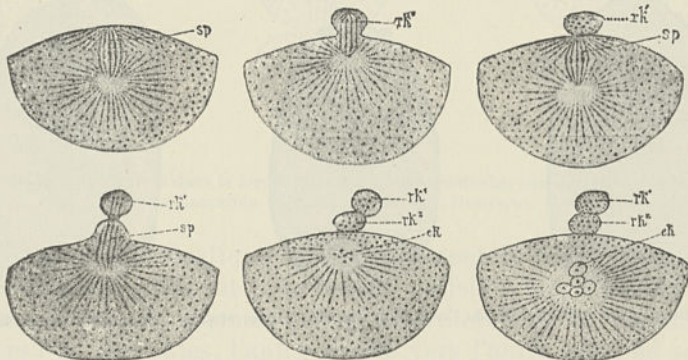


Fig. 75. — Formation des cellules polaires chez l'étoile de mer: *sp*, fuseau nucléaire; *rk¹*, premier corpuscule de direction; *rk²*, deuxième corpuscule de direction; *ek*, noyau ovulaire.

et par leur taille et par leur contenu, la plus grosse renfermant la masse principale du vitellus, tandis que la plus petite est surtout formée de protoplasma actif. Ce sont déjà là des particularités capables d'influer sur les divisions ultérieures, en sorte que les différences vont toujours en s'accroissant. Dans le troisième cas enfin, dans le bourgeonnement, ce n'est qu'un tout petit globule qui se détache de la cellule-œuf, comme cela a lieu surtout dans la formation des cellules dites « globules

polaires » ou « corpuscules de direction » pendant la maturation de l'œuf où ce processus apparaît à deux reprises consécutives (fig. 75).

Dans la *segmentation partielle*, le sillon qui sépare les deux moitiés filles n'enserme pas toute la cellule, mais seulement une partie, en sorte que les cellules filles, elles-aussi, dans leurs divisions ultérieures,

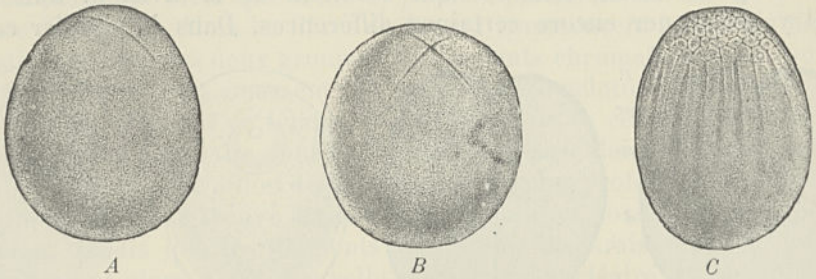


Fig. 76. — Segmentation discoïdale de l'œuf d'un céphalopode, d'après WATASE.

restent adhérentes par leur base à une masse protoplasmique commune (fig. 76). Cette forme de division est désignée sous le nom de « segmentation discoïdale de l'œuf ».

Dans la *formation simultanée de plusieurs cellules*, le protoplasma reste tout d'abord indivis, mais seuls les noyaux se multiplient dans la cellule-œuf, émigrent plus tard à sa surface et s'entourent alors d'une

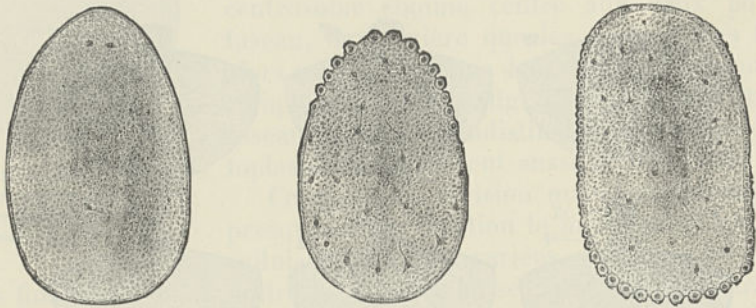


Fig. 77. — Segmentation superficielle de l'œuf d'un insecte, à trois stades successifs, d'après BOBRETZKY.

couche protoplasmique distincte : il en résulte qu'une masse indifférente de vitellus se trouve entourée sur toute sa surface d'une enveloppe de cellules distinctes disposées sur une seule couche (fig. 77 et 78), phénomène désigné sous le nom de « segmentation superficielle de l'œuf ».

Dans ce genre de division cellulaire, nous pouvons comprendre la « formation de spores » qui en est une modalité particulière et qui est surtout répandue dans le règne des protistes. La caractéristique de cette forme de multiplication cellulaire réside en ceci, que le noyau se décompose en un très grand nombre de petits granules. Chacun de ces

petits noyaux s'entoure d'une certaine quantité de protoplasma; il en résulte une formation de territoires cellulaires de dimensions infimes qui deviennent en liberté des amibes ou des cellules flagellées, tandis que le reste du protoplasma meurt. La « zospore » devenue libre, représente une très petite cellule avec noyau qui, en se développant graduellement, reproduit l'espèce de protiste d'où elle dérive.

Dans la *segmentation de réduction* enfin, ainsi que WEISMANN a désigné certains processus qui aboutissent à la formation des cellules-œufs et des cellules spermatiques dans l'ovaire et le testicule, il y a une petite modification à la manière dont se comportent les filaments chromatiques du noyau lors de la division. Les cellules spermatiques ou spermatozoïdes naissent par division répétée d'autres cellules, les « spermatomères ». La première division des spermatomères s'effectue d'après le type décrit précédemment. Mais avant que les noyaux soient revenus à leur état de repos, une deuxième division survient immédiatement : chaque centrosome se partage en deux moitiés qui se séparent l'une de l'autre en attirant vers

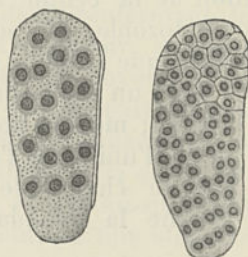


Fig. 78. — Formation d'un grand nombre de cellules par segmentation de l'œuf d'un insecte, à deux stades successifs, d'après BALBIANI.

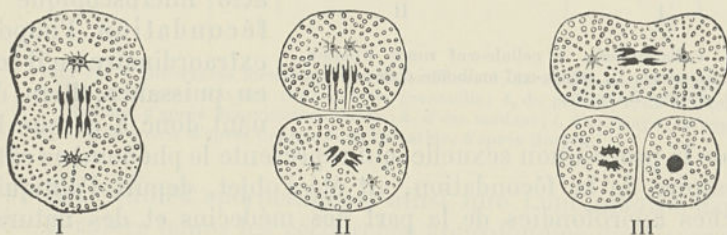


Fig. 79. — Division de réduction dans la formation des cellules séminales aux dépens d'une spermatomère de l'ascaride du cheval, d'après O. HERTWIG.

eux des filaments chromatiques qui proviennent de la première division, avant que ceux-ci puissent opérer leur division longitudinale comme dans la segmentation normale. Ainsi une moitié de la chromatine se dirige vers l'un des pôles, l'autre moitié vers l'autre pôle, de sorte que dans cette deuxième division chaque noyau renferme moitié moins de filaments chromatiques que dans une division normale (fig. 79).

Nous avons épuisé de la sorte les différentes formes de segmentation cellulaire qui nous sont connues jusqu'ici. *Ce que toutes ont de commun, c'est la transmission de la substance nucléaire et du protoplasma aux cellules-filles.*

3. — La Fécondation.

L'acte de la fécondation est intimement lié au profond mystère qui enveloppe le sentiment le plus sacré de l'humanité. En fait — et le

naturaliste doit le dire — un des facteurs les plus puissants qui régit la vie organique est l'amour sous sa forme naturelle, qui a pour objet, sans que nous en ayons conscience, l'acte microscopique de la fécondation de la cellule sexuelle femelle, l'ovule, par l'élément mâle, le spermatozoïde. Il pourrait paraître étonnant qu'un mobile aussi puissant que l'amour dans la vie humaine trouve sa plus haute expression dans un processus d'une telle petitesse qu'il n'est même pas visible à l'œil nu; mais si nous réfléchissons au résultat de cet acte microscopique de l'union de l'ovule avec le spermatozoïde, si nous considérons la longue chaîne de processus et de modifications complexes que détermine la fécondation dans le développement du nouvel être aux

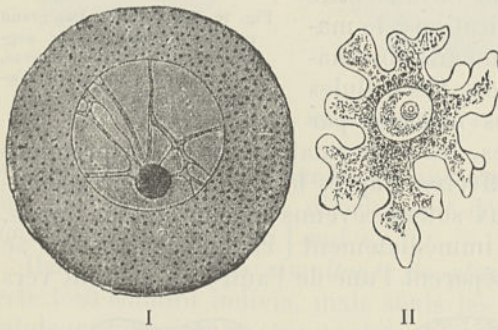


Fig. 80. — Cellules-œufs: I, cellule-œuf ronde d'oursin, d'après HERTWIG; II, cellule-œuf amiboïde d'une éponge calcaire, d'après HAECKEL.

dépens de l'ovule, et enfin le produit final de cette longue série de processus évolutifs, l'animal le plus parfait, l'homme, avec l'incomparable richesse de ses phénomènes vitaux, ce fait perd alors son caractère merveilleux et nous en arrivons plutôt à reconnaître à cet acte microscopique de la fécondation l'importance extraordinaire qu'il contient en puissance. Rien d'étonnant donc à ce que le pro-

cessus de la procréation sexuelle, qui représente le phénomène extérieur et accessoire de la fécondation, ait été l'objet, depuis l'antiquité, de recherches approfondies de la part des médecins et des naturalistes. Toutefois ce n'est que lorsque LEEUWENHOEK eut construit le microscope, que son élève LOUIS VAN HAMM découvrit les cellules spermatiques, désignées en raison de leurs mouvements propres sous le nom « d'animalcules spermatiques » ou « spermatozoïdes », et c'est seulement grâce au perfectionnement du microscope à notre époque que devinrent possibles ces brillants travaux de BÜTSCHLI, FOL, HERTWIG, VAN BENEDEN, BOVERI, etc., qui nous ont fait connaître les phénomènes de la fécondation jusque dans leurs détails les plus minutieux.

Chez l'homme et les animaux supérieurs, le processus de la fécondation ne peut être observé, parce qu'il est caché dans l'intérieur du corps de la femelle et qu'on se heurte à l'impossibilité de conserver l'ovule vivant en dehors de l'organisme pour le féconder avec le sperme. Mais on y est parvenu chez certains animaux inférieurs, et on a pu étudier avec précision et suivre tous les stades de cet intéressant processus de la fécondation dans des œufs particulièrement gros et transparents, comme ceux de l'oursin et de l'ascaride du cheval.

Comme nous l'avons déjà vu, les cellules sexuelles mâles et femelles présentent une différenciation très accusée. Tandis que l'ovule consiste presque toujours en une grande cellule arrondie ou amiboïde, avec un noyau vésiculeux et un protoplasma peu abondant renfermant les matériaux de construction pour le développement ultérieur, les spermatozoïdes sont, proportionnellement à la taille de l'ovule, d'une extrême petitesse. Ils sont formés, pour la plus grande part, de substance nucléaire et n'ont qu'une mince enveloppe protoplasmique se prolongeant dans la plupart des cas en un fouet vibratile, la *queue*, qui est distincte du reste du corps représentant la *tête*, et sert au spermatozoïde à se mouvoir pour aller à la recherche de l'œuf. La fine structure

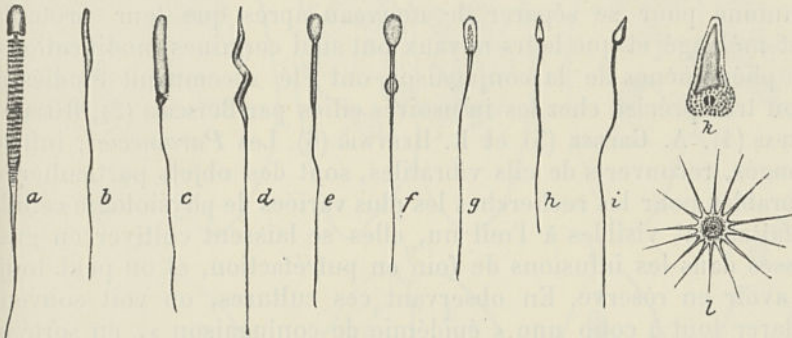


Fig. 81. — Différentes formes de spermatozoïdes : a, de chauve-souris (*Vesperugo nocturna*), d'après BALLOWITZ ; b et c, de grenouille ; d, du pinson ; e, du mouton ; f et g, du porc, d'après SCHWEIGER-SEIDEL ; h, d'une méduse ; i, d'un singe (*Cercopithecus*) ; l, d'un crabe, d'après CLAUDIUS ; k, de l'ascaride, d'après BOVERI.

des cellules spermatiques, ainsi que l'ont montré dans ces derniers temps les recherches approfondies de BALLOWITZ (1), est très complexe et on rencontre les différenciations les plus variées chez les diverses formes animales. Les figures ci-jointes en fournissent quelques exemples (fig. 81). *Mais toujours, et c'est là un fait de haute portée, le spermatozoïde aussi bien que l'ovule représente une cellule complète, et renferme les deux éléments constitutifs essentiels de la cellule : protoplasma et noyau.*

Avant la fécondation et dans quelques cas aussi au début de la fécondation, s'effectue la *maturation de l'œuf*, processus consistant dans la formation et l'expulsion de deux bourgeons, les « globules polaires » ou « corpuscules de direction » qui dérivent de deux divisions successives du noyau (fig. 75 p. 221). La fécondation consiste donc dans la fusion d'un ovule mûr avec une cellule spermatique, qui se produit lorsque celle-ci a rencontré l'œuf grâce à ses propres mou-

(1) BALLOWITZ : *Das Retzius'sche Endstück der Säugethierspermatozoën*. Dans : Internationale Monatsschr. für Anat. u. Physiol., vol. VII, 1890. — Du même : *Weitere Beobachtungen über den feineren Bau der Säugethierspermatozoën*. Dans : Zeitschr. für wiss. Zool., vol. LII, 1890.

vements de locomotion; (quant à ces derniers, nous les étudierons plus tard lorsque nous nous occuperons des phénomènes de mouvement).

Le phénomène de la fusion de deux cellules ne se rencontre pas seulement dans la reproduction sexuelle; on l'observe aussi lorsqu'on descend jusqu'au règne des organismes unicellulaires, jusqu'à ces formes où il ne saurait encore être question d'une différenciation sexuelle. Ce processus est connu chez les protistes sous le nom de *conjugaison*. On peut déjà l'observer chez les rhizopodes unicellulaires porteurs de coquilles, par exemple chez les *Diffflugies* à l'élégante carapace : ces êtres protoplasmiques aux mouvements indolents se rapprochent les uns des autres par groupes de deux et parfois aussi de trois, quatre ou plus encore, et se fusionnent alors en une masse commune pour se séparer de nouveau après que leur protoplasma s'est mélangé et que leurs noyaux ont subi certaines modifications (1). Les phénomènes de la conjugaison ont été récemment étudiés d'une façon très précise chez les infusoires ciliés par BÜTSCHLI (2), BALBIANI (3), MAUPAS (4), A. GRUBER (5) et R. HERTWIG (6). Les *Paramécies*, infusoires allongés, recouverts de cils vibratiles, sont des objets particulièrement favorables pour les recherches les plus variées de physiologie cellulaire. Parfaitement visibles à l'œil nu, elles se laissent cultiver en grandes masses dans les infusions de foin en putréfaction, et on peut toujours en avoir en réserve. En observant ces cultures, on voit souvent s'y déclarer tout à coup une « épidémie de conjugaison », en sorte qu'on n'y trouve presque plus que des individus accouplés. La conjugaison s'effectue de la manière suivante. Deux individus se placent parallèlement l'un contre l'autre, s'accolent à leur extrémité antérieure en fusionnant leur protoplasma au niveau de l'ouverture buccale, et commencent alors à présenter des modifications très caractéristiques de leurs noyaux (fig. 82 I). Comme nous l'avons déjà fait remarquer antérieurement, les infusoires ciliés possèdent deux sortes de noyaux, un macronucléus ou noyau principal et un ou plusieurs micronucléi ou noyaux accessoires. Le noyau principal disparaît totalement pendant la conjugaison, en se décomposant et se dissolvant dans le protoplasma. S'il s'agit d'une forme de paramécie pourvue d'un seul noyau accessoire, comme *Paramécium caudatum*, où les conditions sont les plus

(1) VERWORN : *Biologische Protistenstudien*. II^e partie. Dans : *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*, 1890.

(2) BÜTSCHLI : *Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zelltheilung und die Conjugation der Infusorien*. Francfort, 1876.

(3) BALBIANI : *Recherches sur les phénomènes sexuels des infusoires*. Dans : *Journal de la Physiologie*, tome IV.

(4) MAUPAS : *Recherches expérimentales sur la multiplication des infusoires ciliés*. Dans : *Archives de Zoologie expérimentale et générale*, tome VI, série 2.

(5) A. GRUBER : *Der Conjugationsprocess bei Paramaecium aurelia*. Dans : *Ber. der naturf. Gesellsch. zu Freiburg i. B.*, vol. II, 1886.

(6) R. HERTWIG : *Ueber die Conjugation der Infusorien*. Dans : *Abhandl. der königl. bayr. Akademie. Munich*, 1889.

simples, on voit ce micronucléus se diviser en deux à deux reprises différentes, de telle sorte qu'il en résulte quatre noyaux secondaires dans chaque individu accouplé. Trois d'entre eux se dissolvent dans le protoplasma, mais le quatrième se partage encore une fois en deux et une des moitiés (le noyau « mâle ») passe par le pont de fusionnement

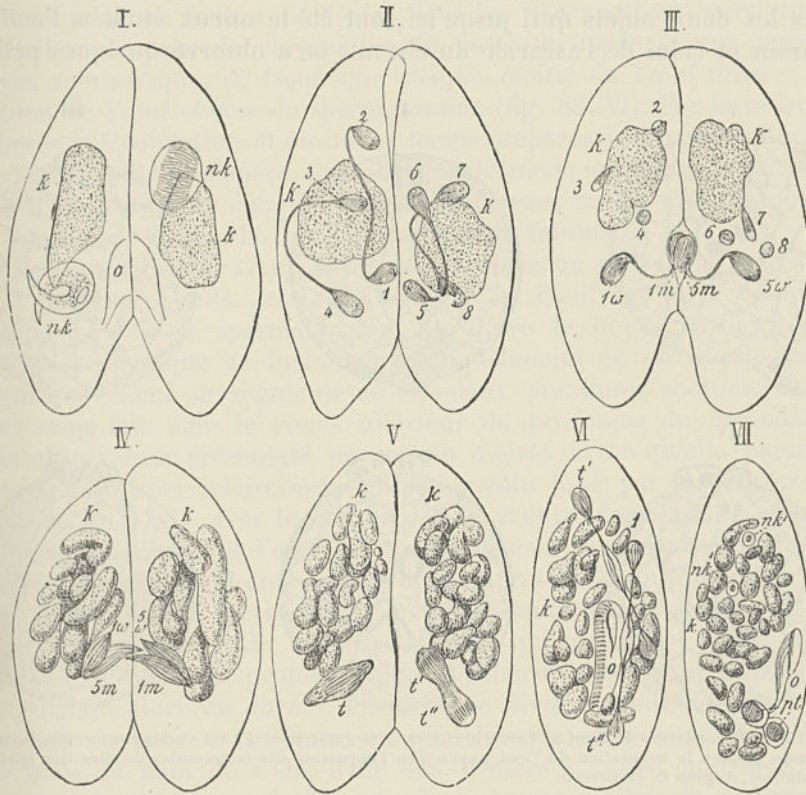


Fig. 82. — Conjugaison de *Paramacium* à différents stades successifs: *K*, noyau principal; *nk*, noyau accessoire; I, début de la conjugaison; II, le noyau accessoire s'est divisé à deux reprises successives; III, des quatre fragments du noyau accessoire trois disparaissent, le quatrième se divise encore une fois en un noyau mâle (*m*) et un noyau femelle (*w*); IV, tandis que le noyau principal se détruit, les deux noyaux mâles *1m* et *5m* se sont échangés et réunis avec le noyau femelle en un seul noyau; V, *t*, qui se divise de nouveau en *t'* et *t''*; VI, *t'* et *t''*, se divisent encore une fois; VII, de cette division naissent le nouveau noyau principal (*pt*) et le nouveau noyau accessoire (*nk'*). L'ancien noyau principal meurt. D'après R. HERTWIG.

dans l'autre individu, de telle sorte que chaque individu contient un noyau « femelle » qui lui appartient en propre et un noyau « mâle » qui lui est fourni par son associé. Ces deux noyaux se fusionnent aussitôt et se divisent ensuite de nouveau de manière qu'une des moitiés donne naissance à un nouveau macronucléus et l'autre à un nouveau micronucléus. Après cet échange mutuel des demi-noyaux, les individus accouplés se séparent et la conjugaison est terminée.

La conjugaison des organismes unicellulaires, asexués, est le processus d'où sont dérivés phylogénétiquement les phénomènes de la fécondation dans la reproduction des organismes sexués, car dans la fécondation nous retrouvons essentiellement les mêmes faits que dans la conjugaison. Le processus de la fécondation ne s'accomplit pas du reste absolument de la même manière dans les différents cas; du moins dans les deux objets qui, jusqu'ici, ont été le mieux étudiés, l'œuf de l'oursin et celui de l'ascaride du cheval, on a observé quelques petites

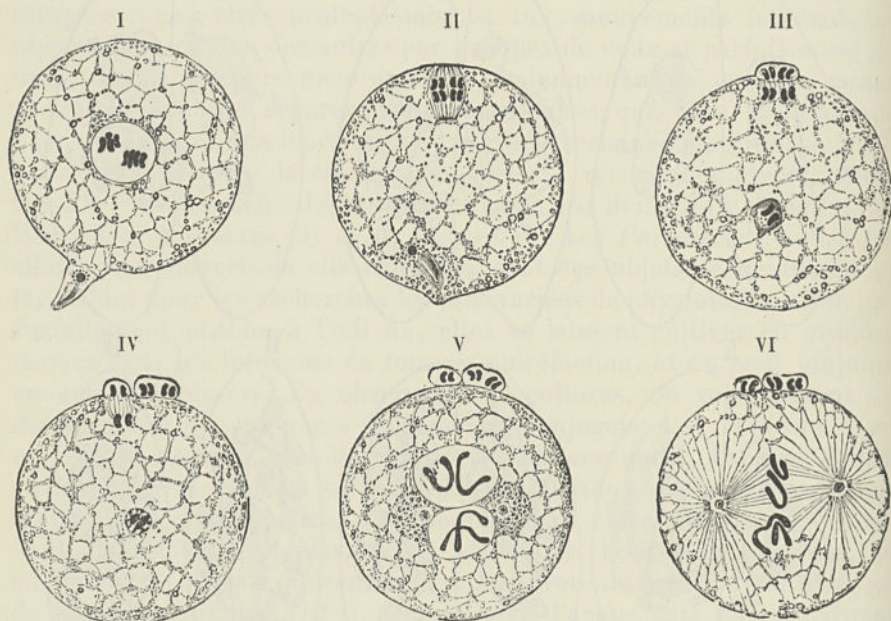


Fig. 83. — Fécondation de l'œuf de l'ascaride (*Ascaris megalocephala*) à six stades consécutifs. En même temps s'opère la maturation de l'œuf, c'est-à-dire l'expulsion des corpuscules de direction (globules polaires), d'après O. HERTWIG.

différences, quoique aussi toutes les phases essentielles soient parfaitement concordantes.

Considérons d'abord la *fécondation de l'œuf d'ascaris* : ici la maturation de l'œuf, c'est-à-dire l'expulsion des globules polaires ne se réalise que lorsque le spermatozoïde a pénétré dans l'œuf. Tandis que le spermatozoïde pénètre dans le protoplasma ovulaire (fig. 83 I), le noyau, d'abord placé au milieu de l'œuf, émigre vers sa surface (fig. 83, II) où il se divise à deux reprises consécutives, et donne lieu à l'expulsion des globules polaires (fig. 83, III et IV). Entre temps le protoplasma de la cellule spermatique s'est mélangé au protoplasma ovulaire et s'est ainsi dérobé à une observation ultérieure. Par contre le noyau du spermatozoïde s'est porté au centre de l'œuf, où le noyau ovulaire, quittant la périphérie du vitellus après l'excrétion des globules polaires,

ne tarde pas à l'aller rejoindre. Les deux noyaux se placent alors l'un contre l'autre, s'entourent d'un halo transparent et montrent distinctement deux grands rubans de chromatine. En même temps apparaissent deux centrosomes qui, de chaque côté des noyaux, commencent à s'entourer d'une couronne de rayons (fig. 83 V). Chez l'ascaride il n'y a pas mélange des substances nucléaires, mais il s'y produit, émanant des centrosomes, un fuseau nucléaire dont les fibres attirent vers chacun des pôles une anse de chromatine du noyau ovulaire et une autre du noyau spermatique, de façon que chaque moitié de l'œuf reçoive une portion de l'œuf et une du spermatozoïde (fig. 83, VI). Par là se trouve achevée la fécondation et en même temps préparée la première division de l'œuf : celle-ci s'opère alors suivant le mode ordinaire, c'est-à-dire que l'œuf s'étrangle dans l'équateur du fuseau, tandis que les noyaux prennent leur forme de repos dans les deux moitiés.

La *fécondation de l'œuf de l'oursin* s'écarte un peu de la précédente sur quelques points. Ici la maturation de l'œuf est déjà complète, lorsque pénètre le spermatozoïde. En outre le noyau ovulaire et le noyau spermatique se fusionnent complètement en un noyau unique avant que l'œuf se segmente en ses deux premières moitiés. FOL (1) crut avoir fait, dans le cours ultérieur du processus de fécondation, une observation présentant un certain intérêt en ce qu'elle paraissait apporter quelque éclaircissement sur le rôle joué par le centrosome. Voici ce qu'il vit : avec le spermatozoïde, il entre dans l'œuf un centrosome spermatique, et l'œuf qui contient aussi son propre centrosome se trouve maintenant en contenir deux. Après la fusion du noyau ovulaire et du noyau spermatique, les deux centrosomes se placent aux deux pôles opposés du noyau commun qui s'entoure d'une simple couronne de rayons protoplasmiques. Chacun des deux centrosomes s'étrangeant alors en forme d'haltère, se divise en deux moitiés dont chacune s'avance vers l'autre en sens inverse, processus désigné par FOL sous le nom de « Quadrille des centres ». Ainsi une moitié du centrosome ovulaire primitif va s'unir à une moitié du centrosome spermatique et finit par se mélanger avec elle, en sorte que maintenant, de même qu'au début, il n'existe plus que deux centrosomes situés aux pôles opposés du noyau, mais dont chacun se trouve constitué pour une moitié aux dépens de la substance de l'œuf et pour l'autre moitié aux dépens de la substance du spermocentre. Ces deux centrosomes forment les pôles pour la segmentation consécutive du noyau, et s'entourent chacun d'une couronne de rayons protoplasmiques. Par là la fécondation est achevée, et l'œuf fécondé est prêt à se diviser en ses deux premières cellules de segmentation. Mais malheureusement cette donnée de FOL sur la fécondation, avec sa description si souvent citée du « quadrille des centres », paraît reposer sur une erreur

(1) H. FOL : *Le quadrille des centres, épisode nouveau dans l'histoire de la fécondation*. Dans : Archives des sciences physiques et naturelles, Genève, vol. XXV, 1891.

d'observation. Du moins BOVERI (1), et avec lui WILSON et MATHEWS (2), ont trouvé sur les œufs d'oursins, et MEAD (3) sur des œufs d'annélides (*chaetopterus pergamentaceus*) qu'un tel « quadrille des centres » n'existe pas, mais que plutôt le centrosome ovulaire périt sans jouer aucun rôle (MEAD) et disparaît, tandis que seul le centrosome de la cellule spermatique, après la fécondation, se partage en deux centrosomes dont chacun forme un centre pour les radiations protoplasmiques et pour la division ultérieure de l'œuf fécondé.

Si nous rassemblons à présent les phénomènes essentiels de la fécondation, nous pouvons dire : *La fécondation consiste dans l'union de deux cellules, l'ovule et le spermatozoïde, grâce à laquelle s'opère le mélange du protoplasma avec le protoplasma et du noyau avec le noyau, en sorte que dans la segmentation consécutive de l'œuf fécondé, chaque moitié reçoit des matériaux des deux cellules fusionnées, tant en protoplasma qu'en substance nucléaire.*

4. Développement de l'Organisme pluricellulaire.

Nous pouvons définir le développement d'une manière générale comme une série continue de modifications. Si nous faisons abstraction de ce mode de multiplication qui consiste dans la séparation de fragments entiers de l'organisme, comme dans le bourgeonnement et la segmentation par scission, et où les groupes cellulaires essentiels de chaque système d'organes sont déjà transmis directement des parents aux bourgeons ou aux parties segmentaires, la formation de l'organisme pluricellulaire consiste alors uniquement dans son *développement aux dépens de l'ovule*. Que l'œuf se développe sans fécondation préalable, comme c'est le cas dans l'intéressant phénomène de la « parthénogenèse », qui pour certains animaux inférieurs vient donner une base réelle à l'ancienne légende de l'« immaculée conception », ou qu'il soit tout d'abord fécondé, comme c'est la règle pour le développement des animaux et des plantes, nous sommes toujours en présence de ce fait que *l'organisme pluricellulaire se développe graduellement en partant d'une cellule unique.*

Sans doute un développement existe déjà chez les organismes unicellulaires, mais ici le cercle évolutif est compris tout entier dans une seule cellule. Toutefois le développement des protistes présente une intéressante analogie avec le développement des organismes pluricellulaires, animaux et plantes. Chez les formes les plus inférieures, comme par exemple les amibes, le développement se confond avec la

(1) BOVERI : *Ueber das Verhalten der Centrosomen bei der Befruchtung des Seeigeleies nebst allgemeinen Bemerkungen über Centrosomen und Verwandtes*. Dans : Arch. der physikal.-medizin. Gesellsch. zu Würzburg, vol. XXIX, 1895.

(2) E. B. WILSON et A. P. MATHEWS : *Maturation, Fertilisation and Polarity in the Echinoderm Egg*. Dans : Journ. of Morphol., vol. X, 1895.

(3) A. D. MEAD : *Some observations on Maturation and Fecundation in Chaetopterus pergamentaceus, Cuvier*. Dans : Journ. of Morphol., vol. X, 1895.

simple croissance. Une amibe ne présente d'autres modifications qu'un accroissement de sa masse, et alors elle se divise. Puis les deux moitiés recommencent à s'accroître, jusqu'à ce qu'elles soient devenues assez volumineuses pour se diviser de nouveau. Tout le cercle évolutif de l'amibe consiste donc dans l'accroissement poussé jusqu'à la division cellulaire. Nous voyons donc que croissance et division cellulaire sont les éléments les plus simples qu'exige tout développement, et effectivement dans tout le monde organique, il n'y a point de développement sans croissance et division cellulaire.

Mais un développement se manifestant par des modifications morphologiques plus complexes se rencontre déjà chez tous les protistes qui se reproduisent par formation de spores. Dans ce cas les spores doivent parcourir une série de modifications morphologiques pour devenir semblables à la cellule mère dont elles diffèrent tout d'abord complètement. Le développement des protistes a été encore peu étudié;

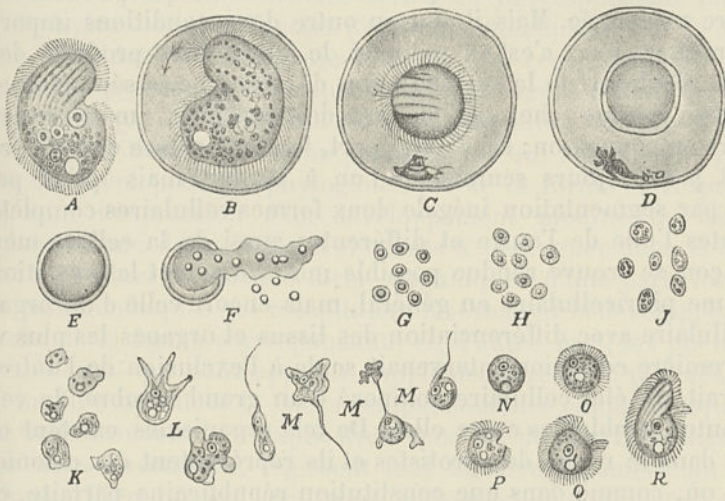


Fig. 84. — Développement du *Colpoda cucullus*, d'après RHUMBLER.

cependant RHUMBLER (1) en a récemment suivi tous les stades avec grand soin chez les *Colpodes*, petits infusoires en forme de haricot, dont toute la surface du corps est garnie de cils vibratiles (fig. 84, A). Lors de la formation des spores, l'infusoire s'entoure d'une enveloppe épaisse ou « kyste » (fig. 84, B) dans l'intérieur de laquelle son corps se réduit de plus en plus de volume par élimination d'eau. Enfin, il expulse toutes les particules nutritives non digérées et se rétracte en un corps sphérique (fig. 84, C) qui perd ses cils et s'entoure, à la place de ces derniers, d'une deuxième enveloppe plus petite (fig. 84, D). Le contenu de

(1) RHUMBLER : *Die verschiedenen Cystenbildungen und die Entwicklungsgeschichte der holotrichen Infusoriengattung Colpoda*. Dans : *Zeitschr. für civ. Zool.*, vol. XLVI, 1888.

cette deuxième enveloppe se résout alors en un certain nombre de spores qui font éclater la capsule et sont mises en liberté ainsi qu'un « résidu du corps » formé de substances inutilisables (fig. 84, F). Chaque spore donne alors naissance à un nouvel individu : pour cela la spore se transforme en un petit être semblable à une amibe, qui rampe çà et là, mange et s'accroît (H, I, K, L), se garnit d'un long fouet vibratile avec lequel il nage (fig. 84, M) et se rassemble enfin en une petite cellule globuleuse (fig. 84, N); celle-ci se recouvre à sa surface de cils vibratiles, et, en s'accroissant, acquiert peu à peu la forme d'un *colpode* (fig. 84, P, Q, R). Ainsi se trouve fermé le cycle parcouru par cet infusoire dans son développement.

Ce qui se passe dans une seule cellule chez les protistes, s'applique à une grande somme de cellules dans le développement de l'organisme pluricellulaire. D'après nos considérations sur la reproduction, le développement de l'organisme pluricellulaire aux dépens d'une cellule unique, l'ovule, ne saurait se produire autrement que par une division cellulaire prolongée. Mais il y a en outre deux conditions importantes qui entrent en jeu : c'est, d'une part, le fait que les produits de division qui résultent de la segmentation de l'œuf ne se séparent pas l'un de l'autre comme chez la plupart des protistes, mais restent au contraire en connexion; et, d'autre part, la circonstance que les produits ne sont pas toujours semblables l'un à l'autre, mais qu'ils peuvent donner par segmentation inégale deux formes cellulaires complètement différentes l'une de l'autre et différentes aussi de la cellule mère. De cette façon se trouve rendue possible non seulement la formation d'un organisme pluricellulaire en général, mais encore celle d'un organisme pluricellulaire avec différenciation des tissus et organes les plus variés. Si la première condition intervenait seule à l'exclusion de l'autre, il en résulterait un état cellulaire composé d'un grand nombre de cellules, mais toutes semblables entre elles. De tels organismes existent effectivement dans le règne des protistes et ils représentent ces colonies cellulaires où, comme dans une constitution républicaine parfaite, chaque cellule est l'égale de sa voisine. Ces formes constituent les degrés intermédiaires entre les organismes réellement unicellulaires et les animaux ou les plantes.

Dans le corps des animaux et des végétaux même les plus inférieurs, les cellules ne sont plus toutes semblables entre elles, et cette différenciation, qui seule rend possible en somme le développement d'un état cellulaire complexe, repose sur la mise en jeu de la seconde condition, la segmentation inégale. *Par conséquent la segmentation cellulaire, aussi bien l'égale que l'inégale, et le maintien des connexions entre les cellules, tels sont les facteurs qui déterminent le développement d'un état cellulaire différencié.*

Nous ne pouvons pas entrer dans le détail des phénomènes spéciaux du développement individuel chez les animaux et les plantes, et nous

devons renvoyer pour ce sujet aux ouvrages étendus de HAECKEL (1), HERTWIG (2), KORSCHOLT et HEIDER (3), qui traitent de l'embryologie comme science indépendante. Par contre, il nous faut jeter encore un coup d'œil sur cette importante loi qui, comme nous l'avons déjà vu, impose au développement individuel la voie spéciale qu'il doit suivre, la *loi fondamentale biogénétique*.

Déjà KARL ERNST VON BAER, le fondateur de l'embryologie, avait trouvé que dans son développement l'embryon passe par des stades reproduisant des formes animales très diverses et donnant l'illusion d'une similitude, et après les travaux mémorables de DARWIN, FRITZ MÜLLER (4), exprima clairement ce fait que le développement de l'individu représente une courte récapitulation de tout le processus évolutif que l'espèce correspondante a parcouru pendant le développement du globe. Mais c'est à HAECKEL que revient le mérite d'avoir formulé d'une manière plus nette la loi fondamentale biogénétique et d'avoir affirmé l'existence d'une relation causale entre les séries du développement ontogénétique et phylogénétique. HAECKEL (5) montra notamment que le développement individuel ou ontogénie n'est qu'une récapitulation à grands traits, ou *palingénie*, du développement de la lignée organique ou phylogénie, mais que fréquemment cette récapitulation est effacée ou altérée par l'apparition de certains phénomènes qui n'existaient pas dans la série du développement phylogénétique de la forme correspondante, et qui sont l'expression d'un développement modifié ou *cénogénie*. Nous avons donc deux sortes d'éléments à distinguer dans le développement individuel de chaque forme organique : d'une part, les phénomènes palingénétiques qui récapitulent brièvement le développement de la souche de la forme correspondante et, d'autre part, les phénomènes cénogénétiques qui sont apparus supplémentaires par adaptation, et ont modifié ou effacé le cours des phénomènes palingénétiques.

Ces faits trouvent leur explication dans les deux actions vitales qui, comme nous l'avons vu, régissent tout le développement du monde organique : l'*hérédité* qui agit pour conserver et l'*adaptation* qui agit pour faire varier les formes.

Les caractères d'un organisme ne consistent pas uniquement dans les particularités qu'il présente à un moment donné de son développement, soit par exemple à l'âge adulte. Ils doivent embrasser aussi toute la somme des particularités et des modifications qu'il a montrées depuis ses commencements les plus simples ; car les caractères ultérieurs dérivent immédiatement et sans interruption des antérieurs, ils ne

(1) HAECKEL : *Anthropogenie oder Entwicklungsgeschichte des Menschen*. 4^e éd., Leipzig, 1891.

(2) O. HERTWIG : *Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbelthiere*. 3^e éd., Iéna, 1890.

(3) KORSCHOLT et HEIDER : *Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere*. Iéna, 1890.

(4) F. MÜLLER : *Für Darwin*. Leipzig, 1864.

(5) HAECKEL : *Generelle Morphologie der Organismen*. Leipzig, 1866.

représentent en aucune façon un phénomène nouveau et dépourvu de transitions. Or, puisque l'hérédité est le facteur qui transfère les caractères des parents aux descendants, elle ne doit pas seulement transmettre les caractères que les parents possèdent au moment de la génération de leurs descendants, mais aussi toute la somme des caractères ancestraux, c'est-à-dire les caractères que les parents ont montrés durant leur développement. Les stades caractéristiques de développement que les parents ont traversés doivent donc se transmettre aussi aux enfants, de telle sorte que ces derniers doivent parcourir le même cycle évolutif. Puisqu'il en est ainsi pour chaque génération de parents et

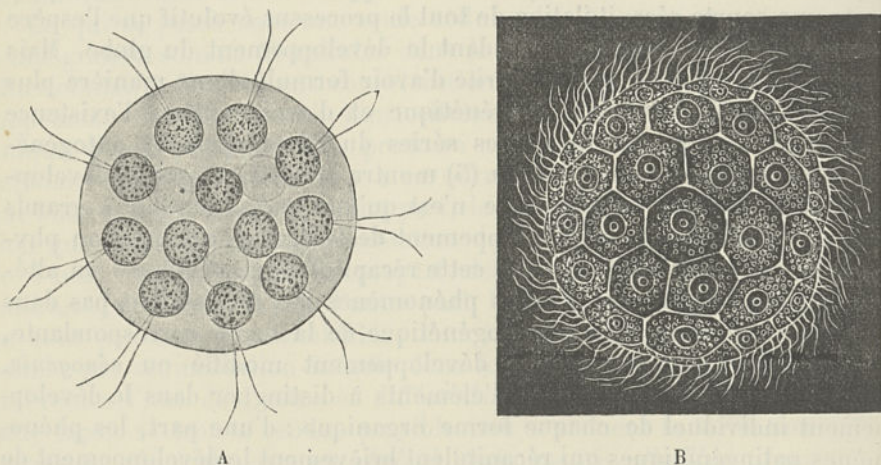


Fig. 85. — A, *Eudorina elegans*; B, *Magosphera planula*, d'après HAECKEL. Deux organismes pluricellulaires consistant en cellules de même espèce.

d'enfants, il doit en être de même lorsqu'on remonte la série des ancêtres jusqu'aux degrés les plus primitifs du développement phylogénétique, c'est-à-dire que les enfants sont le produit historique de tout le développement de la souche organique et doivent parcourir de nouveau dans leur propre développement tout le cycle évolutif du *phylum*.

Mais ces considérations ne seraient exactes que si l'hérédité était la seule cause qui entrât en ligne de compte pour la détermination des formes. Ce n'est que dans ce cas qu'un organisme aurait à reproduire péniblement toutes les plus petites particularités qui seraient apparues dans la série de ses ancêtres. Et alors, comme le développement individuel n'exige qu'un temps relativement court, tandis que le développement de la souche organique présente une multitude immense de variations morphologiques, nous assisterions à ce spectacle étrange que l'ontogénie d'un animal supérieur nous apparaîtrait comme l'image d'un kaléidoscope, qui ne reste pas un seul instant la même et revêt continuellement sous nos yeux une forme nouvelle. Or, ce n'est pas le cas,

comme on sait; mais, d'une part, le développement phylogénétique n'est récapitulé qu'à grands traits; et, d'autre part, dans cette récapitulation il subit diverses modifications : ce sont les phénomènes cénogénétiques relevant de la deuxième cause qui modèlent les formes, l'adaptation.

Nous avons vu que la forme de chaque organisme est, dans une certaine mesure, déterminée par les conditions externes. Une forme quelconque prise dans la série phylogénétique d'un animal et ayant vécu à une période géologique déterminée, a donc été conditionnée entre autres choses par les circonstances extérieures qui régnaient à cette époque du développement du globe. Actuellement ces conditions sont tout autres. Mais non seulement les conditions ont changé sur la terre, mais l'animal, dans le cours même de son développement, est soumis à des conditions toutes différentes de celles de l'animal achevé, particulièrement s'il parcourt les premiers stades de son évolution dans le corps maternel. Or, comme les conditions externes doivent amener une adaptation de l'organisme sur lequel elles s'exercent, on s'explique pourquoi dans la récapitulation ontogénétique de la série évolutive phylogénétique apparaissent, d'une part, une simplification et, d'autre part, une modification de certains phénomènes. La simplification résulte de ce que certains termes du développement qui, en leur temps, représentaient uniquement les adaptations spéciales à des conditions déterminées, sont, lorsque ces conditions viennent à manquer, écartés comme éléments inutiles ou nuisibles; la modification, d'autre part, provient de ce que certains termes du développement s'adaptent à des conditions nouvelles. Il est clair que là aussi c'est la sélection qui régit les changements morphologiques, et que les propriétés acquises cénogénétiquement se transmettent par hérédité, tout comme les caractères originels.

D'après cela nous pouvons, avec HAECKEL (1), formuler brièvement de la manière suivante la loi biogénétique fondamentale :

Le développement du germe est un abrégé du développement de la souche : d'autant plus parfait, que l'hérédité y maintient plus de réductions; d'autant moins parfait, que l'adaptation y introduit davantage d'altérations.

III. — Les Phénomènes d'échanges de forces.

A. — Les Formes de l'Énergie.

La science a déjà distingué depuis longtemps différentes forces d'où dériveraient les phénomènes de mouvement dans la Nature. Le mot « force » dans le langage scientifique n'est qu'une expression pour désigner la cause d'un mouvement, car en réalité nous ne connaissons

(1) HAECKEL : *Ziele und Wege der heutigen Entwicklungsgeschichte*. Iéna, 1875.

rien autre chose d'une force, si ce n'est qu'elle est une cause de mouvement. Aucune force n'est perceptible à nos sens; nous ne percevons jamais que les mouvements. A cela s'ajoute que déjà depuis l'antiquité, partout où l'on vit différentes sortes de mouvements, on admit l'existence de différentes espèces de forces. On en arriva ainsi avec le temps à distinguer quantité de forces qui ne pouvaient absolument pas être toutes placées sur le même rang, parce que les unes ne représentaient que des cas spéciaux ou n'étaient qu'un complexe de plusieurs autres, et que d'autres n'étaient point en réalité des forces. On parlait de force de pesanteur, de force musculaire, de force de volonté, etc. Cet état de choses n'a pas encore complètement disparu aujourd'hui. Les forces admises par la physique moderne sont loin d'être toutes de même valeur, et les rapports que quelques-unes d'entre elles affectent avec d'autres n'ont pas encore été jusqu'à présent bien élucidés.

Dans ces derniers temps on a remplacé avec avantage, conformément à l'usage introduit par Th. Young et THOMSON, l'ancien mot de *force* qui prêtait facilement à la confusion, par celui d'*énergie*, et les différentes variétés de forces autrefois admises ont été alors considérées comme des modalités diverses de l'énergie. Voici d'une manière générale les formes d'énergie que distingue actuellement la physique :

1. Energie chimique (affinité chimique, attraction des atomes);
2. Energie moléculaire (cohésion, adhérence, attraction des molécules);
3. Energie mécanique (pression, traction, choc);
4. Energie de gravitation (pesanteur, attraction des masses);
5. Energie thermique (chaleur);
6. Energie lumineuse (lumière);
7. Energie électrique (électricité, galvanisme);
8. Energie magnétique (magnétisme).

Jetons un coup d'œil rapide sur chacune de ces formes d'énergie.

On sait que la science moderne se représente les corps comme composés de particules de matière extrêmement petites, et qu'elle désigne sous le nom de *molécules* les particules qui ne peuvent plus être divisées sans perdre leurs propriétés, et sous le nom d'*atomes* celles qui composent les molécules et dont la division ne saurait être poussée plus loin. Par conséquent l'*énergie chimique* est cette forme d'énergie par laquelle les atomes s'attirent pour former une molécule, et l'*énergie moléculaire*, d'autre part, est cette forme d'énergie par laquelle les molécules s'attirent entre elles pour former de grandes masses matérielles. Lorsqu'un corps est en mouvement et qu'il heurte un autre corps mobile, celui-ci entre alors pareillement en mouvement, si le choc était assez fort. La forme d'énergie qui met ce corps en mouvement est l'*énergie mécanique*. En outre, les grandes masses matérielles s'attirent entre elles, de même que les atomes dans la molécule et les molécules dans les corps à grandes dimensions, et, comme nous le savons depuis

la découverte immortelle de NEWTON, les orbites décrites par les corps célestes résultent de l'attraction qu'exercent ces puissantes masses les unes sur les autres. Cette attraction de masse, qui enchaîne la terre au soleil, la lune à la terre et qui force la pierre lancée en l'air à retomber sur le sol, c'est la pesanteur ou *énergie de gravitation*. Enfin, les énergies *thermique, lumineuse, électrique, magnétique* sont les formes de l'énergie par lesquelles les atomes de l'éther, c'est-à-dire de cette substance hypothétique qui remplirait l'espace cosmique et pénétrerait tous les corps massifs, acquièrent ces formes de mouvements que nous nommons : chaleur, lumière, électricité, magnétisme ; car les phénomènes thermiques, lumineux, électriques, magnétiques, d'après les données actuelles de la physique, reposent uniquement sur les vibrations des plus petites particules.

Mais toutes ces formes d'énergie ne sont pas choses d'égale valeur, existant les unes à côté des autres, sans aucune connexité, et c'est ce que nous montre une simple réflexion. Si toute matière, y compris l'éther hypothétique, est composée d'atomes représentant ses plus petites particules, et si rien de corporel n'existe en dehors de la matière, il en résulte, que toutes les formes de l'énergie, puisqu'elles sont liées à la matière, doivent avoir leur siège dans les atomes. Les atomes sont donc les plus petites particules douées d'énergie, et il est évident que les formes d'énergie que nous admettons pour les grands mouvements de masses, comme la pesanteur, doivent avoir aussi leur siège dans les atomes. Or, il est déjà de prime abord invraisemblable au plus haut point que chaque atome doive être doté de huit formes différentes d'énergie. Quand on voit que partout dans la Nature, l'apparente diversité des phénomènes se laisse ramener à une réelle unité, on est plutôt porté à penser que toutes ces différentes formes d'énergie peuvent être aussi réduites à une forme unique. Effectivement on a reconnu les rapports étroits qu'affectent entre elles les énergies moléculaire, mécanique et la gravitation d'une part, et les énergies thermique, lumineuse, électrique et magnétique d'autre part ; et il semble résulter des données récentes de l'électrochimie qu'il existe aussi une étroite relation entre l'énergie chimique et l'énergie électrique. Il est donc légitime d'espérer que la physique parviendra d'ici peu à démontrer que toutes les formes d'énergie ne sont que des modalités d'une seule et même forme d'énergie, qui nous apparaît sous un aspect différent dans des conditions différentes, de même que la chimie a l'espoir de pouvoir ramener un jour toute la variété des éléments chimiques aux propriétés d'un élément primordial unique, peut-être l'éther cosmique.

S'il est déjà de prime abord très vraisemblable que les différentes formes d'énergie ne sont que les diverses modalités d'une seule et même énergie, cela devient presque une certitude quand on voit qu'une forme d'énergie peut être transformée dans une autre et que cette transformation a lieu continuellement dans la Nature. Ce fait si important

trouve, comme on sait, son expression dans la *loi de la conservation de la force* découverte et formulée par ROBERT MAYER et HELMHOLTZ, loi qui est devenue le fondement de notre conception moderne de la Nature. Mais si une forme d'énergie est susceptible de se transformer en une autre, nous ne pouvons expliquer ce fait qu'en admettant que l'énergie elle-même reste invariable et que les différentes modalités des phénomènes ne sont, pour ainsi dire, que les vêtements qui la recouvrent et dont elle change suivant les conditions du moment.

Mais de même que nous parlons de différentes *formes* d'énergie, nous pouvons encore distinguer pour chacune d'elles deux modalités différentes, suivant qu'elles engendrent un mouvement actuel ou qu'elles ont seulement en puissance la faculté d'entrer en action dans des conditions appropriées. Conformément à cela, la physique désigne ces deux modalités sous les noms de : *Energie actuelle* (ou encore Energie cinétique ou force vive) et *Energie potentielle* (ou force de tension). L'énergie de gravitation, par exemple, est actuelle lorsqu'elle attire vers la terre une pierre au moment où celle-ci vient à être lâchée; elle est au contraire potentielle tant que la pierre est soutenue au-dessus du sol. De même, l'énergie chimique est actuelle si deux atomes vont à la rencontre l'un de l'autre; elle est au contraire potentielle si un atome n'a pas dans son voisinage un autre atome qu'il puisse attirer. L'énergie actuelle passe aussi continuellement à l'état potentiel et inversement.

La *loi de la conservation de la force ou de l'énergie* régit donc tous les phénomènes de la Nature; c'est la loi fondamentale de l'énergétique. Comme nous l'avons déjà vu antérieurement, elle exprime qu'il ne peut y avoir nulle part dans le monde, création ou destruction de l'énergie, que la somme d'énergie dans tout l'Univers est constante, de même que la loi de la conservation de la matière affirme la même constance pour la quantité de matière. Là, où une certaine quantité d'énergie nous semble disparaître ou prendre naissance, elle ne fait en réalité que se modifier ou se transformer. Si nous faisons passer, par exemple, un courant électrique à travers un verre d'eau, l'énergie électrique semble être perdue. Mais elle ne disparaît pas en réalité, car nous voyons que les molécules d'eau sont décomposées en leurs atomes d'hydrogène et d'oxygène, et se rassemblent à l'état gazeux aux deux pôles du circuit. Le courant électrique a donc effectué un certain travail en séparant les atomes de la molécule d'eau. Mais les atomes d'oxygène et d'hydrogène devenus libres ont de l'affinité chimique l'un pour l'autre : par conséquent, dans cette expérience, l'énergie actuelle du courant électrique n'a fait que se transformer en cette façon d'énergie potentielle qu'est l'affinité chimique. Faisons maintenant en sorte que les atomes séparés d'hydrogène et d'oxygène puissent se combiner de nouveau, la force de tension repasse alors à l'état de force vive, et nous voyons que par là une certaine quantité de chaleur est mise en liberté. Cette chaleur, nous

pourrions de nouveau la transformer en électricité dans un appareil thermo-électrique, et, n'étaient les difficultés techniques inhérentes en pratique à l'exécution complète de l'expérience, nous devrions retrouver ainsi la même quantité d'électricité qui avait été consommée auparavant pour le dédoublement de l'eau. La quantité initiale d'énergie reste la même à travers toutes ces transformations.

Afin d'avoir une commune mesure pour l'estimation d'une quantité d'énergie quelconque, la physique, à la suite des recherches de JOULE sur le rapport de la chaleur à l'énergie mécanique, a pris une certaine quantité de chaleur comme *unité de chaleur* ou *calorie*. Une calorie est la quantité de chaleur qui est nécessaire pour élever la température de 1 kilogramme d'eau de 0 degré à 1 degré centigrade. C'est à juste titre que la chaleur fut choisie comme la forme d'énergie la plus propre à fournir cette unité de mesure, car elle occupe une situation spéciale vis-à-vis de toutes les autres manifestations de l'énergie; toutes les formes de l'énergie peuvent en effet se transformer complètement en chaleur, tandis qu'on n'a point réussi jusqu'à présent à les transformer intégralement en quelque autre modalité. Lors donc qu'il s'agit de donner une valeur numérique à une certaine quantité d'une forme quelconque d'énergie, soit d'énergie mécanique ou chimique, nous nous servons de l'unité de « mesure thermique » et nous exprimons cette valeur par le nombre de calories équivalentes. Ainsi par exemple, une calorie évaluée en travail mécanique correspond à la quantité d'énergie nécessaire pour élever un poids de 424 kilogrammes à un mètre de hauteur, et l'on dit : *l'équivalent mécanique* d'une calorie est 424 kilogrammètres, et inversement : une calorie est *l'équivalent thermique* de 424 kilogrammètres. Et pour toutes les autres formes de l'énergie on peut, de la même façon, exprimer leur quantité en équivalents thermiques. Pour toute énergie, l'unité de mesure est la calorie.

B. — L'Apport d'énergie dans l'Organisme.

La vie a été souvent comparée avec le feu, et cette conception, qui déjà jouait un rôle dans les idées mythologiques que les anciens peuples avaient de la Nature, revêtit comme on sait, pour la première fois une forme concrète dans la philosophie d'HÉRACLITE. Cette comparaison se trouve être juste en bien des points. En la développant, on pourrait dire que notre organisme représente le charbon qui est continuellement consommé, notre haleine la fumée qui provient de cette combustion et nos aliments le combustible incessamment renouvelé pour l'entretien de ce foyer. De même qu'un amas de charbon en combustion représente un système matériel, dans lequel se produit une transformation continue de l'énergie, consistant dans le passage de l'énergie potentielle du combustible en énergie actuelle, la chaleur, et, par une utilisation convenable en travail mécanique, comme dans la machine à vapeur,

de même aussi, l'organisme est un système matériel dans lequel a lieu une semblable transposition de l'énergie. De même que l'énergie s'accumule sous la forme potentielle par l'addition de nouvelles couches de charbon aux couches déjà existantes, ainsi la plus grande partie de l'énergie, du moins dans l'organisme animal, est introduite à l'état d'énergie potentielle. De là vient que l'*apport* d'énergie est un phénomène vital bien moins frappant que la *production* d'énergie actuelle qui se traduit par des mouvements ou par tout autre travail d'une utilité évidente, et qui dérive de la transformation de l'énergie potentielle introduite dans l'organisme.

1. — L'Apport d'énergie chimique.

Comme les idées répandues sur la transformation de l'énergie dans les processus chimiques sont souvent quelque peu obscures, il convient de donner d'abord un aperçu de ces phénomènes à un point de vue exclusivement général.

On sait que par énergie chimique, nous entendons la propriété qu'ont les atomes d'attirer d'autres atomes, propriété que l'on désigne aussi du nom d'affinité chimique. Chaque atome, envisagé isolément, représente d'après cela un petit magasin d'énergie. L'énergie chimique est à l'état potentiel dans un atome tant que celui-ci n'a pas l'occasion de satisfaire son affinité en s'unissant à un autre atome. Nous avons donc dans un atome libre un potentiel énergétique. Mais que deux atomes s'unissent l'un à l'autre, une partie de l'énergie potentielle, correspondant à la force de leur affinité, devient libre sous forme de chaleur, lumière, énergie mécanique, etc. Comme en outre l'affinité chimique d'un atome pour différents autres atomes a une intensité très variable, plus seront fortes les affinités qui y sont liées, plus aussi sera grande la quantité d'énergie mise en liberté. Une combinaison chimique doit donc contenir d'autant moins d'énergie potentielle que les affinités qui ont réuni ses atomes sont plus fortes. Inversement : la séparation de deux atomes combinés exige la dépense d'une certaine quantité d'énergie, et cette même quantité d'énergie actuelle qui est consommée à cet effet, reparait après le dédoublement sous forme d'énergie chimique potentielle dans les affinités des atomes redevenus libres. Nous avons donc ici un processus à circuit complètement fermé.

Un exemple rendra ceci encore plus clair. Dans une forte éprouvette placée sur la cuve à mercure, introduisons un mélange gazeux de deux parties d'hydrogène et d'une partie d'oxygène : nous avons de la sorte un mélange de molécules dont les atomes renferment une grande quantité d'énergie potentielle sous forme d'affinités chimiques. Si nous réalisons maintenant les conditions nécessaires pour que les atomes d'oxygène et d'hydrogène se combinent, ils se précipitent alors avec force les uns sur les autres, s'attirent et dégagent toute leur provision d'énergie potentielle sous forme de chaleur, de lumière et d'énergie méca-

nique. Une flamme se produit, l'éprouvette s'échauffe fortement et le mercure est projeté vers le haut avec violence; celui-ci s'élève ensuite de plus en plus, car la vapeur d'eau résultant de la combinaison des deux gaz, se condense par le refroidissement en gouttelettes qui finalement n'occupent plus dans l'éprouvette qu'un étroit espace. Ainsi, dans la synthèse de l'eau par combinaison de l'oxygène et de l'hydrogène, l'énergie potentielle des affinités chimiques est transformée en énergie actuelle et mise en liberté sous forme de chaleur, lumière, etc. Cette quantité d'énergie, qu'on peut estimer exactement, a donc été perdue pour la molécule d'eau et a été cédée au milieu ambiant. Inversement, nous pouvons dédoubler la molécule d'eau en atomes d'oxygène et d'hydrogène, si nous lui amenons de nouveau du dehors cette même quantité d'énergie. C'est la forme d'énergie électrique qui s'y prête le mieux. Si nous faisons passer à travers l'eau un courant électrique, au fur et à mesure que l'énergie électrique se consomme, les atomes d'oxygène et d'hydrogène sont mis en liberté aux deux pôles du circuit. Mais cette énergie, consommée pour cette séparation des atomes de la molécule d'eau, reparaît comme énergie potentielle dans les affinités chimiques des atomes mis en liberté, car si nous faisons se combiner de nouveau l'oxygène et l'hydrogène devenus libres, nous obtenons encore de l'énergie actuelle, etc.

Ces considérations sont très importantes, car il en découle une proposition de haute portée qui le plus souvent n'est pas formulée assez clairement, c'est celle-ci : *par la combinaison des atomes, de l'énergie actuelle devient libre; par la séparation des atomes au contraire, de l'énergie actuelle est consommée.*

Cette proposition qui représente une conséquence nécessaire de la loi de la conservation de l'énergie, doit être considérée comme un principe fondamental pour toutes les transformations chimiques, et elle doit être aussi notre point de départ pour l'intelligence de tous les phénomènes d'échanges d'énergie dans l'organisme vivant. Si elle n'a pas toujours été présentée et employée avec une suffisante clarté, cela tient surtout à ce fait, qu'au premier abord elle paraît souffrir une exception dans certains cas. Il ne sera pas superflu d'entrer dans quelques détails à ce sujet.

Si nous exprimons en calories l'énergie qui est transformée dans un processus chimique, nous trouvons qu'il y a des processus dans lesquels de la chaleur devient libre et d'autres dans lesquels de la chaleur est consommée. D'après les termes usités en « Thermochimie », nous disons que dans le premier cas il y a « dégagement » de chaleur et dans le second cas « absorption » de chaleur.

En nous appuyant sur les considérations précédentes, nous devrions nous attendre à ce que tous les processus synthétiques, c'est-à-dire tous les processus dans lesquels les corps se combinent, s'effectuassent avec dégagement de chaleur, car dans toute synthèse, des atomes entrent en

combinaison, et par cette combinaison de l'énergie est mise en liberté; inversement, on pourrait s'attendre à ce que tous les processus de décomposition, c'est-à-dire tous les processus dans lesquels les atomes sont arrachés de leurs combinaisons, se produisissent avec absorption de chaleur. Et c'est effectivement le cas, si l'on donne aux notions de synthèse et de décomposition leur signification propre.

Cependant, à première vue, il semble y avoir certaines exceptions à cette règle. Ainsi on connaît en chimie quelques synthèses, comme par exemple, celle de l'acide iodhydrique, qui s'effectuent avec absorption de chaleur, et d'autre part, il y a beaucoup de décompositions, notamment s'il s'agit de combinaisons complexes, comme par exemple, la nitroglycérine ou d'autres substances explosibles, qui s'opèrent avec production considérable d'énergie.

Ce sont là des faits incontestables. Mais si nous analysons un peu plus attentivement les détails de ces processus, le paradoxe apparent s'explique avec facilité, et se trouve plutôt confirmer la loi. En effet, comme nous ne connaissons aucun atome à l'état de liberté, mais que tous les atomes de même espèce dans un élément chimique quelconque sont toujours groupés en molécules et ne sauraient demeurer libres d'une façon durable, et comme d'autre part les molécules entières n'entrent point dans une combinaison sans subir une transposition de leurs atomes ou ne sortent point d'une combinaison comme groupes préformés, il s'ensuit évidemment que toute synthèse doit être précédée d'une décomposition de molécules actives en leurs atomes, et que toute décomposition doit être suivie d'une synthèse des atomes devenus libres en de nouvelles molécules. Par conséquent aucune synthèse n'a lieu sans dédoublement préalable, aucun dédoublement sans synthèse consécutive. D'après cela, il est clair que dans certaines circonstances une synthèse peut s'accompagner d'une absorption de chaleur, si, par exemple, comme dans la molécule d'iode, les atomes d'iode, ou dans la molécule d'hydrogène, les atomes d'hydrogène, ont les uns pour les autres une plus grande affinité que les atomes d'iode n'en ont pour les atomes d'hydrogène. Alors il est consommé plus d'énergie pour séparer les uns des autres les atomes de la molécule d'iode et les atomes de la molécule d'hydrogène, qu'il n'en est mis en liberté, lorsque les atomes d'iode et d'hydrogène se réunissent en une molécule d'acide iodhydrique; et comme dans toute expérience calorimétrique, ce n'est que le résultat final qui parvient à notre observation, et jamais les processus intermédiaires, on s'explique comment il peut s'établir à la fin de la réaction une consommation ou absorption de chaleur.

Le cas inverse apparaît dans les processus de décomposition avec dégagement de chaleur. On sait que la nitroglycérine fait explosion sous l'influence d'un choc avec un développement énorme de force, en se décomposant en eau, acide carbonique, oxygène et azote. Or,

ces produits de décomposition ne sont pas stéréochimiquement préformés dans la molécule de nitroglycérine, mais ils en dérivent seulement par transposition synthétique des atomes. Mais comme les atomes d'eau, d'acide carbonique, d'oxygène et d'azote ainsi disposés ont entre eux de bien plus grandes affinités que dans la situation qu'ils occupaient dans la molécule de nitroglycérine, il suffit alors d'une petite quantité d'énergie pour produire la décomposition de cette molécule, tandis que les synthèses de transposition mettent en liberté une quantité d'énergie extraordinairement grande. Nous obtenons alors comme résultat final un dégagement de chaleur. Par conséquent, de même que dans la synthèse de l'acide iodhydrique la consommation de chaleur ne doit point en toute rigueur être mise sur le compte de la synthèse, de même dans l'explosion de la dynamite, la production d'énergie ne dérive point en réalité du dédoublement de la molécule de nitro-glycérine. Il importe que l'on se soit bien pénétré de ce fait.

Mais maintenant, comme en général on ne prend pas en considération le dédoublement préalable lorsqu'on parle d'une synthèse, ni la synthèse consécutive lorsqu'on parle d'un dédoublement, il est plus rigoureux de formuler la loi fondamentale des échanges d'énergie dans les processus chimiques, de la manière suivante : *Lorsque dans un processus chimique les affinités liées sont plus fortes que les affinités séparées, de l'énergie actuelle devient libre; par contre, lorsque les affinités séparées sont plus fortes que celles qui sont liées, le processus s'accomplit avec consommation d'énergie.*

Revenons maintenant de notre digression : il est clair, d'après les considérations précédentes, qu'il ne peut être introduit d'énergie chimique dans l'organisme qu'autant que les matériaux nutritifs y trouvent l'occasion de satisfaire les affinités chimiques qu'ils renferment. Il faut donc qu'il soit introduit dans l'économie des substances qui, en agissant les unes sur les autres, subissent des transformations chimiques avec dégagement de chaleur. C'est ce qui a lieu effectivement suivant les deux modes que nous venons d'exposer, d'une part grâce à l'apport de substances simples possédant de fortes affinités, et d'autre part grâce à l'absorption de combinaisons complexes déjà toutes prêtes ou se produisant synthétiquement dans l'économie, combinaisons qui sont facilement décomposables et qui, de même que les corps explosibles, fournissent des produits de destruction capables de se réunir synthétiquement en nouvelles substances par transposition des atomes. C'est surtout par l'oxygène que le corps est pourvu de puissantes affinités, et on n'ignore pas que c'est par la combinaison de l'oxygène avec les autres substances, autrement dit par combustion, qu'une grande quantité d'énergie devient libre. Les processus d'oxydation jouent donc un rôle extrêmement important dans toute la vie, et c'est pourquoi, comme nous l'avons vu, la comparaison de la vie avec le feu est très heureuse.

Des combinaisons complexes parviennent dans l'économie avec les aliments organiques, en particulier chez les animaux où elles subissent une longue série de transpositions jusqu'ici encore peu saisissables et dans lesquelles naturellement dédoublements et synthèses marchent de pair, jusqu'à la construction de la molécule d'albumine vivante. Or les matières albuminoïdes vivantes peuvent être placées à côté des corps explosibles. Elles ont une forte tendance à la décomposition, et aux dépens des complexes d'atomes mis en liberté se forment par synthèses (soit immédiatement, soit plus tard par combinaison avec de nouveaux matériaux), des composés chimiques dont l'apparition est liée, suivant les circonstances, à une nouvelle production d'énergie.

Dans l'état actuel de nos connaissances, il n'est pas possible de suivre en détail toute la série des processus chimiques compliqués, la multitude des décompositions et des synthèses, et les échanges d'énergie qui leur sont associés, depuis le premier dédoublement de l'acide carbonique et la synthèse du premier produit d'assimilation dans la plante, jusqu'à la destruction de l'albumine vivante chez les végétaux et les animaux. Mais ce que nous savons, c'est que les produits ultimes des échanges de matières, comme l'acide carbonique, l'eau, l'urée, etc., sont des substances qui ne renferment plus qu'une quantité extrêmement faible d'énergie chimique. La plus grande partie de l'énergie chimique qui a été introduite dans l'économie avec les aliments, doit donc, dans la voie suivie à travers les échanges de matières, avoir été transformée en d'autres formes d'énergie et c'est de là que provient l'activité et le travail de l'organisme.

2. — Apport de lumière et de chaleur.

Comme nous l'avons dit, c'est sous forme d'énergie chimique que l'économie emprunte la plus grande partie de son énergie. Cette proposition s'applique sans restriction à tous les organismes animaux; mais pour les végétaux, elle a besoin d'une correction. Chez les plantes, il est vrai, l'énergie potentielle, aux dépens de laquelle s'accomplissent leurs fonctions, est aussi principalement d'ordre chimique; toutefois une partie de celle-ci n'entre pas dans le corps immédiatement comme énergie disponible, c'est-à-dire sous forme d'affinités libres, comme les possède par exemple l'oxygène, mais l'apport d'une autre forme d'énergie est indispensable pour qu'il en sorte des affinités libres. Nous savons que l'acide carbonique et l'eau sont nécessaires à la synthèse du premier produit d'assimilation (voyez page 181). Mais les molécules d'acide carbonique et d'eau ne possèdent sous cet état qu'une quantité d'énergie chimique extrêmement faible, parce que leurs atomes sont retenus dans ces combinaisons par de très fortes affinités. Pour mettre ceux-ci en liberté et les rendre disponibles pour de nouvelles fonctions, il faut donc que les molécules soient d'abord dédoublées, et cela

nécessite un apport d'énergie. L'énergie qui accomplit ce dédoublement est la *lumière*, avec le concours de l'énergie chimique de la substance vivante de la plante elle-même. Sans lumière, par conséquent, la vie de la plante n'est pas possible, et puisque sans vie végétale il ne saurait exister de vie animale, on peut dire que sans lumière il n'y aurait absolument aucune vie. Si donc la lumière ne joue que chez les plantes un rôle important comme source directe d'énergie, elle représente cependant une forme d'énergie qui, pour la conservation de la vie sur la terre, est aussi indispensable que l'énergie chimique des aliments.

C'est dans les parties vertes du corps de la plante, par conséquent surtout dans les feuilles, que la lumière opère le dédoublement de l'acide carbonique. On s'en convaincra le plus aisément par l'expérience relative à l'assimilation décrite page 180. Il ressort de cette expérience que dans la participation des rayons lumineux au dédoublement de l'acide carbonique dans les cellules vertes des végétaux, il y a deux circonstances décisives, d'une part l'intensité et d'autre part la longueur d'onde des rayons. L'action de la lumière augmente avec son intensité, de sorte que plus elle est brillante, plus il est décomposé d'acide carbonique. En outre à intensité égale, ce sont les rayons rouges (et non les jaunes, comme l'admettaient antérieurement les botanistes) qui sont les plus actifs. ENGELMANN (1) a mis ces faits hors de doute par toute une série de travaux et grâce à une méthode microscopique consistant à étudier l'action qu'exerce sur certaines bactéries l'oxygène dégagé par le dédoublement de l'acide carbonique. Par les recherches d'ENGELMANN se trouve en même temps confirmée l'opinion que le dédoublement de l'acide carbonique dans les cellules vertes des plantes se passe exclusivement dans les corps chlorophylliens, et enfin il en résulte que le dédoublement de l'acide carbonique commence immédiatement avec l'action de la lumière, pour cesser de même instantanément à l'obscurité. L'activité des corps chlorophylliens est donc vis-à-vis de la lumière dans une dépendance extraordinairement étroite.

La chaleur enfin qui, du milieu extérieur, passe dans l'organisme soit par rayonnement, soit par conduction, a, comme la lumière, un rôle à remplir dans les transformations chimiques dont la matière vivante est le siège; et puisque nous savons qu'avec l'élévation de température, la tendance à la décomposition augmente pour tous les composés chimiques, nous pouvons dire aussi que la chaleur introduite dans l'économie intervient surtout dans les processus de dédoublement de la matière vivante. Le rôle de la chaleur comme source d'énergie apparaît d'une manière particulièrement nette chez les animaux dits à

(1) TH. W. ENGELMANN : *Neue Methode zur Untersuchung der Sauerstoffausscheidung pflanzlicher und thierischer Organismen*. Dans : Pflüger's Archiv für die gesammte Physiologie, vol. XXV, 1881. — Du même : *Die Erscheinungsweise der Sauerstoffausscheidung chromophyllhaltiger Zellen im Licht bei Anwendung der Bakterienmethode*. Dans : *Onderz. physiol. Labor. Utrecht*, IV. reeks, III. deel, 1895. (On y trouvera mentionnés les autres ouvrages d'ENGELMANN se rapportant à ce sujet.)

sang froid, ou mieux à température variable (*poïkilothermes*), par opposition aux animaux dits à sang chaud ou à température invariable (*homéothermes*), dont la température du corps reste toujours constante; chez les animaux à sang froid, la température du corps oscille continuellement avec celle du milieu ambiant, de telle sorte que parfois, pour une haute température extérieure, elle peut arriver à égaler celle des animaux à température constante. Ces animaux à température variable ou *poïkilothermes*, comme par exemple les insectes, les reptiles, etc., présentent des mouvements extrêmement vifs et en général une activité intense, lorsque le milieu dans lequel ils vivent, atteint un certain degré de chaleur. Par contre avec l'abaissement de température, la vivacité de leurs mouvements diminue aussi, et à 0 degré, c'est à peine si on peut distinguer encore en eux une trace d'activité vitale, dans la plupart des cas : la circulation de l'énergie y est presque complètement suspendue. « Où que l'on regarde dans le règne des organismes vivants, dit PFLÜGER (1), on voit combien l'intensité des processus vitaux, la désassimilation par conséquent, croît proportionnellement à la température. Quand je vois un lézard aux mouvements vifs et agiles en été, devenir peu à peu inerte, lorsqu'on l'expose à une température inférieure à 0 degré, et tomber alors dans un état de torpeur ressemblant à la mort, si je me demande quelle est la cause qui rend cet animal si actif sous l'influence de la chaleur, je me dis que c'est apparemment parce que ses organes reçoivent de la chaleur qui met les atomes de leurs molécules en vibration et en provoque la dissociation. » L'apport de chaleur est donc de cette façon une source directe d'énergie pour les fonctions de l'organisme.

Telles sont les sources d'énergie pour l'organisme. Quant aux autres formes d'énergie, elles ont à peine quelque importance comme source de l'activité vitale.

C. — La Production d'énergie de l'organisme.

Il est pour le moment encore absolument impossible d'embrasser d'un coup d'œil les voies si compliquées que parcourt l'énergie dans ses échanges à travers l'économie. C'est à peine si on a commencé à rechercher les transformations qu'elle subit sous les diverses conditions qu'elle rencontre dans la substance vivante. Il nous faudra accumuler les recherches spéciales analytiques et surtout acquérir une connaissance approfondie des processus d'échanges de matières, avant de pouvoir nous former un tableau d'ensemble de la circulation de l'énergie dans l'organisme. Assurément le domaine de l'énergétique physiologique réserve encore pour l'avenir une riche moisson à ceux qui en aborderont les problèmes jusqu'ici à peine effleurés. Nous ne

(1) PFLÜGER : *Ueber die physiologische Verbrennung in den lebendigen Organismen*. Dans : *Pflüger's Archiv*, vol. X, 1875.

connaissons encore avec certitude que les termes ultimes des transformations que subit l'énergie introduite dans l'organisme, c'est-à-dire les manifestations extérieures de l'activité vitale.

Le développement d'énergie qui apparaît à l'extérieur, surtout le développement d'énergie mécanique, tel qu'il se manifeste dans les mouvements des êtres vivants, est, de tous les phénomènes vitaux, incontestablement le plus frappant, et tout observateur non prévenu le considère plus ou moins comme le premier critérium de la vie; de là vient que les phénomènes de mouvement ont été de tout temps pour la physiologie l'objet préféré de ses investigations. La production d'autres formes d'énergie par la matière vivante, comme la lumière, la chaleur et l'électricité, attire moins l'attention, soit parce quelle est moins répandue, soit parce que l'observation en est plus difficile.

1. — La Production d'énergie mécanique.

Toute matière vivante se meut, c'est-à-dire que les divers points de son système matériel modifient leur position dans l'espace. Il en résulte, suivant les conditions spéciales, soit un dérangement des diverses particules, la forme extérieure restant la même, soit une modification de la forme extérieure, soit un déplacement de totalité (locomotion), soit enfin plusieurs de ces modifications à la fois. Mais si le mouvement est bien par lui-même un phénomène vital général, cependant chaque forme de matière vivante ne présente pas la même sorte de mouvement. La variété des modes de mouvements qu'il est donné d'observer chez les divers organismes est très grande. Cependant tous les modes de mouvement peuvent être rangés, d'après la façon dont ils s'accomplissent, en quelques grands groupes parmi lesquels un certain nombre seulement sont très répandus, et possèdent de ce fait une importance prépondérante. Puisque le mouvement de la matière vivante en est le phénomène vital le plus frappant et que c'est sur lui que, pour ce motif, se concentre l'intérêt, il est juste que nous nous en occupions d'une manière un peu plus approfondie.

Il convient d'abord de distinguer sommairement les différents modes de mouvement en :

- a) Mouvements passifs,
- b) Mouvements par gonflement des parois cellulaires,
- c) Mouvements par modification du turgor cellulaire,
- d) Mouvements par modification du poids spécifique de la cellule,
- e) Mouvements par sécrétion de la part de la cellule,
- f) Mouvements par croissance de la cellule,
- g) Mouvements par contraction et expansion du corps cellulaire,
 - Mouvement amiboïde,
 - Mouvement musculaire,
 - Mouvement des cils vibratils.

a. — *Mouvements passifs.*

Dans les mouvements passifs, la cause du mouvement réside en dehors de la partie déplacée. Ces mouvements ne représentent donc pas un phénomène vital des éléments mêmes de la substance vivante : ils ne sont que l'expression de phénomènes vitaux se passant dans leur entourage. Le mouvement des globules rouges, le *courant du liquide sanguin* dans les vaisseaux du corps humain est purement passif, car les globules rouges et le sang ne possèdent aucun mouvement propre, et ils sont seulement poussés passivement dans le système de tubes de l'arbre vasculaire par la contraction du cœur qui agit à la façon d'une

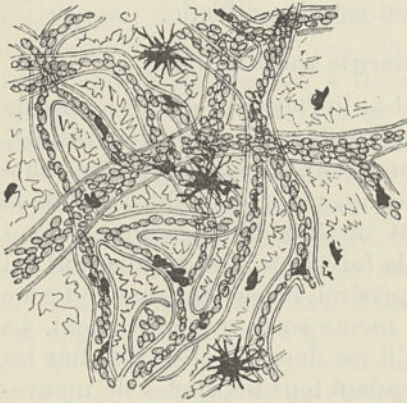


Fig. 86. — Circulation capillaire dans la membrane natatoire interdigitale de la grenouille, d'après RANKE.

pompe aspirante et foulante. On peut très bien observer sous le microscope ce courant du sang dans les petits vaisseaux capillaires : il suffit pour cela de fixer sur une plaque de liège une grenouille paralysée par le « curare » (poison des flèches des Indiens d'Amérique), et de tendre avec des épingles au-dessus d'une fenêtre pratiquée dans la plaque la membrane natatoire qui se trouve entre les doigts de l'extrémité postérieure. Il n'est pas un observateur qui ne soit alors rempli d'admiration devant le spectacle qui s'offre à sa vue. Dans le réseau richement ramifié du système capillaire on voit

le sang s'écouler avec assez de lenteur pour qu'on puisse y distinguer chacun des globules d'apparence jaune, en suspension dans un liquide transparent, et en suivre avec facilité la marche sinueuse à travers le dédale des fins canalicules.

De tels mouvements passifs se rencontrent déjà dans la cellule isolée. Les fins granules qui sont inclus dans le protoplasma des rhizopodes nus, montrent, en particulier dans les longs pseudopodes filiformes des espèces marines, un mouvement de courant, dit *courant granulaire*, dont l'observation est aussi captivante que celle du courant sanguin des capillaires, quoiqu'il ne s'opère que beaucoup plus lentement. Comme des promeneurs dans une rue, ou des fourmis marchant en longues files, les granulations progressent tantôt en direction centripète, tantôt en direction centrifuge, tantôt s'arrêtent pour revenir en arrière ou reprendre ensuite leur mouvement en avant. Ce courant granulaire ne s'effectue pas par une progression active des granulations elles-mêmes ; celles-ci sont transportées passivement par la substance fondamentale liquide du protoplasma qui les renferme, et qui est elle-

même continuellement animée d'un mouvement actif de courant.

Une forme de mouvements passifs également très intéressante, est celle que l'on désigne sous le nom de *mouvement brownien*. Dans l'eau douce vit une petite algue verte unicellulaire, en forme de croissant, le *Closterium* (fig. 87, I). Cette algue possède dans son protoplasma à ses deux extrémités (aux deux pointes du croissant) une vacuole liquide qui, dans la règle, renferme quelques fines granulations animées du mouvement brownien. Ces granulations, ainsi qu'on le voit à de forts grossissements, exécutent un mouvement incessant de trémulation, les

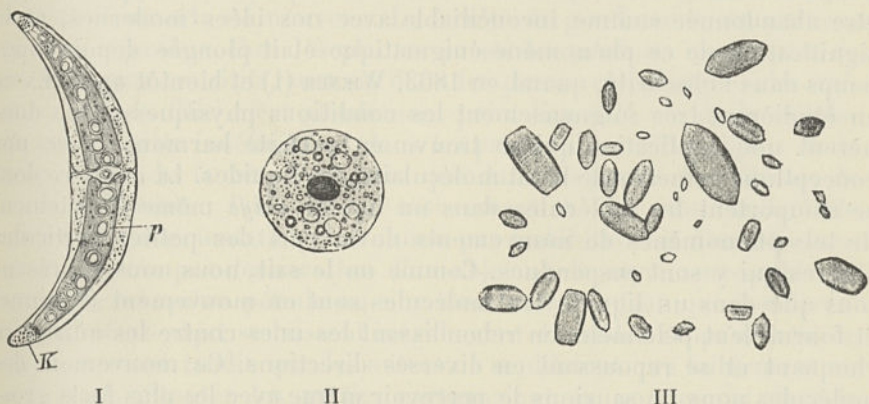


Fig. 87. — Mouvement moléculaire ou brownien : I, *Closterium*, d'après STRASBERGER. Dans les vacuoles K, situées aux deux extrémités du corps cellulaire, en forme de croissant, se trouvent de nombreux granules, animés d'un vif mouvement moléculaire ; II, corpuscule, dit salivaire, leucocyte mort et rétracté en boule, provenant de la salive de l'homme, montrant dans sa substance gonflée des granules animés d'un mouvement de trépitation ; III, petits cristaux de gypse des pochettes calcaires de la grenouille.

unes autour des autres, mais sans grands déplacements, et cette sorte de danse se continue indéfiniment sans repos ni trêve. Ici, c'est un objet *vivant* qui nous permet de constater ce mouvement particulier ; mais c'est bien plus souvent dans les cellules *mortes* qu'on a occasion de l'observer et on le connaît depuis longtemps dans les éléments de la salive, dits corpuscules salivaires, qui ne sont pas autre chose que des leucocytes morts. Ceux-ci en se gonflant par absorption d'eau prennent la forme sphérique ; ils possèdent un noyau entouré d'un protoplasma granuleux (fig. 87, II). Leurs granulations montrent à de forts grossissements un mouvement moléculaire très net. Que le mouvement moléculaire ou brownien ne se rencontre pas exclusivement dans l'organisme vivant, c'est ce qui, d'ailleurs, résulte de ce fait que toutes les granulations microscopiques légères, de quelque nature qu'elles soient, présentent cet étrange mouvement, lorsqu'elles sont en suspension dans l'eau ou dans tout autre liquide très mobile. Un des plus beaux exemples à ce point de vue nous est fourni par les petits cristaux de gypse (fig. 87, III) des pochettes calcaires qui se trouvent dans la cavité

du corps de la grenouille, de chaque côté de la colonne vertébrale entre deux apophyses. Si l'on délaie un peu de leur substance blanche dans une goutte d'eau et qu'on l'observe sous une lamelle à un fort grossissement, on voit alors ces cristaux, particulièrement les plus petits, osciller sans relâche en un mouvement de danse du plus gracieux aspect (voir page 5). Lorsque le botaniste anglais, BROWN, en 1827, découvrit ces mouvements particuliers dans les cellules végétales, on crut qu'il s'agissait là d'un mouvement actif des fines granulations résultant de la vibration de leurs molécules, et pour ce motif on lui donna le nom de « mouvement moléculaire ». Mais cette hypothèse dut être abandonnée comme inconciliable avec nos idées modernes, et la signification de ce phénomène énigmatique était plongée depuis longtemps dans l'obscurité, quand en 1863, WIENER (1) et bientôt après EXNER en étudièrent très soigneusement les conditions physiques et en donnèrent une explication qui se trouve en parfaite harmonie avec nos conceptions actuelles de l'état moléculaire des liquides. La manière dont se comportent les molécules dans un liquide *exige* même directement de tels phénomènes de mouvements de la part des petites particules légères qui y sont suspendues. Comme on le sait, nous nous représentons que dans un liquide les molécules sont en mouvement continu et fourmillent pêle-mêle, en rebondissant les unes contre les autres, se choquant et se repoussant en diverses directions. Ce mouvement des molécules nous ne saurions le percevoir même avec les plus forts grossissements, car les liquides nous paraissent homogènes, leurs molécules étant trop petites pour être perceptibles au microscope. Par contre nous en voyons la conséquence dans le mouvement des petits granules légers qui flottent dans le liquide; car, si les molécules possèdent le genre de mouvement qui vient d'être indiqué, elles doivent venir heurter continuellement les granules, et ceux-ci en raison de leur mobilité manifestent alors un mouvement de trépidation. Le mouvement appelé moléculaire ou brownien est donc purement passif et provient des petits chocs incessants qu'exercent sur les granulations les molécules liquides rebondissantes. Une preuve frappante de la justesse de cette conception nous est fournie par le fait que le mouvement brownien augmente en intensité avec l'élévation de la température du liquide. C'est ce qui était d'ailleurs à prévoir, puisque nous savons que le mouvement des molécules d'un liquide est d'autant plus intense que la température s'élève davantage, jusqu'à ce qu'il devienne assez puissant pour que les molécules soient violemment dispersées, c'est-à-dire pour que le liquide s'évapore.

b. — *Mouvements par gonflement des parois cellulaires.*

Les mouvements qui s'accomplissent par gonflement des parois cellulaires forment une transition entre les mouvements passifs et

(1) WIENER : *Erklärung des atomistischen Wesens des tropfbar-flüssigen Körperzustandes, etc.* Dans : Poggenorff's Annalen, vol. CXVIII, 1863.

tous les suivants qui reposent uniquement sur l'activité propre de la substance vivante. On sait que le phénomène du gonflement résulte de l'interposition de molécules d'eau entre les molécules d'un corps sec, susceptible de se dilater, lorsqu'il est placé dans un milieu humide; l'eau est attirée si puissamment par les molécules du corps en vertu de l'attraction moléculaire, qu'elle s'insinue entre elles en les pressant avec une grande force, d'où un accroissement notable du volume du corps. Si le corps gonflé est replacé dans un milieu dépourvu d'eau, soit dans l'air chaud et sec, il restitue peu à peu son eau d'imbibition, réduit son volume en proportion et se ratatine pour se gonfler encore lorsqu'on l'humecte de nouveau. La faculté de gonflement est particulièrement répandue chez les plantes parmi les produits organiques de leurs échanges nutritifs, surtout dans les parois celluloses des cellules végétales. Elle n'est absolument point liée à la vie de la cellule, mais elle persiste indéfiniment dans les productions celluloses de la cellule morte, de la même manière que dans les parois de cellulose de la cellule vivante. Pour qu'un mouvement à direction unilatérale résulte d'une augmentation de volume par imbibition ou d'une diminution de volume par dessiccation d'un objet quelconque susceptible de se gonfler, tel qu'un pétiole ou une membrane, il faut que les divers côtés du même objet se laissent inégalement distendre et qu'un côté se gonfle fortement tandis que les autres ne se dilatent que faiblement ou pas du tout. Si toutes les parties participaient au gonflement dans la même mesure, il ne se produirait alors qu'un agrandissement proportionné de toutes parts. Si par contre dans une formation étendue en longueur, un des côtés se gonfle plus fortement que le côté qui lui fait vis-à-vis, celui-là s'allonge, tandis que celui-ci reste plus court, et la résultante en est une incurvation de toute la figure, qui survient soudainement ou peu à peu suivant la rapidité avec laquelle s'opère le gonflement.

Des objets caractéristiques pour l'observation des mouvements par gonflement nous sont fournis par ces plantes dites « reviviscentes » (*Selaginella lepidophylla*) récemment importées des déserts d'Amérique en Europe, dont les pétioles à l'état de dessiccation se rassemblent à la manière des doigts dans le poing, pour s'incurver au dehors et s'épanouir de nouveau à l'humidité en se gonflant fortement sur leur face interne. Les « roses de Jéricho », bien connues du vulgaire, se comportent absolument de même et ne sont rien autre chose que les branches mortes et desséchées d'une crucifère poussant dans les déserts de l'Arabie (*Anastatica*). L'épanouissement de cette plante sèche quand on la met dans l'eau a fait naître chez le peuple la croyance que la « rose de Jéricho » ressuscite à une vie nouvelle, alors qu'il ne s'agit en réalité que d'un mouvement par gonflement de ses branches mortes. La *Selaginella* par contre est une plante réellement « reviviscente », en ce qu'à l'état de complète dessiccation, elle peut se conserver pendant

des années sans perdre ses facultés vitales. Les graines de maintes espèces de géraniums montrent aussi très clairement le phénomène des mouvements par gonflement. L'*Erodium cicutarium* a des graines

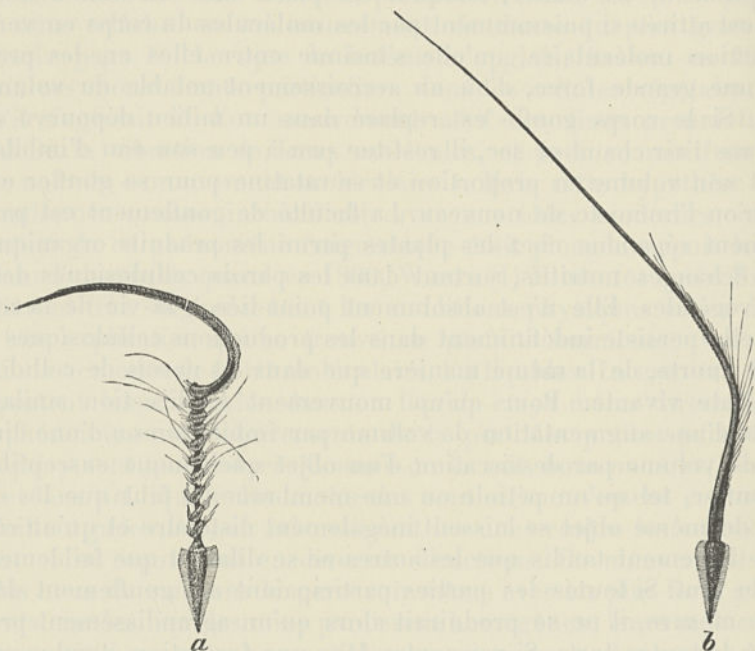


Fig. 88. — Graines de géranium (*Erodium cicutarium*) : *a*, à l'état sec ; *b*, à l'état de gonflement.

qui sont pourvues d'un long pédicule garni de petits poils ; celui-ci à l'état de dessiccation est enroulé en une élégante spirale en forme de tire-bouchon (fig. 88, *a*), mais il se redresse dans l'humidité en déroulant ses spires l'une après l'autre par gonflement et extension de leur face interne (fig. 88, *b*).

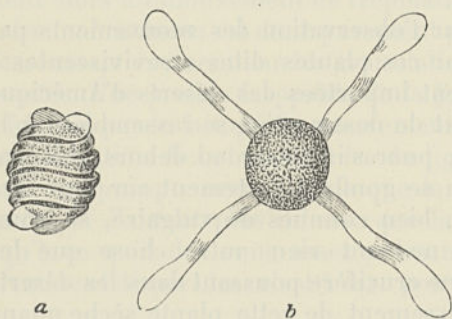


Fig. 89. — Spore d'une équisétacée : *a*, les élatères sont, à l'état humide, enroulés autour de la spore ; *b*, les élatères se sont, à l'état sec, déroulés comme un ressort.

Des mouvements de gonflement très intéressants et absolument frappants par la rapidité de leur exécution, nous sont offerts par les organes dits « élatères » des spores d'équisétacées. Les spores mûres des prêles sont des cellules rondes entourées d'une membrane de cellulose. Cette membrane de cellulose présente deux déchirures qui s'étendent d'un pôle à l'autre de la cellule,

et se trouve ainsi fendue en deux bandelettes, les « élatères » qui, en un point de l'équateur de la petite sphère, adhèrent l'une à l'autre et à la spore elle-même. Lorsqu'on porte les spores légèrement humectées sous le microscope, on aperçoit les bandelettes enroulées en deux spirales parallèles et formant une capsule close autour de la spore (fig. 89, *a*). Mais si on les laisse se dessécher, les deux spirales se déroulent et s'étendent en rubans tout droits (fig. 89, *b*), parce que leur face externe se raccourcit par déshydratation. Si pendant qu'elles sont dans cet état d'extension on vient à souffler dessus, tout en continuant à les observer au microscope, on les voit s'enrouler de nouveau autour de la spore, pour ainsi dire avec la promptitude de l'éclair, par suite du gonflement de leur face externe. Quand l'humidité de l'haleine se dissipe, les rubans s'étalent alors de nouveau avec la même rapidité et on peut renouveler cette expérience aussi souvent qu'on le désire, de même que toutes les expériences qui se rapportent au gonflement.

Les mouvements par gonflement sont très largement répandus dans le règne végétal et jouent pour une part un grand rôle dans la vie des plantes. Quant à l'énergie qui est développée de la sorte, sa puissance apparaît déjà dans ce fait que, par exemple, des coins de bois peuvent, par leur gonflement, faire éclater de très grosses pierres.

c. — Mouvements par modification du turgor cellulaire.

Avec les mouvements qui naissent par modification du turgor cellulaire, nous entrons dans le domaine de ces phénomènes de motilité qui supposent sans réserve l'intégrité de la vie de l'objet dans lequel ils se manifestent, et s'éteignent, par conséquent, avec la mort de leur substratum. Les mouvements de turgescence sont aussi principalement répandus dans le règne végétal, et pour ce motif il est nécessaire que nous nous remémorions quelques-unes des propriétés caractéristiques de la cellule végétale.

On sait que la cellule végétale représente une capsule cylindrique dont les parois sont formées d'une membrane élastique de cellulose. La surface interne de cette capsule est tapissée d'une couche protoplasmique mince mais continue, dite « utricule primordial », qui, à la manière d'un sac ou d'une vessie, renferme un liquide, le « suc cellulaire » (fig. 90), et qui, ordinairement, envoie quelques trabécules protoplasmiques à ramifications longitudinales et transversales à travers cette grande vacuole. (Dans la figure ci-jointe, ces trabécules protoplasmiques n'existent pas.) Dans le suc cellulaire sont dissoutes diverses substances chimiques produites par l'activité vitale de la cellule. Le protoplasma est, en temps ordinaire et dans son état d'intégrité, impénétrable pour ces substances ; celles-ci ne peuvent donc pas diffuser de l'intérieur vers l'extérieur à travers l'utricule primordial. Mais le protoplasma est de même impénétrable pour beaucoup de substances dissoutes dans l'eau du milieu ambiant, qui, par suite, ne peuvent

pénétrer par diffusion dans l'intérieur de la cellule. Maintenant, on sait bien que certaines substances solubles, telles que, par exemple, sels, sucre, etc., attirent l'eau par attraction moléculaire, en ce que chacune de leurs molécules fixe plusieurs molécules d'eau. On caractérise cette action en disant que les molécules de sels sont « osmotiques ». Or, comme l'a montré dernièrement VAN T'HOFF dans ses recherches classiques, la pression osmotique est proportionnelle au nombre des molécules dissoutes dans l'unité de volume. Par conséquent si les substances osmotiques se trouvent en plus grande quantité dans le suc cellulaire que dans l'eau située en dehors de la cellule, et si la paroi de l'utricule primordial est impénétrable pour les substances dissoutes, il ne saurait s'établir un équilibre par diffusion; mais, puisque l'utricule primordial se laisse traverser sans obstacle par l'eau pure, de l'eau doit être attirée vers l'intérieur par l'activité osmotique des substances dissoutes dans le suc cellulaire, et y être retenue de manière à ne plus pouvoir en sortir. La conséquence de ce fait est que la pression dans l'utricule primordial devient de plus en plus forte au fur et à mesure que le suc cellulaire s'enrichit en substances osmotiques, c'est-à-dire augmente sa concentration. L'utricule primordial doit donc être distendu de dedans en dehors, et cette tension qui s'exerce aussi sur la paroi élastique de cellulose est le « turgor » de la cellule. Il est évident que le turgor doit être d'autant plus fort et que la cellule doit être, par conséquent, d'autant plus distendue, qu'il s'accumule davantage de substances osmotiques dans le suc cellulaire et qu'il s'en trouve moins dans le milieu ambiant.

D'après ces quelques considérations, il est clair que le turgor cellulaire peut être modifié de différentes manières. D'abord le rapport de quantité des substances à activité osmotique peut varier à l'intérieur ou à l'extérieur de la cellule par élévation ou abaissement de la concentration des liquides. Plus on introduit, par exemple, de substances dissoutes dans le milieu ambiant, plus il est attiré d'eau vers l'extérieur et plus le turgor diminue. On a désigné assez improprement ce phénomène sous le nom de « plasmolyse ». Mais, en outre, le turgor peut encore se modifier lorsque la paroi de l'utricule primordial devient pour quelque raison perméable aux substances dissoutes du suc cellulaire. Il doit alors s'opérer un équilibre par diffusion, et la tension à laquelle était soumise la membrane cellulaire disparaît. Enfin il se produit encore des variations du turgor cellulaire lorsque la tension de l'utricule primordial s'élève ou s'abaisse par modifications actives du protoplasma. Si par exemple le protoplasma de l'utricule primordial se contracte, la force qu'il déploie triomphera alors partiellement ou totalement de son antagoniste, la pression osmotique, et par suite une certaine quantité d'eau sera exprimée du suc cellulaire à travers l'utricule primordial, sans que cependant les substances à action osmotique puissent passer avec elle. Lorsque la contraction de l'utricule primordial

vient à cesser, les substances osmotiques du suc cellulaire peuvent reprendre de l'eau et le turgor augmente de nouveau.

Quant aux conséquences de la diminution du turgor, elles doivent être les mêmes dans tous les cas : l'utricule primordial qui était auparavant fortement distendu par la pression intérieure, s'affaissera et sa

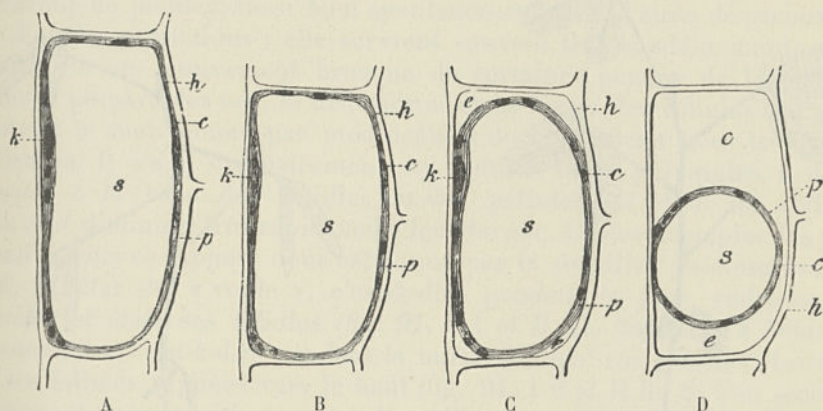


Fig. 90. — Schéma du turgor cellulaire d'une cellule végétale: *h*, membrane cellulaire; *p*, utricule primordial; *k*, noyau; *c*, corps chlorophylliens; *s*, suc cellulaire; *e*, solution saline pénétrant dans la cellule. En A, la cellule est en pleine turgescence, l'utricule primordial est appliqué contre la membrane cellulaire. En B, le turgor a diminué sous l'action de la solution saline, la cellule est devenue plus petite, mais l'utricule primordial est encore appliqué contre la membrane cellulaire. En C, le turgor a encore diminué, l'utricule primordial commence à se détacher de l'enveloppe de la cellule qui a atteint sa dimension la plus faible. En D, l'utricule primordial s'est complètement rétracté, parce que l'action osmotique de la solution saline (*e*) a atteint sa plus haute valeur. D'après DE VRIES.

surface diminuera de plus en plus (fig. 90). Mais ce qui pour nous est encore plus important, c'est le rapetissement de toute la cellule par affaiblissement du turgor, car, à mesure que la pression baisse dans l'utricule, la membrane de cellulose se détend elle aussi et finit, en vertu de son élasticité, par réduire sa surface à l'étendue qui correspond à son état de complet relâchement (fig. 90 B, C, D).

Pour les mouvements des plantes, qui entrent ici en ligne de compte, ils se produisent exclusivement par une modification du turgor : l'utricule primordial de certaines cellules se contracte pour une raison quelconque, soit spontanément, soit sous l'influence d'une excitation ; de la sorte l'eau est exprimée de la cellule ; et lorsque ce processus vient à cesser après quelque temps, le turgor augmente alors de nouveau proportionnellement à l'affaiblissement de la contraction. Ainsi donc, dans certaines circonstances, on voit survenir une diminution soudaine du turgor et un rapetissement de la cellule, et ce n'est que peu à peu que l'état antérieur se rétablit.

Pour qu'un mouvement macroscopique puisse se réaliser d'après ce principe chez une plante, il faut que les cellules qui subissent la modification de turgescence soient disposées d'une certaine façon. Représentons-

nous schématiquement deux rangées de cellules parallèles, dont l'une subisse une diminution soudaine du turgor, de façon que les cellules deviennent plus petites, tandis que les cellules de l'autre rangée conservent leur turgor sans modifications : le résultat en

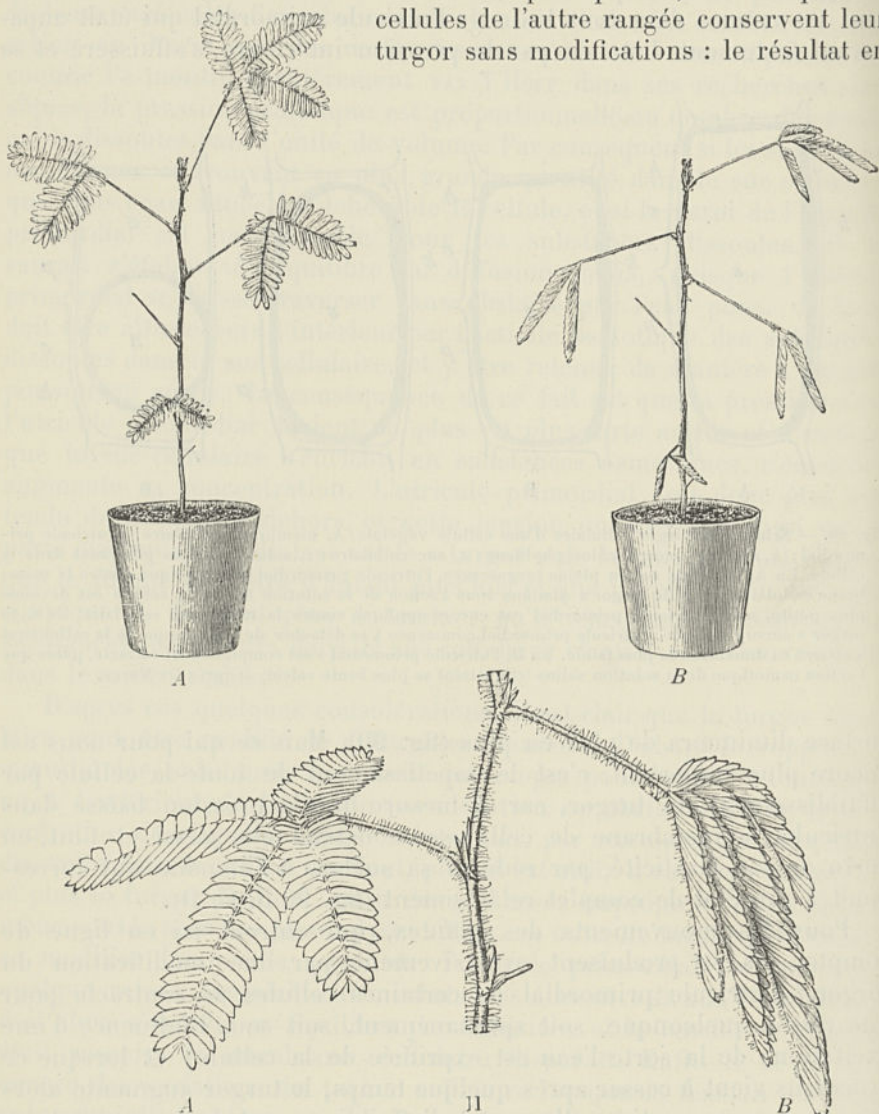


Fig. 91. — *Mimosa pudica* : I, plante entière; A, en état de veille (diurne); B, à l'état de sommeil (nocturne); II, A, un rameau à l'état de repos non troublé (= position de veille); B, un rameau de la même tige à l'état d'excitation (= position de sommeil); II, d'après DERMER.

sera un raccourcissement de la première rangée. De la sorte, et d'après des principes mécaniques très simples, une courbure se produit, dont la concavité est dirigée du côté raccourci, et l'autre côté subit passive-

ment une légère extension. Si ultérieurement par augmentation graduelle du turgor, les cellules reprennent leur allongement du côté raccourci, l'élasticité de l'autre côté contribuera activement à venir en aide au retour vers l'état d'extension.

Or, une telle diminution de la turgescence cellulaire apparaît chez beaucoup de plantes, aussi bien spontanément qu'à la suite de secousses ou d'autres excitations : elle survient souvent très soudainement, et il en résulte un mouvement brusque de certaines parties de la plante. Dans la plupart des cas, la disposition et la forme des cellules qui produisent le mouvement par modification de leur turgor sont très compliquées. Il s'agit ordinairement de nodules ou « pulvinules » développés à la base des feuilles ou des pétioles, et dont les cellules peuvent diminuer très rapidement leur turgor. Un des exemples les plus connus sous ce rapport nous est donné par la sensitive (*mimosa pudica*) qui, à l'état de « veille », c'est-à-dire pendant le jour, redresse ses feuilles et étale ses folioles (fig. 91, I A et II A), tandis qu'à l'état de « sommeil », c'est-à-dire pendant la nuit, elle tient ses pétioles abaissés et ses folioles repliées vers le haut (fig. 91, I B et II B). Si l'on secoue fortement une sensitive en état de veille, ses feuilles prennent tout à coup leur position de sommeil.

C'est sur le même principe que reposent les nombreux autres mouvements des plantes « sensibles », tels que ceux des feuilles du trèfle, des étamines de l'épine-vinette, des organes qui captent les insectes chez les plantes carnivores, etc.

d. — *Mouvements par modification du poids spécifique.*

Parmi les formes animales merveilleuses, le plus souvent transparentes comme du verre, qui habitent les couches supérieures de la mer et qui ont été dans ces derniers temps, l'objet de recherches approfondies, sous le nom de « plancton », il s'en trouve toute une série qui sont douées de la faculté remarquable de pouvoir s'élever ou s'enfoncer lentement dans l'eau, sans se servir d'aucun organe de locomotion. Ces formes appartiennent en particulier aux groupes des *Radiolaires*, des *Cténophores* et des *Siphonophores*. Parmi les organismes unicellulaires d'eau douce, quelques-uns, comme *Actinosphærium*, possèdent aussi cette propriété. Comme ce phénomène mystérieux ne dépend point de causes externes, telles que des remous se produisant dans l'eau, etc., non plus que du mouvement de quelque organe particulier du corps, il ne peut être dû qu'à des modifications du poids spécifique, et c'est effectivement ce qui a été démontré.

Comme nous l'avons déjà vu antérieurement (page 110), le protoplasma est toujours un peu plus lourd que l'eau. *Toute cellule qui git au fond de l'eau ne peut donc s'élever à la surface qu'en réunissant dans son protoplasma des substances moins denses que l'eau.*

On sait que certains rhizopodes d'eau douce, en particulier les

Arcelles et les *Diffflugies* munies d'une élégante carapace, qui rampent d'ordinaire au fond des mares et des étangs parmi les particules de limon et les feuilles pourries, et qui ont une densité supérieure à celle de l'eau, peuvent s'élever activement en développant dans leur corps protoplasmique une bulle d'acide carbonique; celle-ci, lorsqu'elle est devenue assez grosse, les fait monter à la surface comme de petits ballons; c'est ENGELMANN (1), qui a le premier étudié ce phénomène d'une façon précise. Parfois, en milieu de culture, lorsque certaines conditions viennent favoriser le développement des bulles d'acide carbonique dans le protoplasma des *Diffflugies*, on peut observer une véritable épidémie d'ascension des individus du fond vers la surface. Si alors l'acide carbonique se perd par diffusion, on voit les *Diffflugies* retomber au fond

du vase. De la sorte, ces protistes arrivent dans la Nature à effectuer des changements de lieux très importants qui, suivant les circonstances, peuvent être pour eux d'une grande utilité, par exemple s'ils viennent à se trouver dans des conditions vitales défavorables.

C'est d'une façon analogue que s'effectue l'ascension et la descente chez les Radiolaires et, selon toute vraisemblance aussi, chez les Cténophores et beaucoup d'autres animaux pélagiques. *Thalassicola nucleata*, par exemple, est un gros radiolaire sphérique de 3 à 4 mm. de diamètre, formé d'une cellule unique, dont le noyau entouré de protoplasma est situé dans une « capsule centrale » ronde (fig. 92). Tout le protoplasma extra-capsulaire est parsemé d'innombrables vacuoles, de sorte qu'il apparaît

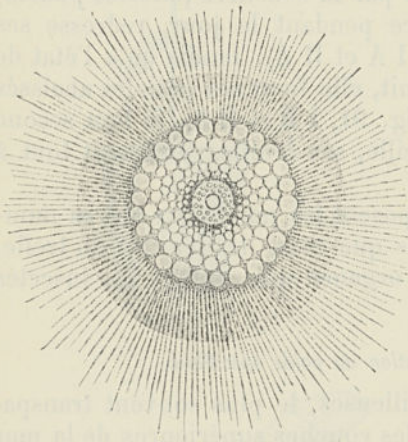


Fig. 92. — *Thalassicola nucleata*, radiolaire de forme sphérique, vu en coupe transversale. Au milieu de la capsule centrale, entourée de pigment noir, se trouve le noyau vésiculeux. La capsule centrale est entourée d'une couche vacuolaire, qui est enveloppée d'une zone gélatineuse, et envoie à travers cette dernière, des pseudopodes filiformes disposés comme les rayons d'un soleil.

comme une masse spumeuse limitée extérieurement par une couche solide gélatineuse. Cette couche de vacuoles est la partie constituante de la cellule qui est moins dense que l'eau, et qui maintient le *Thalassicola* à la surface de la mer, lorsqu'elle est tranquille (2). On peut s'en convaincre facilement, en détachant par une vivisection chacune des parties constituantes de l'animal, c'est-à-dire par l'ablation de la couche gélatineuse, par l'isolement de la couche vacuolaire, et l'extirpation

(1) ENGELMANN : *Beiträge zur Physiologie des Protoplasmas*. Dans : Pflüg. Arch., vol. II, 1869.

(2) K. BRANDT : *Die coloniebildenden Radiolarien des Golfes von Neapel, etc.* Publié par la station zoologique de Naples. Berlin, 1885.

de la capsule centrale avec son contenu. Toutes ces parties, prises isolément, vont toujours au fond de l'eau; seule la masse vacuolaire flotte à la surface et y revient toujours après immersion (1). Il résulte de là que le *Thalassicola* doit commencer à s'enfoncer dès que la couche vacuolaire se resserre par éclatement et fusion des vacuoles, comme cela se produit à la suite d'une excitation, et spécialement dans la Nature, sous l'influence du choc violent des vagues. La cellule tombe alors dans des profondeurs plus tranquilles et se trouve de la sorte protégée contre une destruction totale; la couche vacuolaire peut, en effet, se régénérer, et tandis qu'elle augmente de volume, le *Thalassicola* quitte en temps calme l'abri qu'il trouvait dans la profondeur, pour s'élever de nouveau à la surface ensoleillée de la mer. La grande importance de cette sorte de mouvement pour la vie des organismes pélagiques apparaît ici avec évidence.

Mais on peut se demander à présent, de quelle manière le contenu des vacuoles acquiert un poids spécifique plus faible que celui de l'eau de mer. La cause qui préside à la naissance des vacuoles, dont on peut facilement observer la nouvelle formation sur toute capsule centrale isolée, se trouve, comme nous le savons, dans l'accumulation dans le protoplasma de substances à action osmotique, attirant vers elles l'eau du dehors. Au fur et à mesure que se forment et se concentrent les substances osmotiques dans le protoplasma, les vacuoles s'accroissent, car il faut toujours qu'il y ait équilibre de pression osmotique entre le liquide des vacuoles et l'eau de mer environnante, c'est-à-dire que le liquide des vacuoles doit toujours contenir en dissolution le même nombre de molécules que l'eau de mer. Mais nous pouvons admettre que le liquide vacuolaire, tout en remplissant cette dernière condition, renferme des molécules de substances autres que celles de l'eau de mer. Si donc nous nous représentons qu'une partie des substances dissoutes dans le liquide vacuolaire possède un très faible poids spécifique, il devient alors compréhensible que le contenu des vacuoles dans son ensemble puisse être aussi moins dense que l'eau de mer environnante. En fait K. BRANDT (2), a depuis peu rendu extrêmement vraisemblable qu'ici aussi c'est l'acide carbonique produit par le protoplasma et dissous dans le liquide vacuolaire, qui abaisse le poids spécifique de ce dernier au-dessous de celui de l'eau de mer. Si donc la couche des vacuoles atteint un certain degré de développement, la cellule radiolaire tout entière aura une densité moindre que celle de l'eau de mer, et par conséquent flottera à la surface. Si, par contre, la masse vacuolaire s'amointrit par éclatement des vacuoles, ou si la production d'acide carbonique diminue fortement sous l'influence du froid qui abaisse les

(1) VERWORN : *Ueber die Fähigkeit der Zelle, activ ihr specifisches Gewicht zu verändern.* Dans : Pflüger's Archiv für die gesammte Physiologie, vol. LIII, 1892.

(2) K. BRANDT : *Biologische und faunistische Untersuchungen an Radiolarien und anderen pelagischen Thieren.* Dans : Zoologische Jahrbücher, vol. IX.

échanges à un minimum, les radiolaires s'enfoncent alors de nouveau dans la profondeur de l'eau.

e. — *Mouvements par sécrétion.*

Les mouvements que la cellule effectue par sécrétion sont limités à un petit groupe d'organismes, particulièrement aux algues *Desmidiacées* et *Oscillariées*. Le principe de ce mode de mouvement est extrêmement simple. Il consiste seulement en ceci, qu'une cellule reposant sur un fond résistant projette, en un point donné de sa surface et dans une direction déterminée, un produit de sécrétion, le plus souvent de nature muqueuse, qui adhère au fond, de manière à pousser en avant le corps cellulaire dans une certaine direction, de même que le pêcheur pousse son bateau à l'aide d'une perche. Si la sécrétion est continue, la cellule s'avance alors lentement en glissant sur le fond.

C'est de cette façon que se meuvent, par exemple, les *Desmidiacées*. L'algue en forme de croissant nommée *Closterium* (fig. 93), que nous avons déjà citée à propos du mouvement brownien, sécrète une matière muqueuse aux deux extrémités de son corps unicellulaire. Tandis qu'elle adhère ainsi au fond par une de ses extrémités, l'autre flotte librement en oscillant dans l'eau, de sorte que tout le corps cellulaire se dresse au-dessus du fond en formant avec lui un certain angle. Le *Closterium* se pousse par son extrémité adhérente, ainsi que l'ont montré KLEBS (1) et ADERHOLD (2), grâce à l'excrétion d'un produit muqueux, et progresse lentement, tout en conservant son inclinaison. Mais ce mouvement de glissement s'opère alternativement avec l'un et l'autre pôle; en effet, à un moment donné le pôle qui oscille librement, s'incline, se fixe et sécrète, tandis que le pôle précédemment adhérent se relève et oscille librement à son tour. C'est ainsi que l'algue avance peu à peu sur le fond.

Sur le mouvement des *Diatomées*, ces petites algues brunes en forme de nacelle ou de bâtonnet, qui sont pourvues d'une coquille siliceuse extrêmement élégante et dont les diverses espèces sont répandues en très grand nombre dans l'eau douce ou l'eau de mer, il s'est déjà formé une littérature qu'on peut à peine encore embrasser dans son ensemble. Lorsqu'on observe ces êtres unicellulaires dans une goutte d'eau sur une lamelle, on les voit progresser en glissant sur le fond dans la direction de leur axe longitudinal et avec une sorte d'hésitation caractéristique, par un mouvement tantôt plus lent, tantôt plus rapide, et parfois rétrograder en sens inverse avec leur pôle opposé en avant, sans qu'il soit possible de leur découvrir un organe quelconque de locomotion. Les innombrables observateurs qui, comme MAX SCHULTZE, ENGELMANN et bien d'autres, se sont occupés de ce gracieux phénomène

(1) G. KLEBS : *Ueber Bewegung und Schleimbildung der Desmidiaceen*. Dans : *Biologisches Centralblatt*, vol. V, n° 12.

(2) ADERHOLD : *Beitrag zur Kenntniss richtender Kräfte bei der Bewegung niederer Organismen*. Dans : *Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaften*, vol. XV, nouvelle série, 1888.

de mouvement, sont arrivés aux opinions les plus divergentes sur sa formation. D'après les récents travaux de BÜTSCHLI (1) et LAUTERBORN (2), il semble qu'il repose également sur le principe de l'expulsion d'une sécrétion muqueuse. En fait, BÜTSCHLI et LAUTERBORN sont parvenus à montrer que certaines formes

de Diatomées s'entourent d'une enveloppe gélatineuse et expulsent des filaments d'une sécrétion particulière que l'on peut rendre visibles par leur adhérence à des grains d'encre de Chine (fig. 94). Mais les recherches très approfondies de O. MÜLLER (3) ont démontré dans ces derniers temps que ces filaments n'ont dans tous les cas qu'une importance secondaire pour la locomotion des diatomées, et que le mode de mouvement de ces petites algues doit être beaucoup plus complexe, et se rattache plutôt au mouvement par courants protoplasmiques.

Toutefois, pour les *Oscillariées*, ces longues algues filiformes d'un bleu verdâtre qui sont formées d'un grand nombre de cellules disposées en série les unes derrière les autres, et qui rampent lentement dans l'eau, de la même manière que les diatomées, il semble bien que le mouvement de progression soit réellement produit par l'expulsion d'un produit de sécrétion; et SCHEWIAKOFF a tout récemment démontré le même fait pour les *Grégarines* (fig. 22 b, page 92), organismes unicellulaires qui vivent en parasites et qui exécutent de même des mouvements de glissement d'une très grande lenteur sans organes particuliers de locomotion.

f. — *Mouvements par croissance.*

Nous pouvons être brefs sur les mouvements qui sont liés à la croissance des cellules, car leur principe se comprend sans plus

(1) BÜTSCHLI : *Die Bewegung der Diatomeen*. Dans : Verhandl. des naturhistor.-med. Vereins zu Heidelberg, nouvelle série, vol. IV, 5^e fascicule, 1892.

(2) R. LAUTERBORN : *Zur Frage nach der Ortsbewegung der Diatomeen*. Dans : Berichte der Deutschen Botan. Gesellsch., vol. XI, 1894.

(3) OTTO MÜLLER : *Die Ortsbewegung der Bacillariaceen*. I, II, III, IV et V. Dans : Berichte der Deutschen Botan. Gesellsch., 1893, 1894, 1896 et 1897.

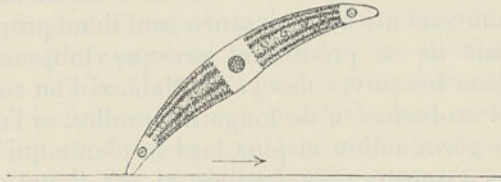


Fig. 93. — *Closterium*, algue desmidiacée, qui progresse sur son support grâce à une sécrétion de mucus. L'extrémité qui ne sécrète pas oscille librement dans l'eau.

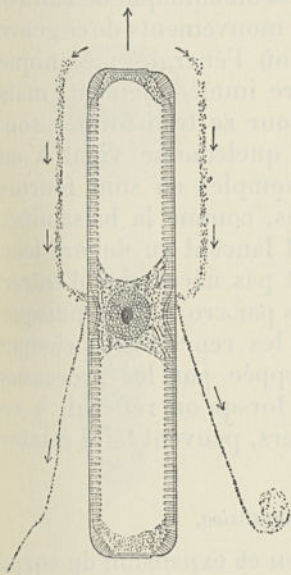


Fig. 94. — Diatomée avec filaments de mucus expulsés au dehors, d'après BÜTSCHLI.

d'éclaircissements. Dans tout accroissement il y a production de mouvements, car toute cellule s'étend en augmentant de volume. Les mouvements de croissance sont donc propres à toute substance vivante, mais ils se produisent presque toujours si lentement qu'on peut à peine les suivre des yeux. Mais, si l'on compare le même objet en voie de croissance à de longs intervalles, si l'on considère d'abord la graine en germination et plus tard la plante qui s'en est développée avec tous ses rameaux, ses feuilles et ses fleurs, il devient évident qu'il s'est produit là des mouvements très étendus, grâce auxquels le matériel de construction a dû être transporté aux endroits où il s'est déposé. Les mouvements de croissance apparaissent aussi d'une façon particulièrement distincte sur les longues tiges et les vrilles, quand les cellules s'accroissent ou se multiplient plus rapidement d'un côté que de l'autre, de manière à produire des incurvations. Mais les mouvements de ce genre les plus frappants se trouvent dans les cas où l'énergie mécanique produite par la croissance ne devient pas libre immédiatement, mais s'accumule sous forme de force de tension, pour se transformer soudainement en force vive, lorsqu'un excitant quelconque vient à en provoquer le dégagement : les plus beaux exemples en sont fournis par les graines et les fruits de certaines plantes, comme la balsamine, qui éclatent brusquement au simple contact et lancent au dehors leur contenu par un mouvement de fronde. Il n'est pas nécessaire d'entrer dans plus de détails au sujet de ces mouvements par croissance, puisque leur principe apparaît si clairement et qu'on les rencontre à chaque pas dans la Nature. Quant à la force développée par les processus d'accroissement, on peut s'en faire une idée, lorsqu'on réfléchit à ce fait, que les arbres qui poussent entre les rochers, peuvent faire éclater avec leurs racines de gros quartiers de pierre.

g. — Mouvements par contraction et expansion.

Les mouvements qui naissent par contraction et expansion du corps cellulaire, les « phénomènes de contraction », comme on les désigne d'ordinaire brièvement, se distinguent de tous les autres modes de mouvements organiques en ce qu'ils reposent sur des modifications de la configuration extérieure de la substance vivante elle-même; ces modifications sont liées aux déplacements réciproques des particules vivantes, et tous les phénomènes de contraction comprennent deux phases, la « phase de contraction » et la « phase d'expansion ». Dans la contraction, les particules de la substance vivante se disposent les unes par rapport aux autres de manière que la masse revête une surface moindre, dans l'expansion au contraire de manière que la même masse présente une plus grande superficie. C'est seulement par les alternatives de phases de contraction et d'expansion que sont rendus possibles les phénomènes de mouvements d'une certaine durée.

Il est clair qu'il n'y a que les corps de constitution plus ou moins

fluide qui puissent présenter un mouvement de cette sorte, et permettre cette modification de leur configuration superficielle par une transposition mutuelle de leurs particules. Ce n'est qu'une goutte liquide qui peut diminuer ou agrandir sa surface par transposition de ses particules, en devenant sphérique ou en s'étalant, suivant que sa « tension superficielle » est égale en tous ses points ou devient plus forte dans certains endroits, et moindre dans d'autres. Un corps solide et rigide, même s'il est élastique, ne peut manifester des phénomènes de contraction de cette nature, vu que ses particules ne peuvent échanger leurs situations respectives. *Il est donc d'importance fondamentale pour la réalisation des phénomènes de contraction, que la matière vivante possède une consistance fluide.* Comme nous l'avons déjà vu, toute matière vivante est effectivement plus ou moins fluide, en raison de sa teneur élevée en

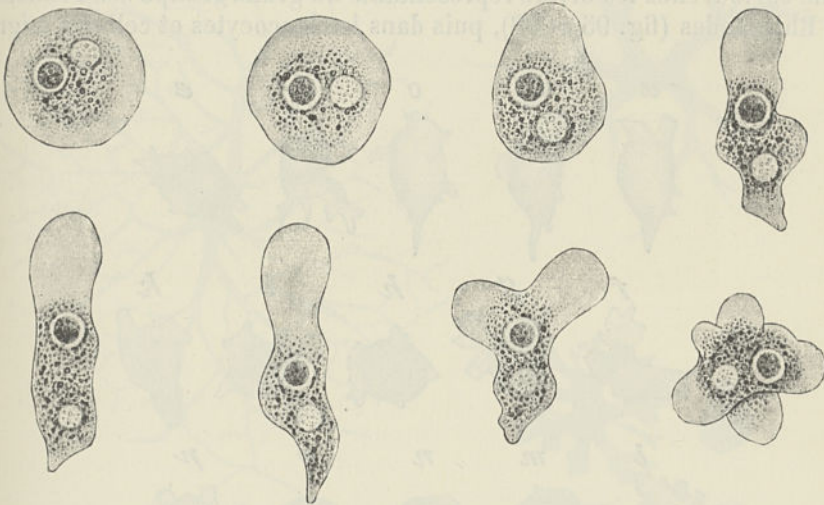


Fig. 95. — Amibe dans huit stades successifs de mouvement.

eau; et par là se trouve parfaitement fondée cette conception très répandue, que toute substance vivante possède en général la « *contractilité* », c'est-à-dire est capable d'exécuter des mouvements de contraction, bien que nous connaissions, il est vrai, beaucoup de cellules, comme certaines algues unicellulaires, bactéries, etc., qui, tout en manifestant une vie intensive, ne peuvent cependant montrer aucun phénomène de contraction, parce qu'elles sont entourées d'une membrane rigide. Mais la *contractilité*, c'est-à-dire la *faculté* d'exécuter des mouvements de contraction, est une propriété générale de toute matière vivante, et il faut par conséquent lui accorder le plus grand intérêt.

Parmi les phénomènes de mouvement qui s'accomplissent d'après le principe caractéristique de la contraction et de l'expansion, nous

pouvons distinguer trois groupes, d'après la différenciation particulière de leur substratum, et les désigner ainsi :

Mouvement amiboïde (courant protoplasmique);

Mouvement musculaire (mouvement des fibres musculaires lisses et striées);

Mouvement vibratile (mouvement des fouets et cils vibratiles).

* * *

Le mouvement amiboïde, la forme la plus primitive des phénomènes contractiles, se rencontre partout où il s'agit de masses protoplasmiques nues, de cellules dont le corps protoplasmique n'est entouré d'aucune membrane, ou possède, comme les cellules végétales, un espace libre pour le mouvement à l'intérieur de l'enveloppe cellulaire. On l'observe donc surtout chez les divers représentants du grand groupe des Protistes, les Rhizopodes (fig. 95 et 98), puis dans les leucocytes et cellules migra-

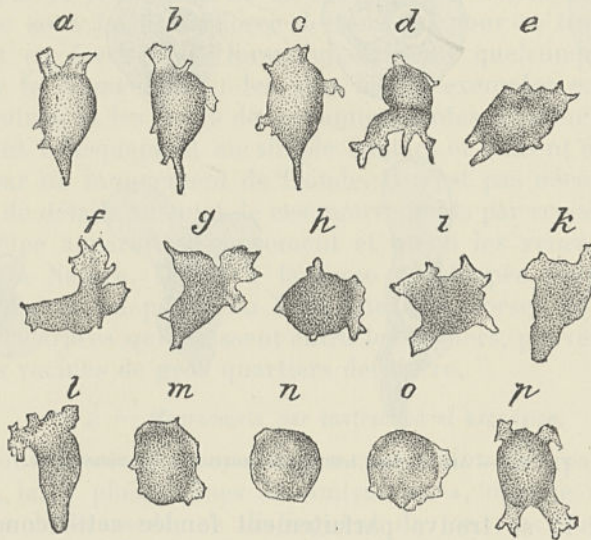


Fig. 96. — Leucocyte (globule blanc du sang) de grenouille à différents stades de mouvement, d'après ENGELMANN.

trices de différentes sortes des colonies cellulaires animales (fig. 96), de même que dans les cellules-œufs amiboïdes de certains animaux, comme les éponges, (fig. 17, a); en outre, dans les cellules pigmentaires des organes les plus divers (1) (fig. 97), dans les cellules épithéliales de l'intestin (fig. 45, page 165) et enfin dans les cellules végétales les plus variées (fig. 24, a et fig. 35). Pour l'étude de ce mouvement, nous

(1) L'opinion souvent exprimée dans ces derniers temps que, dans les mouvements des cellules pigmentaires, il s'agirait seulement d'une migration des grains de pigments, sans modification concomitante de la forme du corps protoplasmique, me paraît complètement insoutenable.

pouvons prendre justement comme types les *amibes* (fig. 95), ces représentants les plus inférieurs de tous les êtres vivants, dont le corps cellulaire, sans forme fixe, recèle déjà toutes les énigmes de la vie. Dans une goutte d'eau prélevée avec une pipette au fond d'un étang et déposée sur une lamelle, l'amibe nous apparaît au microscope comme une petite gouttelette grisâtre, demi-transparente, d'une forme sphérique plus ou moins régulière, au centre de laquelle se trouve le noyau et le plus souvent une vacuole contractile, entourés d'un « endoplasma » plus ou moins granuleux, tandis que la couche périphérique est formée

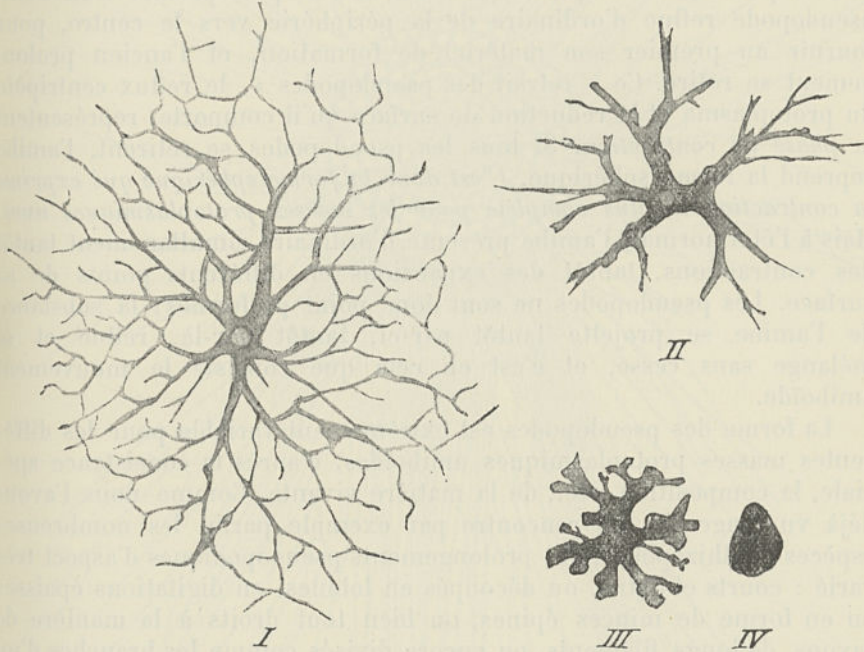


Fig. 97. — Cellules pigmentaires de la peau de la grenouille : I, en extension; II, cellule faiblement contractée; III, fortement contractée; IV, complètement contractée. La tache claire au centre du corps cellulaire est le noyau.

d'un « exoplasma » plus hyalin. Si nous observons cette goutte de substance vivante pendant quelque temps, nous voyons apparaître en un point quelconque de la surface de la masse sphérique une saillie en forme de lobe, qui grossit et s'étend de plus en plus en réunissant en elle une quantité de plus en plus grande de protoplasma; ce processus se propage des parties périphériques vers le centre, de telle sorte qu'un courant persistant s'établit du centre vers la périphérie dans le prolongement désigné sous le nom de « pseudopode » (fig. 95). Souvent toute la masse protoplasmique s'écoule dans cette unique saillie lobulaire, de manière que le corps de l'amibe forme une masse étirée en long, ainsi qu'on l'observe particulièrement chez l'*amœba*

limax; mais, souvent aussi, le courant protoplasmique centrifuge du pseudopode déjà formé est interrompu, tandis qu'en même temps il se produit en quelque autre endroit de la surface, un deuxième pseudopode de la même façon, par projection centrifuge du protoplasma; et à celui-ci peut en succéder un troisième, en sorte que l'amibe projette sa substance dans les directions les plus variées, tantôt d'un côté, tantôt de l'autre, et accroît ainsi notablement sa surface. Cet « allongement des pseudopodes », cette projection de la substance vivante dans le milieu ambiant, représente la *phase d'expansion*. Tandis qu'un nouveau pseudopode s'étend, le protoplasma d'un autre pseudopode reflue d'ordinaire de la périphérie vers le centre, pour fournir au premier son matériel de formation, et l'ancien prolongement se retire. Ce « retrait des pseudopodes », le reflux centripète du protoplasma et la réduction de surface qu'il comporte, représentent la *phase de contraction*. Si tous les pseudopodes se retirent, l'amibe reprend la forme sphérique. *C'est donc la forme sphérique qui exprime la contraction la plus complète pour les masses protoplasmiques nues*. Mais à l'état normal, l'amibe présente d'ordinaire simultanément tantôt des contractions, tantôt des expansions en différents points de sa surface. Les pseudopodes ne sont donc point préformés; la substance de l'amibe se projette tantôt par-ci, tantôt par-là, reflue et se mélange sans cesse, et c'est en cela que consiste le mouvement amiboïde.

La forme des pseudopodes est extrêmement variable pour les différentes masses protoplasmiques amiboïdes, d'après la consistance spéciale, la composition, etc., de la matière vivante. Comme nous l'avons déjà vu (page 88), on rencontre par exemple parmi les nombreuses espèces de Rhizopodes, des prolongements pseudopodiques d'aspect très varié : courts et obtus, ou découpés en lobules, en digitations épaisses ou en forme de minces épines, ou bien tout droits à la manière de rayons, de longs filaments, ou encore divisés comme les branches d'un arbre et ramifiés en réseau. *Mais toutes ces formes pseudopodiques, reliées d'ailleurs entre elles par d'innombrables transitions, prennent toujours naissance de la même manière, c'est-à-dire par l'afflux du protoplasma du corps cellulaire central vers la périphérie et sa projection en direction centrifuge dans le milieu ambiant*. Il en résulte que dans les longs pseudopodes filiformes, comme ceux des foraminifères (par exemple Orbitolithes, — fig. 98), il doit y avoir un long chemin à parcourir depuis le centre jusqu'à la pointe du filament, et qu'on peut voir sous le microscope le protoplasma avec ses granulations couler dans ces prolongements ténus, comme l'eau d'un fleuve au courant très lent; cet intéressant phénomène, dont la vue exerce toujours un nouvel attrait sur l'observateur, a été on ne peut mieux décrit par DEJARDIN (1), MAX

(1) DEJARDIN : *Histoire naturelle des Zoophytes-Infusoires*. Paris, 1841.

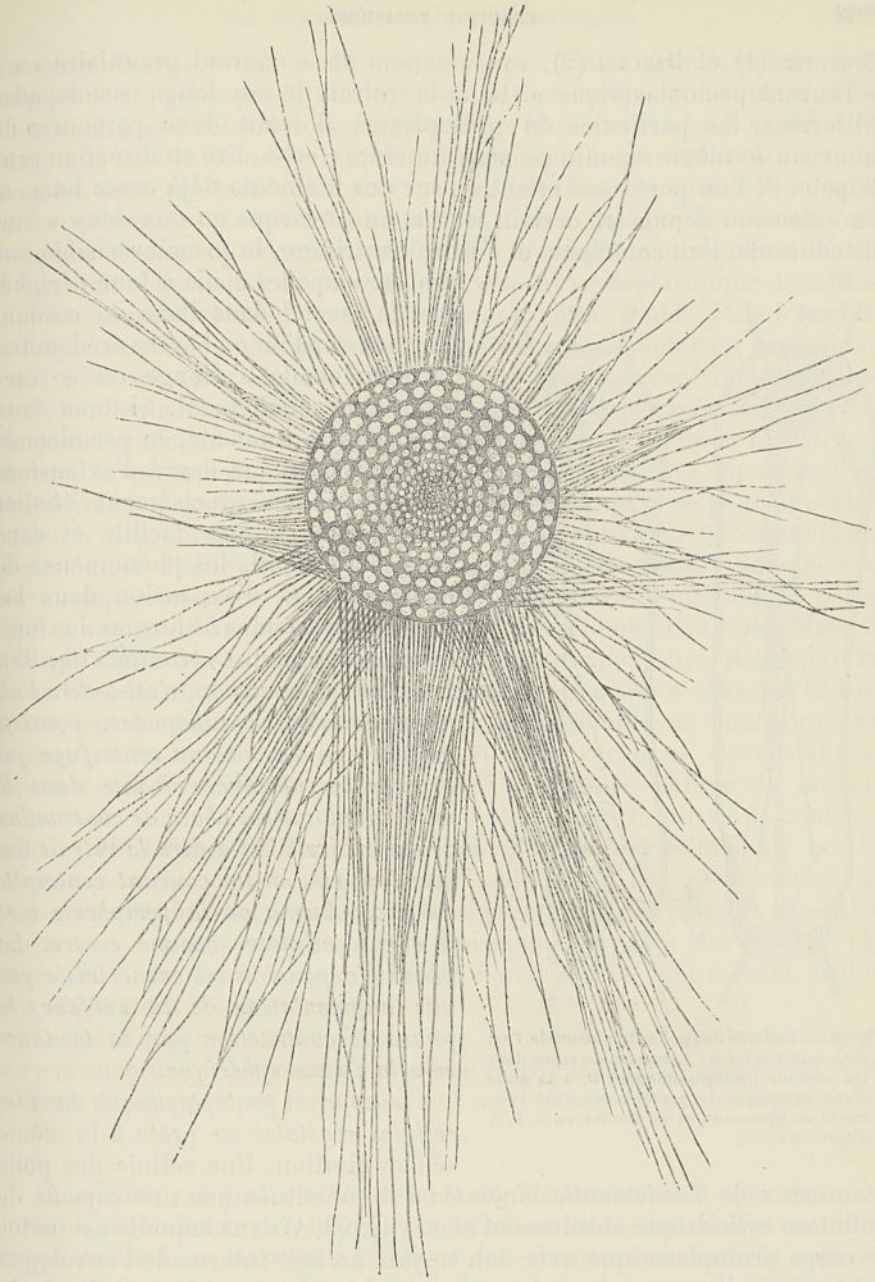


Fig. 98. — *Orbitolithes complanatus*, rhizopode de la mer Rouge (petit exemplaire grossi environ 40 fois; grandeur naturelle des exemplaires adultes, en moyenne 5^{mm}). Le corps protoplasmique central est inclus dans une capsule calcaire ronde, discoïde, qui consiste en innombrables loges, disposées essentiellement en anneaux concentriques. Le protoplasma de chaque loge contient un ou plusieurs noyaux. De la périphérie de la capsule calcaire sortent de nombreux filaments pseudopodiques fins et rectilignes qui, souvent pour les grands exemplaires, atteignent presque 20 millimètres de long, se ramifient plusieurs fois et s'anastomosent entre eux. Les pseudopodes montrent, dans son plus beau développement, le courant des granulations protoplasmiques.

SCHULTZE (1) et HAECKEL (2), sous le nom de « courant granulaire » ou « courant protoplasmique ». Dans le retrait de ces longs pseudopodes filiformes, les particules de protoplasma doivent donc parcourir de nouveau le même chemin en sens inverse, c'est-à-dire en direction centripète. Si l'on porte son attention sur des filaments déjà assez longs et en extension depuis un certain temps, on remarque en eux deux sortes de courants, l'un centripète et l'autre centrifuge, le premier visible sur

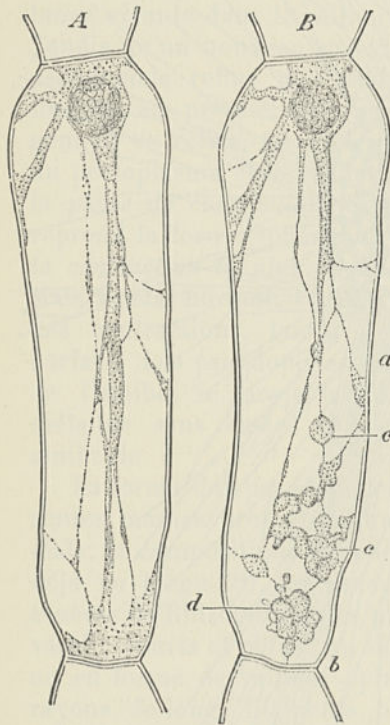


Fig. 99. — Cellules des poils staminaux de *Tradescantia virginica* : A, courant de repos dans les cordons protoplasmiques ; B, à la suite d'une excitation, le protoplasma s'est contracté en grumeaux et en boules en a, b, c, d'après KÜHNE.

les pseudopodes épais à leur périphérie, le second dans l'axe du cordon. Suivant que l'un ou l'autre prédomine, le pseudopode s'allonge ou se raccourcit graduellement. Si tous deux sont d'égale intensité, le pseudopode conserve le même degré d'extension. Nous pouvons précisément étudier avec la plus grande facilité et dans tous leurs détails les phénomènes de contraction et d'expansion dans les longs pseudopodes filiformes des foraminifères, comme *Orbitolithes* (fig. 98). La phase d'expansion, c'est-à-dire l'allongement des pseudopodes, consiste toujours en un courant centrifuge qui projette la substance vivante dans le milieu ambiant, la phase de contraction au contraire, c'est-à-dire le retrait des pseudopodes, en un courant centripète du protoplasma de la périphérie vers le corps cellulaire comme centre. La phase d'expansion est caractérisée par une augmentation de la surface, la phase de contraction par la tendance vers la forme sphérique.

Le courant protoplasmique dans les cellules végétales se prête à la même schématisation. Une cellule des poils

(1) MAX SCHULTZE : *Der Organismus der Polythalamien*. Leipzig, 1854.

(2) HAECKEL : *Die Radiolarien*. Berlin, 1862.

parcours. Dans ces trabécules, de même que dans l'utricule primordial, on peut voir qu'il se produit un courant protoplasmique constant, absolument analogue à celui des pseudopodes des Rhizopodes; les botanistes le désignent sous le nom de « circulation », lorsque le protoplasma s'écoule dans les diverses trabécules suivant des directions irrégulières et sans ordre particulier, et sous le nom de « rotation », lorsque le courant s'effectue constamment suivant une direction déterminée et régulière. Cette disposition correspondrait donc au mouvement protoplasmique d'un Rhizopode, comme Orbitolithes, à l'état ordinaire non troublé, chez lequel le protoplasma coule continuellement dans les pseudopodes en extension, aussi bien en direction centrifuge qu'en direction centripète, c'est-à-dire chez lequel les phases de contraction et d'expansion se contrebalancent. Seulement dans la cellule végétale, par suite de la répartition de tout le protoplasma en divers cordons anastomosés en réseau, il s'est formé un système si complexe de courants, qu'il ne peut plus être question à proprement parler de directions centripète et centrifuge, comme c'est d'ailleurs le cas également chez les grands Rhizopodes, par exemple chez les plasmodies de Myxomycètes, dont tout le corps s'est converti en un réseau de pseudopodes richement ramifié. Mais il est très facile au moyen d'excitants de faire apparaître nettement la phase de contraction. Celle-ci est caractérisée, comme chez les Rhizopodes, par le fait que le protoplasma se rassemble en boules qui se fusionnent les unes dans les autres, et, dans certaines circonstances, finissent par former une grosse masse grumeleuse autour du noyau. Nous avons donc ici une analogie complète avec la phase de contraction des Rhizopodes, où les pseudopodes se rétractent de manière que le corps prend un aspect plus ou moins sphérique. Les phénomènes du courant protoplasmique sont, par conséquent, dans les cellules végétales exactement les mêmes que chez les Rhizopodes, et déjà MAX SCHULTZE (1) a discuté d'une façon très approfondie l'analogie du mouvement protoplasmique dans les deux cas.

Le travail qui peut être fourni par le mouvement protoplasmique, n'a pas encore été déterminé jusqu'à présent; il semble cependant que la force développée par le mouvement amiboïde n'est guère importante.

* * *

Le *mouvement musculaire* est la forme de mouvement spécifique de l'organisme animal, par laquelle celui-ci se distingue d'une manière frappante de tous les végétaux. Tous les grossiers et rapides mouvements de masse du corps animal ou de ses divers organes, qui de tous les phénomènes vitaux donnent au plus haut point l'impression de la vie, si bien que le vulgaire attribue naïvement aux animaux une vie supérieure à celle des plantes et considère celles-ci comme étant plus

(1) MAX SCHULTZE : *Das Protoplasma der Rhizopoden und der Pflanzenzellen. Ein Beitrag zur Theorie der Zelle.* Leipzig, 1863.

rapprochées de la nature brute que les animaux, tous ces mouvements qui sautent aux yeux, reposent sur la contraction de fibres musculaires.

Vis-à-vis du mouvement protoplasmique amiboïde, le mouvement musculaire est caractérisé particulièrement par le fait qu'il est constamment *ordonné* dans l'espace, c'est-à-dire que les particules d'une fibre musculaire ne se déplacent que dans une direction unique et bien déterminée. On peut dire, il est vrai, que dans un long pseudopode filiforme

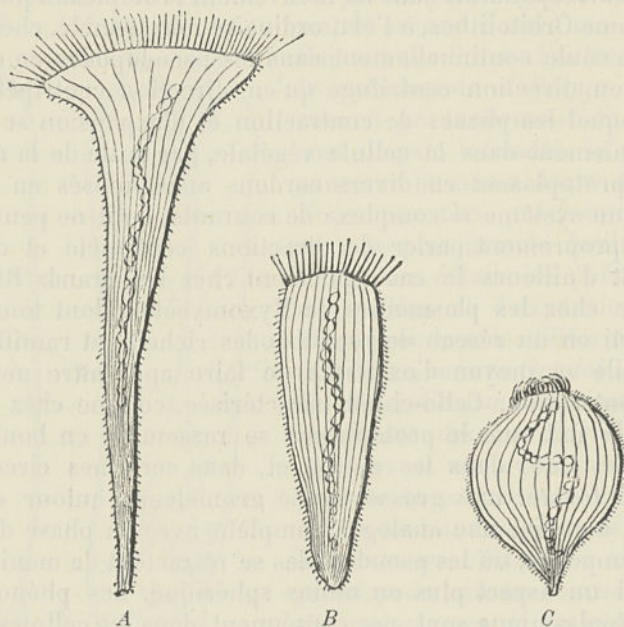


Fig. 100. — *Stentor caruleus*, infusoire cilié avec nombreuses fibrilles musculaires parallèles (*Myoïdes*) dans l'exoplasma : A, en extension ; B, en demi-contraction (chez l'animal nageant en liberté) ; C, en contraction complète.

et rectiligne, les particules se déplacent pareillement dans une direction déterminée; mais cette direction n'est pas persistante, car lorsque le pseudopode se retire, les particules se mélangent les unes aux autres et se dispersent dans toutes les directions possibles. Au contraire, les particules qui, dans une fibre musculaire, représentent le substratum des phénomènes de contraction, existent en tant que formations particulières et persistantes dans le reste du protoplasma cellulaire, et ne peuvent pas se mélanger avec lui. D'après les termes que nous avons coutume d'employer, la cellule musculaire prise dans sa totalité est une « fibre musculaire » et les stries particulières de la substance contractile différenciée sont les « fibrilles musculaires »; ces fibrilles sont disposées de la manière la plus variée dans le protoplasma des fibres musculaires que nous pouvons désigner brièvement avec ROLLETT sous le nom de « sarcoplasma », mais toutes sont ordonnées suivant la même

direction. Les « fibrilles » contractiles des fibres musculaires représentent donc des organoïdes particuliers et différenciés du protoplasma cellulaire.

D'après les différences de structure des fibrilles contractiles, nous distinguons deux groupes de fibres ou cellules musculaires : les *lisses* et les *striées*. Dans les fibres lisses, les fibrilles sont des filaments complètement homogènes, disposés parallèlement les uns aux autres dans le sarcoplasma, et offrant sur une coupe le même aspect en tous les points. Les fibres striées par contre contiennent des fibrilles qui sont partagées dans toute leur longueur en un grand nombre de segments tous semblables, mais de structure compliquée.

Les formes les plus simples des cellules musculaires lisses se rencontrent chez les infusoires. Beaucoup d'infusoires ciliés, comme par

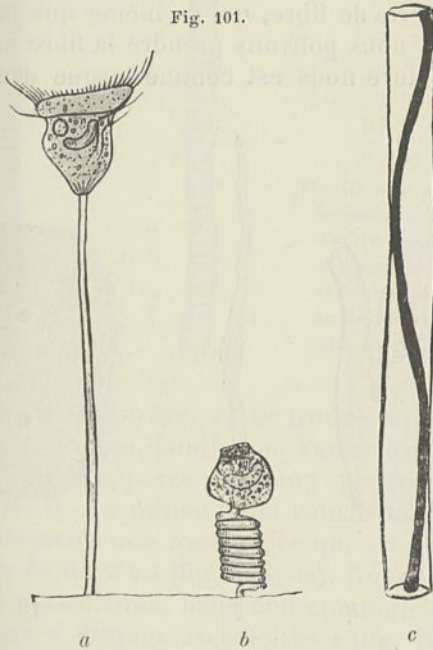


Fig. 101. — *Vorticella* : *a*, en extension; *b*, contractée (le filament musculaire du style ne se voit pas en *a* et *b*); *c*, gaine du style et son filament musculaire, à un fort grossissement.

Fig. 102.

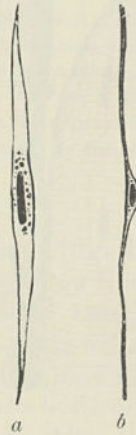


Fig. 102. — Fibres musculaires lisses : *a*, de la vessie de la grenouille; *b*, des muscles rétracteurs des bryozoaires d'eau douce.

exemple *Stentor*, représentent une cellule musculaire de cette sorte : dans la couche externe de leur corps protoplasmique se trouvent incluses des fibrilles musculaires lisses, dirigées à peu près parallèlement les unes aux autres, les « Myoïdes », ainsi qu'on les nomme (fig. 100). D'autres infusoires, et en première ligne l'élégante *Vorticelle* (fig. 101), ne possèdent qu'un seul filament musculaire lisse constitué par la réunion de plusieurs fibrilles; ce filament émane comme un

cordons épais du corps cellulaire, et il est entouré d'une gaine élastique à la face interne de laquelle il adhère en formant une spirale allongée; il sert à la cellule de pédicule pour sa fixation. Dans les cellules musculaires lisses qui s'agglomèrent pour former des tissus, la masse du corps protoplasmique se réduit considérablement vis-à-vis des fibrilles contractiles. Ou bien elle ne forme plus qu'une petite masse de sarcoplasma, entourée, avec son noyau, d'une longue enveloppe fusiforme de substance fibrillaire contractile, comme par exemple dans les cellules musculaires lisses de la vessie de la grenouille (fig. 102, *a*); ou bien elle est appliquée sous forme d'un petit corps cellulaire sur le côté et vers le milieu d'un faisceau de fibrilles contractiles, comme par exemple dans le muscle rétracteur des bryozoaires d'eau douce (fig. 102, *b*).

La structure des fibres musculaires striées est beaucoup plus compliquée. Comme type de cette sorte de fibre, qui de même que la fibre lisse présente plusieurs variétés, nous pouvons prendre la fibre musculaire des insectes dont la structure nous est connue jusque dans ses

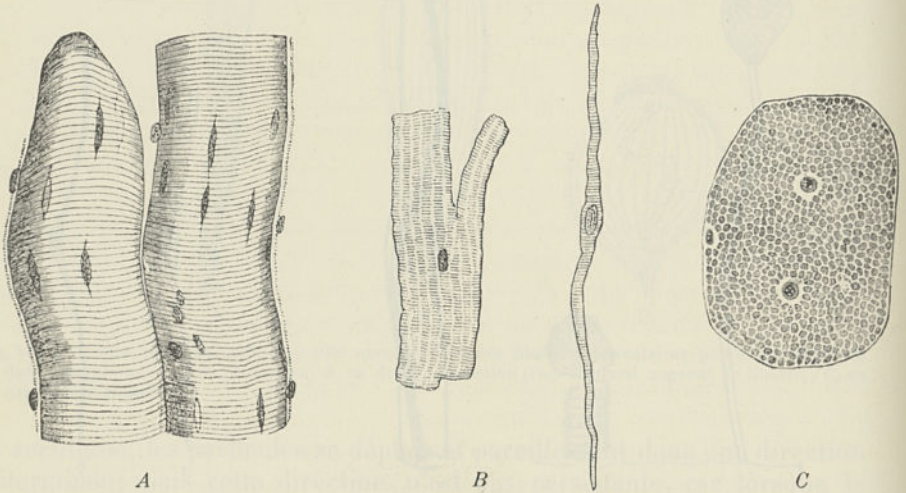


Fig. 103. — Fibres musculaires striées : *A*, deux fragments excisés de fibres musculaires (à gauche et en haut extrémité d'une fibre); on voit nettement la striation transversale, de même qu'un grand nombre de noyaux fusiformes. d'après SCHIEFFERDECKER; *B*, deux cellules musculaires striées, uninucléées du cœur, à gauche de l'homme, à droite de la grenouille, d'après DISSE; *C*, section transversale d'une fibre musculaire d'insecte; on peut y voir trois noyaux, et dans le sarcoplasma la coupe transversale d'innombrables fibrilles. D'après ROLLETT.

plus petits détails, grâce surtout aux recherches remarquables et approfondies de ENGELMANN et plus récemment à celles de ROLLETT. La fibre musculaire striée des insectes représente une longue cellule cylindrique mince, consistant en un *sarcoplasma*, limité extérieurement par une couche un peu plus dense, le *sarcolemme*, et contenant de nombreux noyaux allongés suivant la direction des fibres. Dans ce sarcoplasma, et

étendues parallèlement d'un bout à l'autre de la fibre, se trouvent les *fibrilles musculaires*, divisées en segments réguliers (fig. 104, A).

Si l'on examine les *segments musculaires* d'une fibrille à de forts grossissements, on constate qu'ils ont tous la même structure, c'est-à-dire que leurs parties constituantes élémentaires se présentent dans le même ordre pour chacun d'eux. Chaque segment est séparé des deux segments contigus par ce qu'on appelle le *disque intermédiaire* (fig. 104, z) et il contient deux substances différentes, dont l'une est à réfraction

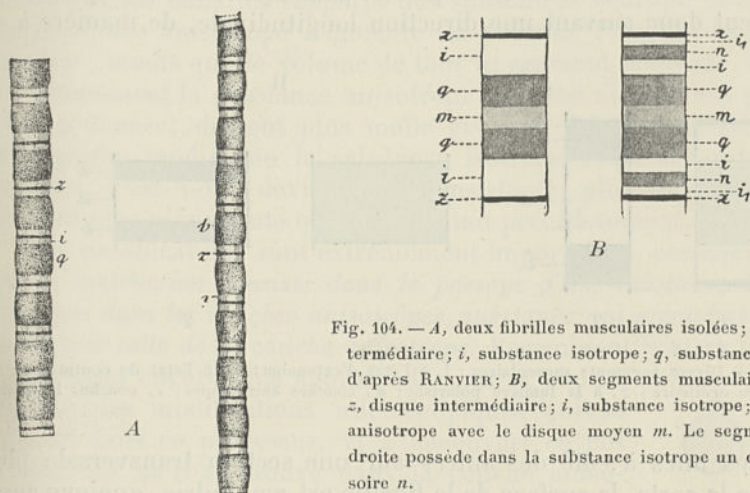


Fig. 104. — A, deux fibrilles musculaires isolées; z, disque intermédiaire; i, substance isotrope; q, substance anisotrope, d'après RANVIER; B, deux segments musculaires séparés; z, disque intermédiaire; i, substance isotrope; q, substance anisotrope avec le disque moyen m. Le segment figuré à droite possède dans la substance isotrope un disque accessoire n.

double ou *anisotrope*, et se trouve au milieu du segment (fig. 104 q, resp. $q + m + q$), tandis que l'autre est à réfraction simple ou *isotrope*, et se trouve séparée en deux portions par la substance anisotrope (fig. 104, i). Au milieu de la couche anisotrope apparaît, plus ou moins distinctement, une zone claire qui est désignée sous le nom de « disque moyen de HENSEN » (fig. 104, m). Nous trouvons enfin dans beaucoup de fibres musculaires, mais non comme élément constant de celles-ci, un ou deux « disques accessoires » (fig. 104, n) situés dans la substance isotrope. Comme parties constituantes générales du segment musculaire, nous n'avons à considérer que la couche anisotrope et les deux couches isotropes qui la limitent : la substance anisotrope est plus foncée, plus solide et plus fortement réfringente que la substance isotrope qui paraît plus aqueuse, plus claire, plus molle et moins réfringente. Dans chaque faisceau de fibrilles tous les segments semblables se trouvent sur le même plan transversal, en sorte que toute la fibre musculaire apparaît régulièrement « striée en travers » (fig. 103, A). Les fibres musculaires striées des animaux vertébrés atteignent souvent une longueur très considérable, quoiqu'elles ne représentent qu'une cellule unique poly-nucléée. Dans les longs muscles du squelette, chez l'homme par exemple,

elles dépassent un décimètre et chacune des fibrilles s'étend d'une extrémité à l'autre de la fibre.

Dans le *mouvement* des fibres musculaires lisses, aussi bien que dans celui des fibres striées, nous pouvons distinguer les mêmes phases que dans le mouvement amiboïde : la phase de contraction et la phase d'expansion. La *contraction* consiste en un raccourcissement et un épaississement des fibrilles, s'opérant sous forme d'une onde contractile qui se transporte, à partir de son point d'origine, sur toute la fibrille, jusqu'à ce que celle-ci soit raccourcie et épaissie dans son entier. Les particules se déplacent donc suivant une direction longitudinale, de manière à se

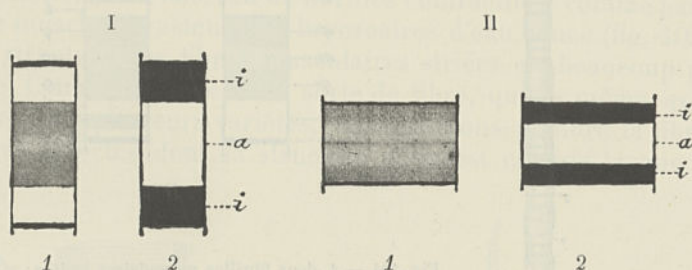


Fig. 105. — Divers segments musculaires : I, à l'état d'extension ; II, à l'état de contraction ; 1, à la lumière ordinaire ; 2, à la lumière polarisée ; *a*, couches anisotropes ; *i*, couches isotropes.

disposer les unes à côté des autres sur une section transversale plus grande. De la sorte, la surface de la fibrille est amoindrie, quoique aussi elle ne descende point jusqu'au minimum, c'est-à-dire jusqu'à la forme sphérique, comme c'est le cas pour les masses protoplasmiques nues. En s'opérant simultanément dans toutes les fibrilles de la cellule musculaire lisse et striée, la contraction produit aussi, cela va de soi, un raccourcissement et un épaississement de toute la fibre musculaire.

Lorsque la contraction s'accomplit très rapidement, comme par exemple dans les fibrilles des infusoires et des muscles striés, la fibre se raccourcit avec la promptitude de l'éclair, et nous avons alors une *secousse* dont nous ne pouvons avec les yeux suivre les diverses circonstances. Ainsi par exemple le style de la Vorticelle se contracte tout à coup brusquement et, par suite de la torsion en spirale du filament musculaire, se rassemble en une formation ayant l'aspect d'une vis, qui maintient la tête de la Vorticelle tout près de l'insertion du pédicule (fig. 101, *b*).

Par contre, les fibres musculaires lisses des tissus ne se contractent généralement que d'une manière très lente et ne montrent jamais de secousses aussi soudaines que dans les myoïdes des infusoires ou les muscles striés. Or, tandis que dans les fibrilles des muscles lisses on ne remarque pendant leur contraction aucune autre modification microscopique qu'un changement de forme, les fibrilles des muscles striés

montrent, pendant la phase contractile, des modifications de leur striation absolument caractéristiques et en rapport avec leur structure complexe. Considérons par exemple un segment musculaire pris isolément, nous y découvrons pendant la contraction les phénomènes suivants, très bien analysés pour la première fois par ENGELMANN (1) : chaque segment devient plus court et plus épais, ainsi qu'on devait nécessairement s'y attendre d'après le raccourcissement et l'épaississement de la fibrille entière. En même temps, apparaissent des modifications très remarquables dans les rapports des substances isotrope et anisotrope. La substance anisotrope augmente de volume, l'isotrope au contraire diminue, tandis que le volume de tout le segment demeure invariable. Simultanément la substance anisotrope qui était auparavant plus solide et plus foncée, devient plus molle et plus claire, c'est-à-dire moins réfringente, tandis que la substance isotrope subit des modifications inverses, c'est-à-dire devient plus consistante, plus foncée et par conséquent plus réfringente qu'elle ne l'était précédemment.

Ces modifications sont extrêmement importantes, car elles montrent que la contraction consiste dans le passage d'une substance des couches isotropes dans les couches anisotropes, substance qui précisément est plus fluide que celle de la couche anisotrope. Récemment SCHÄFER (2) a étudié d'une façon encore plus approfondie, par la photographie, les modifications microscopiques qui se passent dans ce processus, et a découvert ce fait intéressant qu'il se trouve dans la couche anisotrope des canalicules extrêmement fins dirigés suivant la direction de la fibre et parallèlement entre eux, jusqu'au voisinage de la strie intermédiaire de HENSEN (fig. 106), canalicules dans lesquels s'écoule la substance isotrope pendant la contraction, de telle sorte que leur lumière se dilate, et que tout le segment devient plus large et moins haut. Tout ce complexe de phénomènes se transporte alors avec une extrême rapidité, d'un segment musculaire sur le suivant, puis sur un autre et ainsi de suite, de sorte qu'une « onde de contraction » parcourt successivement, « métachroniquement », tous les éléments de la fibre musculaire jusqu'à ce que celle-ci soit complètement contractée.

La phase d'expansion des fibres musculaires lisses et striées montre

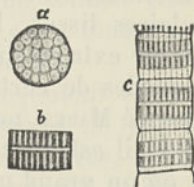


Fig. 106. — Segments musculaires des muscles de la guêpe avec les canalicules de la substance anisotrope; a, substance anisotrope vue en coupe; b, de profil; c, trois segments musculaires, d'après SCHÄFER.

(1) ENGELMANN : *Mikroskopische Untersuchungen über die quergestreifte Muskelsubstanz*. I et II. Dans : Pflüger's Archiv, vol. VII, 1873. — Du même : *Contractilität und Doppelbrechung*. Dans : Pflüger's Archiv, vol. XI, 1875. — Du même : *Neue Untersuchungen über die mikroskopischen Vorgänge bei der Muskelcontraction*. Dans : Pflüger's Archiv, vol. XVIII, 1878.

(2) E. A. SCHÄFER : *On the minute structure of the muscle-columns or sarcostyles which form the wing-muscles of insects. Preliminary note*. Dans : Proceedings of the Royal Society, vol. XLIX, 1891. — Du même : *On the structure of cross-striated muscle*. Dans : Monthly International Journal of Anatomy and Physiology, vol. VIII, 1891.

précisément l'inverse de tous les processus que nous observons pendant la contraction. Les fibrilles s'étendent de nouveau en devenant peu à peu plus longues et plus minces, à partir du point où l'onde de contraction avait pris antérieurement naissance, de sorte que maintenant une onde d'expansion en part et se propage sur toute la fibrille, jusqu'à ce que celle-ci soit en extension complète. Il se passe aussi dans chaque segment de la fibre musculaire striée les modifications inverses de la phase contractile. Le segment devient plus long et plus mince, la substance anisotrope diminue de volume et devient plus foncée, plus consistante et plus réfringente, tandis que la substance isotrope augmente de volume et devient plus claire, plus molle et moins réfringente, jusqu'à ce que l'état de repos se soit rétabli. *Dans l'expansion de la fibre musculaire striée, la substance de consistance plus fluide repasse donc des couches anisotropes dans les couches isotropes.*

Les fibres musculaires lisses, de même que les striées, sont, dans les états cellulaires, réunies en tissus, les muscles; et partout où doivent être produits des effets de force et des mouvements rapides et répétés, nous voyons les muscles composés de fibres striées, comme par exemple les muscles du squelette et le cœur, tandis que les mouvements lents et graduels des organes soustraits à l'empire de la volonté, comme l'estomac, l'intestin, la vessie, etc., reposent sur l'activité de fibres musculaires lisses. La rapidité de la contraction musculaire atteint une valeur extrêmement élevée et vraiment surprenante dans les muscles des ailes de certains insectes, comme les mouches, qui, ainsi que l'a montré MAREY, peuvent exécuter de 300 à 400 contractions par seconde. Enfin il est clair que l'effet moteur produit devra être très considérable là où un grand nombre de fibres musculaires seront réunies pour composer un muscle. Effectivement nous voyons des muscles relativement petits fournir une énorme quantité d'énergie. Ainsi un muscle aussi petit que le gastrocnémien d'une grenouille, qui mesure à peine un centimètre de diamètre dans sa plus grande épaisseur, peut, d'après les observations de ROSENTHAL, soulever un poids de plus d'un kilogramme. Et le travail fourni par le muscle cardiaque, toujours en activité, est vraiment énorme. ZUNTZ (1) a calculé que le cœur d'un homme, battant normalement, fournit en un jour un travail d'environ 20.000 kilogrammètres, c'est-à-dire un travail qui suffirait à élever un poids de 20.000 kilogrammes à un mètre de hauteur. Tel est le travail du cœur pendant *un seul jour!* Il est facile de calculer d'après cela, quel travail colossal exécute le cœur pendant toute une vie humaine. *Le muscle est la machine la plus parfaite que nous connaissions.*

* * *

Le *mouvement vibratile* enfin est non moins largement répandu que les deux autres formes de phénomènes de contraction. L'infusoire, qui

(1) ZUNTZ dans : Berliner klinische Wochenschrift, 20^e année, 1892, p. 367.

nage avec vivacité dans les flaques d'eau, se meut grâce aux battements de cils ou fouets vibratiles. Le spermatozoïde qui dans la fécondation va à la recherche de l'ovule pour le féconder, progresse par les oscillations de son flagellum. Les cellules de l'épithélium vibratile qui tapissent la muqueuse de notre trachée, en entretiennent la propreté, en chassent les corps étrangers qui y pénètrent dans un faux mouvement de déglutition et les repoussent au dehors grâce aux battements rythmiques de leurs cils. Mais en outre les infusoires ciliés forment une multitude innombrable; les spermatozoïdes flagellés sont largement répandus dans le règne végétal et le règne animal, et c'est à peine s'il est un groupe d'animaux dont le corps ne soit en quelque endroit pourvu d'un épithélium à cils vibratiles.

De même que le mouvement musculaire, le mouvement vibratile est aussi un mouvement très bien réglé, c'est-à-dire que les particules mobiles se déplacent dans une direction parfaitement déterminée. C'est ce qui est rendu possible par le fait que les éléments contractiles se sont développés, de même que dans la cellule musculaire, en différenciations persistantes du protoplasma cellulaire, et ici sous forme de prolongements piliformes ou ciliés. Suivant que la cellule possède un ou plusieurs longs prolongements, ou bien un grand nombre de cils courts, on parle de *cellules flagellées* (fig. 107 C, D, E) ou de *cellules ciliées* (fig. 107 A, B). C'est dans les oscillations régulières de ces « fouets » ou « cils » que consiste le phénomène du mouvement vibratile.

Les circonstances les plus caractéristiques du mouvement vibratile sont les suivantes. Contrairement à la plupart des formes de mouvement musculaire qui, à quelques exceptions près (infusoires, muscle cardiaque), ne se produisent que sous une impulsion externe venue du système nerveux, le mouvement vibratile est un *mouvement automatique*; en d'autres termes, les impulsions pour l'activité des cils vibratiles naissent dans la cellule ciliée elle-même, et on ne connaît pas un seul cas où le mouvement vibratile soit d'une manière quelconque sous l'influence du système nerveux. Il a été établi par une série de vivisections (1), que la cause du mouvement a son siège dans le *protoplasma* du corps cellulaire; car les cils vibratiles isolés, quand ils ne possèdent plus du tout de protoplasma à leur base, demeurent complètement immobiles. En outre, dans la plupart des cas, le mouvement vibratile se fait remarquer par son *rythme*; car, à part quelques infusoires ciliés et flagellés, les cils vibratiles battent toujours à intervalles réguliers, du moins quand ils sont en pleine activité. Les battements ne deviennent irréguliers que dans le passage à l'état de repos ou bien sous l'influence de facteurs extérieurs. Une troisième circonstance enfin qui, il est vrai, n'entre en ligne de compte que pour les cellules munies d'un grand nombre de cils, consiste dans la *Métachronie* du mouvement vibratile.

(1) VERWORN : *Studien zur Physiologie der Flimmerbewegung*. Dans : Pflüger's Archiv für die gesammte Physiologie, vol. XLVIII, 1890.

Dans une série de cils vibratiles, tous les cils battent, en commençant par une extrémité, d'après le même rythme et suivant la même

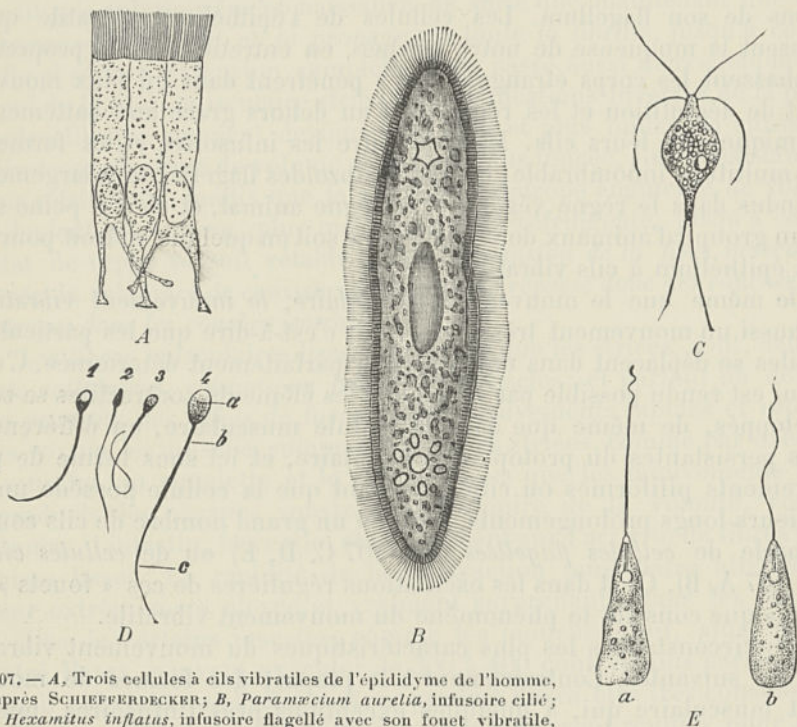


Fig. 107. — A, Trois cellules à cils vibratiles de l'épididyme de l'homme, d'après SCHIEFFERDECKER; B, *Paramacium aurelia*, infusoire cilié; C, *Hexamitus inflatus*, infusoire flagellé avec son fouet vibratile, d'après STEIN; D, spermatozoïdes de l'homme; a, tête; b, c, flagellum, d'après STÖHR; E, *Peranema*, infusoire flagellé; a, battements faibles; b, battements forts de son fouet vibratile.

succession, de telle sorte que le battement du premier cil est suivi d'un battement du deuxième, puis du troisième, du quatrième, etc. Jamais un cil ne bat spontanément en dehors de la série, jamais il n'exécute un mouvement avant que le cil précédent dans la série ne soit lui-même entré en mouvement. Par contre, il commence toujours à se mouvoir aussitôt après que le mouvement du cil précédent a débuté et



Fig. 108. — Mouvement vibratile d'une rangée de cils vue de profil.

avant qu'il ne soit achevé. Il arrive ainsi qu'en remontant des derniers cils d'une série vers les premiers, tout cil supérieur est en avance sur son inférieur immédiat d'une faible fraction de mouvement (fig. 108). Le cil le plus supérieur donne donc le signal pour tous les autres : s'il

est au repos, les autres sont aussi immobiles ; s'il bat, les autres battent aussi après lui ; et cela s'applique non seulement aux cils des cellules isolées mais aussi à ceux de toutes les cellules rangées les unes à côté des autres pour former un épithélium vibratile. Il en résulte un mouvement extrêmement gracieux et régulier qui a déjà captivé plus d'un observateur, et qui donne l'impression d'une ondulation passant sur la série des cils comme sur les épis d'un champ de blé inclinés sous le souffle du vent ; c'est-à-dire que lorsque les cils sont rangés en plusieurs séries parallèles, ceux qui se trouvent côte à côte, suivant la direction transversale des séries, battent synchroniquement, de même que dans une fibre musculaire les fibrilles parallèles qui la composent se contractent aussi simultanément.

Pour étudier dans ses diverses phases le mouvement d'un cil vibratile pris isolément, le meilleur objet dont nous puissions nous servir, se trouve dans les palettes natatoires des Cténo-phores. Le corps de ces merveilleux animaux qui consiste en une gelée molle et transparente, possède huit bandes ou « côtes » qui courent d'un pôle à l'autre (fig 109) ; et ces côtes sont formées d'une série de palettes imbriquées comme les tuiles d'un toit, les « palettes natatoires ». Chaque palette natatoire a environ 2 millimètres de long et consiste en un grand nombre de cils cimentés ensemble qui appartiennent aux cellules ciliées sous-jacentes des côtes. En raison de leurs dimensions extraordinaires, en raison aussi de l'extrême simplicité de leur disposition en une seule série, et enfin grâce à la lenteur du rythme de leurs battements, ces palettes natatoires se prêtent mieux que tout autre objet à l'observation et à l'expérimentation.

Les palettes résultent, il est vrai, comme nous l'avons dit, de la réunion de plusieurs cils, mais il est facile de comprendre que chaque cil exécute exactement le même mouvement que la palette tout entière ; de sorte que nous pouvons rapporter directement les mouvements de cette dernière aux cils pris isolément ; et il nous est possible, en raison de la grandeur de l'objet, de faire nos observations à l'œil nu ou à l'aide d'une simple loupe. Nous voyons alors, si nous considérons une palette de profil, qu'elle est appliquée à plat contre le corps, et cela de manière à former deux courbures, une plus forte, de petit rayon, immédiatement au-dessus de sa base, et une plus faible de plus grand rayon et de sens opposé dans sa moitié supérieure (fig. 110, a). C'est là la position de repos. Lorsque maintenant la palette exécute un battement, la courbure inférieure se redresse complètement, en commençant par

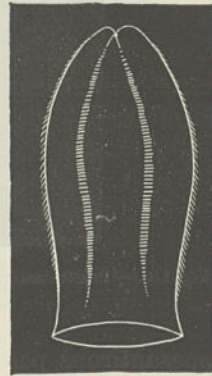


Fig. 109. — *Beroë ovata*, cténo-phore, en grandeur naturelle. Des huit côtes ou palettes natatoires, allant du pôle supérieur (sensitif) au pôle inférieur (buccal), on n'a représenté ici que les quatre séries d'un seul côté, deux vues de face et deux de côté.

la base du cil et va même jusqu'à se transformer en une légère courbure de sens inverse. Dans la position extrême de son mouvement oscillatoire, la palette se dresse toute droite avec une légère incurvation vers le côté opposé à l'inflexion primitive. Ainsi se trouve accomplie la phase progressive du battement. Suit maintenant la phase régressive pendant laquelle la palette revient à sa position de repos : la courbure primitive voisine de la base d'implantation se rétablit peu à peu et la palette s'applique de nouveau contre le corps. La phase régressive s'accomplit beaucoup plus lentement que la progressive. Par là et grâce à l'incurvation supérieure, sur l'importance spéciale de laquelle nous ne nous

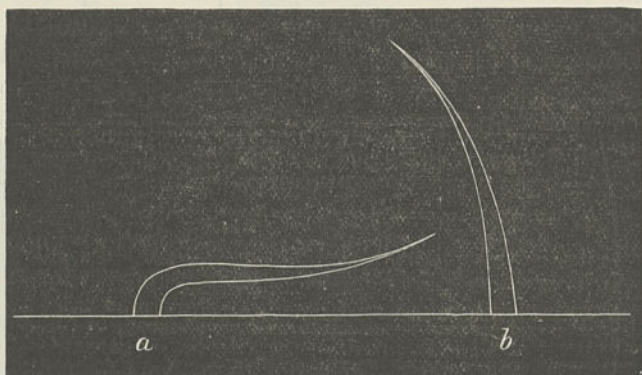


Fig. 110. — Palette natatoire de *Beroë* vue de profil; *a*, à l'état de repos; *b*, dans la position extrême de battement.

appesantirions pas autrement, il peut se faire que l'effet moteur de la phase progressive ne soit pas annulé par la phase régressive, sans quoi l'animal demeurerait toujours à la même place et ne saurait se mouvoir.

Chez les infusoires on peut suivre sous le microscope le mouvement de chaque cil, lorsqu'on en ralentit les battements en plaçant l'animal dans un milieu d'une certaine consistance, par exemple dans une solution de gélatine. On peut ainsi faire varier la position de repos, à partir de laquelle le cil exécute ses mouvements oscillatoires. Parfois le cil vient s'appliquer tout contre le corps, d'autres fois il demeure perpendiculaire à sa surface, de sorte qu'on peut de cette façon graduer très finement l'amplitude de l'oscillation et du même coup l'intensité du mouvement communiqué (fig. 111).

De la modification de forme éprouvée par le cil dans son mouvement oscillatoire, il résulte que, lors de la phase progressive, il se produit une contraction partant de la base et affectant le côté correspondant à la direction du battement; car une simple mensuration montre que ce côté-là se raccourcit lorsque le cil atteint sa position extrême d'incurvation. En même temps, le côté opposé est étiré passivement, et doit

par conséquent s'allonger en vertu de simples lois mécaniques. Dans la phase régressive du battement, le côté contracté se relâche, et le cil s'incurve en sens inverse et revient à sa position de repos, par suite de l'élasticité du côté étiré. *La phase progressive est donc la phase de contraction, la régressive la phase d'expansion pour le cil vibratile. Le jeu du mouvement vibratile se réalise par l'alternance rythmique de ces deux phases.*

Mais toutes les espèces de cils vibratiles n'oscillent pas dans un seul plan, comme ceux des palettes natatoires des Cténophores. Beaucoup de cils, en particulier certains flagella, décrivent des trajets compliqués,

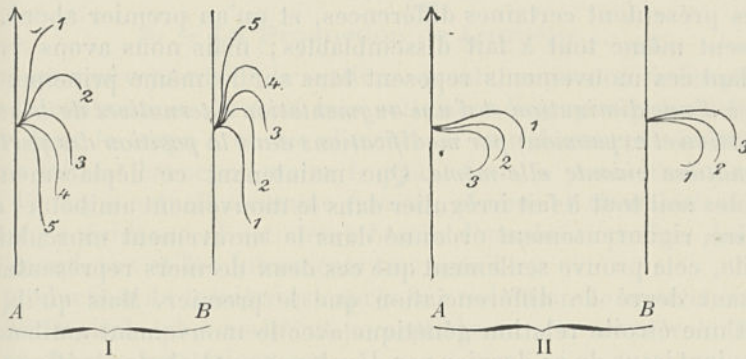


Fig. 111. — Mouvement d'un cil vibratile d'un infusoire cilié (*Urostyla grandis*, cil marginal), à partir de deux positions de repos différentes I et II. A, phase progressive; B, phase régressive du mouvement décomposé en plusieurs moments successifs. La pointe de la flèche indique la direction du mouvement de progression imprimé au corps de l'infusoire par le battement du cil.

en forme d'entonnoir, en spirale, en coup de fouet, et les premiers physiologistes ont, pour ce motif, distingué plusieurs formes de mouvement vibratile. Mais, quel que soit le mode d'oscillation des différents cils, il repose toujours sur le même principe, savoir *qu'un des côtés se contracte à partir du corps cellulaire, et étire le côté opposé, tandis que ce dernier dans la phase d'expansion, ramène le cil à sa position de repos en vertu de son élasticité.* Suivant la position réciproque de la substance contractile et de la substance qui se laisse passivement étirer, il en résulte une oscillation dans un seul plan ou un mouvement de forme plus complexe.

Le travail effectué par le mouvement vibratile est notablement inférieur à celui du mouvement musculaire. ENGELMANN, BOWDITCH et d'autres en ont calculé la valeur pour les épithéliums vibratiles, et récemment JENSEN (1) a même mesuré la force des cils sur une cellule unique, sur un infusoire, la *Paramecie* qui est si bien appropriée aux recherches les plus variées. Il a trouvé qu'une paramecie, mesurant

(1) P. JENSEN : *Die absolute Kraft einer Flimmerzelle.* Dans : Pflüger's Archiv für die gesammte Physiologie, vol. LIV, 1893.

environ 0,025 millimètres de longueur, est capable de soulever un poids de 0,00158 mgr., c'est-à-dire à peu près neuf fois son propre poids.

* * *

On a parfois exprimé l'opinion que le mouvement amiboïde n'aurait rien de commun avec le mouvement musculaire, et celui-ci, rien de commun avec le mouvement vibratile, que tous les trois seraient des formes de mouvement entièrement différentes. Le court aperçu que nous venons d'en donner suffit déjà pour nous convaincre que ces trois formes du mouvement de contraction constituent vis-à-vis de tous les autres modes de mouvement, un groupe parfaitement solidaire. Il est vrai qu'elles présentent certaines différences, et qu'au premier abord, elles paraissent même tout à fait dissemblables; mais nous avons vu que cependant ces mouvements reposent tous sur le même principe, *sur le principe d'une diminution et d'une augmentation alternatives de la surface (contraction et expansion) par modifications dans la position des particules de la matière vivante elle-même*. Que maintenant ce déplacement des particules soit tout à fait irrégulier dans le mouvement amiboïde, et, au contraire, rigoureusement ordonné dans le mouvement musculaire et vibratile, cela prouve seulement que ces deux derniers représentent un plus haut degré de différenciation que le premier. Mais qu'ils présentent une étroite relation génétique avec le mouvement amiboïde, et qu'ils soient issus de ce dernier par développement phylogénétique, c'est aussi ce que prouvent de nombreux cas de transition entre le mouvement amiboïde et le mouvement musculaire d'une part, et entre le mouvement amiboïde et le mouvement vibratile d'autre part. D'un côté, ENGELMANN (1) a découvert des Rhizopodes (*Acanthocystis*) dont les pseudopodes filiformes, droits et sans ramifications étaient capables de se contracter avec une extrême rapidité, suivant leur grand axe, et dont une fibre musculaire lisse ne différait que par sa différenciation persistante, de sorte qu'il a pu, avec raison, leur donner le nom de *myopodes*; d'un autre côté, on a observé plusieurs fois des cas où des pseudopodes filiformes de cellules amiboïdes exécutaient des oscillations pendulaires, au début irrégulières et lentes, plus tard rythmiques, jusqu'à ce qu'ils se fussent développés en véritables cils vibratiles persistants. Si l'observation attentive des particularités de ces divers phénomènes de contraction ne prouvait pas déjà suffisamment à elle seule, l'identité de leur principe et leur parenté vis-à-vis de tous les autres modes de mouvement, on n'aurait plus besoin d'aucune autre preuve pour mettre hors de doute leurs connexions génétiques, après les derniers faits dont il vient d'être question.

Les phénomènes de contraction de la substance vivante suivent

(1) ENGELMANN : *Ueber den faserigen Bau der contractilen Substanzen, mit besonderer Berücksichtigung der glatten und doppelt schräggestreiften Muskelfasern*. Dans : Pflüger's Archiv für die gesammte Physiologie, vol. XXV, 4881.

partout le même principe. Soit que la matière vivante rampe çà et là comme une *amibe* sur les feuilles pourries d'une flaque d'eau, soit qu'elle pénètre comme *globules blancs* du sang à travers les lacunes des tissus, soit qu'elle circule en tant que réseau protoplasmique dans la capsule de cellulose d'une *cellule végétale*, soit qu'elle accomplisse comme *fibre musculaire* les contractions infatigables du cœur, soit qu'enfin, sous forme d'épithélium à *cils vibratiles*, elle transporte l'ovule à travers l'oviducte jusque dans l'utérus pour le livrer à la fécondation, partout, nous sommes en présence du même phénomène : *la contraction et l'expansion alternatives de la matière vivante par transposition réciproque de ses particules.*

2. — La Production de Lumière.

Dans les mouvements de la matière vivante, surtout dans les phénomènes de contraction, on voit très nettement l'énergie potentielle introduite dans le corps avec les aliments se transformer en force vive. Le même fait est beaucoup moins frappant dans la production d'autres formes d'énergie actuelle, comme *lumière, chaleur et électricité*, et pour le mettre en évidence, il est même besoin d'employer parfois des méthodes complexes et des instruments très sensibles.

La production de lumière est après la production de mouvement, la forme d'énergie la plus aisément perceptible, et elle a exercé de tout temps un charme mystérieux sur les observateurs. Elle offre en effet un attrait extraordinaire, lorsque par une chaude et calme soirée d'été la mer s'éclaire de lueurs claires et jaunâtres à chaque coup de rame, ou qu'au printemps, par une nuit tiède des contrées méridionales, la campagne se remplit de milliers d'étincelles qui brillent silencieusement, puis disparaissent, et décrivent dans l'air leurs cercles magiques.

La phosphorescence de la substance vivante est largement répandue dans tout le règne organique. Il est surtout remarquable de voir que cette propriété est précisément dévolue à presque tous les animaux pélagiques au corps mou et transparent comme du verre, qui peuplent les couches supérieures de la mer et y flottent en formant ce qu'on a appelé le *plancton*. Ce fait permet de supposer que la phosphorescence est peut-être une propriété vitale beaucoup plus répandue que nous ne le savons, mais

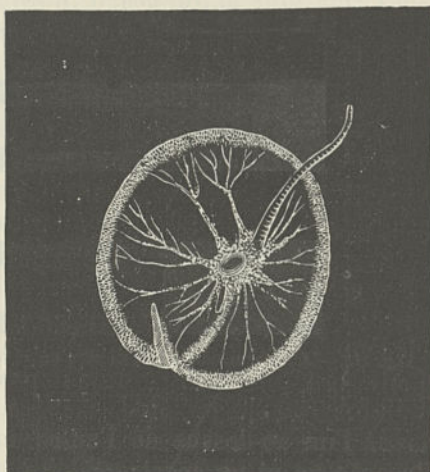


Fig. 112. — *Noctiluca miliaris*, flagellate pélagique brillant à la suite d'une excitation.

que la lumière n'est point visible à cause de l'opacité des organismes ou parce qu'elle est trop faible pour traverser les couches épaisses du corps; il n'est même pas impossible que dans notre propre corps certaines cellules produisent de la lumière. Sans doute, dans la plupart des cas, comme chez les insectes lumineux, il se peut que la phosphorescence soit une particularité développée par sélection, qui possède une importance spéciale pour la vie de l'individu. Telle doit être aussi sa signification chez les animaux pélagiques; car ceux-ci, le plus souvent, ne se mettent à briller subitement que sous l'influence d'une excitation, d'où l'on peut supposer que la phosphorescence leur sert de moyen de défense pour effrayer leurs ennemis.

La phosphorescence spontanée est beaucoup moins répandue. On la rencontre particulièrement chez certaines bactéries qui vivent sur les cadavres putréfiés des poissons de mer ou sur la viande pourrie (*Bacterium phosphorescens*), chez des champignons (*Agaricus*) et chez quelques insectes (*Elater*, *Lampyris*, etc.).

Relativement à la nature de la lumière, il a été exécuté de nombreuses recherches, en particulier par PANCERI et SECCHI sur des Salpes (*Pyrosoma*), par MOSELY sur des Cœlentérés habitant les grands fonds (*Alcyonaires*) et plus récemment par LANGLEY et VERY (1) sur l'insecte phosphorescent *Pyrophorus noctilucus*. Pour comparer la lumière des insectes phosphorescents avec la lumière solaire, LANGLEY et VERY proje-

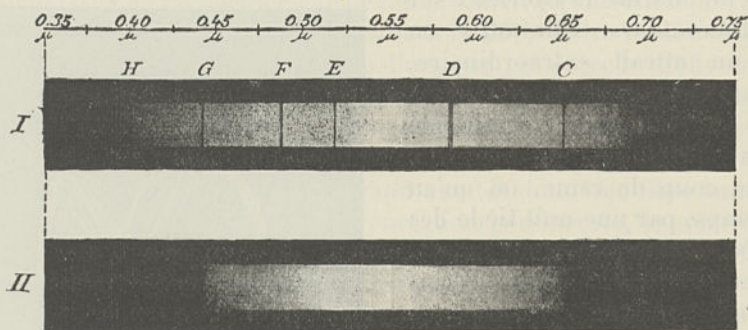


Fig. 113. — I, spectre solaire; II, spectre de la lumière du *pyrophorus noctilucus*, d'après LANGLEY et VERY.

tèrent l'un au-dessus de l'autre un spectre fourni par la lumière du *Pyrophorus* et un spectre solaire (fig. 113). Ils constatèrent qu'à égale intensité des deux sortes de lumière, le spectre solaire était plus étendu que celui du *Pyrophorus* tant vers le violet que vers le rouge, mais que par contre la lumière de l'insecte était plus intense dans le vert que la lumière solaire.

On comprend facilement qu'un phénomène si singulier ait tout parti-

(1) LANGLEY et VERY : *On the cheapest form of light, from studies at the Alleghany Observatory*. Dans : *American Journal of science*, 3^e série, vol. XL, 1890.

culièrement captivé l'attention des investigateurs, et il n'est pas étonnant que l'étude de la phosphorescence ait fait naître une littérature extrêmement riche. PFLÜGER (1) a rassemblé sur ce sujet une série de données physiologiques intéressantes. Les hypothèses les plus diverses ont été émises sur la cause de la phosphorescence des organismes. Il y a surtout une opinion très répandue dans le vulgaire et qui a joui autrefois d'un grand crédit, c'est que la luminosité des organismes reposerait sur la présence du phosphore dont la douce clarté semble offrir avec elle une certaine analogie. Mais des recherches précises ont démontré qu'elle n'a absolument aucun rapport avec le phosphore. Cela découle déjà entre autres de ce fait que la luminosité dépend de la *vie* de la cellule. Nous pouvons déjà observer cette propriété sur la cellule isolée, que ce soit une cellule à vie libre, comme une bactérie, un infusoire, un radiolaire, ou une cellule de tissu d'un organisme animal ou végétal complexe. Mais toujours il s'agit de la *cellule vivante*. Seule la cellule bactérienne *vivante* luit et fait briller d'une lumière mystérieuse la chair putréfiée des poissons de mer, en s'y développant par millions d'individus; seules les cellules vivantes des infusoires et des radiolaires luisent et déterminent par leur multitude innombrable le scintillement magique de la mer; et ce n'est que lorsqu'ils sont *vivants* que les tissus des animaux marins et terrestres les plus variés, brillent d'une lumière intense pendant les nuits d'été. Partout, dans tout le règne organique, la luminosité est liée à la vie de la cellule, bien que cependant chez certains animaux, comme la *Pholade dactyle*, ainsi que l'a montré R. DUBOIS (2), la substance phosphorescente puisse être isolée du corps en tant que produit cellulaire, sans perdre immédiatement son pouvoir lumineux. *En tous cas, la substance lumineuse des organismes phosphorescents est un produit des échanges de matières de la cellule vivante*. Or le phosphore est un poison énergétique pour toute substance vivante; il serait donc impossible que sa présence à l'état libre, c'est-à-dire à l'état où il luit, fût compatible avec la vie de la cellule. Effectivement on n'a jamais trouvé chez aucun animal phosphorescent une trace de phosphore libre ou de combinaisons phosphorées lumineuses.

Nous pouvons toutefois avancer avec certitude que la luminosité de la substance vivante est liée, comme pour le phosphore, à une oxydation lente. C'est ce qui ressort principalement du fait que cette propriété ne se maintient qu'en présence de l'oxygène, qu'elle cesse lorsque l'oxygène vient à faire défaut, pour reparaître par un nouvel apport de ce gaz. En outre FABRE (3) a trouvé que le champignon *agaric phosphorescent* produit, pendant qu'il brille, davantage d'acide carbonique que lorsqu'il ne

(1) PFLÜGER : *Ueber die physiologische Verbrennung in den lebendigen Organismen*. Dans : Pflüger's Archiv, vol. X, 1875. — Du même : *Ueber die Phosphorescenz verwesender Organismen*. Dans : Pflüger's Archiv, vol. XI, 1875.

(2) RAPHAEL DUBOIS : *Anatomie et physiologie comparées de la Pholade dactyle*. Dans : Annales de l'Université de Lyon, tome II, 1892.

(3) FABRE dans : Comptes rendus XLI, p. 1245.

luit pas. A cela enfin vient s'ajouter ici ce que MAX SCHULTZE (1) a observé sur les cellules des organes phosphorescents du ver luisant, à savoir, que les cellules lumineuses sont toujours en étroites relations avec les tubes qui servent à la respiration, les « trachées », et que lorsqu'on les traite par l'acide osmique elles enlèvent l'oxygène à ce dernier, ce qui au microscope se reconnaît à la formation d'un précipité noir.

Les cellules lumineuses consomment donc énergiquement l'oxygène. Aussi est-ce avec juste raison que PFLÜGER a dit : « Ici, dans le spectacle merveilleux de la phosphorescence animale, la Nature nous a donné un exemple qui nous montre où brûle ce flambeau que nous nommons la Vie. » « Ce n'est certainement pas un cas rare ou exceptionnel, mais bien seulement une manifestation spéciale de cette loi générale *que toutes les cellules sont continuellement en combustion*, quoique aussi nos yeux soient incapables d'en voir la lumière. »

Mais pour ce qui concerne les processus spéciaux d'oxydation auxquels est liée la phosphorescence des organismes, c'est à peine si jusqu'à présent nous pouvons en dire quelque chose de certain, en raison de l'imperfection de nos connaissances sur le chimisme des échanges de matières. Ce sont les belles recherches de RADZISZEWSKI (2) qui ont répandu le plus de lumière sur ce processus. RADZISZEWSKI a étudié d'une manière approfondie les conditions dans lesquelles des substances chimiques montrent des phénomènes de phosphorescence, et il a trouvé *que toute une série de corps organiques luisent, lorsqu'ils se combinent lentement à l'oxygène actif en solution alcaline*. On trouve surtout parmi ces corps beaucoup de graisses, des huiles essentielles, des hydrocarbures et des alcools. Pour beaucoup d'entre eux la phosphorescence apparaît déjà à la température ordinaire, pour d'autres seulement sous l'action de la chaleur. Si l'on ajoute par exemple dans un verre à réactifs de l'acide oléique à une solution alcoolique de potasse, on remarque à l'obscurité une lueur fugitive au moment de la dissolution. Si alors, après que la lueur a disparu, on fait tomber dans le liquide une goutte d'eau oxygénée, on voit la goutte tombant au fond du verre, tracer sur la paroi une bande lumineuse brillante, parce qu'elle a apporté de l'oxygène actif à l'acide oléique. Le même phénomène apparaît encore plus nettement lorsqu'on dissout l'acide oléique dans du toluol pur, qui est également un corps capable de devenir phosphorescent, et qu'on y projette ensuite un morceau de potasse ou de soude. L'intensité de la lueur peut toujours être renforcée par agitation, parce que celle-ci augmente encore les points de contact entre les atomes d'oxygène libre et les molécules du corps phosphorescent. Si par exemple on introduit dans un matras de verre un mélange composé de parties égales de toluol

(1) MAX SCHULTZE : *Zur Kenntniss der Leuchtorgane von Lampyris splendidula*. Dans : *Archiv für mikroskopische Anatomie*, vol. I.

(2) RADZISZEWSKI : *Ueber die Phosphorescenz der organischen und organisirten Körper*. Dans : *Liebig's Annalen der Chemie*, vol. CCHL, 1880.

pur et d'huile de foie de morue (laquelle contient toujours, en outre de l'acide oléique, des atomes d'oxygène libre), qu'on projette dans le mélange quelques fragments de potasse ou de soude, puis qu'on chauffe doucement le tout, on ne voit tout d'abord dans l'obscurité aucune lueur. Mais si l'on imprime seulement une légère secousse au contenu du ballon, on aperçoit « aussitôt une belle lumière traversant toute la masse comme un éclair ».

Il est extrêmement vraisemblable que dans la phosphorescence de la substance vivante il s'agit aussi de phénomènes analogues. Des graisses, des huiles, etc., sont largement répandues dans la matière vivante et PANCERI admet, pour certains poissons de mer phosphorescents, que c'est la graisse fluide qui est le corps lumineux. Des substances à réaction alcaline se rencontrent également partout dans la matière vivante, et enfin puisque nous savons que la phosphorescence des organismes est intimement liée à des processus d'oxydation, nous voyons ici réunies les mêmes conditions que dans les expériences de RADZISZEWSKI.

3. — La Production de Chaleur.

La production de chaleur est déjà beaucoup moins accessible à notre observation que la production de lumière. Tandis que nous pouvons constater avec facilité la production de lumière sur une cellule isolée, il n'en est pas de même pour la chaleur, en raison de la petitesse de l'objet et de l'insuffisance de nos instruments pour la mesure de la température. Et cependant il nous faut admettre que de la chaleur est produite dans chacune des cellules, car toute cellule vivante est le siège de processus chimiques qui s'accomplissent avec production d'énergie actuelle, et la chaleur est précisément cette forme d'énergie qui résulte sans exception de tous les processus de cette sorte, qu'elle apparaisse seule ou accompagnée d'autres formes d'énergie. Il y a même de bonnes raisons pour supposer avec PFLÜGER que dans certaines molécules de la matière vivante, par exemple dans la formation de la molécule d'acide carbonique, la température peut s'élever pendant un temps extrêmement court à plusieurs milliers de degrés Celsius, vu que nous savons d'autre part que la chaleur de combustion du carbone atteint 8.000 calories. Mais la molécule d'acide carbonique dans la cellule est d'une extrême petitesse et se trouve entourée d'un nombre considérable d'autres molécules qui possèdent une température très basse. La chaleur qui apparaît d'une façon instantanée s'égalise donc tout aussi rapidement qu'elle prend naissance; et puisque les molécules qui produisent la chaleur ne se forment pas toutes à la fois, mais qu'elles surgissent tantôt dans un endroit, tantôt dans un autre parmi les autres molécules, il est évident que la température d'ensemble de la cellule qui résulte de l'égalisation de toutes les températures partielles,

ne peut acquérir une hauteur bien considérable. A cela s'ajoute qu'avec nos grossières méthodes de mesure, nous ne parvenons pas encore à évaluer la quantité réelle de chaleur cédée au milieu par une cellule, parce que la plus grande partie en est perdue par conduction et rayonnement. Pour l'estimation de la production de chaleur, nous ne pouvons donc pas utiliser la cellule isolée, et nous sommes dans la nécessité d'avoir recours à de grandes associations cellulaires, comme nous en offrent les masses de tissus de grandes dimensions ou les organismes entiers.

C'est chez les animaux « homéothermes », dits à sang chaud, que la production de chaleur apparaît avec le plus de netteté. Nous avons déjà vu que l'ancienne division en animaux à sang chaud et à sang froid, a été remplacée récemment par la division en animaux *homéothermes* et *poïkilothermes*, c'est-à-dire en animaux qui conservent toujours la même température, quelles que soient les conditions extérieures, et animaux dont la température s'élève ou s'abaisse avec celle du milieu ambiant. Les animaux homéothermes sont ceux chez lesquels se montre le plus nettement la production de chaleur parce qu'ils présentent des dispositions qui leur permettent d'accumuler en eux la chaleur jusqu'à un degré déterminé et de la conserver à ce degré par un mécanisme régulateur extrêmement délicat. De là vient que le corps des animaux homéothermes est toujours plus chaud que le milieu ambiant, lorsque du moins la température de celui-ci n'est pas trop élevée. C'est ce qu'il est facile d'établir par la mesure thermométrique. Ainsi la température *interne* du corps de l'homme est constamment de 37 à 39 degrés c., elle est un peu moindre à sa surface, en raison du refroidissement extérieur, à peu près de 37 degrés dans la cavité buccale, et d'environ 36°5 dans l'aisselle. Ce sont les oiseaux qui ont la température la plus haute en raison de l'activité de leurs échanges nutritifs : elle s'élève à plus de 44 degrés par exemple chez l'hirondelle. Mais les animaux poïkilothermes aussi peuvent atteindre des températures notables, lorsqu'ils se

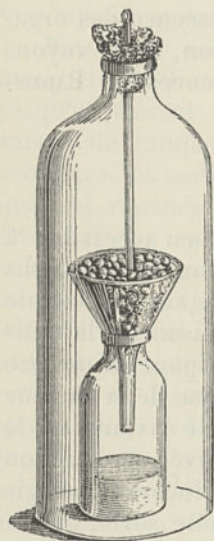


Fig. 114. — Dispositif pour démontrer l'élévation de température pendant la germination des graines (pois). Sous une cloche de verre se trouve un entonnoir contenant des pois en germination, au milieu desquels plonge la cuvette d'un thermomètre, d'après SACHS.

trouvent dans des conditions leur permettant d'accumuler la chaleur qu'ils produisent sans la céder au milieu ambiant par conduction ou rayonnement : témoins les abeilles qui élèvent la température de leurs ruches à 30 ou 40 degrés. Les plantes mêmes peuvent élever leur température au-dessus de celle du milieu d'une quantité appréciable au thermomètre, surtout pendant la germination ou une croissance énergique,

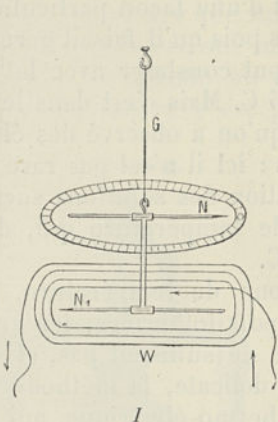


Fig. 115. — *Multiplieur*. I, figure schématique : à un fil de cocon G est suspendu le système d'aiguilles astatiques, avec leurs pôles nord N et N'. Autour de l'aiguille inférieure est enroulé le fil W ; l'aiguille supérieure se meut sur un cadran divisé, d'après LANDOIS ; II. *Multiplieur* prêt à fonctionner, d'après CYON.

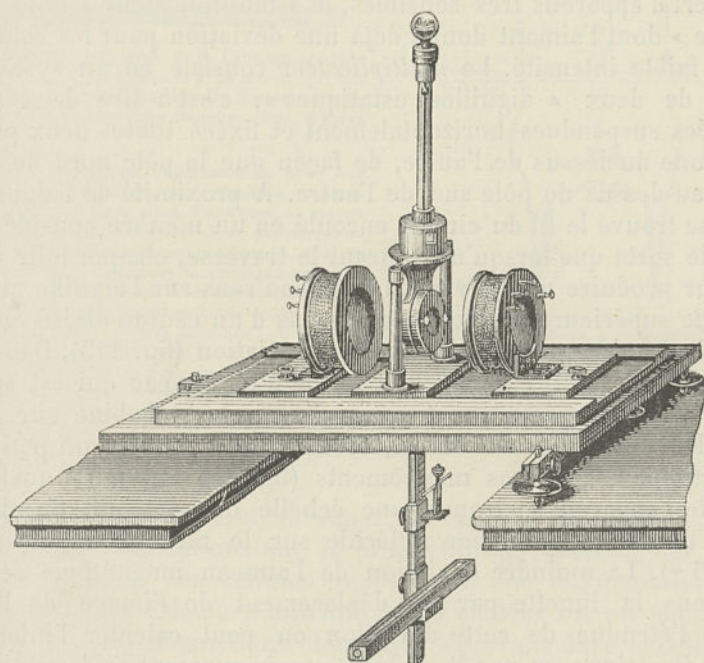
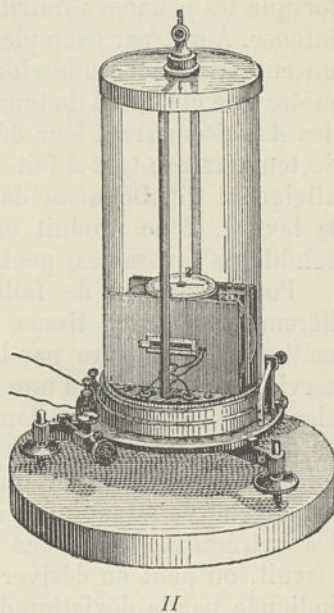


Fig. 116 z. — Galvanomètre à miroir : Sur une planche se trouve un support fixé par deux colonnes et dont la partie supérieure, formée d'un tube de verre, donne attache à un fil de cocon, auquel est suspendu, à la partie inférieure, un anneau magnétique. Des deux côtés se trouvent les bobines. D'après CYON.

MAX VERWORN.

49

lorsque les échanges nutritifs s'exécutent d'une façon particulièrement intense. Ainsi, par exemple, SACHS, sur des pois qu'il faisait germer dans un entonnoir sous une cloche de verre, put constater avec le thermomètre une élévation de température de $1^{\circ}5$ C. Mais c'est dans le spadice des *Aroidées* durant leur développement qu'on a observé des élévations de température tout à fait extraordinaires : ici il n'est pas rare qu'elles atteignent 15° . De même dans la fermentation des solutions sucrées par la levûre, il se produit une élévation de température qui, dans des conditions favorables, peut dépasser 14° C.

Pour apprécier de faibles modifications de température, particulièrement dans les tissus des animaux poïkilothermes, les grossières méthodes de mesure par le thermomètre ne suffisent pas, et on s'est servi pour ce motif d'une méthode plus délicate, la méthode thermo-électrique. On sait que dans un élément thermo-électrique, qui consiste en deux pièces de métaux différents soudés à une extrémité (pour le mieux maillechort et fer, ou antimoine et bismuth), une tension électrique est engendrée au moindre échauffement de la soudure. Si donc on relie les extrémités libres des métaux par un fil de manière à former un circuit, on peut en dériver un courant électrique dont la présence sera indiquée par la déviation d'une aiguille aimantée se trouvant dans son voisinage. Pour déceler des courants électriques extrêmement faibles, on se sert d'appareils très sensibles, le « multiplicateur » et le « galvanomètre » dont l'aimant donne déjà une déviation pour les courants de la plus faible intensité. Le *multiplicateur* consiste en un système très mobile de deux « aiguilles astatiques », c'est-à-dire deux aiguilles aimantées suspendues horizontalement et fixées toutes deux parallèlement l'une au-dessus de l'autre, de façon que le pôle nord de l'une se trouve au-dessus du pôle sud de l'autre. A proximité de l'aiguille inférieure se trouve le fil du circuit enroulé en un nombre considérable de tours, de sorte que lorsqu'un courant le traverse, chaque tour de spire agit pour produire une déviation de même sens sur l'aiguille aimantée. L'aiguille supérieure se trouve au-dessus d'un cadran divisé en degrés de manière qu'on puisse en mesurer la déviation (fig. 115). Dans le galvanomètre (fig. 116) l'aimant a la forme d'un anneau qui est suspendu par un fil de cocon dans l'espace creux de la bobine sur laquelle s'enroulent les spires du circuit, et à l'anneau est fixé un petit miroir qui participe à tous ses mouvements (fig. 116 ϵ et γs .) A quelque distance de l'appareil se trouve une échelle divisée dont on observe à l'aide d'une lunette l'image réfléchie sur le miroir du galvanomètre (fig. 116 γ). La moindre déviation de l'anneau magnétique se traduit donc dans la lunette par un déplacement de l'image de l'échelle. D'après l'étendue de cette déviation on peut calculer l'intensité du courant électrique, et par là déduire empiriquement le degré d'échauffement de l'élément thermo-électrique, ou mieux de toute une pile d'éléments thermo-électriques, et déceler ainsi les plus légères modifi-

cations de température que subit un tissu vivant. Des expériences instituées de cette manière ont montré que lorsque les cellules d'un tissu, par exemple une glande ou un muscle, manifestent une activité plus forte, la température y est plus élevée que lorsque leur activité est

Fig. 116 β.

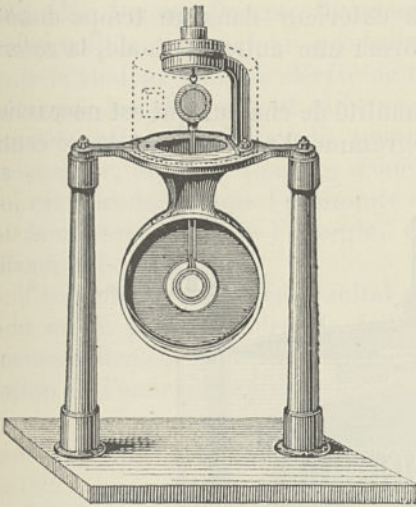


Fig. 116 β. — Le support seul, avec l'anneau magnétique au milieu, et au-dessus le petit miroir qui fait corps avec lui et participe à tous les mouvements de l'anneau suspendu dans une chambre close, d'après CYON.

Fig. 116 γ.

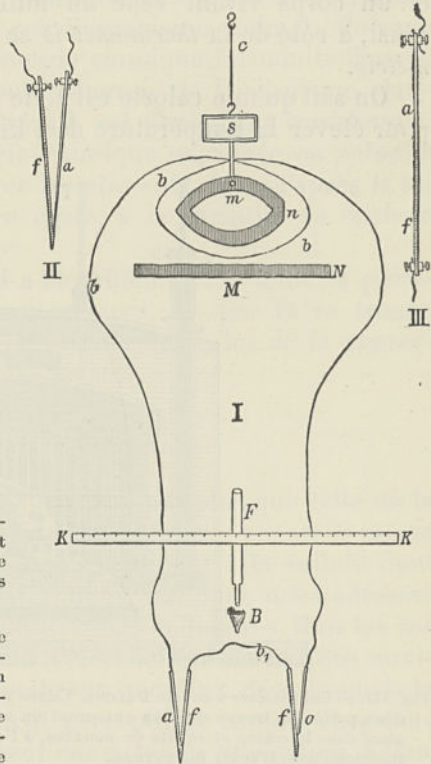


Fig. 116 γ. — I, disposition expérimentale pour une mesure thermo-électrique; *a, f*, aiguilles thermo-électriques réunies entre elles, d'une part, au moyen du fil *b*, d'autre part avec le fil *b*, ce dernier s'enroulant autour de l'anneau magnétique *m*, dont le pôle nord est en *n*. L'anneau magnétique est suspendu par un fil de cocon *c*, et fait corps avec le miroir *s*. Devant l'anneau magnétique se trouve un barreau aimanté *M* (avec son pôle nord *N*) à une distance telle que l'anneau puisse précisément se diriger encore directement vers le nord. Grâce à cette disposition, il suffit d'un courant d'une intensité extraordinairement faible pour que l'anneau soit dévié de sa direction. Devant le galvanomètre, se trouve une lunette *F* avec une échelle divisée *KK*, dont l'observateur *B* peut observer l'image dans le miroir *S* du galvanomètre, de sorte qu'il perçoit chaque mouvement de l'anneau magnétique, par le déplacement de l'image de l'échelle; II et III, différentes formes d'aiguilles thermo-électriques; *a*, maillechort; *f*, fer, d'après LANDOIS.

moindre ou lorsqu'elles sont au repos. Ce résultat est en parfaite harmonie avec nos conceptions sur la production de chaleur, car le renforcement d'activité des cellules repose sur une augmentation dans l'intensité de leurs échanges nutritifs, et la chaleur est un phénomène qui résulte des transformations chimiques s'opérant dans la cellule. Au reste il est d'expérience vulgaire qu'on peut se réchauffer de la manière la plus efficace par l'exercice musculaire.

Toutes les mesures de température, soit avec le thermomètre, soit

par la méthode thermo-électrique, ne servent toutefois qu'à nous renseigner sur le degré de chaleur que présente à un instant donné un endroit quelconque de l'organisme. Elles ne nous fournissent aucune indication sur les *quantités* de chaleur produites par l'organisme ou par un tissu. Mais on a réussi également à déterminer ces quantités de chaleur, en recherchant le nombre des unités de chaleur ou *calories* qu'un corps vivant cède au milieu extérieur dans un temps donné. Ainsi, à côté de la *thermométrie* se forma une autre méthode, la *calorimétrie*.

On sait qu'une calorie est cette quantité de chaleur qui est nécessaire pour élever la température de 1 kilogramme d'eau de 0 à 1 degré centi-

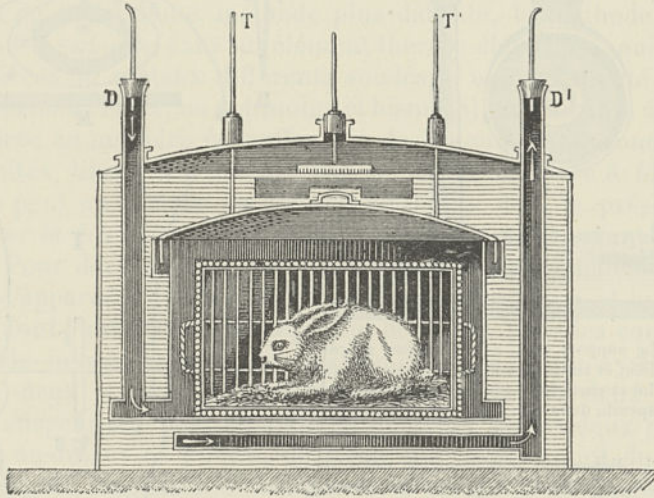


Fig. 117. — Calorimètre à eau de DULONG. Caisse à double paroi. Dans le large espace compris entre les deux parois, se trouve de l'eau entourant un serpentin, qui amène du dehors en D de l'air à l'animal placé dans la caisse et rejette de nouveau, à l'extérieur, l'air altéré en D'. En T et T' se trouvent des thermomètres. D'après ROSENTHAL.

grade. Pour mesurer le nombre de calories qu'un corps vivant, soit un animal, produit dans un temps déterminé, on a donc construit un *calorimètre à eau*, consistant en une caisse à double paroi fermée de toutes parts. L'espace annulaire compris entre les deux parois est rempli d'eau; dans l'intérieur même de la caisse se trouve logé l'animal, et le tout est protégé contre le refroidissement ou l'échauffement extérieur par une enveloppe d'un tissu mauvais conducteur de la chaleur. La chaleur produite par l'animal se communique à l'eau et en élève la température, et celle-ci est appréciée à l'aide d'un thermomètre qui plonge dans l'eau. Différentes dispositions servent encore à réduire le plus possible les causes d'erreur inhérentes à quelque perte de chaleur.

On peut ainsi déterminer d'une façon suffisamment précise la quantité de chaleur produite par l'animal, d'après la quantité d'eau employée

et son échauffement dans un temps donné. Tout récemment le calorimètre à eau a été remplacé par le *calorimètre à air*, dans lequel la cage où se trouve l'animal en expérience est entourée d'un espace clos rempli d'air; ce dernier se dilate sous l'influence de la chaleur cédée par l'animal, et d'après son degré de dilatation on peut facilement calculer la quantité de chaleur produite. Soit par l'une, soit par l'autre de ces méthodes, DULONG, DESPREZ, HELMHOLTZ, ROSENTHAL et RUBNER ont déterminé les quantités de chaleur produites par l'organisme animal. Puisque toute la chaleur animale dérive de l'énergie chimique introduite dans le corps par les aliments, et puisque toute l'énergie de l'organisme, dans le cas où celui-ci n'accomplit aucun travail, est finalement transformée en chaleur, alors la quantité d'énergie chimique exprimée en calories qui est introduite dans l'économie avec les aliments, doit, d'après la loi de la conservation de l'énergie, être égale à la quantité de chaleur abandonnée au dehors.

C'est effectivement ce résultat qui a été obtenu avec toute la précision qu'on peut attendre de telles expériences, et par là se trouve encore affirmée expérimentalement la validité de la loi de la conservation de l'énergie pour les organismes vivants.

4. — La Production d'Électricité.

La production d'électricité ne peut jusqu'ici, pas plus que celle de la chaleur, être décélée sur la cellule isolée, parce que nos appareils même les plus délicats sont trop grossiers pour s'appliquer à la cellule dont les dimensions sont si faibles. Ici aussi, il nous faut donc nous adresser pour l'expérimentation, aux grandes associations cellulaires. Mais les cas où l'on peut apprécier cette production d'électricité sans moyens auxiliaires spéciaux, sont encore moins nombreux que ceux dans lesquels la production de la chaleur est directement perceptible, comme chez tous les animaux homéothermes. On ne peut constater la production d'électricité par la simple observation que là où elle est produite en grande quantité, c'est-à-dire seulement chez les poissons électriques, dont les violentes décharges étaient déjà connues des anciens. Du reste, l'histoire de l'électricité animale est étroitement liée à la découverte du galvanisme, et se rattache aux noms de GALVANI et de VOLTA, et certes, c'est par un merveilleux hasard, que la découverte des phénomènes *physiques* du galvanisme, dérivait directement de l'observation de phénomènes *physiologiques*.

C'est par une soirée de septembre de l'année 1786, que dans l'antique cité universitaire de Bologne, ALOISIO GALVANI exécutait, sur la terrasse de sa maison, des expériences relatives à l'influence de l'électricité atmosphérique sur des cuisses de grenouille, comme il en avait déjà effectuées plusieurs années auparavant, en collaboration avec sa femme LUCIA, prématurément décédée. A cet effet, il dépouilla de sa peau, le

train postérieur d'une grenouille, et en traversa par un crochet de cuivre la colonne vertébrale encore attenante à ses nerfs. Alors quand il porta cette préparation sur la balustrade en fer de la terrasse, il remarqua, à son grand étonnement, que chaque fois que le crochet touchait la balustrade, les cuisses de la grenouille exécutaient de violentes convulsions. Cette observation si simple devait être l'origine de la découverte de l'électricité de contact, dont il était réservé à notre temps de pouvoir apprécier l'immense portée pour les transactions sociales. C'est ALEXANDRE VOLTA qui trouva l'explication de ce phénomène et qui montra que par le contact de deux métaux différents avec un conducteur humide, une tension électrique prend naissance qui s'égalise sous forme d'un courant aussitôt que les métaux sont réunis l'un à l'autre. Les nerfs et les muscles de la grenouille formaient, dans l'expérience de GALVANI, ce conducteur humide entre le crochet de cuivre et la balustrade de fer. De la sorte, le courant passait à travers les muscles et les excitait, d'où leurs secousses convulsives. Malheureusement, GALVANI lutta contre cette juste interprétation de VOLTA, et il s'imagina que la secousse de la cuisse de grenouille était causée par l'électricité qui naissait en elle-même. Cependant cette erreur devait conduire cet homme heureux à une nouvelle découverte. Comme il s'efforçait de prouver à VOLTA que le contact des métaux n'était pas nécessaire pour la production de la secousse, il chercha à provoquer cette secousse sans l'aide d'aucun métal, et il y réussit, en mettant en contact avec le muscle l'extrémité libre du nerf fraîchement préparé d'une cuisse de grenouille. Dans cette expérience, comme nous le savons aujourd'hui, le nerf est effectivement excité par le courant électrique produit dans le muscle lui-même, et c'est ainsi que GALVANI découvrit l'électricité animale, comme il avait auparavant, quoique aussi inconsciemment, découvert l'électricité de contact.

PAFF, HUMBOLDT, RITTER, NOBILI, MATTEUCCI et d'autres encore contribuèrent à donner une plus grande extension à l'étude de l'électricité animale; mais il était réservé à DU BOIS-REYMOND (1) de fournir dans ses recherches classiques, une base claire et exacte à ce domaine encore à demi mystique de la physiologie, qui paraissait comme un des principaux soutiens de la doctrine de la force vitale, et cela en créant une méthode expérimentale sûre et féconde. Au début, et pour plus de commodité, DU BOIS-REYMOND ne se servit, comme objet de recherches, que des muscles et nerfs de la grenouille, mais bientôt il comprit dans le cercle de ses investigations les phénomènes si intéressants des poissons électriques, et de nombreux expérimentateurs, H. MUNK, HERMANN, ENGELMANN, et plus récemment BIEDERMANN (2) étudièrent aussi les phénomènes électriques chez les plantes et les tissus animaux les plus divers. Quant à l'expli-

(1) DU BOIS-REYMOND : *Untersuchungen über thierische Electricität*. Berlin, 1848.

(2) W. BIEDERMANN : *Elektrophysiologie*. 2 vol., Iéna, 1895. On y trouvera toute la littérature qui s'y rapporte rassemblée méthodiquement d'après les idées les plus récentes.

cation des phénomènes électriques qui ont lieu dans la substance vivante, c'est à HERMANN que nous la devons. Mais si l'étude de l'électricité animale est devenue une des branches les mieux connues de la physiologie, le mérite en revient incontestablement aux travaux fondamentaux de DUBOIS-REYMOND.

La méthode la plus simple pour obtenir un courant galvanique est, comme on sait, de prendre deux bandes de métaux différents, par exemple cuivre et zinc, soudées à une de leurs extrémités, et de mettre leurs extrémités libres en contact avec un « conducteur humide », par exemple un fil mouillé (fig. 118 A). Au moment où les deux extrémités

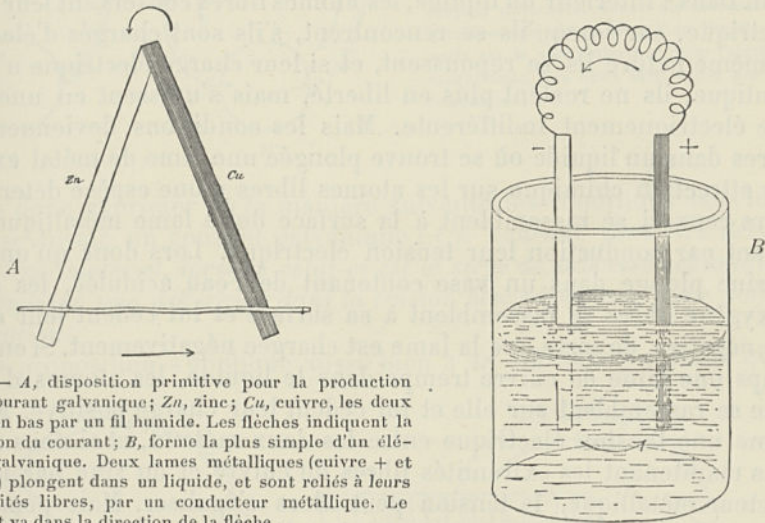


Fig. 118. — A, disposition primitive pour la production d'un courant galvanique; Zn, zinc; Cu, cuivre, les deux reliés en bas par un fil humide. Les flèches indiquent la direction du courant; B, forme la plus simple d'un élément galvanique. Deux lames métalliques (cuivre + et zinc -) plongent dans un liquide, et sont reliés à leurs extrémités libres, par un conducteur métallique. Le courant va dans la direction de la flèche.

métalliques sont reliées par le conducteur humide, un courant électrique commence à parcourir le circuit ainsi fermé, et ce courant va du zinc au cuivre à travers le conducteur, puis revient du cuivre au zinc à travers la soudure, et circule de la sorte tant que le circuit reste fermé. C'est la disposition qui était réalisée dans l'expérience primitive de GALVANI, où le nerf représentait le conducteur humide entre les deux métaux, cuivre et fer. Le principe sur lequel repose la production de ce courant galvanique a été utilisé sous une forme un peu plus perfectionnée dans les *éléments galvaniques* (fig. 118 B), où un liquide se trouve employé comme conducteur, tandis que les deux métaux qui plongent par leurs extrémités inférieures dans le récipient, au lieu d'être soudés à leurs extrémités supérieures, sont simplement réunis l'un à l'autre par un fil de cuivre, ce qui offre l'avantage de pouvoir, grâce à la flexibilité du fil, porter le courant là où on en a besoin.

Au sujet de l'origine du courant galvanique, SOHNCKE (1) a émis une

(1) L. SOHNCKE : *Die Entstehung des Stromes in der galvanischen Kette*. Dans : *Sitzungsber. der mathem.-physik. Klasse der kön. bayr. Akad. der Wissensch.*, 1888, fascic. III.

hypothèse très séduisante basée sur les vues de CLAUSIUS, relativement aux conditions des phénomènes électriques dans les liquides. D'après CLAUSIUS (1), les molécules dans un liquide sont animées d'un mouvement continu de fourmillement, par lequel certaines d'entre elles se séparent en leurs atomes, tandis que d'autres atomes se réunissent de nouveau en molécules. Il se trouve donc toujours simultanément dans un liquide des atomes libres et des molécules entières. Mais tandis que la molécule complète est indifférente au point de vue électrique, ses divers atomes possèdent, lorsqu'ils sont en liberté, une électricité différente; par exemple, pour l'eau H^2O , l'hydrogène H est positif et l'oxygène O négatif. Dans l'intérieur du liquide, les atomes libres conservent leur charge électrique, car lorsqu'ils se rencontrent, s'ils sont chargés d'électricité de même nature ils se repoussent, et si leur charge électrique n'est pas identique, ils ne restent plus en liberté, mais s'unissent en une molécule électriquement indifférente. Mais les conditions deviennent tout autres dans un liquide où se trouve plongée une lame de métal exerçant une attraction chimique sur les atomes libres d'une espèce déterminée. Alors ceux-ci se rassemblent à la surface de la lame métallique et lui cèdent par conduction leur tension électrique. Lors donc qu'une lame de zinc plonge dans un vase contenant de l'eau acidulée, les atomes d'oxygène libres se rassemblent à sa surface et lui cèdent leur électricité négative, de sorte que la lame est chargée négativement. Si en même temps une lame de cuivre trempe dans le liquide, les atomes d'hydrogène se rassemblent sur elle et lui cèdent leur charge positive. Ainsi se forme une tension électrique entre les deux métaux, et si nous réunissons maintenant les extrémités libres du cuivre et du zinc par un conducteur métallique, la tension peut alors s'égaliser. Mais pendant ce temps, de nouveaux atomes sont attirés et liés chimiquement aux surfaces de contact des métaux avec le liquide, de sorte que la tension électrique se rétablit sans cesse, et que de cette façon, un courant galvanique continu peut prendre naissance.

Comme nous le savons par les recherches de l'électrochimie, particulièrement depuis l'énorme développement que cette science doit aux brillants travaux d'ARRHENIUS, dans tous les processus chimiques il se produit un trouble de l'équilibre électrique. Dans toute décomposition chimique prennent naissance des atomes ou groupes d'atomes électrisés positivement et négativement. Si les mêmes processus chimiques ont lieu avec la même intensité en tous les points d'un système matériel, on ne peut en dériver aucun courant, car il n'existe aucune tension entre les points de dérivation, parce que des groupes d'atomes aussi bien positifs que négatifs s'y forment en égale quantité (fig. 119, I). Mais s'il se produit dans un système matériel, comme une masse liquide, des transformations chimiques de différentes sortes séparées dans l'espace,

(1) CLAUSIUS : *Ueber die Elektricitätsleitung in Elektrolyten*. Dans Poggendorff's Annalen, CI, 4836.

de manière que lors de leur formation les groupes atomiques chargés positivement prédominent dans un endroit, et ceux qui sont chargés négativement, dans un autre, alors il se développe entre ces deux points une tension électrique, et on peut en dériver un courant galvanique au dehors, aussi longtemps que persiste le processus (fig. 119, II). Nous

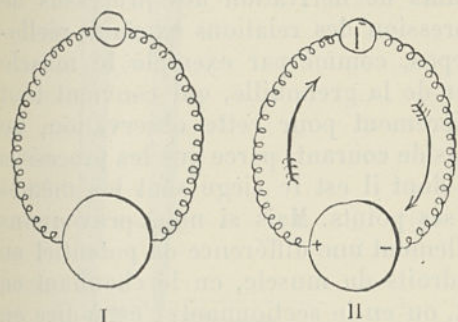


Fig. 119. — Schéma. I, goutte liquide dans laquelle les processus chimiques sont égaux en tous ses points : pas de courant; II, goutte liquide dans laquelle se passent en deux endroits distincts des processus chimiques différents, donne un courant. Le grand cercle est la goutte de liquide, le petit est le multiplicateur avec l'aiguille magnétique. Les deux sont reliés par un conducteur.

pouvons donc exprimer de la manière suivante les conditions dans lesquelles se forme un courant galvanique : *Un courant peut être dérivé d'un système matériel, lorsque celui-ci est le siège de processus chimiques qui engendrent une différence dans la tension électrique aux deux points de dérivation.*

Cette proposition s'applique aussi bien à la substance vivante qu'à

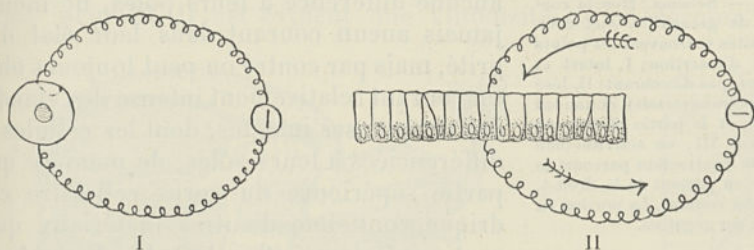


Fig. 120. — Schéma. I, cellule dont la substance vivante est le siège en tous ses points de processus chimiques égaux : pas de courant; II, cellules différenciées à leurs pôles (par exemple cellules d'une muqueuse), dont un des pôles est le siège de processus chimiques différents de ceux de l'autre pôle, donnent un courant.

la matière brute. La substance vivante d'une cellule est une goutte de liquide dans laquelle s'accomplissent sans cesse des transformations chimiques compliquées. Si celles-ci sont égales en tous les points de la cellule, il ne se forme pas de courant (fig. 120, I); mais si elles diffèrent qualitativement ou quantitativement aux deux pôles opposés de la cellule, de manière à faire naître une différence dans la charge électrique, il en résulte une tension entre ces deux pôles, et si l'on pouvait les relier entre eux par un conducteur, on obtiendrait un courant en fermant le circuit (fig. 120, II). Il est vrai qu'on ne saurait réaliser cette expérience

sur la cellule isolée, en raison de sa petitesse, mais les complexes cellulaires, les tissus, peuvent servir au même but. Ici, dans les grandes associations cellulaires, on peut effectivement constater ces phénomènes, et la « théorie de la différence » d'HERMANN (1), qui dit qu'un courant n'est dérivable d'un tissu (muscle, nerf, muqueuse, etc.) que lorsqu'il se produit aux deux points de dérivation des processus de nature différente, n'est que l'expression des relations existant réellement. Un muscle intact et au repos, comme par exemple le muscle

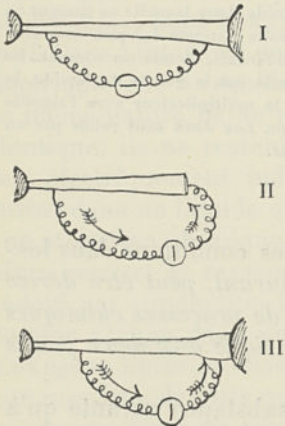


Fig. 121. — Schéma. Muscle couturier de grenouille. Aux deux extrémités se trouvent les points osseux d'insertion; I, intact et au repos, pas de courant; II, lésé (section transversale), donne un courant, et la partie blessée est négative; III, en activité (une onde de contraction parcourt le muscle en partant de la droite), donne un courant. La portion en activité est négative.

couturier de la grenouille, qui convient tout particulièrement pour cette observation, ne donne pas de courant, parce que les processus internes dont il est le siège sont les mêmes en tous ses points. Mais si nous provoquons artificiellement une différence de potentiel en deux endroits du muscle, en le chauffant en un point, ou en le sectionnant, c'est-à-dire en produisant une destruction locale de la substance vivante, ou enfin en y déterminant une onde de contraction, nous obtenons alors un courant électrique tel, que les parties chauffées, mourantes ou contractées se comportent négativement vis-à-vis des parties normales. Les tissus dont les cellules ne possèdent aucune différence à leurs pôles, ne montrent jamais aucun courant dans leur état d'intégrité, mais par contre on peut toujours obtenir un courant relativement intense des glandes et des muqueuses intactes, dont les cellules sont différenciées à leurs pôles, de manière que la partie supérieure du corps cellulaire cylindrique contienne d'autres matériaux que la partie inférieure (fig. 120, II). En outre, un

fait intéressant découvert par MENDELSSOHN, c'est qu'un nerf excisé est parcouru, lorsqu'on en relie les surfaces de section, par un courant axial à direction opposée à la conduction nerveuse, c'est-à-dire centripète dans le nerf moteur et centrifuge dans le nerf sensitif.

Nous décelons l'existence de ces courants, de même que pour les courants d'origine thermo-électrique, au moyen du multiplicateur ou galvanomètre (fig. 415 et 416, p. 289). Toutefois il est nécessaire de recourir ici à une disposition particulière des électrodes pour éviter certaines causes d'erreur. Effectivement, lorsqu'on fait passer un courant pendant longtemps à travers un fil dont les extrémités plongent dans un milieu conducteur humide, ce dernier subit une décomposition

(1) HERMANN : *Untersuchungen zur Physiologie der Muskeln und Nerven*. I à III. Berlin, 1868.

électrolytique dont les produits s'accumulent aux deux extrémités du fil, aux électrodes. La séparation de ces produits aux deux pôles du cir-

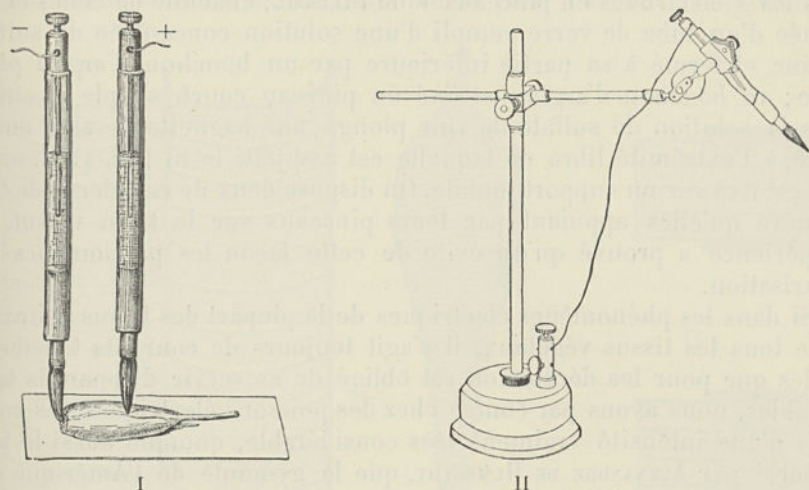


Fig. 122. — Électrodes impolarisables. I, deux électrodes impolarisables placées sur un muscle gastrocnémien de grenouille; II, électrode impolarisable sur son support.

cuit détermine une tension électrique qui amène la production d'un courant, dit « courant de polarisation », de direction opposée à celle du courant primitif. Il est évident que l'intensité de ce dernier en est

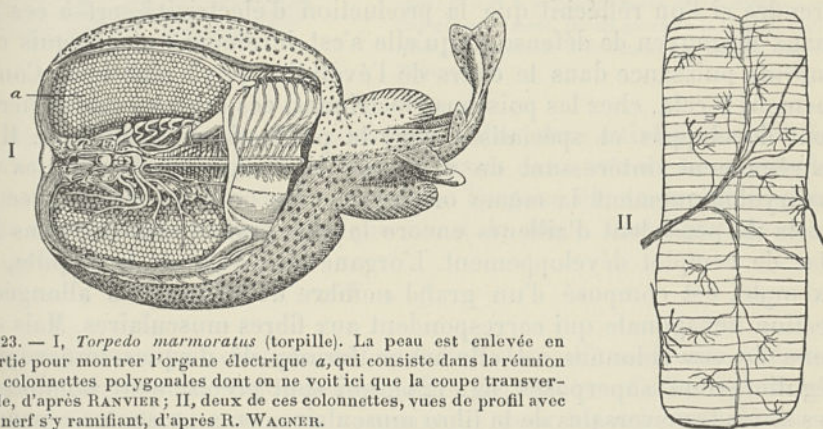


Fig. 123. — I, *Torpedo marmoratus* (torpille). La peau est enlevée en partie pour montrer l'organe électrique *a*, qui consiste dans la réunion de colonnettes polygonales dont on ne voit ici que la coupe transversale, d'après RANVIER; II, deux de ces colonnettes, vues de profil avec le nerf s'y ramifiant, d'après R. WAGNER.

amoindrie, et d'autant plus que le courant de polarisation est plus fort. Si donc pour dériver le courant d'un tissu vivant, nous nous servons d'électrodes métalliques, au bout de très peu de temps il se développe un courant de polarisation qui masque complètement le courant propre du tissu. Pour obvier à cet inconvénient, on a construit des électrodes

dites « impolarisables », en employant des conducteurs non métalliques. La forme la plus commode de ces électrodes impolarisables est réalisée dans les « électrodes en pinceaux » de FLEISCHL; chacune de celles-ci est formée d'un tube de verre rempli d'une solution concentrée de sulfate de zinc et fermé à sa partie inférieure par un bouchon d'argile plastique; au bouchon d'argile est fixé un pinceau court, souple et effilé; dans la solution de sulfate de zinc plonge une baguette de zinc amalgamé, à l'extrémité libre de laquelle est assujéti le fil (fig. 122), et le tout est fixé sur un support mobile. On dispose deux de ces électrodes de manière qu'elles appuient par leurs pinceaux sur le tissu vivant, et l'expérience a prouvé qu'on évite de cette façon les phénomènes de polarisation.

Si dans les phénomènes électriques de la plupart des tissus animaux et de tous les tissus végétaux, il s'agit toujours de courants tellement faibles que pour les décéler on est obligé de se servir d'appareils très sensibles, nous avons par contre chez des poissons électriques des courants d'une intensité vraiment très considérable, quoique aussi le fait rapporté par ALEXANDRE DE HUMBOLDT, que le gymnote de l'Amérique du sud pourrait étourdir des chevaux par ses décharges, doit être mis sur le compte d'une erreur d'observation. Ce qui caractérise les courants des poissons électriques vis-à-vis des courants des autres tissus, c'est leur courte durée et leur grande intensité, de telle sorte qu'ils apparaissent comme de brèves et fortes décharges électriques que l'animal peut émettre à plusieurs reprises successives soit spontanément, soit sous l'influence d'une excitation. C'est ce qu'il est facile de comprendre si l'on réfléchit que la production d'électricité sert à ces animaux de moyen de défense et qu'elle s'est développée et a acquis cette énorme puissance dans le cours de l'évolution phylogénétique. Conformément à cela, chez les poissons électriques, des organes particuliers se sont développés et spécialisés pour la production d'électricité. Il est extrêmement intéressant de voir que ces organes électriques ont embryologiquement la même origine que les muscles striés, avec lesquels ils possèdent d'ailleurs encore la plus grande analogie dans leur état de complet développement. L'organe électrique de la torpille, par exemple, est composé d'un grand nombre de colonnettes allongées à section hexagonale qui correspondent aux fibres musculaires. Mais chacune de ces colonnes est elle-même formée de disques transversaux régulièrement superposés (fig. 124), qui sont précisément homologues des stries transversales de la fibre musculaire, sans présenter cependant des éléments à double réfraction et sans subir de modifications de forme par leur activité. La concordance de structure des colonnettes électriques et des muscles striés est encore plus grande chez les poissons demi-électriques ou pseudo-électriques, par exemple *Raja clavata* (fig. 124, I et II). Ici nous voyons nettement apparaître un changement de fonction bien intéressant : les organes électriques se développent

en effet aux dépens de véritables fibres musculaires striées contractiles, dont les propriétés électriques s'accusent plus fortement avec la perte de la faculté de contraction. Mais même pour l'organe complètement

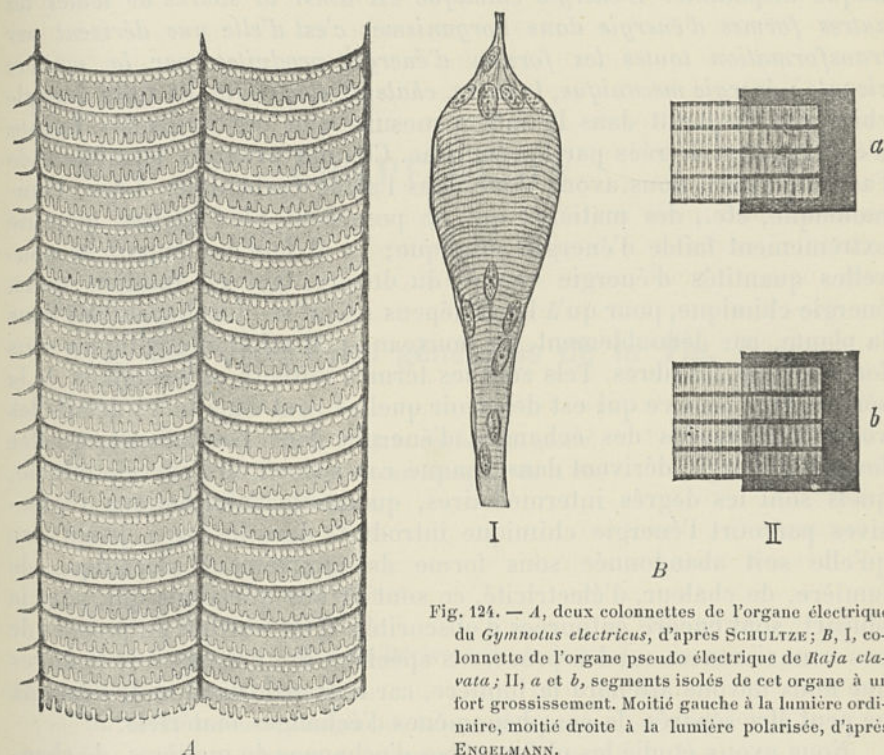


Fig. 124. — A, deux colonnettes de l'organe électrique du *Gymnotus electricus*, d'après SCHULTZE; B, I, colonnette de l'organe pseudo électrique de *Raja clavata*; II, a et b, segments isolés de cet organe à un fort grossissement. Moitié gauche à la lumière ordinaire, moitié droite à la lumière polarisée, d'après ENGELMANN.

développé il y a encore des analogies entre son activité et celle du muscle; car de même que le muscle ne donne dans une secousse simple qu'un courant de courte durée, de même l'organe électrique ne fournit qu'un courant momentané, quoique aussi de force incomparablement plus grande.

* * *

Notre tableau des échanges de forces dans la matière vivante contient autant de lacunes que celui des échanges de matière. Comme pour les échanges de matières, nous ne connaissons pour les échanges de force que les degrés extrêmes de la série. L'énergie pénètre dans l'économie sous forme d'énergie chimique, de lumière et de chaleur. La chaleur et la lumière y sont consommées pour créer pareillement de l'énergie chimique : la lumière pour dédoubler dans la plante l'acide carbonique, qui comme tel ne possède qu'une très faible énergie, et mettre en liberté les affinités de ses atomes de carbone et d'oxygène; la chaleur pour

faciliter les transpositions des combinaisons labiles de la substance vivante en augmentant l'intensité des vibrations intra-moléculaires. Toutes les deux, chaleur et lumière, produisent donc de l'énergie chimique disponible. *L'énergie chimique est ainsi la source de toutes les autres formes d'énergie dans l'organisme; c'est d'elle que dérivent par transformation toutes les formes d'énergie produites par la matière vivante : énergie mécanique, lumière, chaleur, électricité.* Et cette énergie chimique disparaît dans la même mesure que ces nouvelles formes d'énergie sont livrées par l'organisme. Comme produits terminaux de l'activité vitale, nous avons donc dans l'acide carbonique, l'eau, l'ammoniaque, etc., des matières qui ne possèdent plus qu'une quantité extrêmement faible d'énergie chimique; et il faut un apport de nouvelles quantités d'énergie venues du dehors, tant en lumière qu'en énergie chimique, pour qu'à leurs dépens soient rendus disponibles dans la plante, par dédoublement, de nouveaux potentiels énergétiques sous forme d'affinités libres. Tels sont les termes initiaux et terminaux de la série; mais pour ce qui est de savoir quelles sont dans leurs détails les voies compliquées des échanges d'énergie dans l'organisme, quelles formes d'énergie dérivent dans chaque cas spécial de l'énergie initiale, quels sont les degrés intermédiaires, quelles transformations régressives parcourt l'énergie chimique introduite dans le corps, jusqu'à ce qu'elle soit abandonnée sous forme de mouvement mécanique, de lumière, de chaleur, d'électricité, ce sont là des questions qui, pour la plupart, sont encore entourées d'obscurités. C'est surtout du progrès de nos connaissances sur les processus spéciaux des échanges de matières que nous devons attendre la lumière, car la transformation de l'énergie ne peut être séparée de ces phénomènes d'échanges matériels.

Nous avons étudié les phénomènes d'échanges de matières, de changements de forme et de transformations de forces dans autant d'articles distincts. Mais en réalité ces trois groupes de phénomènes ne sauraient être séparés les uns des autres, car la forme et l'énergie appartiennent à l'essence de la matière. Tout changement de la matière implique en même temps un changement de la forme et de l'énergie. Cela repose sur la nature de notre concept de la matière. Par conséquent, dans la substance vivante tout comme dans la matière brute, les échanges de matière s'accompagnent de changements de forme et de transformations d'énergie. Ce que nous avons traité séparément sous ces titres, échanges de matière, changements de forme et échanges de force, n'est qu'un seul et même processus, considéré seulement à différents points de vue et nous pouvons donc dire brièvement : *Tous les phénomènes vitaux d'un corps vivant sont l'expression des échanges continuels de la matière dont il est formé.*

CHAPITRE IV

Des conditions générales de la Vie.

- I. — Conditions actuelles de la vie à la surface du globe.
 - A. — Conditions générales extrinsèques de la vie.
 - 1. — Les aliments.
 - 2. — L'eau.
 - 3. — L'oxygène.
 - 4. — La température.
 - 5. — La pression.
 - B. — Conditions générales intrinsèques de la vie.
- II. — Origine de la vie sur la terre.
 - A. — Théories de l'origine de la vie sur la terre.
 - 1. — Théorie de la génération spontanée.
 - 2. — Théorie des cosmozoaires.
 - 3. — Théorie de PREYER de la continuité de la vie.
 - 4. — Hypothèse de PFLÜGER.
 - B. — Critique.
 - 1. — Éternité ou naissance de la matière vivante.
 - 2. — Descendance de la matière vivante.
- III. — Histoire de la mort.
 - A. — Phénomènes de la nécrobiose.
 - 1. — Processus histolytiques.
 - 2. — Processus métamorphotiques.
 - B. — Les causes de la mort.
 - 1. — Causes extrinsèques et intrinsèques de la mort.
 - 2. — La question de l'immortalité corporelle.

La matière vivante des organismes forme une partie de toute la masse de matière qui compose notre globe terrestre. Ses différences d'avec la matière brute ne sont pas, comme nous l'avons vu, de nature

essentielle; car l'une et l'autre sont composées des mêmes éléments. La différence entre la substance organique et les substances inorganiques n'est pas plus grande que celle que présentent maintes substances inorganiques entre elles, et elle consiste uniquement dans le mode d'après lequel sont réunis les matériaux élémentaires.

Il importe que nous nous habituions à cette idée que la matière vivante n'est point une substance mystique, en dehors de toute connexion et en opposition avec le reste de la matière, mais qu'elle représente une partie de la substance qui forme l'écorce terrestre. Alors on comprend facilement que la vie soit étroitement conditionnée par la constitution du milieu ambiant, que le développement de la matière vivante doit être inséparablement lié au développement du globe terrestre. D'après cela, la composition et la forme de la matière vivante telle qu'elle existe actuellement à la surface de la terre, peut être considérée exactement sous le même point de vue que par exemple la composition de la mer actuelle, c'est-à-dire comme quelque chose qui s'est formé progressivement et dont l'état actuel ne dépend que des conditions réunies momentanément. De même que les mers avec leurs sels ne pouvaient pas encore exister dans leur état actuel, avant que l'eau ne se fût condensée sur la terre à l'état liquide, de même la matière vivante ne pouvait pas encore non plus, à cette époque, posséder sa composition actuelle, car elle contient en moyenne plus de 50 0/0 d'eau. Mais de même que l'eau *dut* prendre sa forme actuelle, lorsque certaines conditions se trouvèrent réunies dans le cours du développement du globe, de même aussi la matière vivante *dut* acquérir peu à peu sa constitution actuelle, dans la mesure où se façonnaient les conditions actuelles de la surface terrestre. La séparation de la matière vivante des substances de l'écorce terrestre, n'est donc qu'une conséquence de l'évolution de la terre, tout comme la séparation de certaines roches, de certains sels ou de l'eau du mélange des matières du globe.

Nous arrivons à la même conception en partant d'un autre point de vue, en envisageant non plus la composition élémentaire de la matière vivante, mais bien ses phénomènes vitaux. C'est une erreur facilement compréhensible, provoquée par une impression superficielle, que celle qui considère un organisme comme un système autonome, fermé, indépendant de son entourage. *Mais les phénomènes d'échanges nous font apercevoir immédiatement cette erreur; car puisque l'organisme ne vit que grâce aux échanges de matière qu'il présente avec le milieu ambiant, il se trouve donc par là sous la dépendance la plus étroite du monde extérieur : le monde extérieur conditionne sa vie.*

De cette façon, nous parvenons à la notion des *conditions vitales*, c'est-à-dire des conditions qui doivent être remplies, pour que la vie d'un organisme puisse en somme subsister. Comme d'ailleurs toute modification des conditions vitales doit exercer une influence sur la vie de l'organisme, il est nécessaire pour avoir un tableau complet des

relations d'échanges entre le monde des organismes et les conditions vitales, d'étudier ces conditions non seulement *telles qu'elles existent actuellement*, mais encore dans l'état où elles se trouvaient *aux époques antérieures du développement du globe*, autant que nous pouvons nous en faire une idée, afin d'obtenir par là un point d'appui pour la *question de l'origine, de la descendance, du développement de la vie sur la terre.*

I. — Les Conditions actuelles de la Vie à la surface de la terre.

Les conditions vitales ne sont pas toutes nécessaires au même titre pour tous les organismes actuellement vivants. Même, ce qui est absolument nécessaire pour un organisme peut précisément mettre en danger la vie d'un autre. Des animaux marins portés dans l'eau douce périssent en peu de temps, et des animaux d'eau douce portés dans l'eau de mer subissent le même sort. Or, cela ne s'applique pas seulement aux grands *groupes* d'organismes, mais aussi à chaque *forme* d'organismes en particulier. Chaque organisme a besoin, pour son existence, de conditions spéciales parfaitement déterminées, en dehors desquelles il ne peut demeurer en vie d'une manière durable. Ces « conditions vitales spéciales » sont aussi variées que la multitude innombrable des formes organiques elles-mêmes. Les décrire serait tracer l'histoire naturelle de chaque organisme en particulier, et cette recherche est du domaine de la physiologie spéciale. Mais à côté de ces conditions spéciales, il en est d'autres qui sont nécessaires pour la vie de *tous* les organismes et qui par conséquent ont la valeur de « conditions vitales générales ». Nous n'aurons en physiologie générale à nous occuper que de ces dernières et nous ne pourrons qu'accidentellement jeter un coup d'œil sur quelques cas particuliers, lorsqu'ils présenteront un intérêt direct, en nous montrant l'adaptation de la matière vivante à quelque condition spéciale.

On est habituellement enclin, lorsqu'il s'agit de conditions vitales, à ne penser qu'aux facteurs externes, comme la nourriture, l'eau, l'oxygène, la température, etc. Cependant, à côté de ces *conditions vitales extrinsèques*, il en est aussi d'*intrinsèques* qui résident dans la composition même de l'organisme et dont la disparition a pour conséquence la mort de celui-ci, tout comme le manque des conditions externes.

A. — Conditions générales extrinsèques de la Vie.

1. — Les Aliments.

L'alimentation est cette condition vitale qui apparaît tout simplement comme la conséquence des échanges de matières. Puisque la matière vivante se détruit continuellement d'elle-même, il faut pour

que la vie s'y maintienne, qu'un courant de substance venu du dehors y pénètre, pour lui apporter tous les éléments chimiques qui sont nécessaires à son édification. La somme de tous ces matériaux chimiques qui entrent dans l'organisme, représente les *aliments*. D'après cela, l'eau et l'oxygène font pareillement partie des aliments; cependant, on a généralement coutume d'en faire une classe à part. Nous nous conformerons à cet usage et nous ne considérerons d'abord les aliments que dans le sens restreint attaché à ce mot.

Les douze éléments organiques généraux dont toute matière vivante est composée (page 113), doivent parvenir dans le corps sous une forme quelconque comme nourriture. Telle est la signification générale de l'aliment. Mais à un point de vue spécial, les combinaisons chimiques dans lesquelles se trouvent engagés ces éléments introduits dans le corps, sont pour les différents organismes aussi variées que les formes organiques mêmes. Il n'existe pas d'aliment général pour tous les organismes, et nous avons déjà eu l'occasion de voir antérieurement (p. 157) que les organismes, d'après le genre de nourriture et la façon dont ils élaborent leur substance aux dépens de celle-ci, se différencient en plusieurs grands groupes, en plantes, champignons et animaux. Tandis que les plantes vertes peuvent édifier leur substance aux dépens des seuls matériaux inorganiques, l'acide carbonique et différents sels, les animaux ont absolument besoin d'aliments organiques et ne peuvent vivre sans combinaisons organiques complexes, telles qu'albumine, hydrates de carbone, graisses, etc. Mais les champignons se tiennent dans une certaine mesure entre ces deux groupes, en ce qu'ils peuvent suffire à leur besoin d'azote avec des sels inorganiques et, par contre, ne peuvent satisfaire leur besoin de carbone qu'aux dépens de combinaisons organiques. A cette règle, il n'y a d'exception que pour quelques intéressantes bactéries (*Stickstoffbakterien*), qui tirent leur azote et leur carbone du carbonate d'ammoniaque, et vivent par conséquent, comme les plantes vertes, exclusivement aux dépens de substances nutritives inorganiques. Mais quelles que soient les conditions d'alimentation dans chaque cas particulier, aucun organisme ne peut vivre d'une façon durable sans une nourriture quelconque.

Pour ce qui est de la quantité de nourriture, du maximum et du minimum d'alimentation qui sont nécessaires pour un être vivant et qui varient suivant chaque forme d'organismes, il n'a été fait jusqu'à présent d'expériences que pour quelques conditions spéciales et exclusivement sur des vertébrés supérieurs. Ce sont des questions qui pour les cas spéciaux attendent encore leur solution, et qui traitées au point de vue de la physiologie cellulaire, devraient conduire à des résultats théoriques et pratiques également importants. Jusqu'ici, on ne possède que quelques indications numériques se rapportant à l'organisme de l'homme dans sa totalité. Voit (1) a montré qu'un homme adulte

(1) C. VOIT : *Physiologie des allgemeinen Stoffwechsels und der Ernährung*. Dans : Hermann's Handbuch der Physiologie, vol. VI, 1881.

soumis à un travail fatigant peut s'entretenir avec une ration quotidienne de 118 grammes d'albumine, 56 grammes de graisse et 500 grammes d'hydrates de carbone. Avec une telle alimentation, l'homme se trouve en *équilibre d'échanges*, c'est-à-dire qu'il excrète par l'urine, la sueur, la respiration, les fèces, etc., les mêmes quantités de substances élémentaires qu'il absorbe avec la nourriture. Cependant, il faut en réalité pousser un peu plus loin la spécialisation et déterminer séparément ces valeurs pour chacune des substances élémentaires introduites avec la nourriture, comme azote, carbone, etc., puisque le corps, par exemple dans « l'équilibre de carbone », n'a pas toujours besoin d'être en « équilibre d'azote ». De cette détermination, il est résulté, par exemple pour l'azote, que déjà pour une quantité d'albumine ne s'élevant qu'à 50 grammes, ce qui correspond à environ 7^{sr} 5 d'azote, l'équilibre azoté peut être réalisé, mais seulement dans le cas où on élève corrélativement la quantité des substances alimentaires non azotées, les hydrates de carbone et les graisses. 7^{sr} 5 d'azote représenteraient à peu près le minimum quotidien nécessaire à l'entretien de la vie d'un homme.

Le minimum de nourriture compatible avec le maintien de l'équilibre de nutrition et l'entretien de la vie, est d'une très grande importance. Lorsque l'apport de nourriture est élevé au-dessus de ce minimum, l'équilibre des échanges nutritifs n'est troublé que dans une très faible mesure, et seulement en ce que les quantités de substances élémentaires, rejetées par les excréments, paraissent un peu plus faibles que celles qui correspondent aux aliments ingérés. La minime quantité qui représente cette différence, reste dans le corps et sert à l'augmentation de la matière vivante et à l'accumulation des matières de réserve, phénomène que l'on désigne en agronomie sous le nom d'*engraissement*. Toutefois, la réalisation de l'engraissement dépend encore de bien des facteurs spéciaux qui pour une part ne sont pas encore connus d'une façon précise. Par contre, lorsque l'alimentation est abaissée au-dessous du minimum ou est supprimée complètement, l'organisme entre en état de *jeûne* ou d'*inanition*, état dans lequel l'équilibre des échanges subit un trouble de plus en plus profond. Cet état a été étudié d'une manière déjà un peu plus précise.

Il vaut la peine de poursuivre un peu plus loin les modifications qu'éprouve l'organisme vivant dans l'état d'inanition. Toute matière vivante qui se trouve dans des conditions normales, contient en elle-même plus ou moins de substances aux dépens desquelles le processus vital peut continuer encore longtemps, lorsque la nourriture lui est supprimée. Ce sont ses *matières de réserve*. Aussi c'est un phénomène général que les matières de réserve, pendant l'inanition, disparaissent tout d'abord. Des cellules végétales consomment les grains d'amidon dont elles sont remplies, lorsqu'elles sont maintenues à l'obscurité, c'est-à-dire lorsqu'elles doivent jeûner, car dans l'obscurité toute assimilation d'amidon aux dépens de l'acide carbonique et de l'eau, par conséquent

toute nutrition se trouve arrêtée. Des infusoires, dont le corps, par suite de l'abondance de nourriture qu'il trouve dans les infusions, se remplit de toutes sortes de corpuscules et granules qui le rendent opaque, deviennent, lorsqu'on les place dans de l'eau contenant un minimum de substances alimentaires, plus clairs, plus transparents et

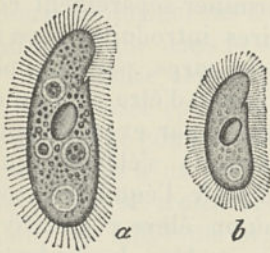


Fig. 125. — *Colpidium colpoda*, infusoire cilié; *a*, à l'état normal; *b*, à l'état d'inanition. Le corps cellulaire est devenu plus petit et plus transparent, les granules qui se trouvaient dans son intérieur ont disparu. Grossissement de 260 dans les deux cas. D'après les observations et les dessins du Dr JENSEN.

dépourvus de granulations. En même temps, les dimensions du corps cellulaire se réduisent de plus en plus (fig. 125). La cellule ne meurt donc pas aussitôt que les aliments lui sont retranchés, mais elle continue encore à vivre un certain temps aux dépens des matières de son propre corps. Lorsque ces dernières sont consommées, elle meurt petit à petit, de même qu'une montre qui n'est plus montée se ralentit peu à peu et s'arrête définitivement. Les phénomènes de l'inanition ont aussi été étudiés très exactement chez des animaux complexes, pluricellulaires, particulièrement chez les vertébrés, et il reste encore là un champ de recherches important pour la physiologie cellulaire.

Comme c'est une propriété caractéristique pour la matière vivante de se décomposer spontanément d'une manière continue, il est clair que l'équilibre des échanges doit subir un trouble chez les animaux inanitiés. Avec les produits de destruction de la matière vivante, de l'azote, du carbone, de l'hydrogène, de l'oxygène, etc., sont continuellement éliminés, alors qu'il n'y a aucun nouvel apport de ces substances. La conséquence en est, pour la cellule elle-même comme pour l'organisme pluri-cellulaire, que la matière vivante se consume peu à peu et de plus en plus, et que son poids diminue. L'animal vit pourtant encore un certain temps aux dépens de ses propres tissus. Par là, il devient compréhensible que les herbivores se comportent dans ce cas comme les carnivores sous le rapport de leurs excréments. L'urine des herbivores qui pour une alimentation normale est alcaline et trouble, devient dans l'inanition acide et claire comme celle des carnivores, car les herbivores vivent dans l'inanition aux dépens de leur propre substance, par conséquent aux dépens de tissus animaux, et ils deviennent en quelque sorte des carnivores. Ainsi la matière vivante se consume de plus en plus jusqu'à ce que le corps ait subi une perte de poids telle que l'animal doit périr.

CHOSSAT (1) a déterminé cette limite de la diminution de poids par un grand nombre d'expériences, et a trouvé que chez les différents animaux, la mort survient lorsque la perte de poids a atteint la 0,4

(1) CHOSSAT dans : *Mémoires présentés par divers savants à l'Académie royale des sciences de l'Institut de France*. VIII, 1843.

partie du poids total. Mais cette valeur n'est atteinte chez les différents animaux qu'au bout d'un temps très variable. Des grenouilles vivent plus d'un an, et on prétend que le *Proteus anguineus*, cet amphibie spécial de la grotte d'Adelsberg, pourrait demeurer plusieurs années sans manger. L'homme meurt dans un temps relativement court. L'occasion ne se présentait autrefois que rarement de pouvoir observer des hommes soumis à une longue période de jeûne, et on doit n'accepter qu'avec circonspection les anciennes données sur ce sujet. Ainsi, en 1831, à Toulouse, un détenu qui n'aurait ingéré que de l'eau, serait mort seulement au bout de soixante-trois jours. Plus récemment, depuis que la profession ingrate des « jeûneurs exhibitionnistes » a fait son apparition, les physiologistes ont eu souvent l'occasion de faire quelques observations exactes sur l'homme inanitié, et LUCIANI (1) nous a donné une belle monographie sur le jeûne, d'après des recherches exécutées sur le jeûneur bien connu Succi, qui entreprit sous sa surveillance un jeûne de trente jours. Le cas de Succi prouve incontestablement qu'un homme normal, dans des conditions favorables, peut supporter au moins trente jours la privation de nourriture.

Les divers tissus participent dans une mesure très différente à la perte de poids du corps. Tandis que les cellules de certains tissus subissent rapidement une atteinte très grave, d'autres n'éprouvent que des altérations insignifiantes. C'est ce que prouve l'expérience suivante de CLOSSAR. De deux pigeons de la même couvée, ayant même taille, même sexe et même poids, l'un est sacrifié et chacun de ses tissus est pesé, l'autre est soumis au jeûne jusqu'à la mort, et le poids de ses tissus est alors également déterminé. On reconnaît de cette façon quelle modification de poids ont éprouvé les divers tissus pendant l'inanition. On trouve ainsi que le tissu adipeux a perdu environ 93 p. 100 de son poids; les tissus de la rate, du pancréas, du foie, 71-62 p. 100; les muscles 45-34 p. 100; la peau, les reins, les poumons 33 à 22 p. 100; les os 17 p. 100 et le système nerveux seulement 2 p. 100 environ.

C'est donc le tissu graisseux qui est le plus atteint et le tissu nerveux qui souffre le moins. Il n'y a pas lieu toutefois de penser que cette diversité dans la perte de poids des différentes sortes de tissus ou de cellules, repose uniquement sur une différence de rapidité dans le dépérissement de chaque espèce de cellule par la privation de nourriture. LUCIANI estime avec raison qu'à côté de ce facteur, il en existe un autre consistant en une sorte de lutte pour la nourriture qui s'établirait entre les cellules des divers tissus, de façon que les unes s'empareraient, avec plus d'avidité que les autres, des matières de réserve du corps et s'approprieraient enfin, après la consommation de ces dernières, les propres substances des autres cellules, pour entretenir leurs échanges.

(1) LUCIANI : *Das Hungern. Studien und Experimente am Menschen*. Traduction allemande par M. O. FRÄNKEL. Hambourg et Leipzig, 1890.

C'est du moins ce qu'indique une intéressante observation de MIESCHER (1). Quand le saumon du Rhin quitte la mer et remonte le cours du fleuve, il est fort bien musclé et en bon état de nutrition; mais après un séjour de 6-9 mois dans le Rhin où il jeûne, ses muscles, particulièrement ceux du dos, ont diminué énormément de volume, tandis que les organes sexuels ont pris un développement tout à fait extraordinaire.

Ici apparaît donc une lutte pour l'existence entre les éléments tissulaires des organes sexuels et des muscles, lutte dans laquelle les premiers se montrent les plus forts et s'approprient pour leurs propres besoins la substance des derniers. Une semblable lutte pour l'existence se montre aussi pour d'autres éléments de tissus et chez d'autres animaux en état d'inanition, bien qu'elle ne soit pas aussi frappante que chez le saumon. Mais la dernière conséquence de tout jeûne est toujours la mort. L'horloge finit par s'arrêter si elle n'est pas remontée.

Toutefois cette assertion que la mort est le résultat final de tout jeûne prolongé a besoin d'une certaine rectification. Elle n'est exacte qu'autant que les organismes se trouvent en état de vie actuelle. En effet, les organismes en état de vie latente, lorsqu'ils sont desséchés comme les rotateurs, tardigrades, spores de bactéries, graines, etc., n'ont pas besoin d'aliments, car, comme nous l'avons vu (page 149), on ne peut décélérer chez eux aucun échange de matières par les moyens les plus délicats. Aussi ne meurent-ils point malgré le manque de nourriture. Ici, le mouvement de l'horloge est seulement suspendu, mais non épuisé.

* * *

Pour se faire enfin une idée de l'extension que prennent chez certains organismes les adaptations à des conditions vitales spéciales, sortant complètement de l'ordinaire, en ce qui concerne l'alimentation, il nous suffit de jeter un regard sur les particularités que présentent certaines formes de bactéries que nous connaissons depuis peu, grâce surtout aux remarquables travaux de WINOGRADSKY.

Les *bactéries sulfureuses* (Beggiatoa) constituent une famille de microbes vivant dans les mares en putréfaction et les flaques bourbeuses d'eau douce, aussi bien que d'eau de mer. Ces êtres remarquables qui fourmillent dans l'eau sous forme de courts bâtonnets ou de longs filaments (fig. 126), ne peuvent exister que lorsqu'ils ont à leur disposition des quantités notables d'hydrogène sulfuré. Ils emploient l'hydrogène sulfuré pour leurs échanges, car ils en forment par oxydation du soufre libre qu'ils mettent en dépôt dans leur corps cellulaire sous forme de fins granules fortement réfringents, pour le transformer dans la suite par une nouvelle oxydation en acide sulfurique et le rejeter au

(1) P. MIESCHER-RÜSCH dans : Amtliche Berichte über die internationale Fischerei-Ausstellung in Berlin 1880. Wissenschaftliche Abtheilung.

dehors sous cette forme. Si l'on porte ces bactéries dans de l'eau de source, ne renfermant aucune trace d'hydrogène sulfuré, elles périssent après avoir oxydé et éliminé la provision de soufre présente dans leurs corps. L'hydrogène sulfuré est donc nécessaire à leur existence, alors que ce gaz est un poison pour la plupart des organismes.

Une adaptation analogue à des conditions vitales tout à fait particulières a été démontrée aussi par WINOGRADSKY (1) pour les *bactéries ferrugineuses*. On connaît généralement les dépôts de « fer limoneux » très répandus dans les contrées marécageuses, avec leur pellicule grasse, irisée à la surface des flaques d'eau et leur vase épaisse, d'un jaune rougeâtre. C'est là que vivent ces bactéries, et la production de ce limon ferrugineux est en partie leur œuvre. Les bactéries ferrugineuses ont besoin pour leurs échanges du carbonate d'oxydure de fer en dissolution dans l'eau. Elles absorbent ce carbonate de fer et l'oxydent en carbonate d'oxyde de fer qu'elles rejettent ensuite dans le milieu ambiant. Le carbonate d'oxyde de fer excrété se transforme alors avec le temps en simple oxyde de fer qui est insoluble, et constitue un dépôt jaune brunâtre sur les enveloppes gélatineuses qui recouvrent le corps de ces bactéries. Si l'on cultive les bactéries ferrugineuses sans carbonate d'oxydure de fer, leurs phénomènes vitaux se ralentissent de plus en plus, pour cesser enfin complètement. La présence de cette matière est donc une condition vitale pour cette curieuse espèce de microbes.

Ces exemples suffisent à montrer de quelle nature particulière peuvent être les conditions *spéciales* de la vie relatives à l'alimentation, chez les divers organismes. Ce n'est pas ici le lieu d'entrer dans plus de détails sur ce sujet qui appartient à la physiologie spéciale.

2. — L'Eau.

La matière vivante a une consistance fluide. C'est là une de ses propriétés physiques fondamentales qu'il ne faut pas perdre de vue. L'état fluide, pâteux de la matière vivante est dû à la quantité d'eau qu'elle contient, quantité qu'on peut facilement apprécier par évaporation. Seules les masses fluides, non les solides, seules les substances qui contiennent de l'eau peuvent être vivantes, car un échange de matière

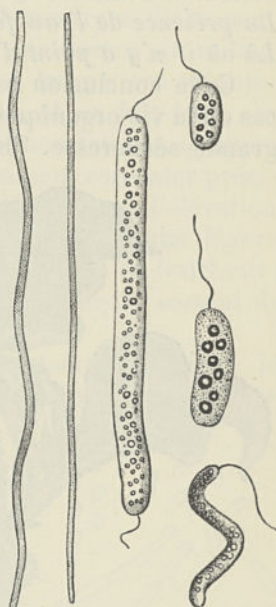


Fig. 126. — Différentes formes de bactéries sulfureuses. Les granulations dans l'intérieur sont des grains de soufre. D'après SCHENK et WARMING.

(1) WINOGRADSKY : *Ueber Eisenbakterien*. Dans : *Botanische Zeitschrift*, vol. XLVI, n° 17.

n'est compatible qu'avec l'état fluide. Aussi toutes les substances de l'organisme qui ont une consistance dure et rigide, comme la substance fondamentale des dents, des os, etc., ne sont-elles point vivantes. De même la soustraction d'eau affaiblit l'activité vitale. Chez les rotifères et tardigrades desséchés, aussi bien que pour les graines sèches, on ne peut décèler aucun phénomène vital. Ce n'est que lorsque les graines se gonflent par l'eau qui leur est fournie, ce n'est que lorsque la substance de leurs cellules redevient fluide, que la vie commence à se manifester. *La présence de l'eau fait donc partie des conditions générales de la vie. Là où il n'y a point d'eau, il n'y a point de vie.*

Cette conclusion est très simple et très claire. Cependant il y a des cas où la vie organique peut aussi se maintenir dans des lieux de la plus grande sécheresse. Tels les déserts incultes et brûlés par le soleil de



Fig. 127. — *Mesembryanthemum cristallinum*, plante des déserts du sud de l'Afrique. Toute la tige et la face inférieure des feuilles sont garnies de cellules aqueuses cristallines.

l'Arabie et de l'Afrique; ils paraissent au voyageur comme le tableau le plus saisissant de l'éternelle stérilité, avec leurs plaines sablonneuses désolées, qu'arrosent, à peine une fois dans l'année, de rares averses; et pourtant ils hébergent malgré leur sécheresse diverses formes animales et végétales. Cette apparente exception repose sur ce fait que tous les organismes du désert sont adaptés d'une manière tout à fait particulière à pouvoir supporter une longue sécheresse, en ce qu'ils économisent et ne dépensent qu'avec une extrême parcimonie le peu d'eau qui leur est offert à de longs intervalles. On est étonné de rencontrer dans les déserts les plus arides, des plantes vertes qui contiennent quantité de sucs, des plantes (*Mesembryanthemum cristallinum*) parsemées çà et là de cellules qui renferment

une telle quantité d'eau claire qu'elles apparaissent comme de petites gouttelettes cristallines (fig. 127). Ces plantes retiennent l'eau d'une manière extraordinaire, soit en accumulant dans leur suc cellulaire des substances solubles ayant un grand pouvoir d'attraction pour l'eau, soit en se recouvrant d'une fine couche de cire sur toute leur surface, de

sorte que les stomates obturés laissent à peine échapper une trace d'eau par évaporation. A côté de cela, elles possèdent pour la plupart des racines très richement ramifiées s'étendant fort loin et à plat sous le sol, et qui pompent avidement toute trace d'eau dont la terre vient accidentellement à s'humecter. De même, les animaux que leurs faibles moyens de locomotion enchaînent à leur aride patrie, comme les escargots, se protègent en restreignant leur perte d'eau à un minimum. Les escargots obturent l'orifice de leur coquille par un double couvercle épais, de telle sorte que c'est à peine si une trace d'eau peut s'échapper de leur corps par évaporation. La sécheresse du milieu ambiant ne s'étend donc pas dans tous ces cas à la matière vivante. Celle-ci reste fluide comme toute matière vivante, et en fait tous ces organismes du désert possèdent une vie actuelle et non latente, quoique aussi leur activité soit abaissée à un minimum. On peut constater précisément ici comment l'intensité de la vie croît et décroît avec l'élévation et l'abaissement de la teneur en eau. S'il vient à tomber une légère averse, la vie commence aussitôt à s'épanouir dans toute sa fraîcheur; les plantes croissent et fleurissent, les animaux engourdis sortent de leur sommeil estival.

D'autres organismes qui doivent supporter temporairement le manque d'eau, sont adaptés à la vie dans la sécheresse d'une manière un peu différente des plantes et animaux du désert; ils donnent alors naissance à des formes dites de « résistance » qui sont protégées contre la dessiccation. De telles formes de résistance sont par exemple très répandues chez les organismes unicellulaires, comme

les « spores » de bactéries (fig. 128) ou les « kystes » des rhizopodes et infusoires (fig. 84, p. 231), qui renferment la substance vivante dans

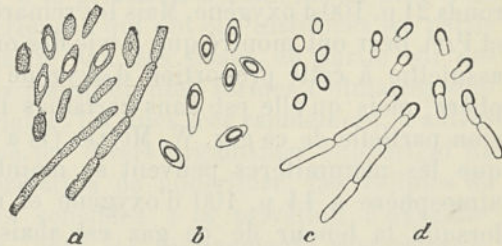


Fig. 128. — *Bacillus butyricus* au moment de la formation des spores; a, début de la formation des spores; b, spores mûres, mais se trouvant encore dans le corps des bacilles; c, spores après dissolution de la membrane cellulaire; d, spores commençant à germer et bacilles qui en naissent, d'après MIGULA.

une enveloppe épaisse complètement imperméable. De même les graines végétales appartiennent à ces états de résistance des organismes. Toutefois, dans tous ces cas, il s'agit déjà de vie latente dans laquelle aucune trace de phénomènes vitaux n'est plus décélable, même par les moyens les plus délicats; là, semble-t-il, la vie est enrayée, comme le mouvement d'une horloge montée qui a été soudainement arrêté.

Ces faits montrent suffisamment l'importance de l'eau pour l'entretien de la vie. *Sans eau il n'y a pas de vie; avec l'augmentation et la diminution de la teneur en eau de la substance vivante dans de certaines limites, on voit l'activité vitale s'élever, s'abaisser et s'éteindre.*

3. — L'Oxygène.

PRIESTLEY qui découvrit l'oxygène, reconnut aussi l'importance fondamentale de ce gaz pour la vie sur la terre; par sa découverte des propriétés de l'oxygène, il donna un fondement réel à l'idée ingénieuse de MAYOW, qui comparait la respiration à un processus de combustion. Effectivement dans la respiration la matière vivante s'empare de l'oxygène libre qu'elle rejette ensuite en combinaison dans l'acide carbonique. Il doit donc y avoir un processus de combustion, une oxydation du carbone dans la matière vivante. Or, si comme nous l'avons vu (p. 161), tous les organismes sans exception respirent, tant qu'ils vivent, si les processus d'oxydation forment une partie intégrante dans la chaîne des échanges de matières, il en résulte nécessairement que la présence de l'oxygène appartient aux conditions générales de la vie de la substance vivante.

On sait que la composition de l'atmosphère dans ses éléments essentiels est la suivante en volumes : azote 79,02 parties (y compris l'argon); oxygène 20,95 et acide carbonique 0,03. Cette composition est constamment et partout la même à la surface de la terre. Si donc nous envisageons les organismes terrestres, auxquels s'appliquent la plupart des recherches qui ont été faites sur la nécessité de l'oxygène, nous voyons qu'ils vivent constamment dans une atmosphère renfermant en chiffres ronds 21 p. 100 d'oxygène. Mais les remarquables recherches de W. MÜLLER et PAUL BERT ont montré que la vie des organismes n'est pas absolument assujettie à cette proportion d'oxygène et à la pression d'une atmosphère, mais qu'elle est dans certaines limites indépendante de la pression partielle de ce gaz. W. MÜLLER (1) a trouvé notamment, d'une part, que les mammifères peuvent se maintenir encore en vie dans une atmosphère à 14 p. 100 d'oxygène et ne présentent de troubles que lorsque la teneur de ce gaz est abaissée à 7 p. 100, pour mourir d'asphyxie lorsqu'elle descend à 3 p. 100; mais, d'autre part aussi, que ces animaux peuvent parfaitement continuer à vivre dans l'oxygène pur à la pression d'une atmosphère. Il résulte pareillement d'une série d'expériences de P. BERT (2) que la vie des animaux présente une large indépendance d'avec la *pression partielle* de l'oxygène. Dans l'air atmosphérique, les animaux peuvent encore vivre à une pression minima d'environ 250 millimètres de mercure et à une pression maxima de 15 atmosphères, tandis que dans l'oxygène pur, le minimum de pression compatible avec la vie est notablement plus bas, et que d'autre part une pression de 2 atmosphères pour les végétaux et de 3 atmosphères pour les animaux est déjà mortelle. En somme, il se

(1) W. MÜLLER dans : Sitzungsberichte der Wiener Akademie der Wissenschaften. Mathemat.-naturwiss. Classe, XXXIII, 1858.

(2) PAUL BERT : *Recherches expérimentales sur l'influence que les changements dans la pression barométrique exercent sur les phénomènes de la vie*. Dans : Comptes rendus, 1873, vol. LXXXVI et LXXXVII.

dégage des expériences de P. BERT qu'on peut compenser dans de certaines limites, les troubles dus à une trop faible teneur en oxygène par une élévation de la pression, et les troubles dus à une trop forte pression par un abaissement de la teneur en oxygène. Ce fait remarquable que les organismes périssent dans l'oxygène pur soumis à une trop haute pression, et cela avec les phénomènes de l'asphyxie, comme l'a montré P. BERT, s'éclaire par cette comparaison de PFLÜGER (1) : on sait que le phosphore actif qui, dans l'air atmosphérique s'oxyde vivement, luit et émet des vapeurs d'acide phosphorique, ne s'oxyde pas du tout quand il est placé dans l'oxygène pur. De même la matière vivante cesse aussi de s'oxyder dans l'oxygène pur à une haute pression, et par là s'explique le phénomène paradoxal de la mort par asphyxie dans l'oxygène pur.

Les minima et maxima de la teneur pour cent et de la pression partielle de l'oxygène sont très variables suivant les organismes, et n'ont été déterminés jusqu'ici que dans quelques cas. Mais ces détails sont ici pour nous de peu d'intérêt. Par contre, il est intéressant de jeter un regard sur les conséquences de la suppression complète de l'oxygène.

La dernière conséquence de la soustraction *complète* de l'oxygène est évidente. Si l'oxygène est une condition générale de la vie, toute matière vivante doit succomber à la privation absolue de ce gaz. C'est ce qu'ont montré aussi les expériences qui ont été instituées en partie sur des cellules séparées, en partie sur des tissus, en partie sur des organismes pluricellulaires. Mais les différentes formes cellulaires succombent au bout d'un temps variable, les unes très rapidement, d'autres petit à petit, de même aussi que les divers organismes supportent un temps plus ou moins long la privation de nourriture. Les cellules du système nerveux sont les plus sensibles à la privation d'oxygène. Aussi les vertébrés supérieurs, dont les mouvements respiratoires, l'activité du cœur, etc., sont sous la dépendance des cellules des centres nerveux, succombent-ils très promptement à l'asphyxie, en présentant les phénomènes d'une violente excitation. Par contre, d'autres formes cellulaires peuvent demeurer en vie encore pendant longtemps dans un milieu complètement dépourvu d'oxygène.

On a un moyen commode d'exclure complètement l'oxygène sans introduire dans l'expérience d'autres conditions nuisibles. L'hydrogène est un gaz absolument indifférent pour l'organisme. Or, l'air atmosphérique, dont l'oxygène est le seul élément actif, du moins pour les cellules animales, peut être chassé et remplacé très facilement par l'hydrogène dans un espace clos; on n'a pour cela qu'à préparer de l'hydrogène pur dans un appareil de KIPP et à en faire passer un courant dans une chambre à gaz close, dans le genre de celle qu'ENGELMANN a

(1) PFLÜGER : *Ueber die physiologische Verbrennung in den lebendigen Organismen*. Dans : Pflüger's Archiv, vol. X, 1875.

fait construire pour les recherches microscopiques. (fig. 129 I). Les cellules que l'on veut soumettre à l'expérience, sont prélevées avec un peu du liquide dans lequel elles vivent, placées et observées en goutte pendante dans la chambre à gaz. KÜHNE (1) a montré par une série d'expériences que les amibes suspendent peu à peu leurs mouvements environ vingt-quatre minutes seulement après l'expulsion de l'air par l'hydrogène. Elles peuvent être tirées de cet état et ramenées à la vie par un nouvel apport d'air atmosphérique. Par contre, elles meurent,

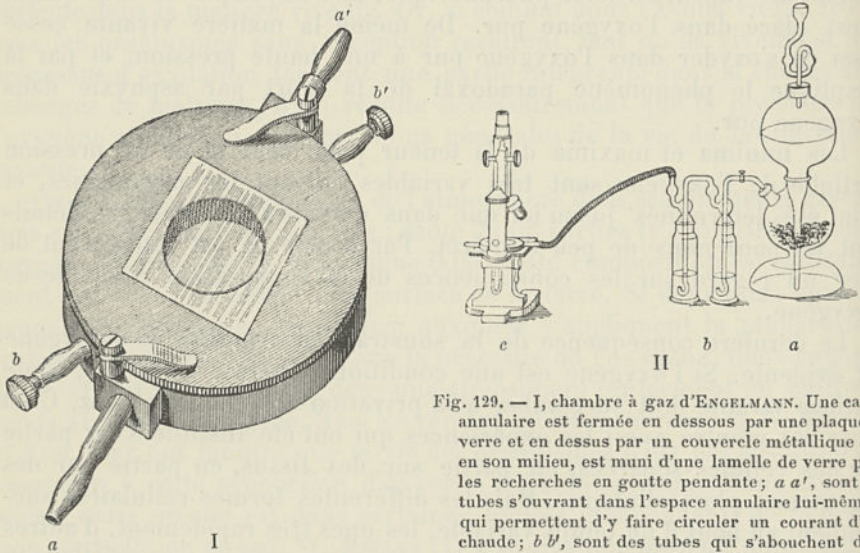


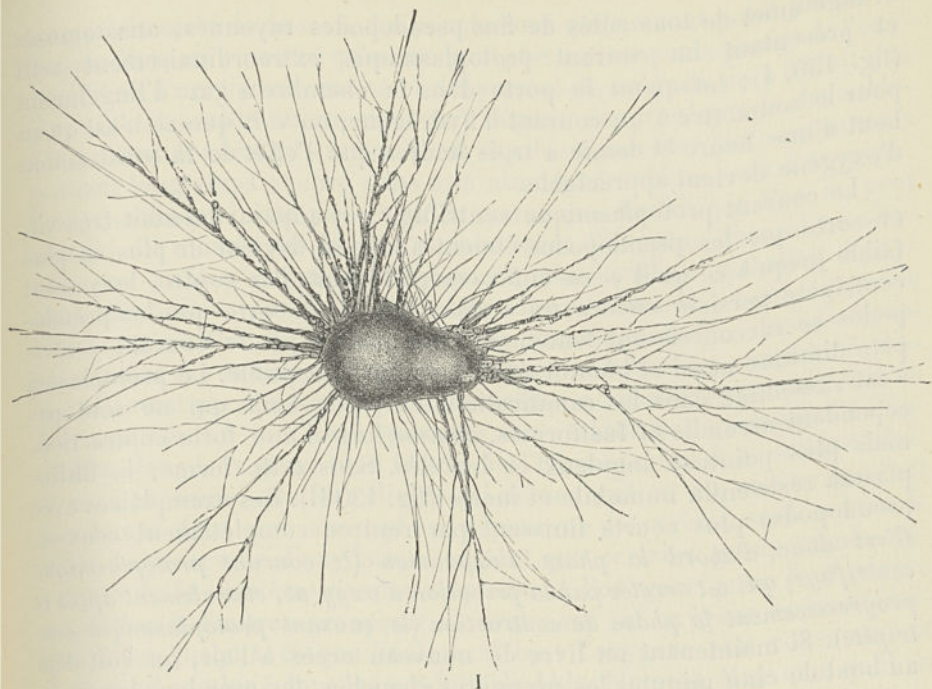
Fig. 129. — I, chambre à gaz d'ENGELMANN. Une cavité annulaire est fermée en dessous par une plaque de verre et en dessus par un couvercle métallique qui, en son milieu, est muni d'une lamelle de verre pour les recherches en goutte pendante; *a a'*, sont des tubes s'ouvrant dans l'espace annulaire lui-même et qui permettent d'y faire circuler un courant d'eau chaude; *b b'*, sont des tubes qui s'abouchent dans la chambre recouverte de la lamelle de verre, et qui servent à l'introduction du gaz, de sorte que la goutte pendante à la face inférieure de la lamelle est, avec son contenu vivant, baignée par le gaz qui remplit la chambre; II, disposition expérimentale pour les recherches dans l'hydrogène pur; *a*, appareil de KIPP pour la production de l'hydrogène; *b*, deux flacons laveurs pour la purification du gaz; *c*, microscope sous lequel se trouve la chambre à gaz avec la goutte pendante.

si on maintient un peu plus longtemps l'exclusion de l'oxygène. De grandes plasmodies de myxomycètes ne cessent souvent qu'après trois heures leurs mouvements protoplasmiques dans un milieu privé d'oxygène et meurent encore plus tardivement.

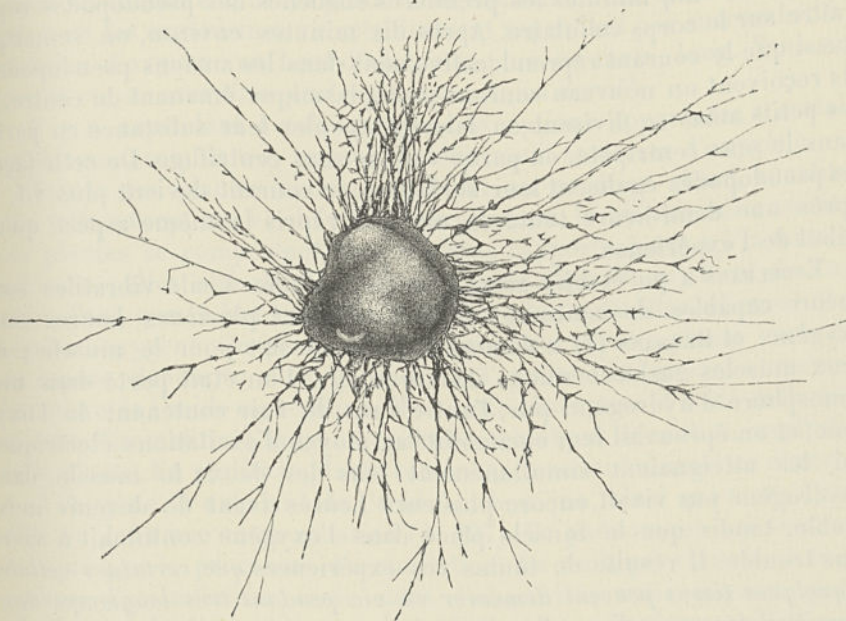
Pour l'étude de la question concernant la manière dont les deux phases du mouvement contractile, l'expansion et la contraction, sont influencées par la suppression de l'oxygène, les objets les plus favorables sont fournis par les Rhizopodes marins avec leurs longs pseudopodes, dont le mouvement de chaque particule protoplasmique s'étend sur une très longue étendue (2). Le *Rhizoplasma Kaiseri*, par exemple, est un Rhizopode nu dont le corps cellulaire uninucléé, de couleur rouge

(1) KÜHNE : *Untersuchungen über das Protoplasma und die Contractilität*. Leipzig, 1864.

(2) VERWORN : *Zellphysiologische Studien am rothen Meer*. Dans : *Sitzungsber. der Königl. Preuss. Akad. der Wissensch. zu Berlin*, XLVI, 1896.



I



II

Fig. 130. *Rhizoplasma Kaiseri*. I, individu à l'état normal, avec pseudopodes en extension et courant protoplasmique très actif; II, individu montrant l'arrêt du courant protoplasmique après soustraction de l'oxygène. Le protoplasma forme de petits amas anguleux aux points de ramification des pseudopodes.

orangé émet de tous côtés de fins pseudopodes rayonnés, anastomosés et présentant un courant protoplasmique extraordinairement actif (fig. 130, I); lorsqu'on le porte dans la chambre à gaz d'Engelmann pour le soumettre à un courant d'hydrogène, on voit que ce n'est qu'au bout d'une heure et demie à trois heures que l'effet de la soustraction d'oxygène devient appréciable.

Le courant protoplasmique centrifuge qui auparavant était très vif, en sorte que les pseudopodes étaient allongés, devient de plus en plus faible jusqu'à ce qu'il cesse enfin complètement. Par contre, le courant centripète persiste encore un certain temps, de sorte que les pseudopodes se raccourcissent lentement. Mais peu à peu le courant centripète diminue aussi et bientôt il est à peine perceptible. Le protoplasma s'est rassemblé dans les ramifications en petits amas qui ne sont pas cependant arrondis et fusiformes, comme lors d'une forte contraction, mais plus pointus, anguleux et dentelés. Sous cette forme, le Rhizoplasma reste enfin immobile et inerte (fig. 130 II). Des exemplaires avec pseudopodes plus courts finissent par rentrer complètement ceux-ci. *C'est donc d'abord la phase d'expansion (le courant protoplasmique centrifuge) qui est arrêtée par la privation d'oxygène, et seulement après et progressivement la phase de contraction (le courant protoplasmique centripète).* Si maintenant on livre de nouveau accès à l'air, on voit déjà au bout de cinq minutes les premières ébauches des pseudopodes reparaître sur le corps cellulaire. Après dix minutes environ, on remarque aussi que le courant reprend activement dans les anciens pseudopodes; ils reçoivent un nouveau courant protoplasmique émanant du centre, et les petits amas se divisent en laissant écouler leur substance en partie dans le sens centripète, en partie dans le sens centrifuge. De cette façon les pseudopodes égalisent leur surface, leur courant devient plus vif, et après une demi-heure toute la masse a repris le même aspect qu'au début de l'expérience.

ENGELMANN a pu établir aussi que des cellules à cils vibratiles sont encore capables de continuer à vivre pendant plusieurs heures sans oxygène, et HERMANN (1) a démontré le même fait pour le muscle : de deux muscles gastrocnémiens de grenouille, l'un était porté dans une atmosphère d'hydrogène pur, l'autre dans de l'air contenant de l'oxygène, et on éprouvait leur excitabilité au moyen d'excitations électriques qui les atteignaient simultanément tous les deux; le muscle dans l'hydrogène pur vivait encore plusieurs heures avant de devenir inexcitable, tandis que le muscle placé dans l'oxygène continuait à vivre sans trouble. Il résulte de toutes ces expériences *que certaines cellules et quelques tissus peuvent demeurer en vie pendant très longtemps dans un milieu dépourvu d'oxygène.*

Ces derniers faits, particulièrement ceux qui se rapportent au muscle,

(1) HERMANN : *Untersuchungen zur Physiologie der Muskeln und Nerven*. I à III. Berlin, 1868.

ont parfois servi de bases à des conclusions qui ne sont point justifiées. Comme HERMANN a montré qu'on ne peut plus retirer par la pompe de l'oxygène libre d'un muscle excisé et débarrassé de sang, on en a déduit que le muscle travaille uniquement aux dépens de processus de dédoublement, étant donné d'ailleurs qu'il est capable d'exécuter des mouvements pendant longtemps encore dans une atmosphère dépourvue d'oxygène. Cette conclusion n'est pas justifiée, parce que du fait que l'on ne peut extraire du muscle par le vide aucune trace d'oxygène libre, il ne s'ensuit pas qu'il n'y existe absolument plus aucune quantité d'oxygène disponible pour les processus d'oxydation. Il est au contraire très vraisemblable qu'il existe dans le muscle, peut-être dans le sarco-plasma des fibres musculaires, de l'oxygène *lié*, qui est consommé continuellement par les particules contractiles pour leur oxydation lors de leur activité. En fait, chez quelques invertébrés qui n'ont pas d'hémoglobine dans leur sang, on a trouvé de l'hémoglobine dans les muscles. Il est à présumer que les cellules qui demeurent en vie encore pendant longtemps dans une atmosphère dépourvue d'oxygène, sont encore le siège de processus d'oxydation, en tant que certains groupements atomiques de la matière vivante empruntent l'oxygène pour leur propre oxydation à d'autres groupements contenant cet oxygène en combinaison lâche, jusqu'à ce que finalement tout l'oxygène soit consommé et fortement combiné dans les produits de dédoublement. Mais quoi qu'il en soit, tous les organismes vivants finissent cependant par succomber à la privation d'oxygène au bout d'un temps plus ou moins long. *Sans oxygène la vie ne saurait se prolonger d'une façon durable.*

Il y a cependant à cela quelques exceptions apparentes : certains organismes, semble-t-il, peuvent indéfiniment se passer d'oxygène.

Toutes les plantes vertes paraissent, au premier abord, constituer une telle exception, et il fut un temps où on le croyait sérieusement. Les plantes se comportent sous certains rapports, juste à l'inverse des animaux : elles absorbent de l'acide carbonique et rejettent de l'oxygène. Tant que la lumière solaire agit sur leurs feuilles, elles n'ont pas besoin d'oxygène. On peut donc conserver en vie une plante verte dans un espace dépourvu d'oxygène, si on l'expose à la lumière et qu'on lui fournisse de l'acide carbonique. Mais cette absorption d'acide carbonique et cette élimination d'oxygène ne représentent pas la fonction respiratoire de la plante. En réalité la plante respire comme tout animal en absorbant de l'oxygène et exhalant de l'acide carbonique, ainsi que nous l'avons déjà vu dans une autre occasion (p. 197). Ce phénomène est seulement masqué par le processus d'assimilation. La nuit, par contre, où le processus d'assimilation cesse dans l'obscurité, nous voyons que la plante absorbe l'oxygène et exhale de l'acide carbonique ; cultivée dans un espace clos, elle reprend pendant la nuit l'oxygène qu'elle a mis en liberté pendant le jour par le dédoublement de l'acide carbonique. L'assimilation de l'acide carbonique doit donc être nettement différenciée de

la respiration. Il y a là deux processus entièrement distincts l'un de l'autre.

Mais les conditions sont beaucoup moins claires que chez les plantes pour une catégorie particulière d'organismes, dits *Anaérobies*. Les Anaérobies sont des organismes appartenant particulièrement au groupe

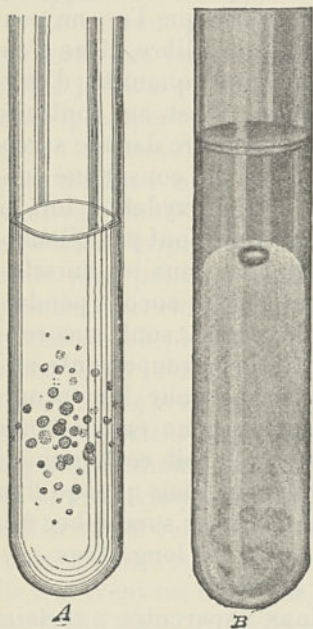


Fig. 131. — A, culture des bactéries de la septicémie, d'après MICULA. Dans l'intérieur de la gélatine, à l'abri de l'air, se trouvent les colonies globuleuses; B, culture des bactéries du tétanos. Les bactéries ont liquéfié la partie inférieure de la gélatine dans le tube et formé une bulle gazeuse qui se trouve à la partie supérieure de la masse liquéfiée. Les bactéries ne se sont développées que dans la partie inférieure du tube séparée de l'air par une couche épaisse de gélatine.

des bactéries, qui peuvent vivre d'une manière durable dans des milieux dont l'oxygène est complètement exclu. Même beaucoup d'entre eux périssent au contact de l'oxygène libre. Depuis l'époque où PASTEUR, le créateur de la bactériologie moderne, a signalé l'existence de ces êtres singuliers, son affirmation a été fréquemment mise en doute; pourtant on ne saurait plus aujourd'hui en contester l'exactitude. Ainsi par exemple les bactéries de la septicémie et du tétanos sont anaérobies (fig. 131). De même les vibrions du choléra se développent admirablement à l'abri de l'air dans des milieux nutritifs alcalins et ils se multiplient rapidement aussi dans l'intestin, où il se trouve à peine une trace d'oxygène libre à leur disposition. Ce fait est d'autant plus remarquable que les bactéries du choléra portées au contact de l'air se montrent très avides d'oxygène. Comme on ne peut cependant pas admettre qu'elles puissent présenter une telle multiplication sans apport d'oxygène, ainsi que cela a lieu dans l'intestin, et que d'autre part on connaît leur avidité pour l'oxygène libre, il ne reste plus que l'hypothèse que les bactéries du choléra, de même que les bactéries du tétanos et les bacilles de la septicémie, ont la faculté, en l'absence de l'oxygène libre, d'enlever ce gaz aux sels alcalins du milieu ambiant,

c'est-à-dire de séparer l'oxygène des fortes combinaisons chimiques où il est engagé.

Toutefois cette hypothèse a encore besoin d'une vérification expérimentale, et il en est de même pour d'autres parasites intestinaux anaérobies, comme les *Ascarides* par exemple, qui d'après les recherches de BUNGE (1) seraient capables de demeurer en vie avec des mouvements très actifs pendant quatre ou cinq jours dans un milieu complètement

(1) BUNGE : *Ueber das Sauerstoffbedürfniss der Darmparasiten*. Dans : *Zeitschrift für physiologische Chemie*, vol. VIII, 1883.

dépourvu d'oxygène. Enfin les organismes en état de vie latente occupent ici aussi une place spéciale, de même que pour toutes les autres conditions vitales qui concernent directement la nutrition. Ils n'ont pas plus besoin d'oxygène que d'aliments et d'eau, et avec cela demeurent cependant capables de revenir à la vie. Ce phénomène est aisément compréhensible, car là où n'apparaît aucun échange de matière, on ne rencontre non plus aucun processus d'oxydation.

4. — La Température.

En dehors des conditions de l'alimentation (aliments, eau, oxygène) dont dépendent immédiatement les échanges nutritifs, il est encore certaines conditions d'ordre dynamique qui doivent être remplies pour que la vie puisse se maintenir d'une manière durable. Parmi ces dernières se trouve avant toutes choses, une température comprise entre certaines limites.

On sait que les combinaisons chimiques sont influencées au plus haut point par la température. De hautes températures amènent en général des dissociations de combinaisons qui, à des températures plus basses, peuvent très bien exister sans modifications. La matière vivante est un mélange de nombreuses substances chimiques, parmi lesquelles se trouvent des combinaisons très complexes dans un état extrêmement instable. Il est donc évident que la matière vivante doit, elle aussi, dépendre à un haut degré de la température et que la vie ne peut subsister qu'entre certaines limites de température. Ces limites, le maximum et le minimum de température sont, il est vrai, très variables suivant les différentes formes de matière vivante. Des températures auxquelles prospèrent certains organismes, sont déjà mortelles pour d'autres. Mais l'intérêt n'est pas ici, pour nous, d'établir les limites supérieure et inférieure de température pour chaque forme organique: il nous importe seulement de fixer d'une manière générale avec quel maximum et minimum de température la vie est encore compatible à la surface du globe.

C'est une observation qui a déjà été faite bien des fois, que des animaux poïkilothermes et des plantes peuvent être gelés sans perdre par là leur aptitude à revenir à la vie. Ainsi JOHN FRANKLIN, lors de son voyage dans les régions polaires en 1820, vit des carpes qui, après avoir été rendues dures comme pierre par congélation, revinrent à la vie et sautèrent quand elles furent dégelées par une exposition au feu, bien que chez les exemplaires sacrifiés comme témoins, les viscères fussent si rigides qu'ils se laissaient enlever en une seule pièce. De même DUMERIL put ramener à la vie, par un réchauffement ménagé, des grenouilles qui avaient été congelées dans l'eau froide entre -4 et -12 degrés centigrades, et PREYER (1) aussi, qui a rassemblé une série de documents sur ce sujet, observa que des grenouilles congelées pouvaient encore être

(1) PREYER : *Naturwissenschaftliche Thatsachen und Probleme*. Berlin, 1880.

ranimées lorsque leur température interne n'avait pas atteint — 2°,5 C. Des observations analogues ont pu être faites par ROMANES sur des méduses (*Aurelia aurita*), dont le corps mou, gélatineux, était traversé par de fines et claires aiguilles de glace. Mais toutes ces données ne peuvent être accueillies qu'avec quelque critique. Le fait n'est point douteux que tous ces animaux ont bien été réellement congelés jusqu'à la rigidité dans la glace et qu'ils ont pu cependant revenir à la vie par un dégel prudemment ménagé; mais ces observations n'apprennent pas si la substance même des cellules avait atteint une température inférieure à 0° C. Toutes les cellules produisent, comme on sait, une certaine quantité de chaleur par leurs échanges nutritifs, et par suite leur température interne, dans la congélation, demeure toujours un peu plus élevée que celle de la glace environnante. Il serait donc possible que la substance même des cellules n'eût point subi dans toutes ces observations un refroidissement à 0 degré C. ou au-dessous. Il faut donc des expériences plus précises pour élucider la question si les cellules vivantes peuvent supporter sans dommage un refroidissement de leur substance jusqu'à 0 degré ou au-dessous. De telles expériences ont été instituées par KÜHNE et plus récemment par KOCHS de la manière la plus détaillée.

KÜHNE (1) déposa dans un verre de montre une goutte d'eau renfermant un grand nombre d'amibes et le plaça sur de la glace : il trouva qu'au fur et à mesure qu'elles se refroidissaient, les amibes présentaient des mouvements de plus en plus lents jusqu'à ce qu'enfin elles devinssent complètement immobiles. Si la goutte était alors ramenée à la température ordinaire du laboratoire, les mouvements reprenaient de nouveau. Les amibes étaient donc demeurées en vie. Mais tout autre était le résultat si la goutte avec les amibes elles-mêmes était congelée. Alors les amibes après réchauffement restaient privées de mouvements et ne pouvaient plus être ramenées à la vie.

KOCHS (2) institua des expériences très approfondies sur des grenouilles et des hydrophiles. Il fit congeler ces animaux dans un verre avec de l'eau. Mais de cette façon, si la température n'était pas très basse il restait tout autour des animaux une couche d'eau liquide, dont la température, comme le montra la perforation de la masse de glace, était de 2 degrés au-dessus de 0. Lorsque cette dernière couche d'eau se prenait aussi à son tour après la perforation de la masse glacée environnante, les animaux pouvaient encore être ramenés à la vie par le réchauffement, quand ils n'avaient pas supporté la congélation plus de 5 à 6 heures. Mais en sciant de telles préparations, on pouvait se convaincre que les animaux n'avaient pas été gelés dans leur intérieur jusqu'à la consistance de la glace. Par contre, si l'expérience était poussée assez loin pour que l'intérieur du corps acquit la dureté de la

(1) W. KÜHNE : *Untersuchungen über das Protoplasma und die Contractilität*. Leipzig, 1864.

(2) W. KOCHS : *Kann die Continuität der Lebensvorgänge zeitweilig unterbrochen werden?*
 Dans : *Biologisches Centralblatt*, vol. X, n° 22, 1890.

glace, ce qui arrivait dans l'air refroidi à -4 degrés centigrades, toutes les tentatives faites pour rappeler les animaux à la vie restaient vaines.

D'après ces expériences, la notion que les organismes mourraient toujours, lorsque la congélation atteint la substance même de leurs cellules, devrait présenter la plus grande vraisemblance. Mais tout récemment RAOUL PICTET (1) est venu opposer à toutes ces observations des faits, d'après lesquels il semble bien que nous devrions modifier complètement nos idées sur ce sujet.

Ce savant bien connu par ses travaux et qui déjà a excité notre étonnement par quantité de découvertes extraordinairement importantes sur les actions chimiques des basses températures, institua récemment dans son laboratoire des expériences sur l'action physiologique du froid aux températures extrêmes. Les sujets d'expérience étaient protégés par du bois contre le contact des parois métalliques de l'appareil frigorifique dans lequel ils étaient introduits, de sorte qu'ils étaient exposés seulement à la basse température de l'air. De cette façon on put constater que les divers animaux se comportaient d'une manière très différente. Des poissons qui furent refroidis dans un bloc de glace à -15 degrés centigrades demeurèrent cependant en vie après réchauffement graduel, bien que les témoins pussent être réduits en poudre comme la glace elle-même. Par contre ils mouraient pour un refroidissement de -20° C. Des grenouilles supportaient une température de -28° C. sans mourir; des myriapodes -50° C. et des limaçons -120° C., des bactéries résistaient même à une température inférieure à -200 degrés centigrades! *Aujourd'hui, après ces surprenantes expériences, il serait à peine permis de douter encore que la matière vivante des cellules mêmes puisse être congelée dans certains cas sans perdre sa capacité vitale.*

Ces phénomènes soulèvent la question de savoir si dans les organismes congelés il y a réellement arrêt complet des processus vitaux, question à laquelle PREYER croit devoir répondre affirmativement. En théorie cette hypothèse n'aurait absolument rien contre elle; car, puisque nous voyons l'énergie des processus vitaux s'affaiblir de plus en plus avec l'abaissement de température, il n'est pas inadmissible qu'il arrive un moment où ceux-ci cessent tout à fait. La possibilité, pour le suc cellulaire lui-même, de subir la congélation sans que la capacité vitale de la cellule soit anéantie, viendrait même à l'appui de cette hypothèse; car, comme nous l'avons vu, la vie ne saurait exister sans eau à l'état liquide. Par conséquent, aussitôt que l'eau dans la matière vivante passe de l'état liquide à l'état solide, nous devons nous attendre aussi à un arrêt des transformations chimiques dans la cellule. Toutefois nous manquons encore jusqu'ici d'expériences décisives pour trancher cette question. S'il était établi que la matière

(1) RAOUL PICTET : *Das Leben und die niederen Temperaturen*. Dans : *Revue scientifique* LII, 1893.

vivante peut conserver pendant des années à l'état de congélation son aptitude à revenir à la vie, à la manière de certains organismes desséchés qui peuvent revivre après des années, des dizaines d'années et même des centaines d'années, alors seulement la vraisemblance que dans les organismes congelés la vie est réellement arrêtée, approcherait de la certitude. Pour le moment une constatation de ce genre nous fait encore défaut. De plus, il y a un fait qui n'est pas favorable à l'hypothèse de cette complète interruption de la vie : c'est l'observation faite par PICTET que les organismes congelés ne résistent pas à un abaissement ultérieur de la température au-dessous d'un degré déterminé, et qu'il existe à ce point de vue une limite au delà de laquelle ils ne peuvent plus être ramenés à la vie par le dégel. Si réellement la vie était complètement arrêtée, il serait difficile de comprendre pourquoi un abaissement plus considérable de la température exercerait encore une influence. Il nous faut donc provisoirement renoncer à une solution définitive de la question relative à l'arrêt absolu de la vie par le froid.

Pour déterminer le maximum de température extérieure compatible avec la vie, on rencontre des difficultés semblables à celles que l'on éprouve pour en fixer le minimum. Le maximum en tous cas coïncide avec le point où les matières albuminoïdes de la substance vivante se coagulent. Les albuminoïdes jouent, comme nous le savons, dans la vie de la cellule le rôle le plus important, et il est facile de comprendre que lorsque l'albumine dissoute passe à l'état solide, les échanges de matières, par conséquent la vie, doivent s'arrêter. D'après cela, il pourrait paraître très simple de déterminer la température maxima, à laquelle la vie peut encore subsister. Cependant, d'une part, la température de coagulation pour les différentes matières albuminoïdes est très variable, d'autre part on a observé des organismes qui vivent encore à des températures où toute albumine devrait déjà depuis longtemps être coagulée.

KÜHNE (1) pour déterminer le maximum de température, institua sur des amibes des expériences analogues à celles qu'il fit pour la recherche du minimum : il trouva que les amibes qui, auparavant, rampaient avec vivacité, se contractaient à une température de 35 degrés centigrades, mais restaient encore aptes à vivre ; mais que par contre après échauffement à 40-45° C. elles ne pouvaient plus être ranimées par refroidissement. Par là KÜHNE put établir qu'une des substances albuminoïdes de l'amibe qu'il considère comme la substance contractile, se coagule déjà vers 40° C., une autre seulement vers 45 degrés. Pour les cellules végétales MAX SCHULTZE (2) donna la température de 47 degrés comme le point où la mort surviendrait. Cependant différents auteurs ont rapporté des cas remarquables où des organismes existaient encore à des températures beaucoup plus élevées.

(1) KÜHNE : *Untersuchungen über das Protoplasma und die Contractilität*. Leipzig, 1864.

(2) MAX SCHULTZE : *Das Protoplasma der Rhizopoden und der Pflanzenzellen*. Leipzig, 1863.

L'observation la plus étonnante jusqu'ici est celle d'EHRENBERG (1) qui rencontra, dans les sources chaudes d'Ischia à une température de 81-85 degrés centigrades, des *infusoires ciliés* et des *rotifères* vivants parmi des filaments d'*oscillaires*. HOPPE SEYLER (2) qui chercha à vérifier cette donnée d'EHRENBERG à Casamicciola d'Ischia, ne trouva, il est vrai, que des températures notablement plus basses. Des algues exposées à des vapeurs chaudes vivaient bien à 64,7 degrés C., mais dans l'eau la plus haute température à laquelle elles existaient ne dépassait pas 53 degrés C. Il est donc certain, d'après cela, que des organismes peuvent encore vivre dans l'eau à une température de 53 degrés centigrades.

Mais il y a quelque temps, de nouvelles recherches très approfondies ont été entreprises en Amérique, aux sources chaudes de Yellowstone-Park, et on y a retrouvé des algues, vivant à des températures beaucoup plus élevées. L'ancienne observation d'EHRENBERG ne paraît donc pas inexacte.

Pour si étonnants que soient ces faits, nous en avons cependant un autre bien plus surprenant encore, dont la certitude est garantie, et l'observation d'ailleurs plus facile, dans la manière de se comporter de certaines spores de bactéries vis-à-vis des hautes températures. KOCH, BREFELD et d'autres ont démontré que les spores du charbon (*Bacillus anthracis*), de même que celles du bacille du foin (*Bacillus subtilis*) supportent, sans mourir, des températures de plus de 100 degrés centigrades.

Ces faits énigmatiques échappent jusqu'à présent à toute explication. La seule supposition admissible est que les matières albuminoïdes se trouvent chez ces organismes dans un état où elles ne peuvent être coagulées par de hautes températures, même, comme pour les spores du bacille du foin, par celle de l'eau bouillante; car l'hypothèse que la matière vivante dans ces cas, malgré la température du milieu ambiant, ne serait pas chauffée au point de coagulation de l'albumine, est aussi invraisemblable que l'hypothèse d'une conservation des propriétés vitales malgré la coagulation des albuminoïdes. Nous ne savons pas encore jusqu'ici sur quelles modifications moléculaires repose le processus de la coagulation et par quelles conditions, abstraction faite des facteurs connus, il se trouve influencé. Ce n'est que par une connaissance plus précise de ces questions, que nous pourrions espérer jeter quelque lumière sur les curieux phénomènes qui viennent d'être signalés.

5. — La Pression.

De même que la température, la pression exerce aussi une influence sur la constitution chimique des corps. Cette influence se fait particulièrement remarquer dans certains cas où plusieurs substances ayant entre elles de l'affinité chimique se trouvent dans le même milieu. Si

(1) EHRENBERG dans : Monatsberichte der Akademie der Wissenschaften zu Berlin, 1859.

(2) HOPPE-SEYLER : *Physiologische Chemie*. 1^{re} partie, Berlin, 1877.

cette condition est remplie, si un corps se trouve dans un milieu gazeux ou liquide, qui contienne des substances ayant avec lui de l'affinité, il peut se faire que l'élévation de la pression amène une combinaison entre ce corps et les substances chimiques correspondantes du milieu, et qu'inversement, la diminution de pression produise un dédoublement du composé en ses éléments constituants. Ces phénomènes reposent sur l'antagonisme entre les vibrations calorifiques des atomes et la pression. Par une augmentation de pression les atomes se serrent les uns contre les autres; il en résulte qu'un plus grand nombre d'atomes du milieu peuvent entrer en contact avec les atomes du corps correspondant; tandis que par la cessation de la pression, les atomes présentent de nouveau des vibrations si considérables qu'ils perdent leur cohésion et se dissocient.

La matière vivante se trouve dans un pareil cas. Elle vit dans un milieu, que ce soit l'air ou l'eau, avec lequel elle est en échange chimique de matières. Il est donc évident que la pression (pression de l'air ou de l'eau) a une grande importance pour la vie, et que, comprise entre certaines limites, elle doit faire partie des conditions générales de la vie des organismes.

Malheureusement, cette condition vitale a été jusqu'ici encore très peu étudiée, et pour le moment, on ne saurait établir qu'en partie à quelle pression de l'air ou de l'eau la vie peut encore exister, entre quelles limites de pression elle se trouve resserrée à la surface de la terre dans sa forme actuelle. De plus, en reprenant l'étude expérimentale de ces problèmes, il faudrait entrer dans le détail, et déterminer séparément les valeurs manométriques pour chacun des constituants de l'air et de l'eau, comme l'oxygène, l'acide carbonique, etc.

A propos de l'oxygène envisagé comme condition générale de la vie, nous avons déjà appris à connaître l'importance de la pression partielle de ce gaz (page 314), et nous avons vu que l'oxygène pur est déjà mortel pour les animaux homéothermes, au-dessus de trois atmosphères, tandis que le même résultat n'est atteint, dans l'air ordinaire, que pour une pression de 15 à 20 atmosphères. De même, la mort est la conséquence d'un abaissement par trop considérable de la pression partielle de l'oxygène.

On a utilisé l'expérience hardie de l'aéronautique pour rassembler des documents sur la question de savoir à quelle hauteur, dans l'atmosphère, la pression de l'air devient assez faible pour mettre la vie de l'homme en danger. L'ascension en ballon que SPINELLI, SIVEL et TISSANDIER effectuèrent à Paris, en 1875, est devenue célèbre. Ils s'élevèrent assez rapidement et atteignirent, sans ressentir un trouble quelconque, une hauteur de 7.000 mètres. Mais à environ 7.500 mètres, ainsi que le raconte TISSANDIER, ils éprouvèrent une faiblesse et une apathie de plus en plus accentuées, auxquelles succéda bientôt une complète inertie, bien que l'intelligence ne fût pas encore affectée. Les mouvements

volontaires ne pouvaient plus s'exécuter et la langue même se paralysait. Lorsque TISSANDIER eut observé que le ballon avait dépassé la hauteur de 8.000 mètres, il perdit connaissance après avoir tenté en vain de communiquer ce fait à ses deux compagnons. Quand il revint à lui, le ballon était descendu à 7,059 mètres. Alors SPINELLI, qui s'était remis lui aussi, jeta du sable pour ralentir la chute du ballon. Par suite, le ballon s'éleva de nouveau et les aéronautes perdirent encore connaissance. Lorsque TISSANDIER reprit ses sens pour la seconde fois, ils étaient descendus à 6,000 mètres, et le baromètre indiquait que le ballon avait atteint une hauteur d'environ 8,500 mètres. Mais TISSANDIER était cette fois le seul qui dût revoir la lumière, ses deux compagnons ne se réveillèrent plus.

Pour les plantes et les animaux, on peut déterminer à l'aide de la

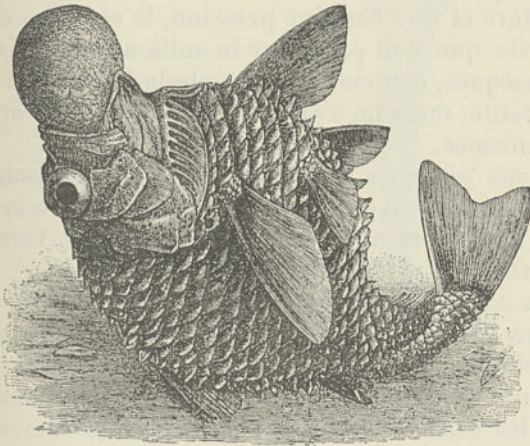


Fig. 132. — *Neoscopelus macrocephalus*, retiré d'une profondeur de 1500 mètres. Les yeux et les viscères sont saillies au dehors, et les écailles se détachent par suite de la tension du tégument cutané. D'après KELLER.

machine pneumatique, le minimum de pression compatible avec la vie, en tenant compte qu'il s'agit, surtout pour les animaux, de la pression partielle de l'oxygène et pour les plantes, de celle de l'acide carbonique.

Sur les limites de la pression de l'eau, compatibles avec la vie des organismes, nous avons beaucoup moins de données que pour la pression de l'air. Les intéressants sondages des profondeurs de la mer, exécutés dans ces dix dernières années, ont montré que, contrairement aux idées reçues jusqu'alors, il existe des organismes qui cachent leur existence au plus profond des mers, dans une éternelle obscurité et à une pression de plusieurs centaines d'atmosphères. La pression à laquelle sont soumis ces animaux est tellement considérable qu'ils éclatent lorsqu'on les ramène brusquement à la surface. Les poissons arrivent gonflés, avec leurs écailles se détachant du corps et les viscères sortant par la bouche (fig. 132), phénomène qui d'ailleurs se montre déjà chez les poissons qui vivent dans les profondeurs du lac de Constance. On n'a pas encore recherché jusqu'ici à quel chiffre la pression doit s'élever

pour que toute vie cesse. L'abaissement de la pression de l'eau jusqu'à la pression de l'atmosphère ambiante, au moyen de la machine pneumatique, paraît être sans influence sur tous les organismes aquatiques. Mais une diminution plus considérable n'est pas possible, sans modification de la nature liquide de l'eau. Ici, la question du minimum de la pression de l'eau se transforme dans la question du minimum de la pression de l'air et de la pression partielle des gaz qui y sont contenus, vapeur d'eau, oxygène, etc., et se rattache aux questions relatives à l'importance de la teneur en eau, en oxygène, etc., comme conditions générales de la vie.

B. — Les Conditions générales intrinsèques de la Vie.

Avec les conditions indiquées jusqu'ici relativement à l'oxygène, un certain degré de température et une certaine pression, la série des conditions générales de la vie que doit présenter le milieu est épuisée. D'autres conditions extrinsèques, comme par exemple la lumière, n'ont pas un caractère de généralité, mais ne s'appliquent qu'à certains organismes ou groupes d'organismes.

Toutefois aux conditions *générales extrinsèques* de la vie, viennent s'en ajouter encore d'autres qui doivent être remplies pour que la vie puisse subsister, mais qui se rapportent à l'organisme lui-même. Ce sont les conditions *générales intrinsèques* de la vie.

Comme il va de soi, la condition principale pour l'existence de la vie, toutes les conditions externes étant remplies, est la présence d'une substance capable de vivre, dans laquelle les phénomènes vitaux puissent s'accomplir. Si donc nous nous imaginons une gouttelette de matière vivante dans un milieu réunissant toutes les conditions vitales externes, nous devrions admettre que la vie s'y maintiendrait aussi longtemps qu'il ne proviendrait de l'extérieur aucune cause de perturbation. Mais c'est ce qui est en contradiction avec les données de l'expérience.

Nous pouvons facilement nous procurer une petite quantité de matière vivante, en divisant sous le microscope, avec une fine lancette, une parcelle du protoplasma d'une cellule vivante, soit par exemple d'une amibe. Le fragment détaché est vivant; nous le reconnaissons à ce qu'après l'opération il présente encore les mêmes mouvements que l'amibe entière. De plus, toutes les conditions vitales externes sont remplies, car il se trouve dans le même milieu que cette dernière. Et cependant, il ne dure que peu de temps, et cette gouttelette de protoplasma sectionnée meurt et ne peut plus être rappelée à la vie par aucun moyen. Toute expérience semblable exécutée sur n'importe quelle autre cellule amène infailliblement le même résultat (fig. 133). Nous avons donc ici une certaine quantité de matière vivante qui ne peut se maintenir en vie d'une façon durable, dans un milieu réalisant cependant toutes les conditions vitales externes. Il y a donc encore une circonstance

qui nous fait défaut pour la détermination complète de toutes les conditions générales de la vie.

Notre expérience nous révèle cette circonstance : *c'est la connexion naturelle et l'action réciproque des différentes parties d'un organisme*, car il n'existe actuellement, sur toute la surface du globe, aucune matière vivante qui soit homogène dans toutes ses parties.

Cette remarque s'applique aux agglomérations cellulaires, aussi bien qu'à la cellule isolée. On pourrait objecter, il est vrai, qu'on peut séparer dans beaucoup de cas des parties et même des organes entiers d'un organisme, sans en compromettre l'existence. Mais dans tous ces

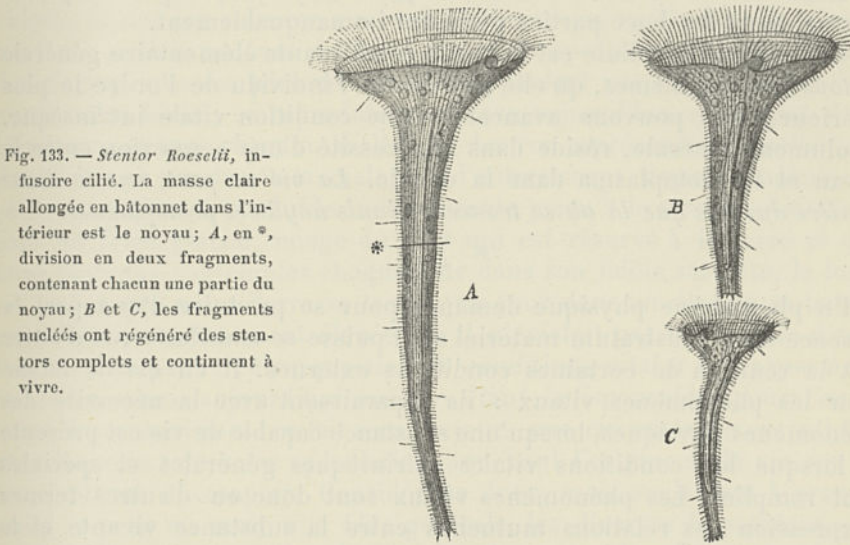


Fig. 133. — *Stentor Boesellii*, infusoire cilié. La masse claire allongée en bâtonnet dans l'intérieur est le noyau; A, en *, division en deux fragments, contenant chacun une partie du noyau; B et C, les fragments nucléés ont régénéré des stentors complets et continuent à vivre.

cas, il ne s'agit toujours que de parties qui ne sont pas absolument nécessaires à la conservation de l'individu, soit parce qu'il en existe plusieurs et qu'elles peuvent être suppléées par d'autres dans leurs fonctions, soit parce qu'elles ne présentent pas avec les autres parties une étroite action réciproque, et que, pour ce motif, elles représentent encore, même après leur séparation, des individus complets. Un polype peut être divisé en deux parties, dont chacune continue à vivre, et d'une colonie de polypes chaque individu peut être détaché sans périr. Dans notre expérience sur l'amibe, le corps cellulaire pourvu du noyau reste aussi en vie parce qu'il possède encore une très grande quantité de telles particules protoplasmiques. Par contre, le fragment détaché meurt, parce que la connexion et l'action réciproque avec le noyau en sont abolies.

La matière vivante, telle qu'elle existe actuellement à la surface de la terre, ne se présente à nous que sous forme de cellules, que celles-ci vivent isolément ou soient réunies en états. Mais la cellule contient comme parties constituantes essentielles deux substances différentes, le

protoplasma et le noyau (voir. page 82). Là où se trouvent réunis un peu de protoplasma et un peu de substance nucléaire, nous avons encore une cellule, et celle-ci n'est capable de vivre que si ses conditions vitales extrinsèques sont réalisées. Nous pouvons donc diviser aussi une cellule de grandes dimensions en un grand nombre de fragments, tous capables de vivre, pourvu que nous fassions en sorte que chaque morceau entraîne avec lui un peu de protoplasma et un peu de substance nucléaire, et que la disproportion entre les deux masses ne dépasse pas une certaine grandeur (1). L'expérience est avec quelque habileté relativement facile à exécuter sur les grands organismes unicellulaires. Mais, lorsqu'une cellule est divisée de manière que le noyau soit séparé du protoplasma, alors les deux parties périssent inmanquablement.

Or, puisque la cellule est la partie constituante élémentaire générale de tous les organismes, qu'elle représente l'individu de l'ordre le plus inférieur, nous pouvons avancer qu'une condition vitale intrinsèque, absolument générale, réside dans la nécessité d'une connexion entre le noyau et le protoplasma dans la cellule. *La vie ne peut exister d'une manière durable que là où se trouvent réunis noyau et protoplasma.*

* * *

Un phénomène physique demande pour se produire d'une part la présence d'un substratum matériel où il puisse se manifester, et d'autre part la réunion de certaines conditions externes. Il en est de même pour les phénomènes vitaux : ils apparaissent avec la nécessité des phénomènes physiques, lorsqu'une substance capable de vie est présente et lorsque les conditions vitales extrinsèques générales et spéciales sont remplies. Les phénomènes vitaux sont donc en d'autres termes l'expression des relations mutuelles entre la substance vivante et le milieu ambiant, ou comme le dit CL. BERNARD (2) : « Ces manifestations vitales résultent d'un conflit entre deux facteurs : la substance organisée vivante et le milieu. »

En raison des relations mutuelles étroites entre ces deux facteurs, entre la matière vivante et le milieu ambiant, une question s'impose : Qu'advenait-il de la vie à une époque où régnaient sur notre globe des conditions tout à fait différentes des conditions actuelles ? La vie pouvait-elle déjà subsister ? Quand put-elle apparaître et comment naquit-elle ?

II. — L'Origine de la Vie sur la terre.

Il fut un temps où notre globe était un corps incandescent semblable à son générateur, le soleil dont la masse embrasée nous chauffe et nous

(1) FRANK LILLIE : *On the smallest part of Stentor capable of Regeneration. A Contribution on the limits of Divisibility of Living Matter.* Dans : *Journal of Morphology*, vol. XII, 1896.

(2) CLAUDE BERNARD : *Leçons sur les phénomènes de la vie communs aux animaux et aux végétaux.* Tome II, Paris, 1879.

éclairé encore aujourd'hui de ses rayons. Les roches les plus dures, les métaux les plus résistants qui composent actuellement l'écorce rigide de la terre, se trouvaient alors en fusion, et ce noyau liquide était entouré d'une atmosphère gazeuse enflammée. C'est par milliers de degrés que se mesurait la température de ce mélange incandescent dans lequel se produisaient pêle-mêle de puissants mouvements d'ondulations et de tourbillons.

La notion que le globe terrestre a traversé autrefois une telle période dans le cours de son développement est maintenant incontestée et généralement adoptée par toutes les branches des sciences naturelles. Astronomie et physique, géologie et paléontologie, minéralogie et chimie, toutes ces sciences s'accordent sur ce point. En fait, la science moderne avec le secours du télescope et du spectroscope nous montre directement que les périodes de développement par lesquelles est déjà passé notre Globe, se reproduisent encore aujourd'hui et partout dans l'Univers, et que chacune d'elles se trouve représentée actuellement dans l'espace par des états analogues d'autres corps, depuis la nébuleuse primitive et la sphère fluide incandescente jusqu'à la masse solide figée dans un froid glacial, image du sort qui est réservé à la terre et que nous pouvons contempler chaque jour dans son fidèle satellite, la lune.

Le fait que notre Terre se trouva un jour dans un état où sa température était extrêmement élevée, où il n'existait pas une goutte d'eau, bref où il ne pouvait être question de conditions vitales telles que nous les connaissons aujourd'hui comme étant indispensables pour l'existence des organismes, ce fait sera toujours une circonstance essentielle avec laquelle toutes les spéculations touchant l'origine de la vie sur la terre auront à compter. Considérons donc, mais seulement à grands traits et pour en avoir une idée générale, les diverses hypothèses qui ont été proposées sur une base scientifique par les différents observateurs pour expliquer l'origine de la vie sur la terre.

A. — Théories de l'origine de la Vie sur la terre.

1. — Théorie de la Génération spontanée.

Sous sa forme générale, la doctrine *moderne* de la génération spontanée (archigonie, abiogenèse, génération équivoque, etc.), atteint sa plus haute expression dans l'idée suivante. Puisqu'il fut un temps dans le cours de l'évolution du globe, où la substance vivante qui en habite actuellement la surface refroidie, ne pouvait absolument point exister, cette substance doit donc, à un moment quelconque du développement de la terre, être née de la matière brute.

Mais par là se trouve soulevée la question de savoir comment furent créés les premiers organismes et dans quelles conditions ils prirent naissance.

Pour l'antiquité et même pour un esprit comme ARISTOTE qui avait une connaissance si étendue de la Nature, l'idée que des animaux comme les vers, les insectes et même des poissons pouvaient naître de la vase, ne soulevait aucune difficulté particulière. Ce n'est qu'à une époque relativement récente, particulièrement à la suite des recherches de REDI et SWAMMERDAMM sur le développement des insectes, qu'on abandonna ces grossières idées de génération spontanée comme inconciliables avec les données les mieux établies de l'histoire naturelle.

Mais la doctrine de la génération spontanée reçut un nouveau point d'appui, lorsque l'invention du microscope eut amené la découverte de tout un monde d'organismes jusqu'alors inconnu, et d'une richesse extraordinaire de formes, lorsqu'on trouva que dans toute infusion de matières organiques dans l'eau, il se développait au bout de peu de temps une foule de petits êtres vivants, que nous désignons encore aujourd'hui pour ce motif sous le nom d'infusoires. On croyait avoir trouvé dans les infusoires des organismes qui se développeraient sûrement par génération spontanée aux dépens des matières mortes de l'infusion. Cette opinion avait pour elle d'autant plus de vraisemblance que les infusoires étaient les plus inférieurs et les plus simples des êtres que l'on connût jusqu'alors. Cependant il fut démontré aussi que dans ces cas les organismes ne naissent pas par génération spontanée, mais qu'ils se développent aux dépens de germes déjà contenus auparavant dans les matières employées ou transportés par l'air dans les vases. MILNE EDWARDS, SCHWANN, MAX SCHULTZE, HELMHOLTZ et d'autres montrèrent notamment que le développement des infusoires fait toujours défaut aussi longtemps que l'on conserve les infusions, si l'on a au préalable débarrassé les substances de leurs germes par l'ébullition et si l'on empêche l'arrivée de nouveaux germes par l'air.

Lorsque, enfin, à une époque plus récente, les plus petits de tous les micro-organismes, les bactéries, commencèrent à attirer fortement l'attention du monde savant, lorsqu'on trouva par nos méthodes de recherche les plus raffinées, que ces êtres minuscules ou leurs germes existent partout dans l'air, dans la terre, dans l'eau, alors la théorie de la génération spontanée s'empara aussi de ces organismes et en fit les êtres les plus inférieurs qui naîtraient encore aujourd'hui continuellement de la matière brute. Mais ici aussi la bactériologie moderne, grâce aux admirables méthodes qu'elle doit à ses fondateurs, surtout à PASTEUR et à ROBERT KOCH, a réfuté la théorie de la génération spontanée, en montrant que par l'exclusion de tous les germes qui pourraient parvenir du dehors dans la préparation, le milieu de culture même le plus fertile, contenant dans les proportions les plus favorables toutes les substances nécessaires à la nutrition des bactéries, demeure stérile, et que, par contre, il s'y développe tout un monde de bactéries les plus diverses, lorsqu'on l'expose seulement quelques instants à l'air libre.

Les expériences tendant jusque dans les derniers temps à produire

artificiellement dans le laboratoire des organismes vivants, se transmettaient de main en main pour cette interminable dispute sur la théorie de la génération spontanée. A notre époque ces tentatives sont dues particulièrement à POUCHET, le dernier énergique défenseur de l'opinion qu'il serait possible de produire artificiellement, aux dépens de matières brutes, des organismes unicellulaires comme des bactéries, des levûres et autres microbes semblables, par le seul mélange des éléments nécessaires et la réunion des conditions extérieures favorables. Mais même lorsque ces expériences parurent avoir conduit à des résultats positifs, les bactériologistes revinrent à la charge avec leurs méthodes critiques et montrèrent qu'il s'agissait encore là d'un développement de germes venus du dehors ou existant déjà au préalable dans les vases servant aux expériences. Ces efforts, pour produire artificiellement des microbes aux dépens de substances mortes, ne sont pas au fond différents de l'entreprise du famulus WAGNER cherchant à faire naître l'homme lui-même d'un mélange de substances chimiques dans une cornue. Comment peut-on espérer produire chimiquement même l'organisme le plus simple, quand la composition chimique des matières les plus importantes qui constituent toute substance vivante, la composition de l'albumine vivante, nous est actuellement encore complètement inconnue?

A HAECKEL revient le mérite d'avoir dégagé des anciennes idées absurdes sur la génération spontanée ce que cette théorie renferme de bon, et d'avoir porté la question sur un terrain purement scientifique. Pour lui, la question de savoir si la matière vivante naît oui ou non encore aujourd'hui et en quelque lieu par génération spontanée, est indifférente (1). Aujourd'hui (près de trente ans plus tard), que la connaissance des organismes inférieurs et de leur mode de reproduction a acquis un si énorme développement, le plus grand nombre des observateurs tend à répondre à cette question par la négative. Par contre, HAECKEL a le premier formulé avec une rigoureuse logique la conclusion que *la matière vivante doit un jour, à un moment quelconque de l'évolution du Globe, être née de la matière brute, parce qu'il y eut un temps où la terre se trouvait dans un état incompatible avec toute vie organique. Ce moment d'après HAECKEL ne peut pas être antérieur à l'époque où la vapeur d'eau en suspension dans l'atmosphère se condensa en gouttes liquides. Ce à quoi HAECKEL attache en outre la plus grande importance, c'est que les premiers organismes nés par génération spontanée ne durent pas être encore des cellules, mais bien les organismes les plus inférieurs et les plus simples que nous puissions nous imaginer « des masses albumineuses homogènes, sans structure, sans forme ».* On peut se représenter que ces petites masses d'albumine vivante sont peut-être nées de l'action réciproque des substances dissoutes dans la mer primitive. Mais HAECKEL

(1) ERNST HAECKEL : *Generelle Morphologie der Organismen*. Vol. I, Berlin, 1866.

se refuse expressément à un examen plus approfondi sur le « comment » de cette origine : « Toute description détaillée de l'Autogonie est pour le moment impossible, parce que nous ne pouvons nous faire absolument aucune idée satisfaisante de l'état tout à fait spécial que présentait la surface de la terre à l'époque de l'apparition des premiers organismes. » Des organismes les plus inférieurs et les plus rudimentaires, nés par génération spontanée, auxquels en raison de leur simplicité HÆCKEL donne le nom de « Monères », naquirent alors par descendance ininterrompue les cellules et toutes les formes organiques, qui peuplent aujourd'hui encore la surface de la terre.

Telle est dans ses traits essentiels la théorie de la génération spontanée sous sa forme actuelle. Mais pour si simple et si évidente que soit sa conclusion, elle a cependant été contredite de divers côtés, et a donné lieu à d'autres théories sur l'origine de la vie sur la terre.

2. — Théorie des Cosmozoaires.

La théorie qui admet l'existence de germes d'organismes inférieurs répandus partout dans l'espace cosmique, ou comme PREYER l'a brièvement désignée, la théorie des « Cosmozoaires », fut la première qu'on opposa dans ces derniers temps à la doctrine de la génération spontanée. Son fondateur fut H. E. RICHTER (1). Partant de cette idée que partout dans l'espace flotteraient de petites particules de substance solide se détachant continuellement des corps cosmiques dans leur vol rapide, RICHTER admet que des germes de microorganismes aptes à se développer adhèrent à ces parcelles solides et sont lancés avec elles des corps cosmiques où ils habitent, pour parvenir sur d'autres corps. Lorsque de tels germes rencontrent un monde dont le stade d'évolution offre précisément les conditions vitales les plus favorables, en particulier, un certain degré de chaleur et d'humidité, ils commencent alors à s'y développer et deviennent le point de départ de tout un monde d'organismes. En quelque lieu que ce soit, dans l'espace cosmique, d'après RICHTER, il y a toujours eu des corps sur lesquels la vie existait, et même sous forme de cellules. Les cellules vivantes existent dans l'univers de toute éternité. « *Omne vivum ab æternitate e cellulâ* », dit RICHTER, en modifiant l'ancien adage de HARVEY et en lui donnant cette nouvelle forme à l'imitation de VIRCHOW. La vie organique n'a donc jamais eu d'origine, elle a seulement été transportée continuellement d'un corps cosmique sur un autre. Le problème de l'origine de la vie sur la terre ne se pose donc pas, d'après RICHTER, de cette façon : Comment la vie est-elle née sur la terre? Mais bien de celle-ci : Comment est-elle parvenue des autres corps cosmiques sur la terre? Et il répond à cette question par la théorie des cosmozoaires.

(1) H. E. RICHTER : *Zur Darwin'schen Lehre*. Dans : Schmidt's Jahrb. d. ges. Med., CXXVI, 1863, et CXLVIII, 1870. — Du même : *Die neueren Kenntnisse von den krankmachenden Schmarotzerpilzen*. Dans : Schmidt's Jahrb. d. ges. Med., CLI, 1871.

Pour la possibilité que des germes soient parvenus de l'espace cosmique sur la surface de la terre, sans périr par suite de la haute température développée par le frottement dans leur passage à travers l'atmosphère, RICHTER croit trouver un appui dans cette observation, que l'on rencontre dans beaucoup de météorites des traces de carbone et même d'humus et de matières pétrolifères. Si ces dernières pouvaient parvenir sur la terre sans brûler, il serait alors possible effectivement que des germes traversassent l'atmosphère, sans perdre leur aptitude à vivre.

Que des germes organiques puissent supporter un long voyage à travers l'espace cosmique, d'un corps céleste à l'autre, sans eau et sans nourriture, c'est ce qui ne fait point de doute; car nous avons effectivement dans les organismes en état de mort apparente et aussi dans les spores des microorganismes, une substance apte à vivre, qui peut demeurer très longtemps sans eau et sans nourriture dans cet état de vie latente, pour renaître ensuite à la vie active aussitôt qu'elle rencontre les conditions vitales nécessaires.

Indépendamment de RICHTER et quelques années plus tard, HELMHOLTZ et WILLIAM THOMSON ont aussi envisagé la question d'un transfert possible de la vie d'autres corps célestes sur notre Globe, et tous deux ont considéré que cette hypothèse n'avait rien d'anti-scientifique. HELMHOLTZ (1) dit : « Les météorites contiennent parfois des combinaisons hydrocarburées; la lumière propre des têtes de comètes montre un spectre qui offre une grande analogie avec celui de la lumière électrique dans les gaz hydrocarburés. Or, le carbone est l'élément caractéristique pour les combinaisons organiques dont se composent les corps vivants. Qui peut dire si ces corps qui voltigent dans tout l'espace cosmique ne répandent pas aussi des germes de vie, partout où de nouveaux mondes sont devenus capables de donner asile à des créatures organiques! Et cette vie, nous devrions peut-être même la considérer comme apparentée en germe avec la nôtre, pour si considérables que soient les écarts de formes produits par l'adaptation aux conditions de son nouvel habitat. » Que des météorites puissent être porteurs de tels germes, HELMHOLTZ le tient pour bien possible, parce que les plus grosses d'entre elles ne s'échauffent seulement qu'à leur surface, dans leur traversée de l'atmosphère, et restent froides dans leur intérieur. HELMHOLTZ dit en outre au sujet de la théorie des Cosmozoaires : « Je ne pourrais point discuter avec quelqu'un qui s'obstinerait à considérer cette hypothèse comme invraisemblable au plus haut point. Mais, si tous nos efforts échouent pour faire naître les organismes de la matière brute, ce me paraît être un procédé scientifique absolument correct, que de se demander si la vie a jamais eu une origine, si elle n'est pas plutôt aussi vieille que la matière et si ses germes transportés d'un monde sur un autre, ne se

(1) HELMHOLTZ : *Ueber die Entstehung des Planetensystems*. Dans : *Vorträge und Reden*, vol. II, Brunswick, 1884.

seraient point développés là où ils purent trouver un terrain favorable. »
 « Il est clair que l'on est en droit de formuler cette alternative : Ou bien la vie organique commença à apparaître à une époque quelconque, ou bien elle existe de toute éternité. »

3. — Théorie de Preyer de la continuité de la Vie.

Des considérations d'un autre ordre ont conduit PREYER (1) à une théorie sur l'origine de la vie, qui est en opposition aussi bien avec la doctrine de la génération spontanée qu'avec la théorie des cosmozoaires.

PREYER ne peut se résoudre à admettre la théorie de la génération spontanée pour les motifs suivants. Si l'on suppose qu'à une époque quelconque du développement de la terre, la matière vivante est sortie un jour de la matière brute, il devrait en résulter nécessairement que ce fait fût encore possible aujourd'hui. Or, l'insuccès des innombrables tentatives dirigées dans ce sens, rend cette hypothèse invraisemblable au plus haut degré. Mais si la doctrine de la génération spontanée admet que cette génération n'a été possible qu'à un certain moment, dans un passé extrêmement lointain, et qu'elle n'a plus lieu actuellement, l'invraisemblance est tout aussi grande; car les *conditions* qui sont indispensables pour l'entretien de la vie et qui sont *réalisées actuellement*, devaient être aussi nécessairement *les mêmes* lors de l'apparition supposée de la matière vivante aux dépens des corps inorganiques, *autrement le produit de la génération n'aurait pu demeurer en vie*. On ne conçoit donc pas très bien ce qui, à notre époque, pourrait manquer pour mettre obstacle à cette génération.

PREYER ne peut se décider non plus à admettre la théorie des cosmozoaires; car pour lui elle ne résoud point la question, mais elle ne fait que l'ajourner et la transposer de notre terre à d'autres mondes, et laisse le problème intact.

Partant du fait acquis par expérience inductive, que tous les organismes descendent toujours d'autres organismes qui leur étaient semblables, et que jamais jusqu'à présent l'observation n'a démontré la possibilité de la naissance d'un organisme sans parents, PREYER se demande si le problème de la génération spontanée ne dérive pas d'une fausse position de la question, lorsqu'il exige que la substance vivante soit née un jour de la matière brute; et, si cette question ne devrait pas plutôt être retournée et ainsi formulée : la matière brute ne serait-elle point peut-être issue de la vivante? Tous les organismes descendent toujours et seulement d'autres organismes vivants; par contre, nous voyons encore aujourd'hui la matière inorganique, inanimée dériver continuellement non seulement d'autres matières inanimées, mais aussi d'organismes vivants sous forme de masses de substance morte qui se séparent de ces derniers ou demeurent en reste après leur mort.

(1) W. PREYER : *Die Hypothesen über den Ursprung des Lebens*. Dans : *Naturwissenschaftliche Thatsachen und Probleme*. Berlin, 1880.

PREYER oppose donc à la doctrine de la génération spontanée la théorie que la matière vivante serait la substance primordiale, de laquelle la matière brute ne serait issue que secondairement. Il exige en outre qu'il n'y ait jamais eu d'interruption dans la descendance de la matière vivante. « Interrompre la série des générations d'organismes dérivant les uns des autres en y plaçant une génération sans parents antérieurs, et nier par conséquent la continuité de la vie, c'est se rendre coupable d'arbitraire. *Omne vivum e vivo.* » Cette proposition n'a jamais souffert une seule exception.

Très intéressantes sont les conséquences qui résultent de cette conception. Si la vie sur la terre ne naquit jamais de la matière brute, mais descendit toujours de substances vivantes, elle dut alors déjà exister lorsque la terre était encore un corps incandescent. PREYER tire effectivement cette conclusion. Il doit par conséquent donner à la notion de vie une signification beaucoup plus large que celle qu'on y attache habituellement, et considérer comme vivantes non seulement la matière vivante actuelle, mais bien encore les masses en fusion telles qu'elles existaient seules à cette époque où il ne pouvait être encore question d'organismes protoplasmiques. « Mais, dit PREYER, si l'on se dégage de l'idée absolument arbitraire et factice, et que rien ne rend vraisemblable, que seul le protoplasma dans sa constitution actuelle serait capable de vivre, et si l'on se débarrasse du vieux préjugé, entretenu seulement pour la commodité du raisonnement, qu'il n'aurait existé tout d'abord que la matière inorganique, on ne craindra pas alors de faire un grand pas de plus, d'abandonner l'ancienne génération spontanée et de reconnaître l'éternité du mouvement vital. *Omne vivum e vivo!* »

S'appuyant sur ces considérations, PREYER fait de la descendance de la vie sur la terre une esquisse qui est à peu près la suivante. A l'origine toute la masse incandescente du globe terrestre représentait un organisme unique, gigantesque. Le puissant mouvement dans lequel se trouvait sa substance, était sa vie. Mais lorsque le globe commença à se refroidir, les substances qui ne pouvaient plus exister à l'état fluide à cette température, se séparèrent en masses solides, comme les métaux lourds, et, ne prenant plus part au mouvement vital de l'ensemble, elles représentèrent la matière morte, la substance inorganique. Ainsi se formèrent les premières masses inorganiques. Ce processus continua. D'abord ce furent encore des masses ignées en fusion qui représentèrent la vie du globe terrestre vis-à-vis de la masse inorganique. « C'est seulement quand ces composés se solidifièrent à la surface de la terre, c'est-à-dire moururent et s'éteignirent, qu'alors apparurent des combinaisons d'éléments jusque-là demeurés à l'état gazeux ou liquide, combinaisons qui devinrent peu à peu de plus en plus semblables au protoplasma, base de la matière vivante actuelle. Avec l'abaissement de température et la diminution des dissociations, apparurent des combinaisons, des substitutions chimiques de plus en plus complexes et des

corps de plus en plus denses; les éléments matériels se tassèrent et leurs mouvements devinrent de plus en plus compliqués et intimement associés; et c'est seulement de cette façon que purent se former par différenciation progressive et se maintenir les formes initiales encore semblables entre elles du règne animal et du règne végétal.

« Nous ne disons donc pas que le protoplasma existait comme tel dès le début de la formation de la terre; nous ne disons pas non plus qu'ayant existé de toute éternité, il émigra comme tel de quelque autre endroit de l'espace cosmique sur la terre refroidie, encore moins qu'il se constitua de corps inorganiques sur la planète sans vie, comme le veut la croyance à la génération spontanée; mais nous soutenons, au contraire, que le mouvement éternel dans l'Univers est la vie, que le *protoplasma* devait nécessairement demeurer en reste, après que l'activité vitale intense de la planète incandescente se fut ralentie et eut permis aux corps désignés actuellement sous le nom d'inorganiques de se séparer sur sa surface refroidie, sans qu'ils pussent, par suite de la diminution progressive de température de l'écorce, pénétrer de nouveau dans les liquides brûlants dont la masse diminuait peu à peu. Les métaux lourds, autrefois eux aussi éléments organiques, demeurèrent solides et ne rentrèrent plus dans la circulation d'où ils étaient sortis. Ce sont les signes de la rigidité cadavérique qui atteint cet antique et gigantesque organisme incandescent, dont le souffle était peut-être une vapeur de fer brillante, le sang, du métal en fusion, et qui peut-être se nourrissait de météorites. »

4. — Hypothèse de Pflüger.

Dans un des travaux (1) les plus riches en pensées de la littérature physiologique, PFLÜGER a discuté d'une manière très approfondie la question de l'origine de la vie sur la terre; il y défend la théorie de la génération spontanée et sa doctrine, que la matière vivante serait issue de la matière brute. Mais ce qui rend particulièrement précieuses les idées de PFLÜGER, c'est qu'elles serrent de près le problème d'une manière rigoureusement scientifique, en s'appuyant sur des faits d'ordre physiologique et chimique, et qu'elles le poursuivent profondément jusque dans ses détails.

Le pivot de la discussion de PFLÜGER se trouve dans les propriétés de l'albumine, cette substance à laquelle est indissolublement liée l'existence de toute matière vivante. Il y a une différence fondamentale entre l'albumine morte, telle que nous la trouvons dans le blanc d'œuf, et l'albumine vivante, telle que la construit la matière vivante, et cette différence consiste dans la propriété que possède la dernière de se décomposer spontanément. Toute matière vivante se décompose d'une manière continue, dans une certaine mesure spontanément, et avec

(1) PFLÜGER : *Ueber die physiologische Verbrennung in den lebendigen Organismen*. Dans : *Pflüger's Archiv*, vol. X, 1875.

une plus grande intensité sous les influences extérieures, tandis que l'albumine morte demeure sans modification pendant un temps illimité dans des conditions favorables. Or, ce qui cause l'instabilité spéciale de l'albumine vivante, c'est avant tout l'oxygène intramoléculaire, c'est-à-dire l'oxygène qui se trouve dans la molécule même de cette albumine et qui lui est apporté continuellement du dehors par la respiration. Que l'oxygène soit la cause essentielle de cette instabilité, c'est ce qui résulte de ce fait que de l'acide carbonique se forme continuellement de la désintégration de l'albumine, et que l'acide carbonique ne provient pas de quelque oxydation directe du carbone et d'une simple séparation de sa molécule d'avec la matière vivante, mais bien d'une dissociation, c'est-à-dire d'une transposition interne des atomes et de la séparation de nouveaux groupes atomiques les uns des autres. L'oxygène doit déjà se trouver préalablement en combinaison dans la molécule vivante, de telle sorte que dans la destruction de cette dernière, il ne subit qu'une transposition; autrement on ne comprendrait pas que des animaux, ainsi que PFLÜGER l'a montré par exemple pour la grenouille, puissent continuer à vivre plus d'un jour sans oxygène dans une atmosphère exclusive d'azote en continuant cependant à exhaler de l'acide carbonique.

Mais comment se fait-il que par l'intercalation de l'oxygène une molécule stable passe à un état instable? C'est ce qui devient clair si l'on réfléchit à ce fait, qu'il n'y a pas dans toute la chimie organique, ainsi que l'a montré KÉKULÉ, une seule molécule contenant assez d'oxygène pour pouvoir oxyder complètement tous ses atomes d'hydrogène et de carbone en eau et acide carbonique.

Les molécules sont pour ce motif plus ou moins stables et n'ont aucune tendance à la dissociation, tant que quelque autre cause chimique ne leur donne point une certaine instabilité. Mais si une quantité suffisante d'oxygène est intercalée dans la molécule, de manière que l'oxydation des atomes de carbone et d'hydrogène en acide carbonique et en eau devienne possible par transposition intramoléculaire, alors l'instabilité doit par là être grandement augmentée, car l'affinité du carbone et de l'hydrogène pour l'oxygène est énorme. Or, l'acide carbonique et l'eau se séparent comme molécules stables et indépendantes, dès leur formation par transposition interne dans une molécule. La grande tendance de la matière vivante à la décomposition réside donc essentiellement dans la quantité d'oxygène intra-moléculaire.

Il est très important d'établir une comparaison entre les produits de destruction de l'albumine vivante et ceux que l'on obtient par l'oxydation artificielle de l'albumine morte. Il s'en dégage notamment ce fait de haute portée, que les produits de destruction *non azotés* de l'albumine morte concordent en général avec ceux de l'albumine vivante, mais que par contre « la plupart des produits *azotés* n'offrent aucune ressemblance, même éloignée, avec la masse principale de ceux qui se forment dans le corps vivant ».

Il résulte de là que l'albumine vivante ne doit pas être essentiellement différente de l'albumine morte, en ce qui concerne ses groupes atomiques non azotés, ses radicaux hydro-carbonés, mais qu'elle doit présenter une différence absolument fondamentale d'avec cette dernière pour ce qui est de ses radicaux azotés.

Ici maintenant nous trouvons un nouveau point de départ pour poursuivre notre analyse, dans ce fait, que d'un côté les produits azotés de la destruction de l'albumine vivante, comme l'acide urique, la créatine et en outre les bases nucléiniques, guanine, xanthine, hypoxanthine et adénine renferment comme radical le cyanogène lui-même (CAz), et que d'autre part le plus important de tous ces produits azotés, l'urée, peut être préparé artificiellement, en partant de composés cyanés, par transposition des atomes. Cela nous indique que très vraisemblablement *l'albumine vivante renferme le radical cyanogène et se différencie par là d'une manière fondamentale de l'albumine morte ou de l'albumine alimentaire*. PFLÜGER dit donc : « Dans la formation de la substance cellulaire, c'est-à-dire de l'albumine vivante aux dépens de l'albumine alimentaire, il se produit une modification de celle-ci, consistant dans la réunion des atomes d'azote avec les atomes de carbone en un composé cyané et s'accompagnant vraisemblablement d'une notable absorption de chaleur. » Qu'il se produise une importante absorption de chaleur dans la formation du cyanogène, cela résulte du fait que ce corps, ainsi que l'ont montré les recherches calorimétriques, représente un radical renfermant une grande quantité d'énergie intérieure. Par l'intercalation du cyanogène dans la molécule protoplasmique, se trouve donc « introduite dans la matière vivante la condition d'un fort mouvement interne ».

Par là s'explique la grande instabilité de l'albumine vivante en présence de l'oxygène; car par suite du fort mouvement vibratoire des atomes du cyanogène, l'atome de carbone se trouvant au voisinage de deux atomes d'oxygène sortira de la sphère d'action de l'atome d'azote pour se rapprocher de la sphère d'action de l'atome d'oxygène, et se dégagera combiné avec celui-ci en acide carbonique. Ainsi la cause de la formation de l'acide carbonique, c'est-à-dire de la destruction de la matière vivante, se trouve dans le cyanogène, et la condition en est dans l'intercalation intra-moléculaire de l'oxygène.

L'idée que c'est le cyanogène qui donne principalement à la matière vivante ses propriétés caractéristiques est encore particulièrement étayée par les nombreuses analogies qui existent entre l'albumine vivante et les composés cyanés. Il y a surtout un produit d'oxydation du cyanogène, l'acide cyanique HCAzO qui présente une grande analogie avec l'albumine vivante. PFLÜGER appelle l'attention sur les intéressants points de comparaison que voici. Les deux corps croissent par polymérisation, c'est-à-dire par une réunion en chaîne d'un grand nombre de groupes atomiques de même sorte; c'est ainsi que se fait l'accroissement de la matière vivante, et c'est aussi de cette sorte que

prend naissance aux dépens de l'acide cyanique son polymère le cyamélide $H^n C^n Az^n O^n$. En outre les deux corps se décomposent spontanément en présence de l'eau en acide carbonique et ammoniaque. Tous deux fournissent par dissociation, c'est-à-dire par transposition intra-moléculaire, et non par oxydation directe, de l'urée. Tous deux enfin sont liquides et transparents à une basse température et se coagulent à une température plus élevée, l'acide cyanique plus tôt, l'albumine vivante plus tardivement. « Cette analogie, dit PFLÜGER, est si grande, que je considérerais volontiers l'acide cyanique comme une molécule à demi-vivante. »

De ce point de vue découlent maintenant les considérations les plus importantes pour la question de l'origine de la vie sur la terre. « Lorsqu'on songe aux débuts de la vie organique, ce n'est pas l'acide carbonique et l'ammoniaque qu'il faut considérer comme substances primordiales; car tous deux sont les matériaux ultimes et non initiaux de la vie. » — « Le point initial se trouve plutôt dans le cyanogène. »

Le problème de la naissance de la matière vivante se réduit donc à la question : Comment naît le cyanogène? Or la chimie organique nous montre ce fait d'une extrême importance, que le cyanogène et ses combinaisons, comme les cyanures de potassium, d'ammonium, d'hydrogène, l'acide cyanique, etc., ne prennent naissance qu'à une température très élevée, par exemple lorsqu'on fait passer les combinaisons azotées nécessaires sur des charbons ardents, ou si l'on chauffe le mélange au rouge blanc. « Rien n'est donc plus clair que la possibilité de la formation de combinaisons cyanées, lorsque la terre était encore totalement ou partiellement en état d'incandescence. » A cela s'ajoute, ainsi que nous le montre la chimie, que d'autres constituants essentiels de l'albumine, comme par exemple les substances hydro-carbonées, les radicaux alcools, etc., peuvent se former de même synthétiquement à de hautes températures.

On voit de quelle façon extraordinaire et vraiment merveilleuse, tous les faits de la chimie s'accordent pour nous montrer dans le feu la force qui a engendré par synthèse les matériaux constituants de l'albumine. La vie dérive donc du feu et s'est ébauchée à une époque où la terre était encore un corps incandescent.

Si l'on considère maintenant l'incommensurable période de temps pendant laquelle s'accomplit avec une lenteur infinie le refroidissement de l'écorce terrestre, on comprendra que le cyanogène et ses composés qui contenaient les matériaux cyanés et hydrocarbonés, aient eu tout le temps et l'occasion de satisfaire de la manière la plus étendue leur grande tendance à la transposition des molécules et à la production de polymères, et de se transformer avec le concours de l'oxygène, et plus tard de l'eau et des sels, en cette albumine spontanément décomposable qu'est la matière vivante.

PFLÜGER résume donc sa conception dans les propositions suivantes :

« D'après cela, je dirais que la première albumine qui se forma, fut aussitôt la matière vivante, douée de la propriété d'attirer dans tous ses radicaux avec une grande force et une certaine prédilection des éléments de même nature, pour les incorporer chimiquement à sa molécule et croître ainsi à l'infini. D'après cette conception, il n'est donc aucunement nécessaire pour l'albumine vivante de posséder un poids moléculaire constant, parce qu'elle représente une énorme molécule engagée dans un mouvement de formation et de destruction continu et sans fin, et qu'elle se comporte vraisemblablement vis-à-vis des molécules chimiques ordinaires, comme le soleil à l'égard d'un petit météore. »

« Dans la plante l'albumine vivante continue à faire ce qu'elle a toujours fait depuis sa première formation, c'est-à-dire à se régénérer ou s'accroître d'une façon continue; et pour ce motif, à mon sens, c'est d'elle que descend en ligne directe toute l'albumine actuellement présente dans l'univers. Aussi, je doute que la génération spontanée existe à notre époque; de plus, la Biologie comparée indique d'une manière évidente qu'il n'y a eu à l'origine qu'une seule racine pour toute la matière vivante. »

B. — Critique.

1. — Éternité ou Naissance de la Matière vivante.

Parmi les idées contenues dans les théories précédemment exposées sur l'origine de la vie sur la terre, deux conceptions présentent entre elles une opposition nettement tranchée. Cette opposition se trouve exprimée dans l'alternative déjà posée par HELMHOLTZ (loc. cit.) : *Ou bien la vie organique, à une époque quelconque, a eu un commencement; ou bien elle existe de toute éternité.* La première hypothèse sert de fondement à la théorie de la génération spontanée, la dernière à la théorie des cosmozoaires, et dans un certain sens aussi à la théorie de PREYER. Ces deux hypothèses s'excluent l'une l'autre, cela va de soi : si l'on admet la première, on rejette du même coup la seconde, et inversement. Mais dira-t-on, à laquelle des deux faut-il se rallier ?

Examinons d'abord la théorie des cosmozoaires. Elle prétend que la vie n'a jamais eu de commencement, mais existe de toute éternité, et n'a fait que se transporter d'un monde sur un autre. C'est à peine si, pour réfuter cette théorie, nous pourrions trouver dans l'état actuel de nos connaissances une preuve absolument convaincante de son impossibilité. Tant que l'expérience n'aura pas démontré avec certitude l'impossibilité de ce transport d'un monde sur l'autre de germes protoplasmiques capables de vivre, il sera toujours difficile de réfuter directement la théorie des cosmozoaires. Mais bien qu'une réfutation directe ne soit pas possible pour le moment, cependant l'hypothèse que la matière vivante aurait existé de toute éternité et ne serait jamais née de la matière inorganique, est invraisemblable au plus haut degré.

Comme nous l'avons appris en comparant les organismes et les corps inorganiques (page 143), les organismes ne renferment pas d'autres éléments chimiques que ceux que l'on trouve dans les corps bruts, et ne se différencient de ces derniers que par les *combinaisons* chimiques qui entrent dans leur constitution. Les composés essentiels de la matière vivante, les albuminoïdes, ne présentent donc aucune opposition fondamentale avec les corps de la nature inorganique, et n'en diffèrent pas plus que les composés inorganiques ne diffèrent entre eux. Une considération générale sur l'origine de la matière vivante, et surtout de l'albumine, doit donc pouvoir aussi être appliquée de plein droit dans ses points essentiels, aux composés inorganiques, comme par exemple les minéraux, le feldspath, le quartz, etc. Mais ici se montre plus nettement à quelles conséquences insoutenables conduit l'idée sur laquelle est fondée la théorie des cosmozoaires; car, si nous admettons que les combinaisons complexes de la matière vivante, et avant tout les albuminoïdes, n'ont jamais eu d'origine, mais ont existé de toute éternité en un point quelconque de l'espace cosmique, pour parvenir de là sur la terre, il nous faut alors avec la même logique et la même vraisemblance, admettre que les composés inorganiques aussi, le quartz, le feldspath, ont toujours existé comme tels dans l'univers, et sont seulement arrivés de quelque autre monde à travers l'espace sur notre globe. Et si l'on étendait cette manière de voir à toutes les substances chimiques qui composent le globe, en soutenant qu'elle s'y applique avec le même degré de vraisemblance qu'aux combinaisons de la matière vivante, on arriverait à cette conséquence absurde que tous les composés de la terre entière, sans exception, auraient déjà été tout achevés en dehors de notre système planétaire, et y seraient parvenus comme tels. Mais c'est à peine s'il se trouverait un naturaliste décidé à accepter cette conséquence, car tout géologue connaît bon nombre d'exemples de minéraux qui, assurément, se sont formés comme tels sur la terre par des procédés chimiques, et tout chimiste peut chaque jour, dans son laboratoire, opérer des combinaisons chimiques aux dépens de substances plus simples; même tout chimiste, doublé d'un penseur, ne doute plus aujourd'hui que les soi-disant éléments chimiques n'aient point existé comme tels à l'origine, et ne fait pas de difficultés pour admettre que les éléments à poids atomiques plus élevés ne sont nés que plus tard, par condensation des éléments à poids atomique plus faible. Mais si l'on tire la dernière conséquence des idées précédemment exprimées, on en arrive à nier du même coup toute évolution, non seulement pour la matière vivante, mais aussi pour l'ensemble du globe; car si tous les composés ont existé comme tels de toute éternité, et n'ont jamais pris naissance de substances plus simples, toute notion de développement nous échappe. C'est là une conséquence inévitable, si l'on ne renonce pas à l'idée que les mêmes considérations qui sont admises pour l'origine des composés de la matière vivante, doivent s'appliquer aussi avec la

même justesse et la même vraisemblance aux composés de la matière brute. Or, on n'a aucun droit d'admettre pour le feldspath un autre *principe* d'origine que pour l'albumine. Tous deux sont le résultat de combinaisons d'éléments chimiques.

Il y a aussi un fait fondamental de la physiologie végétale qui se trouve dans une contradiction à peine soluble avec l'hypothèse que la vie n'aurait jamais pris naissance de la matière inorganique; c'est le fait qu'aujourd'hui encore il se forme continuellement dans les cellules végétales, de la substance vivante aux dépens de composés inorganiques plus simples, acide carbonique, eau, sulfates et azotates, etc. Lorsque la petite graine, semée au printemps, se trouve en été développée en une plante puissante, on voit quelle énorme quantité de matière vivante a dû se former aux dépens des matières purement inorganiques du milieu ambiant. Et presque toute la masse de cette matière vivante, lorsque l'hiver arrive, retourne de nouveau à l'état de composés inorganiques plus simples. Ici, nous voyons combien les rapports de la nature inorganique avec la nature organique sont inséparables, comment la substance vivante naît continuellement de la matière brute et y retourne sans cesse par sa destruction. C'est donc avec raison que NÄGELI (1), un des plus savants botanistes, s'exprime ainsi : « Ce que nous savons sûrement — que dans les organismes, l'inorganique devient substance organique, et que cette dernière se reconvertit de nouveau complètement en composés inorganiques, — suffit pour faire dériver en vertu de la loi de causalité, l'origine spontanée de la nature organique de l'inorganique. » « Si dans le monde matériel tout se tient en relation causale, si tous les phénomènes suivent une marche naturelle, les organismes doivent alors avoir tiré aussi leur origine première de combinaisons inorganiques, car leurs matériaux de construction et de destruction sont les mêmes que ceux dont est formée la nature inorganique. Nier la génération spontanée, c'est tomber dans le surnaturel. »

Dans un tout autre sens que la théorie des cosmozoaires, laquelle n'a du reste trouvé que peu de crédit, PREYER, dans sa théorie, déclare que la vie n'eut point de commencement et est éternelle. Il dit : « La substance vivante, qui couvre actuellement la surface de la terre, dérive par descendance ininterrompue des substances qui autrefois composaient la masse incandescente du globe. Il serait arbitraire de ne point considérer les dernières comme vivantes, puisqu'on ne peut tracer aucune limite tranchée. Or, puisque ces substances dérivent de la masse solaire, et que cette dernière ne représente qu'une partie de la matière de tout l'univers, entraînée dans un mouvement éternel, il en résulte que la Vie, qui n'est elle-même qu'un mode de mouvement complexe, serait aussi vieille que la matière.

Il est évident que la différence essentielle entre la théorie de PREYER

(1) NÄGELI : *Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre*. Munich et Leipzig, 1884.

et la doctrine de la génération spontanée ne réside que dans la conception différente de la notion de vie. La doctrine de la génération spontanée ne désigne, selon l'usage, comme vivante, que la matière vivante, telle que nous la connaissons actuellement en opposition avec la matière brute, tandis que PREYER donne une beaucoup plus large extension à la notion de vie et désigne aussi comme vivants des mélanges embrasés, qui n'ont plus la moindre analogie avec la substance vivante actuelle, si ce n'est dans l'énergique mouvement dans lequel ils sont eux aussi impliqués. Si nous donnons à la notion de vie cette large compréhension, il n'y a effectivement rien à objecter aux conséquences ultérieures qui découlent de la théorie. Mais il y a lieu de se demander s'il convient et si en somme nous avons le droit, de donner au concept « vie » un sens aussi large.

La notion de la matière vivante, telle que nous l'avons aujourd'hui fixée scientifiquement, résulte précisément d'une comparaison établie entre les organismes et les corps inorganiques existant actuellement. Comme nous l'avons vu (page 154), il n'y a là comme différence réellement décisive que celle qui consiste dans les échanges de matières présentés par les matières albuminoïdes. Aucun corps inorganique ne possède d'albumine. Par contre il n'y a pas un seul organisme auquel l'albumine fasse défaut, et ce qui fait la vie de l'organisme, ce par quoi il se distingue de l'organisme mort, c'est l'échange de matières de l'albumine. Il y a là une différence sinon fondamentale, élémentaire, du moins assez péremptoire entre les organismes vivants et les substances mortes, inorganiques; et c'est le seul moyen qui nous permette de caractériser nettement la matière vivante. Si nous n'admettons pas cette différence et si nous désignons aussi comme matière vivante, les corps qui ne peuvent point contenir d'albumine, comme la masse autrefois incandescente du globe terrestre, nous renonçons alors à tout l'avantage que nous procure une définition précise, et la notion de la substance vivante s'évanouit, nous ne pouvons plus la saisir.

Cependant on peut ici, en se plaçant au point de vue de la théorie de PREYER, soulever la question : si la matière vivante actuelle dérive, par descendance ininterrompue, de mélanges en ignition, où se trouve la limite, le point où l'on doit commencer à désigner la matière comme vivante? Cette question renferme une hypothèse sans aucun fondement, c'est l'hypothèse qu'il y aurait une transition progressive et ininterrompue entre les mélanges en ignition et les corps albuminoïdes. Nous avons, il est vrai, jusqu'ici toujours attaché la plus grande importance à la démonstration qu'il n'existe aucune *différence* fondamentale entre les corps vivants et la matière brute; mais il est absolument impossible de prouver qu'il y ait eu une *transition* ininterrompue entre les substances en ignition et les organismes. Nous savons pourtant que pour deux composés chimiques qui agissent l'un sur l'autre, les substances résultantes ne sont pas nécessairement reliées par des degrés de transition,

avec les matières originelles, quelque différentes qu'elles puissent être de ces dernières. Mais quant aux conditions qui auraient régné à la surface de la terre à l'époque où l'eau se précipita en gouttes liquides, nous ne pouvons non plus nous en faire aucune idée approximative. C'est pourquoi l'hypothèse que l'albumine vivante se serait formée sans transition, par réaction chimique, de corps entièrement différents d'elle, aurait pour le moins autant de vraisemblance que l'idée d'une descendance graduelle et par transitions ininterrompues.

De plus PREYER suppose tacitement que les masses incandescentes, auxquelles il étend la notion de vie, ont eu un échange de matières. Cette hypothèse ne saurait non plus être appuyée sur aucune considération. Il est vrai que d'une part on ne peut douter que les masses en ignition aient possédé un mouvement intérieur extraordinairement énergique, et que d'autre part la vie n'est rien autre chose qu'un complexe de mouvements avec lequel sont apparentés en *principe* tous les autres processus de mouvements moléculaires. Toutefois le mouvement vital est un complexe de mouvements caractérisant d'une manière très tranchée l'organisme vivant, c'est l'échange de matières qui consiste en ceci, que la matière vivante se détruit continuellement d'elle-même, rejette au dehors ses produits de décomposition et reçoit en retour du milieu ambiant certaines substances qui lui fournissent le matériel nécessaire pour sa régénération et pour la néoformation de groupes atomiques similaires, — en d'autres termes s'accroît par polymérisation.

C'est là une caractéristique absolument générale de toute matière vivante. Mais que ce complexe de mouvement tout à fait spécial ait déjà appartenu aux mélanges incandescents du globe terrestre et se soit transmis sans interruption jusqu'à présent, jusqu'à l'époque de notre matière vivante actuelle, c'est ce qui est douteux au plus haut point. Les mélanges en fusion de l'intérieur de la terre, que nous avons encore aujourd'hui l'occasion d'observer dans les volcans, comme les laves qui, à la sortie d'une fissure du cratère, sont encore si fluides que leur chute sur les pentes rocheuses donne à l'observateur le spectacle prodigieusement captivant d'une cascade embrasée, même ces mélanges, si extraordinairement fluides et si mobiles qu'ils puissent être, ne montrent cependant aucun échange de matières dans le sens propre, et nous n'avons donc pas le droit de les désigner comme vivants.

Pour si imposante et ingénieuse que soit la théorie de PREYER, nous ne saurions cependant nous résoudre, après mûre réflexion, à considérer comme vivantes, au sens propre, les masses incandescentes qui, autrefois, formaient la totalité du globe terrestre. Mais alors il ne reste comme unique différence entre la théorie de PREYER et la théorie de la génération spontanée que la question tout à fait secondaire de savoir si la matière vivante serait sortie progressivement et par transitions insensibles de la matière brute, ou si elle ne se serait pas plutôt formée

sans intermédiaires et n'aurait pas acquis du premier coup ses propriétés caractéristiques, comme le produit d'une action chimique de deux corps différents dans un verre à réactifs.

Mais, en tous cas, nous ne saurions échapper à la conclusion que la matière vivante est sortie un jour de substances que nous sommes habitués à considérer comme dépourvues de la vie.

2. — La Descendance de la Matière vivante.

En nous basant sur les idées développées par PFLÜGER, nous sommes maintenant en mesure de fournir une esquisse grossière et approximative de l'origine de la vie sur la terre. Les racines de la matière vivante s'étendent jusqu'à cette époque où l'écorce terrestre était encore embrasée. Les composés cyanés existant alors, représentent le matériel essentiel aux dépens duquel prit naissance la matière vivante. Ils durent en raison de leur tendance à la décomposition, entrer en réaction avec les différents autres composés du carbone, qui tenaient également leur origine de l'action d'une haute température. Lorsque l'eau se précipita ensuite sous forme de pluie à la surface de la terre, ces combinaisons issues du feu entrèrent en relation chimique avec l'eau et avec les sels et les gaz qui y étaient dissous; et de cette façon naquirent les corps albuminoïdes vivants, ces composés extrêmement instables qui, de même que les autres composés contenant le radical cyanique, se distinguent par leur tendance à la décomposition et à la polymérisation, et qui forment les éléments essentiels de la matière vivante.

Cette substance vivante primitive, qui se forma de la matière brute par génération spontanée, était, en tous cas, encore très simple et ne montrait aucune espèce de différenciation. Il est extrêmement vraisemblable qu'elle n'avait pas encore la valeur morphologique des cellules, c'est-à-dire que sa masse n'était pas encore séparée en différentes substances, telles que noyau et protoplasma, mais qu'elle était plutôt homogène dans toutes ses parties, comme HAECKEL l'a admis pour ses monères.

Telle est à peu près la conception que l'on pourrait se faire aujourd'hui avec quelque vraisemblance du mode de formation de la matière vivante. Ce n'est pas à dire toutefois qu'elle n'ait pas eu à subir plus tard d'importantes modifications de détail. Le théâtre sur lequel apparut pour la première fois la matière vivante et les conditions qui la régissent ne nous sont connus pour le moment que d'une manière si vague, que toute spéculation poursuivie dans les détails ne saurait avoir que peu de valeur. Mais avec l'apparition de la matière vivante sur la scène du Globe, nous atteignons un terrain un peu plus ferme, car c'est ici le point où prend place la théorie de la descendance fondée par LAMARCK et DARWIN et achevée particulièrement par HAECKEL, WEISMANN et leurs élèves, théorie qui nous fait connaître le destin ultérieur de la matière vivante jusqu'à nos jours.

Exposer ici tout l'immense enchaînement d'idées qui a conduit à la fondation de la théorie de la descendance, serait sortir du cadre de ce livre. Il nous suffira d'indiquer les points principaux qui forment la base de cette théorie, dont la justesse ne fait d'ailleurs plus de doute aujourd'hui pour tout naturaliste réfléchi.

Comme on le sait, la *théorie de la descendance* enseigne que toute la multitude des organismes qui vivent actuellement ou qui ont déjà vécu à la surface de la terre, dérivent par descendance ininterrompue de cette matière vivante, la première et la plus simple qui est sortie de la matière brute, et que, par conséquent, tous les organismes sont unis les uns aux autres par un lien réel de parenté. Pour les temps historiques, la continuité de la série des organismes n'a besoin d'aucune preuve particulière, car la simple observation montre que tout organisme dérive toujours d'un autre organisme semblable, que la continuité de la descendance n'éprouve jamais d'interruption. Par contre, pour les périodes infiniment longues qui, ainsi que la géologie l'a montré, se sont écoulées depuis la naissance des premiers organismes jusqu'à l'époque historique, l'observation directe nous fait naturellement défaut. Cependant ici la Nature nous a conservé certains documents dans lesquels nous trouvons dessinée, quoique aussi avec plus ou moins de lacunes, l'histoire du développement de toute la souche des organismes.

Les premiers documents sont déchiffrés par la Paléontologie ou Science des fossiles. Ce sont comme des témoignages que la Nature a déposés dans les couches de l'écorce terrestre elle-même au sujet de l'existence et des caractères des anciens organismes : les fossiles ou pétrifications. Par l'étude des fossiles qui se trouvent dans les différentes couches de l'écorce terrestre, la paléontologie reconstruit jusqu'à un certain point, le monde des organismes qui habitait la surface du globe aux époques où ces couches se formaient. Nous apprenons ainsi à connaître les ancêtres de nos organismes actuels, et à voir que, dans les couches les plus récentes, ils sont encore semblables aux animaux et aux plantes actuellement vivants, mais qu'ils s'en écartent d'autant plus que l'on descend davantage dans les couches plus anciennes, et que des groupes entiers d'organismes que nous considérons aujourd'hui comme très éloignés les uns des autres, ont, dans les couches profondes, des ancêtres communs réunissant encore en eux certains caractères distinctifs de plusieurs groupes d'organismes. Dans les couches les plus anciennes, nous ne trouvons que des animaux et des plantes inférieurs — mais encore ni vertébrés ni végétaux phanérogames. Pour qui n'est pas esclave d'une croyance aveugle en une création surnaturelle et ne préfère pas adopter le récit de la Genèse, d'après lequel chaque organisme serait sorti tout achevé des mains d'un Créateur personnel, pour celui-là il n'y a qu'une seule explication naturelle de tous les faits paléontologiques, c'est celle que le monde entier des organismes qui vivent aujourd'hui ou ont déjà vécu, forme un seul grand arbre généalogique dont le germe

fut la première substance vivante qui apparut sur la terre. Ce germe se développa en un grand arbre pourvu d'innombrables branches, rameaux et feuilles, dont les derniers rejetons représentent le monde des organismes actuels et dont les plus anciennes branches sont enfouies au sein de leur mère, la Terre. Malheureusement, les documents paléontologiques sont remplis de lacunes, car d'un côté il n'y a qu'une très petite partie de l'écorce terrestre qui soit accessible à notre investigation — la plus grande part de la surface du globe étant recouverte par la mer — et d'un autre côté, la conservation des organismes est souvent très imparfaite, parce qu'ils ne purent, que dans des conditions très spéciales, être mis à l'abri de la destruction par le choc des vagues, la putréfaction, etc.; aussi presque tous les organismes dépourvus de squelette protecteur ne sont-ils point parvenus jusqu'à nous en raison de la mollesse de leur corps qui devait se détruire aussitôt après la mort. Il en résulte que précisément pour l'étude des organismes les plus anciens et les plus simples qui ne possédaient encore aucune partie squelettique protectrice, la paléontologie ne peut nous fournir aucun renseignement.

L'anatomie comparée utilise les documents de deuxième sorte qui sont fournis par l'homologie des divers organes des êtres vivant actuellement. Lorsque l'anatomie comparée, par la dissection des organismes jusque dans leurs parties les plus délicates et par la comparaison de chaque organe et système d'organes dans les différents groupes d'organismes, montre que certains groupes concordent jusqu'à un certain degré avec d'autres pour les systèmes d'organes essentiels, ce fait ne peut être interprété d'une manière naturelle autrement que par une parenté de ces organismes, parenté qui est d'autant plus proche que les homologues sont plus nombreuses et d'autant plus éloignée qu'il existe à côté de celles-ci davantage de différences; car les homologues ne peuvent être motivées que par le fait que les organismes qui les présentent ont eu, à un certain moment d'une époque reculée, des ancêtres communs possédant ces caractères distinctifs. Sans doute les documents fournis par l'anatomie comparée sont eux aussi très incomplets, car les organismes actuels ne représentent que les extrémités des différents rameaux du grand arbre généalogique, qui ont persisté et entre lesquels d'autres rameaux et d'autres branches ont disparu. Mais ici les documents paléontologiques viennent jusqu'à un certain point compléter d'une façon très heureuse les faits de l'anatomie comparée, en permettant précisément la comparaison entre ces rameaux qui ont vécu et ceux qui vivent encore. Un exemple éclaircira ceci. Pour des raisons tirées de l'anatomie comparée, on était arrivé à la conviction que les oiseaux devaient être très proches parents des reptiles; mais on ne connaissait pas encore les formes qui pouvaient correspondre aux ancêtres communs ou en être voisines. On découvrit alors dans les carrières de pierre lithographique de Sohlenhofen un animal pétrifié à peu près de la taille d'un pigeon, l'*Archæopteryx macrurus*, qui par ses caractères appartenait à la fois aux

oiseaux et aux reptiles, car il possédait une mâchoire de lézard avec des dents et une colonne vertébrale pourvue d'une longue queue comme celle d'un lézard, mais avait d'autre part tout le corps recouvert de



Fig. 134. — *Archæopteryx macrurus* ou *lithographicus*; *cl*, clavicule; *co*, coracoïde; *h*, humérus; *r*, radius; *u*, cubitus; *c*, carpe; *sc*, scapulum; I-IV, doigts, d'après ZITTEL.

plumes dont les plus fins détails se trouvaient imprimés sur la pierre (fig. 134). Cette trouvaille paléontologique et d'autres semblables confirmèrent de la manière la plus éclatante la parenté des oiseaux et des reptiles, déduite de l'anatomie comparée, et on pourrait citer des exemples analogues en innombrable quantité.

L'*embryologie*, ou développement du germe individuel, nous enseigne enfin à déchiffrer le troisième important document relatif à la descendance. Comme on le sait, le germe des végétaux et des animaux parcourt, depuis son état le plus simple, la cellule-œuf, une longue série de stades de développement avant de devenir semblable à l'organisme maternel d'où il provient.

Comme nous savons que les parents transmettent toujours leurs caractères à leurs descendants, ces stades de développement que l'organisme parcourt successivement acquièrent une extrême importance pour la connaissance de la série des ancêtres; car puisqu'ils représentent, en somme, des relations de

formes léguées par les parents, ils devront indiquer, quoique aussi seulement à grands traits, les formes de développement qui se sont succédées autrefois dans la série des parents; en d'autres termes: les formes qui se présentent dans le développement de l'embryon ou ontogénie d'un individu constituent une récapitulation abrégée de la série des formes des ancêtres de l'organisme correspondant. Cette « loi fondamentale biogénétique » établie par HÆCKEL, que nous avons déjà eu l'occasion d'exposer plus explicitement (page 235), nous permet donc, jusqu'à un certain point, de reconstruire par une étude critique la descendance phylogénétique d'un organisme à l'aide de son développement ontogénétique.

De tous ces faits de la paléontologie, de l'anatomie comparée et de

l'embryologie, pour l'appréciation plus explicite desquels il nous faut renvoyer aux œuvres fondamentales de DARWIN, GEGENBAUR, HAECKEL et de leurs élèves, il se dégage non seulement la conclusion nécessaire que nos organismes actuels dérivent, par descendance ininterrompue, de la première substance vivante issue de la matière brute, mais aussi du même coup, le chemin parcouru dans son développement par la matière vivante sur la terre. Ce chemin, la morphologie moderne est parvenue à le fixer dans ses traits essentiels par l'étude phylogénétique, et elle a pu reconstruire de la sorte l'arbre généalogique des organismes, du moins dans ses grandes divisions. Si les arbres généalogiques provisoires que, le premier, HAECKEL établit, il y a trente ans, d'après les faits alors connus, rencontrèrent tout d'abord beaucoup d'inimitiés, aujourd'hui on trouverait encore bien peu de morphologistes qui n'acceptassent pas dans leurs points essentiels les idées d'HAECKEL. En fait, il règne aujourd'hui sur les rapports phylogénétiques des grands groupes d'organismes entre eux une parfaite harmonie sur les points essentiels, et ce n'est que pour les groupes plus petits et les rapports tout à fait spéciaux, que l'on rencontre encore de profondes différences, qui ne disparaîtront que petit à petit par les progrès de nouvelles recherches. D'après ces notions, et en se basant sur l'état actuel de ses connaissances, la morphologie moderne a ébauché à peu près le tableau suivant de l'arbre généalogique des organismes.

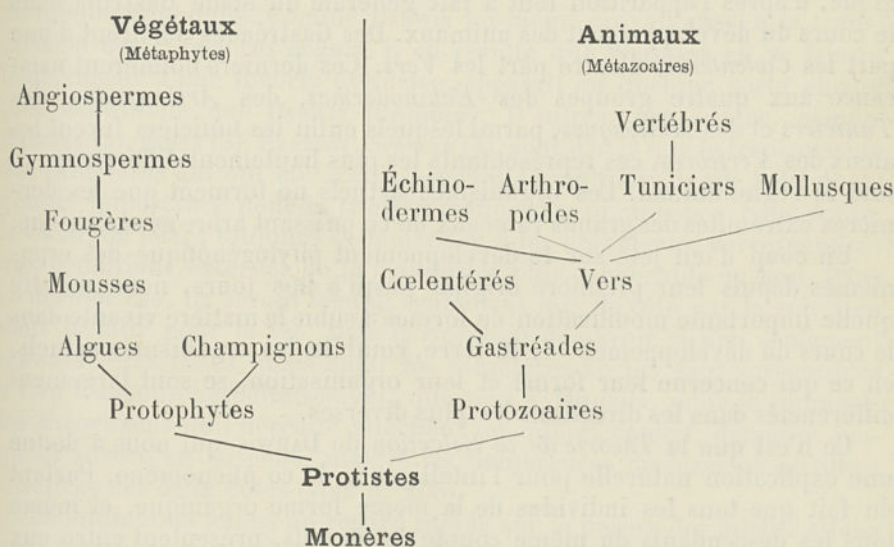


Schéma de l'arbre généalogique des Organismes.

Des premières masses vivantes désignées par HAECKEL sous le nom de *Monères* se développèrent par différenciation de la substance homogène en noyau et protoplasma, les premiers organismes unicellulaires,

les *Protistes*. Les protistes forment ce groupe d'organismes d'où sont sortis, d'une part les végétaux, d'autre part les animaux, et qui embrasse les organismes les plus inférieurs encore actuellement vivants. Mais déjà les protistes présentèrent une différenciation d'après le mode de leurs échanges, et se séparèrent en *Protophytes*, c'est-à-dire protistes aux échanges végétaux, et *Protozoaires*, c'est-à-dire protistes aux échanges animaux, en ce que les premiers continuèrent à édifier leur substance vivante aux dépens de matières inorganiques, tandis que les derniers simplifièrent leurs échanges, en utilisant pour leur nutrition la substance organique déjà formée par les premiers. Des Protophytes dérivèrent tous les végétaux (Métaphytes), des Protozoaires tous les animaux (Métazoaires), et cela de la manière suivante. Du tronc des Protophytes sortirent deux branches, les *Algues* (Fucoïdæ), et les *Champignons* (Fungi). De la branche des Algues, qui seule, continua à se développer, naquirent par descendance directe, les *Mousses* (Muscinæ), de celles-ci les *Fougères* (Filicinæ), de celles-ci les *Gymnospermes*, et de ces dernières enfin les *Angiospermes*, plantes qui montrent le plus haut degré de différenciation de tout le règne végétal. Des Protozoaires, d'autre part, sortirent les *Gastréades*, animaux très simples, composés seulement de deux couches de cellules (entoderme et ectoderme), dont vraisemblablement il n'existe plus aujourd'hui aucun représentant, mais dont il faut nécessairement admettre la présence dans la série généalogique, d'après l'apparition tout à fait générale du stade *Gastrula* dans le cours du développement des animaux. Des Gastréades sortirent d'une part les *Cœlentérés*, d'autre part les *Vers*. Ces derniers donnèrent naissance aux quatre groupes des *Échinodermes*, des *Arthropodes*, des *Tuniciers* et des *Mollusques*, parmi lesquels enfin les tuniciers furent les aïeux des *Vertébrés*, ces représentants les plus hautement différenciés de tout le règne animal. Les organismes actuels ne forment que les dernières extrémités des grands rameaux de ce puissant arbre généalogique.

Un coup d'œil jeté sur le développement phylogénétique des organismes depuis leur première origine jusqu'à nos jours, nous montre quelle importante modification de formes a subie la matière vivante dans le cours du développement de la terre, combien les organismes actuels, en ce qui concerne leur forme et leur organisation, se sont largement différenciés dans les directions les plus diverses.

Ce n'est que la *Théorie de la Sélection* de DARWIN qui nous a donné une explication naturelle pour l'intelligence de ce phénomène. Partant du fait que tous les individus de la même forme organique, et même tous les descendants du même couple de parents, présentent entre eux des différences plus ou moins sensibles, — phénomène connu sous le nom de *variabilité individuelle*, et apparaissant en partie comme la conséquence du mélange sexuel (amphimixie de WEISMANN), en partie comme le résultat des différentes influences extérieures qui agissent sur le plasma germinatif de tout embryon, soit dans l'organisme des parents,

soit en dehors de lui — partant de ce fait, DARWIN montre que parmi les individus plus ou moins différents de la même génération, ceux-là seuls résistent dans la *lutte pour la vie* (struggle for life), qui sont le mieux adaptés aux conditions externes, tandis que ceux qui sont moins bien doués succombent à cette concurrence. De la sorte, ce ne sont que les mieux adaptés aux conditions vitales externes qui arrivent à se multiplier et à pouvoir transmettre leurs caractères à leurs descendants. C'est dans cette survivance, dans ce choix des individus les mieux adaptés que consiste la *sélection naturelle* de DARWIN, et il est évident que par la continuation de la sélection les organismes doivent acquérir une adaptation de plus en plus étendue aux conditions vitales de chaque moment. La forme, l'organisation, et en général tous les caractères de la matière vivante se trouvent donc dans la plus étroite corrélation avec les conditions externes à la surface de la terre; celles-ci se modifient-elles, les caractères des organismes doivent alors se transformer d'une manière correspondante.

Mais on peut se demander si la sélection naturelle est le seul facteur qui conditionne la transformation des organismes dans le cours des longues périodes. L'adaptation aux relations externes par la sélection suppose seulement une transmission continue des caractères *innés*, et WEISMANN (1) soutient effectivement qu'il n'y a que la transmission héréditaire de caractères innés qui entre en ligne pour la transformation du monde organique. Comme DARWIN lui-même croyait aussi à la transmission des caractères *acquis*, il en résulte que WEISMANN en se faisant le défenseur d'une théorie exclusive, apparaît en quelque sorte encore plus darwiniste que DARWIN lui-même. D'autres, par contre, comme HÆCKEL (2), EIMER (3), HERBERT, SPENCER (4), sont d'avis que la transmission des caractères qui ont été acquis pendant la vie individuelle sont d'une grande importance pour la transformation des organismes. Sans doute, là aussi, on devra toujours se demander si les organismes correspondent aux conditions externes de la manière la plus convenable ou non. Dans ce dernier cas, ils seront bientôt également mis de côté par la sélection dans la lutte pour la vie. Mais la question de savoir si non seulement les caractères innés, mais aussi les caractères acquis sont susceptibles d'être transmis héréditairement, question à laquelle, pour le moment, les théoriciens de l'hérédité attachent un intérêt capital, demeure jusqu'ici encore en suspens, malgré les nombreuses discussions qu'elle a suscitées des deux côtés (voir p. 205).

Si enfin nous jetons un regard rapide sur la nature des modifications qu'a traversées la substance vivante depuis son origine jusqu'à nos

(1) WEISMANN : *Aufsätze über Vererbung und verwandte biologische Fragen*. Iéna, 1892.

(2) HÆCKEL : *Generelle Morphologie der Organismen*. Vol. II, p. 186, Berlin, 1866.

(3) G. H. TH. EIMER : *Die Entstehung der Arten auf Grund von Vererben erworbener Eigenschaften nach den Gesetzen organischen Wachstums*. Iéna, 1888.

(4) HERBERT SPENCER : *The inadequacy of natural selection*. Dans : *Contemporary Review*, 1893.

jours, nous voyons que partie de formes *simples*, elle s'est développée en formes et organisations de plus en plus compliquées, de telle sorte que c'est parmi les organismes vivant actuellement que nous trouvons les êtres les plus complexes, comme par exemple les plantes phanérogames et les animaux vertébrés, chez lesquels certaines parties ont acquis une différenciation très prononcée pour l'accomplissement de fonctions spéciales. On a dit souvent, en présence de ce fait, que l'évolution des organismes depuis les premiers commencements jusqu'à nos jours, permet de constater un progrès continu et un perfectionnement progressif. Cette conception conduit à l'erreur contre laquelle était dirigée tout l'effort de la théorie de DARWIN, l'erreur de la *téléologie*. L'idée de progrès, de perfectionnement implique un but vers lequel est dirigé ce progrès, ce perfectionnement; sans cela elle n'a aucun sens. Mais en réalité il n'existe pas plus pour le développement des organismes un but préétabli, vers lequel il tend, que pour n'importe quelle réaction chimique. Ce développement ne *peut* se produire et ne *doit* se produire d'une façon absolument déterminée, que si les conditions extérieures en sont réalisées. Ses modifications sont exclusivement conditionnées par les modifications du milieu ambiant. L'emploi des termes de progrès, de perfectionnement, etc., ne peut donc provenir que d'un point de vue « anthropocentrique », en ce sens que c'est nous-mêmes qui introduisons de la sorte un but dans le développement. Quoi qu'on fasse, à quelque considération que l'on cède, on doit en tous cas rester pénétré de cette idée qu'un « but » est une conception de l'esprit et qu'il n'existe point de but dans la Nature même; car dire qu'un homme est plus parfait qu'une amibe sera toujours une affirmation arbitraire, que rien ne justifie en réalité, et si nous appelons le développement un perfectionnement, il n'y a là rien de plus qu'une convention. Le monde lui-même ne tend vers aucun but; il y existe seulement une évolution éternelle, c'est-à-dire une variation sans fin.

*
*
*

Si nous tirons maintenant la conclusion des considérations précédentes, un fait nous apparaît très clairement, c'est que la vie depuis son origine fut entièrement conditionnée par les relations externes de la surface du globe. *La vie est une fonction du développement de la terre dans le sens mathématique*. La matière vivante ne pouvait exister tant que la terre était un globe incandescent et que son écorce n'était pas encore solidifiée et refroidie; mais elle *devait* apparaître avec la même inéluctable nécessité qu'une combinaison chimique, lorsque les conditions favorables furent réalisées, et elle *devait* modifier sa forme, sa composition, etc., dans la même mesure que se modifiaient les conditions vitales externes dans le cours de l'évolution du globe. *La substance vivante représente uniquement une partie de la matière du globe. La combinaison de cette dernière en substance vivante fut aussi bien le produit*

nécessaire du développement de la terre que, par exemple, la formation de l'eau : conséquence inévitable du refroidissement graduel de ces masses qui formaient l'écorce terrestre ; et de même les caractères chimiques, physiques, morphologiques de la matière vivante d'aujourd'hui sont les résultats nécessaires de l'action des conditions vitales externes actuelles sur les relations internes de la substance vivante antérieure. Conditions vitales internes et externes sont inséparablement liées en une réaction réciproque et l'expression de cet échange de réactions est la vie.

III. — L'Histoire de la mort.

Le point culminant auquel nous ont conduits nos considérations sur les conditions vitales, est dans le fait que les phénomènes vitaux non seulement peuvent subsister, mais encore *doivent* apparaître, avec la même inéluctable nécessité que tout autre phénomène de la Nature, lorsqu'un certain complexus de conditions se trouve réalisé. Ces conditions manquent-elles, alors la vie fait aussi défaut.

L'origine de la vie sur la terre n'était qu'une des conséquences de ce fait. L'autre, que nous allons maintenant envisager, est le développement de la mort.

A. — Les Phénomènes de la nécrobiose.

Quand une, plusieurs ou toutes les conditions vitales viennent à manquer, parmi les relations spéciales que présente un organisme quelconque, les phénomènes vitaux cessent alors aussi : la vie s'arrête. Cet arrêt, abstraction faite de quelques cas de mort apparente, est toujours la mort réelle. Mais ainsi que nous avons déjà eu l'occasion de le voir (page 151), la mort ne survient jamais d'une façon instantanée. Il n'y a aucune limite tranchée entre la vie et la mort, mais plutôt une transition graduelle ; *la mort a un développement*. La vie intacte d'un côté et la mort de l'autre ne sont que les termes extrêmes de ce développement, reliés entre eux par une série ininterrompue de stades intermédiaires. Les deux *stades terminaux* se laissent bien facilement et nettement distinguer l'un de l'autre, mais il est impossible de fixer par une limite tranchée le point où la mort commence et où la vie cesse. C'est pour ce motif que nous avons désigné ce passage de la vie à la mort, par un mot introduit par K. H. SCHULTZ et VIRCHOW dans la pathologie, la *nécrobiose*. VIRCHOW (1), il est vrai, fait une distinction entre la nécrobiose et la nécrose en se basant sur des apparences extérieures, parlant de nécrobiose lorsque la partie atteinte se détruit et disparaît plus tard complètement dans sa forme et, par contre, de nécrose, lorsqu'elle conserve dans la mort sa forme primitive ; mais autant cette différence

(1) R. VIRCHOW : *Die Cellularpathologie in ihrer Begründung auf physiologische und pathologische Gewebelehre*. 4^e édition, Berlin, 1871.

extérieure peut avoir d'utilité pratique pour caractériser *grosso modo* les altérations éprouvées par des organes entiers ou des tissus, autant elle a peu d'importance pour la conception théorique du processus lui-même, car si le résultat final revêt tel ou tel aspect, cela dépend fréquemment de causes tout à fait accessoires. Si par exemple une cellule possède une membrane solide, elle conservera sa forme longtemps encore après la mort de son corps protoplasmique; mais si son corps protoplasmique est nu, elle se décompose le plus ordinairement en un petit amas informe de granulations, et, cependant, le processus qui conduit à la mort peut être de même nature dans les deux cas. Il paraît donc convenable de réserver cette distinction pratique pour de grossiers processus, et d'étendre la notion de nécrobiose assez largement pour qu'elle renferme aussi les processus dits nécrotiques. Nous comprenons donc sous le nom de *nécrobiose ces processus qui, commençant par une atteinte irréparable à la vie normale, conduisent plus ou moins rapidement à une mort inévitable*. Le terme de dégénération fréquemment employé comme synonyme présente l'inconvénient de ne pas avoir une signification unique et de s'appliquer à des phénomènes de nature très différente.

Avec les phénomènes de la nécrobiose, nous entrons déjà dans un domaine qui, en raison de son énorme importance pratique, s'est développé en une science autonome et a pris une énorme extension : c'est l'étude des maladies, la *pathologie*. Dans les considérations qui vont suivre, nous aurons donc à nous mouvoir le plus souvent sur ce terrain et à rechercher les routes qui conduisent à « l'empire des morts. »

Puisque la cellule est le siège même de la vie, c'est elle qui doit servir d'objet pour l'étude de la *nécrobiose*, de même qu'elle représente le point d'application pour l'étude des *phénomènes vitaux*. La mort des grands organismes avec leurs organes et tissus hautement différenciés repose uniquement sur la mort de chacune des cellules qui composent l'agrégat cellulaire total. Mais pour chacune des formes cellulaires, les phénomènes qui conduisent à la mort se passent d'une manière très différente. Cela dépend, d'une part, de la constitution de la matière vivante qui caractérise chaque forme cellulaire et, d'autre part, de la nature des causes qui conduisent à la mort de la cellule. Il est donc évident qu'il doit résulter de là une grande diversité dans les phénomènes de la mort. Toutefois on peut diviser les phénomènes de la nécrobiose en deux grands groupes séparés par une différence fondamentale. Le premier groupe comprend les phénomènes dans lesquels les processus vitaux normaux cessent peu à peu, sans subir auparavant de modification essentielle; nous pouvons les désigner sous le nom de *processus histolytiques*. L'autre groupe est caractérisé vis-à-vis du premier par le fait que les processus vitaux normaux sont pervertis par l'atteinte mortelle qu'ils ont subie, et dégénèrent avant de s'arrêter complètement. Nous nommons ces derniers *processus métamorphotiques*.

1. — Processus histolytiques.

Les formes les plus simples des processus histolytiques sont les *atrophies*. Ce sont des processus le plus souvent chroniques consistant en ceci, que la phase ascendante des échanges nutritifs des cellules atteintes, par conséquent les processus qui conduisent à la construction et à la néoformation de la matière vivante, se restreignent toujours de plus en plus jusqu'à cesser enfin complètement. La conséquence en est que la matière vivante, qui déjà se détruit continuellement d'elle-même dans une certaine mesure, perd de plus en plus de sa substance, de telle sorte que la cellule devient de plus en plus petite, jusqu'à ce que le reste disparaisse finalement dans les cas extrêmes. On dit alors : la cellule ou le tissu *s'atrophie*.

Les exemples d'atrophie d'organe ou de tissu sont très répandus dans tout le règne organique et jouent un grand rôle aussi bien dans le développement normal des animaux que dans les conditions pathologiques.

Parmi les exemples d'atrophie qu'on rencontre dans le cours du développement de l'organisme normal, on connaît surtout les phénomènes de l'histolyse ou régression d'organes embryonnaires, qui sont particulièrement caractéristiques chez les animaux présentant des métamorphoses accentuées ou un développement larvaire. Ces processus histolytiques ont été étudiés récemment d'une manière très précise par Looss (1), dans la queue atrophiee des larves de grenouilles (têtards). Les phénomènes de l'histolyse concordent sur les points essentiels pour les différentes formes de cellules. On remarque d'abord un ramollissement de la substance cimentaire unissant les éléments cellulaires en tissus, de sorte que les cellules adhèrent plus lâchement les unes aux autres. Mais pendant ce temps commence aussi une modification déjà appréciable dans le protoplasma des cellules elles-mêmes. « *La substance cellulaire perd sa structure normale caractéristique; le spongoplasma existant tout d'abord sous forme d'une trame alvéolaire plus ou moins accentuée, et le plus souvent fortement colorable, se rétracte: chacune des travées devient plus grosse et finalement toute la masse se décompose en un plus ou moins grand nombre de gouttelettes arrondies situées au sein de l'hyaloplasma peu ou point coloré qui, de son côté aussi, s'est réuni en une seule masse.* » La substance fondamentale dans laquelle sont inclus ces globules, commence d'abord à se dissoudre et ce n'est que plus tard que les globules eux-mêmes se liquéfient aussi.

De la sorte, il ne reste plus enfin de tout le protoplasma que quelques granules insolubles, dont s'emparent les leucocytes, qui dans leurs migrations à travers tous les tissus vont accomplir leur rôle de phagocytes. Les noyaux des cellules résistent à la destruction pendant

(1) A. Looss : *Ueber Degenerationserscheinungen im Thierreich, besonders über die Reduction des Froschlärvenschwanzes und die im Verlaufe derselben auftretenden histolytischen Prozesse*. Dans : Preisschriften der Fürstlich Jablonowski'schen Gesellschaft, Leipzig, 1889.

un temps notablement plus long, mais deviennent finalement victimes d'un processus entièrement semblable. Leur substance fondamentale disparaît très vite, la substance chromatique et la membrane nucléaire se ratatinent de plus en plus et s'émiettent en petits fragments qui finissent aussi par se dissoudre.

Les fibres musculaires, d'ailleurs assez différentes sous d'autres rapports, se comportent aussi d'une manière semblable. Les fibrilles se gonflent et s'agglutinent les unes aux autres. En outre, les substances isotrope et anisotrope commencent à se mélanger de telle sorte que la striation transversale s'efface peu à peu. La double réfraction des couches



Fig. 135. — Histolyse des fibres musculaires dans la queue du têtard, d'après Looss.

anisotropes disparaît aussi. En même temps, les fibres musculaires se décomposent en petits débris arrondis qui enfin se dissolvent à leur tour (fig. 135). Les processus de l'histolyse se passeraient aussi d'une façon tout à fait analogue dans la plupart des autres cas, par exemple dans la régression des organes larvaires des insectes, des muscles du saumon, du thymus de l'homme, etc. Toutefois, il ressort des recherches de METSCHNIKOFF (1), KOWALEVSKY (2), etc., que chez beaucoup d'insectes, notamment les larves de mouches, où la régression des organes larvaires s'effectue avec une très grande rapidité, les leucocytes prennent une part essentielle à l'histolyse, en ce que ces petits phagocytes s'attaquent aux cellules qui ne sont pas encore détruites et les dévorent (fig. 136). Cependant ici encore il faut supposer que le point de départ de l'histolyse est du côté des cellules tissulaires et que les leucocytes ne s'attaquent qu'aux cellules ayant déjà commencé à s'atrophier. Toute la différence, ainsi que l'a fait ressortir KOROTNEFF (3), réside donc en ce que les leucocytes déploient une plus grande activité et commencent plus tôt leur œuvre, là où il importe qu'un tissu soit éliminé aussi rapidement que possible. Aux atrophies apparaissant dans la vie normale, appartiennent en outre les phénomènes de « l'atrophie sénile » qui consiste en une régression très lente et graduelle des différents tissus et qui ne manque jamais à un âge avancé de l'individu.

Aux atrophies normales s'ajoutent les atrophies pathologiques qui apparaissent dans l'organisme, lorsque des maladies leur ont créé des conditions favorables. C'est ainsi que s'atrophient chez l'homme les

(1) METSCHNIKOFF : *Untersuchungen über die intracelluläre Verdauung bei wirbellosen Thieren*. Dans : *Arbeiten des zoologischen Instituts der Universität Wien*, 1883.

(2) KOWALEVSKY : *Beiträge zur nachembryonalen Entwicklung der Musciden*. Dans : *Zoolog. Anzeiger*, 1885. — Du même : *Beiträge zur nachembryonalen Entwicklung der Musciden*. 1^{re} partie. Dans : *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*, vol. XLV, 1887.

(3) KOROTNEFF : *Histolyse und Histogenese des Muskelgewebes bei der Metamorphose der Insecten*. Dans : *Biologisches Centralblatt*, vol. XII, 1892.

muscles de la cuisse, lorsque l'articulation du genou s'est enkylosée à la suite d'une maladie. Ces atrophies qui apparaissent à la suite du non-fonctionnement d'un organe, sont désignées sous le nom « d'atrophies d'inactivité. » Les processus dans ces atrophies pathologiques sont en somme les mêmes que ceux que nous avons déjà exposés; cependant ils montrent souvent encore quelques phénomènes dignes de remarque.

Ainsi on a trouvé fréquemment dans les fibres musculaires qui s'étaient atrophiées à la suite d'une maladie quelconque, une énorme augmentation de leurs noyaux, tandis que Looss put établir avec certitude que dans l'atrophie histolytique des muscles de la queue du têtard,

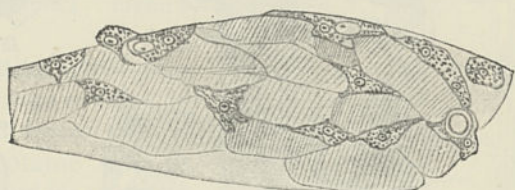
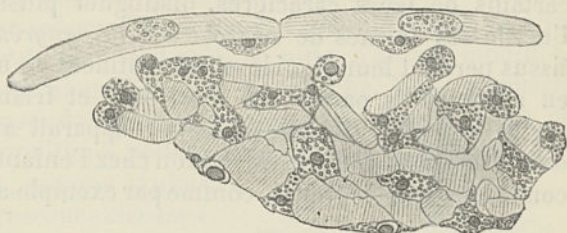


Fig. 136. — Fragments de fibres musculaires dans la métamorphose d'une larve de mouche, détruits par des leucocytes. Les cellules sombres granuleuses sont les leucocytes, d'après KOWALEVSKY.

les noyaux n'étaient ni augmentés ni diminués. En outre, les tissus atrophiés pour des causes morbides sont dans la règle beaucoup plus fermes et plus durs au début que les tissus qui subissent l'histolyse normale, circonstance qui a probablement sa raison d'être dans la durée notablement plus longue des atrophies pathologiques, d'où il résulte que les masses dissoutes ont plus de temps pour s'éliminer. Pourtant, il n'y a là que des conditions très spéciales, accessoires. La dégénérescence des leucocytes a été particulièrement suivie de près, dans ces derniers temps, par GUMPRECHT (1), dans la leucémie aiguë. Elle est intéressante en ce que la dissolution du noyau cellulaire s'y accomplit d'une façon très simple. La membrane nucléaire meurt, le contenu du noyau se mélange avec le protoplasma, la substance chromatique devient de plus en plus pâle, jusqu'à ce que tout le leucocyte forme une masse homogène qui en se gonflant et se vacuolisant finit par se dissoudre (fig. 137).

Aux atrophies, nous pouvons joindre une série de processus qui sont réunis dans la pathologie sous le nom commun de *nécroses* (2), bien qu'ils

(1) GUMPRECHT : *Leukocytenzerfall im Blute bei Leukämie und bei schweren Anämien*. Dans : *Deutsch. Arch. für klin. Medicin*, 1896.

(2) Voy. COHNHEIM : *Vorlesungen über allgemeine Pathologie*. 2^e édition, Berlin, 1882. — ERNST ZIEGLER : *Lehrbuch der allgemeinen und speciellen pathologischen Anatomie und Pathogenese*. Iéna, 1881.

aient entre eux peu de ressemblance, et qui ont en général une marche plus aiguë que les atrophies.

Parmi les différents processus nécrotiques, nous pouvons, d'après certains de leurs caractères, distinguer plusieurs formes principales. Une de ces formes de nécrose est la *gangrène sèche*, dans laquelle les tissus perdent leur liquide et se ratatinent en une masse solide, coriace, en sorte qu'ils paraissent secs, durs et friables, lorsque le processus arrive à sa fin. Ce dessèchement apparaît aussi bien à l'état normal dans l'atrophie du reste du cordon chez l'enfant nouveau-né, que dans les conditions pathologiques, comme par exemple après brûlure ou gelure des

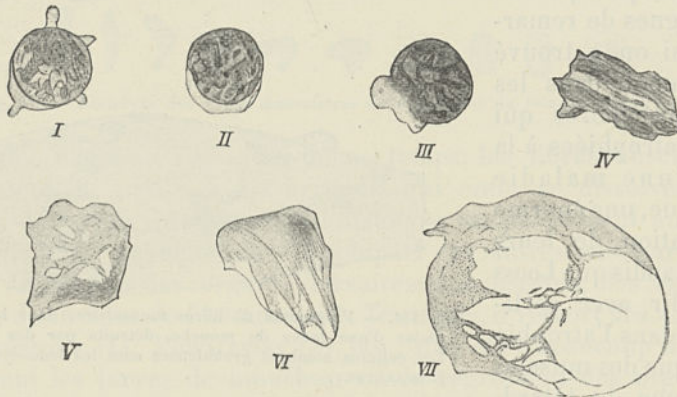


Fig. 137. — Dégénération des leucocytes dans la leucémie aiguë : I et II, leucocytes normaux, la masse sombre est le noyau, la bordure claire le protoplasma; III à VII, différents stades de dissolution; d'après GUMPRECHT.

extrémités des doigts ou des orteils, particulièrement chez les vieillards, et aussi dans la momification de l'embryon lorsque celui-ci se développe hors de l'utérus, dans la cavité abdominale chez l'homme ou les animaux, et, ne pouvant être expulsé, meurt dans le corps même de la mère. Ces embryons prennent peu à peu une consistance dure, en quelque sorte momifiée, parce que le liquide qu'ils renferment est résorbé par le corps maternel. Une seconde forme principale de nécrose est celle que WEIGERT (1) a étudiée le premier d'une façon approfondie, la *nécrose de coagulation*, et qui consiste dans la coagulation des matières albuminoïdes des tissus atteints. On peut déjà y comprendre la rigidité cadavérique ordinaire des muscles mourants, bien que WEIGERT lui-même l'en sépare, parce qu'il considère comme indispensable la participation de la lymphe pour la production des nécroses de coagulation.

Mais en principe, nous avons déjà un processus de même nature,

(1) WEIGERT : *Ueber pockenähnliche Gebilde in parenchymatösen Organen und deren Beziehungen zu Bakteriencolonien*. Breslau, 1875. — Du même : *Ueber Croup und Diphtheritis. Ein experimenteller und anatomischer Beitrag zur Pathologie der specifischen Entzündungsformen*. Dans : *Virchow's Archiv*, vol. LXX, 1877. — *Ibid.* vol. LXXII et LXXIX.

quoique passager, dans la rigidité cadavérique qui transforme le muscle par contraction graduelle en un organe raidi et donne aux diverses parties du cadavre leur consistance rigide; car la myosine, l'albumine caractéristique du muscle, qui est contenue à l'état dissous dans le muscle vivant, se coagule au moment de la mort et produit ainsi la rigidité cadavérique qui ne disparaît plus tard qu'à la suite d'autres modifications dont le muscle est le siège lorsqu'il se relâche. Mais le muscle présente aussi une nécrose de coagulation typique, dans le sens de WEIGERT, dans certaines conditions pathologiques, particulièrement à la suite de maladies fébriles, comme typhus, etc., etc., « c'est la dégénérescence cirreuse », comme on la nomme, qui consiste en une coagulation de la substance musculaire avec perte de sa striation transversale et fragmentation en mottes d'aspect cirieux (fig. 138).

Des processus de coagulation semblables apparaissent aussi dans d'autres cellules de tissu, en particulier dans les fortes inflammations des muqueuses, comme dans la diphtérie de la gorge, etc. Parmi les nécroses de coagulation, au sens le plus large, nous pouvons enfin compter aussi ces phénomènes de mort cellulaire qui apparaissent lorsque nous plongeons des tissus vivants, dans un but de conservation anatomique ou histologique, dans des liquides coagulants, comme les acides minéraux, l'alcool, le sublimé, etc. Ce sont, d'une façon générale, les cas les plus aigus de la mort cellulaire et, précisément pour ce motif, ces liquides conviennent tout particulièrement pour la conservation, car les cellules vivantes y sont surprises brusquement par la mort, de sorte qu'elles n'ont pas le temps de se modifier bien profondément, mais qu'elles se trouvent au contraire fixées instantanément dans un état assez semblable à celui de la vie.

Dans une troisième forme de nécrose, la *colliquation*, les cellules atteintes subissent une liquéfaction complète, leur protoplasma fond en un détritit granuleux, le noyau se dissout et les contours de la cellule s'effacent, jusqu'à ce que le tissu soit transformé en une bouillie liquide; semblable ramollissement apparaît notamment dans la formation des phlyctènes après les brûlures (fig. 139), et peut se combiner fréquemment avec les phénomènes de coagulation. Il n'est pas rare que différentes formes de nécrose s'associent et soient encore particulièrement compliquées par des causes secondaires, comme par exemple la putréfaction. Dans ces derniers cas apparaissent les phénomènes de la

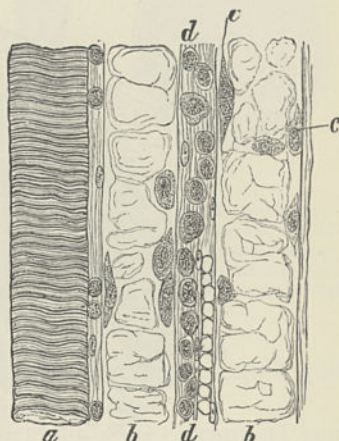


Fig. 138. — Dégénérescence cirreuse des muscles dans la fièvre typhoïde: *a*, fibre musculaire striée normale; *b*, fibres décomposées en mottes cirieuses; *c*, noyaux musculaires; *d*, tissu conjonctif, d'après ZIEGLER.

gangrène humide, de la *décomposition putride*, etc., qui tous sont provoqués par l'action des bactéries de la putréfaction sur les tissus en voie de nécrose et ne représentent qu'en partie des processus posthumes. Il existe encore en outre quelques formes de nécrose qui ont été plus ou moins bien caractérisées par la pathologie; cependant ces notions de la pathologie reposent moins sur l'étude des processus microscopiques dans la cellule même que sur l'apparence macroscopique du résultat final, lequel dépend naturellement des circonstances accessoires les

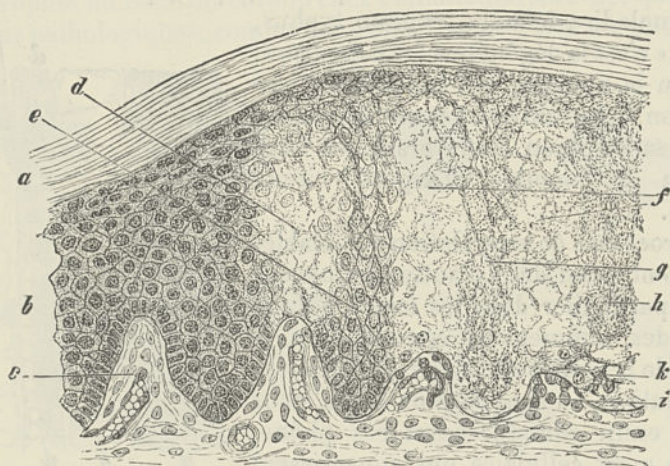


Fig. 139. — Colliquation au bord d'une phlyctène causée par une brûlure : *a*, couche cornée de l'épiderme; *b*, réseau de Malpighi de l'épiderme; *c*, papilles du derme normales; *d*, cellules gonflées et en partie déjà liquéfiées; *e*, cellules en partie encore normales; *f*, foyer de liquéfaction; *g* et *h*, cellules gonflées avec noyau détruit; *i*, papilles affaissées; *k*, exsudat coagulé, d'après ZIEGLER.

plus diverses qui ne sont point conditionnées immédiatement par les seuls phénomènes de la mort cellulaire.

Enfin nous pouvons encore joindre aux atrophies et nécroses une série de phénomènes qui se trouvent largement répandus dans tout le monde organique et représentés par la mort des cellules en milieu aqueux : ce sont les phénomènes de la *destruction granuleuse* (1). Ce qu'il y a de commun dans toutes les variétés de destruction granuleuse consiste en ceci, que la cellule atteinte forme, à la fin du processus, un amas de granulations distinctes plus ou moins dépourvues de cohésion.

On peut, avec la plus grande facilité, observer la fonte granuleuse chez beaucoup d'infusoires, lorsque leur protoplasme est particulièrement riche en eau. C'est le cas par exemple pour le gros infusoire cylindrique *Spirostomum ambiguum* dont l'exoplasma forme une couche superficielle extrêmement peu résistante. Lorsqu'on blesse de tels infusoires, en les sectionnant en deux sous le microscope, il arrive

(1) VERWORN : *Der körnige Zerfall. Ein Beitrag zur Physiologie des Todes*. Dans : Pflüger's Archiv der gesammten Physiologie, vol. LXIII, 1896.

très fréquemment que les fragments tombent littéralement en poussière à partir de la surface lésée. On peut suivre des yeux le processus, comme la marche lente d'une étincelle le long d'une mèche allumée, qui ne laisse derrière elle qu'un petit tas de cendre; la mort envahit de proche en proche tout le corps de l'infusoire, surprend l'un après l'autre les cils vibratiles en pleine activité et les condamne à l'éternel repos, jusqu'à ce que soit transformé en un amas granuleux inerte ce qui naguère encore était compris dans le mouvement vital (fig. 140).

Pourtant ces cas de destruction rapide des infusoires unicellulaires, d'intérêt captivant pour tout observateur qui les voit pour la première fois, ne sont pas très appropriés à l'étude des fins processus dont le protoplasma est le théâtre; car, en raison de la constitution déjà très granuleuse du protoplasma, on ne peut que difficilement décider jusqu'à quel point l'amas granuleux de la masse détruite se constitue aux dépens des granulations déjà préformées, et jusqu'à quel point il provient directement du processus de destruction.

Mais des objets extraordinairement favorables sous ce rapport sont fournis par maints rhizopodes au protoplasma complètement hyalin et absolument dépourvu de granulations, par exemple le rhizopode marin *Hyalopus Dujardinii* (fig. 141, I). Si l'on divise sous le microscope avec un fin scalpel un des pseudopodes lisses et transparents, celui-ci ne tarde pas à se détruire peu à peu et de proche en proche, à partir du plan de section (fig. 141, II et III). Selon la grosseur et l'épaisseur de la masse sectionnée, on voit alors, soit peu de temps après, soit seulement au bout de quelques heures, le protoplasma transparent faire place à un amas de granulations et de petits globules, entre lesquels se trouvent encore, çà et là, des gouttelettes arrondies un peu plus grosses de protoplasma hyalin (fig. 141, III D, b) et parfois une ou plusieurs vésicules arrondies et transparentes (fig. 141 III D, a), le tout faiblement uni par une masse muqueuse fine et déliée. Nul doute ici que cet amas de granulations et de globules ait pris naissance par transformation d'une masse de substance vivante complètement hyaline à l'origine. Mais il est encore un fait intéressant qui ne peut être décelé que par l'étude du processus à de forts grossissements. Les pseudopodes de *Hyalopus* permettent déjà de distinguer pendant la vie normale de la cellule une différence caractéristique dans l'aspect de son protoplasma pendant les phases d'expansion et de contraction. Tandis que le protoplasma dans l'expansion apparaît complètement homogène, il prend la

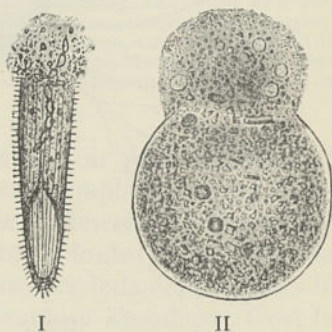


Fig. 140. — Destruction granuleuse : I, fragment de *Spirostomum* se détruisant à partir de l'endroit blessé; II, *Pelomyxa* se détruisant à la suite d'une excitation hypermaximale d'un seul côté.

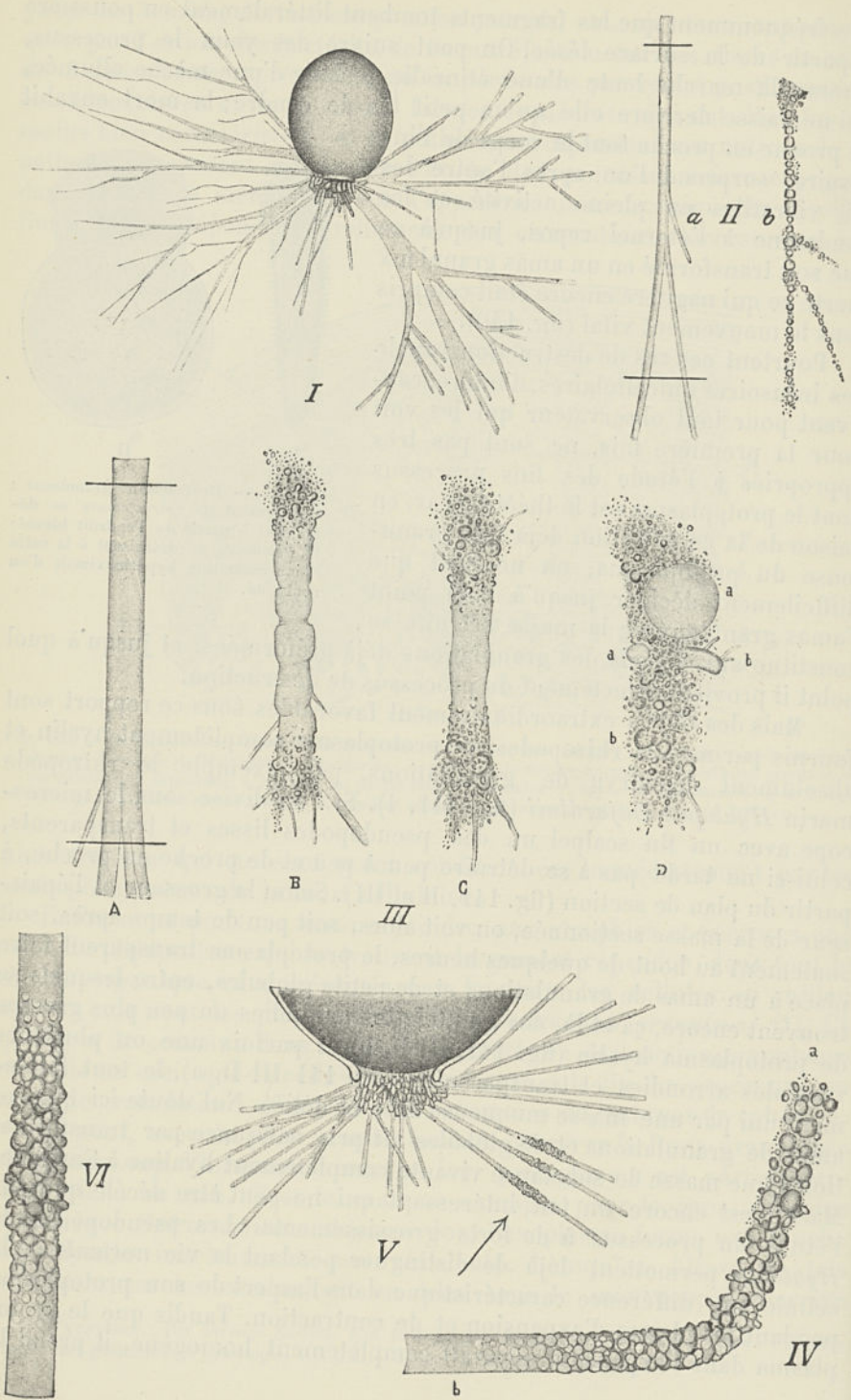


Fig. 141. — *Hyalopus (Gromia) Dujardini*, destruction granuleuse : I, individu entier. De la coquille oviforme membraneuse, s'échappent de nombreux pseudopodes qui, à gauche, sont en voie de rétraction ; II et III, pseudopodes sectionnés, dans lesquels se développe la destruction granuleuse. Les globules et gouttelettes protoplasmiques ne sont plus réunis que faiblement par une masse muqueuse, lâche. Entre eux apparaissent encore, parsemées, quelques gouttes plus volumineuses de protoplasma hyalin (III, D, b), ainsi que quelques grosses boules de mucus (III, D, a) ; IV, pseudopode divisé en a et subissant, à partir de là, la dégénérescence granuleuse. Grossissement plus considérable. En a la destruction granuleuse est déjà complète, et les globules déjà isolés ; en b, début de la destruction qui se poursuit par la formation de vacuoles. Entre les deux points, tous les degrés intermédiaires ; V, orifice de la coquille du *Hyalopus*, avec pseudopodes en extension, dont trois à l'endroit de la flèche, sont excités et ont pris un aspect bosselé ; VI, partie d'un pseudopode excité à un plus fort grossissement. On voit des vacuoles dont le protoplasma pariétal s'est rétracté et a pris un aspect bosselé. La comparaison montre la concordance avec IV.

structure alvéolaire typique décrite par BÜTSCHLI (voir page 98) pendant la contraction, et, si celle-ci est très forte, par exemple à la suite d'une excitation, la surface cellulaire devient bosselée et boursouflée (fig. 141, V et VI). Maintenant, dans le développement de la fonte granuleuse, on constate précisément le même phénomène que lors de la contraction : le protoplasma commence par prendre une structure alvéolaire. C'est là le stade préparatoire de la fonte granuleuse, car les cloisons alvéolaires se contractent ensuite de plus en plus et deviennent bosselées et grumeleuses, se déchirent çà et là et s'arrondissent enfin en petites granulations et gouttelettes qui ne sont plus que faiblement reliées en tas par le liquide muqueux provenant des vacuoles crevées, lequel se ramasse fréquemment en une grosse bulle de mucus (fig. 141, IV). *La fonte granuleuse dépend donc d'une contraction poussée au delà du maximum.*

Ce fait est d'un très grand intérêt ; car si nous poursuivons comparativement les processus histolytiques dans les différentes cellules, nous rencontrons cette loi commune, que les éléments dont la contractilité peut se manifester distinctement, (avant tout par conséquent

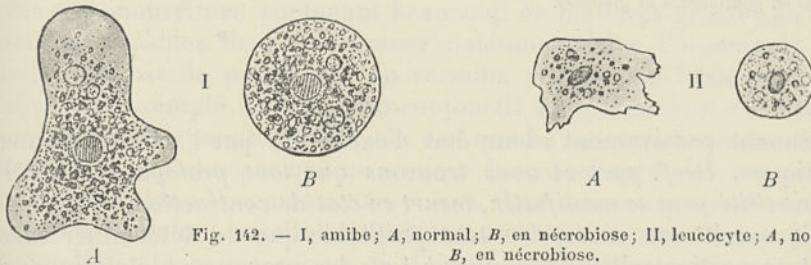


Fig. 142. — I, amibe ; A, normal ; B, en nécrobiose ; II, leucocyte ; A, normal ; B, en nécrobiose.

les masses protoplasmiques nues, comme rhizopodes, gouttes de protoplasma sorties des cellules de tissus, etc., en outre les fibrilles contractiles, les fibres musculaires, etc.), meurent tous dans la phase de contraction. Les amibes et les leucocytes (fig. 142) prennent comme dans toute contraction, une forme sphérique plus ou moins parfaite ; les rhizopodes retirent leurs longs pseudopodes et deviennent granuleux ou bien les pseudopodes filiformes prennent un aspect varié et se décomposent même en petits granules (fig. 143). Les

fragments de protoplasma qui sortent de l'intérieur de n'importe quelle cellule à forme fixe, comme cellules végétales, cellules de tissus ou encore cellules à vie libre, s'arrondissent constamment en gouttelettes sphériques (fig. 34 a page 107). Les fibrilles contractiles et les fibres musculaires passent à l'état de rigidité cadavérique, c'est-à-dire se contractent encore une dernière fois (page 151) et ce n'est que lorsque cette rigidité se dissipe, lorsque la mort est achevée, qu'elles

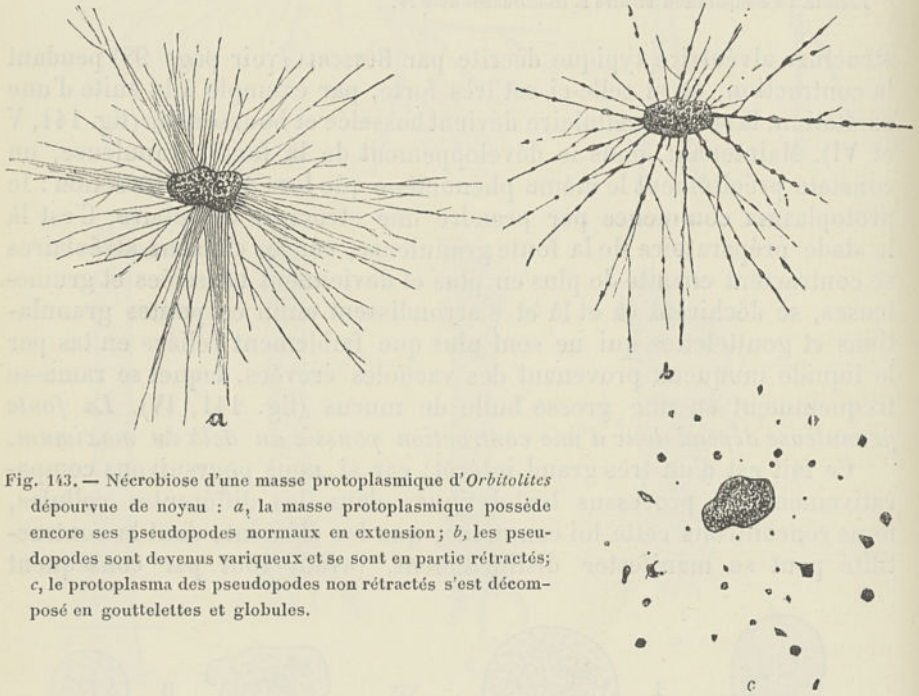


Fig. 143. — Nécrobiose d'une masse protoplasmique d'*Orbitolites* dépourvue de noyau : *a*, la masse protoplasmique possède encore ses pseudopodes normaux en extension ; *b*, les pseudopodes sont devenus variqueux et se sont en partie rétractés ; *c*, le protoplasma des pseudopodes non rétractés s'est décomposé en gouttelettes et globules.

reviennent passivement à leur état d'extension par l'action d'éléments élastiques. *Bref, partout nous trouvons que tout protoplasma, dont la contractilité peut se manifester, meurt en état de contraction.*

Ce serait une entreprise très profitable que de déterminer encore d'autres particularités communes à tous les processus histolytiques par une étude comparative des phénomènes nécrobiotiques ; là, ainsi que ISRAEL (1) l'a récemment mis en relief avec raison, dans ses recherches sur la mort de la cellule, il y aurait particulièrement à considérer la nature des causes de la mort et la durée de la nécrobiose. Ce n'est que par une histoire comparée de la mort, qu'on peut espérer

(1) O. ISRAEL : *Biologische Studien mit Rücksicht auf die Pathologie. III. Oligo-dynamische Erscheinungen an pflanzlichen und thierischen Zellen.* Dans : *Virchow's Archiv für pathologische Anatomie und Physiologie etc.*, vol. CXLVII, 1897. — Du même : *Ueber den Tod der Zelle.* Dans : *Berliner klinische Wochenschrift*, 1897, n° 8.

arriver avec le temps à l'intelligence des phénomènes nécrobiotiques, jusqu'ici encore enveloppés d'obscurités, et que du même coup progressera la connaissance du processus vital lui-même.

2. — Processus métamorphotiques.

Les processus métamorphotiques sont caractérisés, vis-à-vis des précédents, d'une manière très nette, par le fait que les échanges de la cellule ne présentent point simplement un arrêt graduel, mais qu'ils subissent au préalable une certaine perversion; en sorte que des matières qui normalement ne sont pas créées par la cellule, ou qui n'y apparaissent que comme produits intermédiaires, se forment dans la cellule et s'y accumulent en grande quantité par suite d'un trouble nutritif, jusqu'à ce que mort s'ensuive. Les processus métamorphotiques les plus fréquents, les mieux connus, et aussi les plus importants pour la pathologie sont : la « dégénérescence grasseuse » ou « métamorphose grasseuse », la « dégénérescence muqueuse », la « dégénérescence amyloïde » et la « calcification ».

En envisageant tout d'abord les *phénomènes de la métamorphose grasseuse*, il nous faut commencer par éviter une confusion avec des processus en apparence semblables, notamment avec le dépôt et l'infiltration de graisse qui se produisent dans l'engraissement, dans l'obésité, etc. Dans ces derniers processus, nous trouvons bien une grande accumulation de graisse dans les cellules intéressées; cependant cette graisse ne s'est pas précisément formée et déposée par suite d'un trouble nutritif de la cellule même, mais elle provient du dehors, elle ou ses éléments constitutants, et a pénétré dans les cellules pour s'y déposer.

Par une nourriture contenant beaucoup de matières grasses ou des substances capables de leur donner naissance dans l'organisme, la graisse se dépose de préférence en certains points dans l'intérieur des cellules, par exemple dans le tissu conjonctif sous-cutané, et c'est ainsi que se forme le « pannicule adipeux » et que se produit l'obésité. Sans doute cela n'empêche pas qu'une graisse formée d'après les processus pathologiques dans l'organisme ne puisse, dans beaucoup de cas d'obésité, pénétrer dans les cellules du tissu conjonctif sous-cutané et s'y déposer. Mais il s'agit toujours là d'une « infiltration grasseuse des cellules » ayant son origine au dehors. Au contraire, dans la « métamorphose grasseuse », la graisse se forme dans l'intérieur de la cellule même, aux dépens de sa substance vivante, et s'accumule au lieu et place de cette dernière, jusqu'à ce que la cellule ne soit plus composée que de gouttelettes grasseuses plus ou moins grosses et meure.

Une telle métamorphose grasseuse qui se termine par la mort et la destruction de la cellule, apparaît déjà comme phénomène normal dans l'organisme sain et en certains points, entre autres dans les cellules de la glande mammaire à l'époque de l'allaitement. A ce moment, on voit

apparaître dans le protoplasma des cellules glandulaires les plus anciennes des gouttelettes de graisse microscopiques (fig. 144), dont le nombre augmente de plus en plus, tandis que le protoplasma lui-même meurt peu à peu, jusqu'à ce que la cellule soit transformée en une gouttelette arrondie qui représente le petit globule de lait achevé. Le protoplasma mort se dissout progressivement, les globules deviennent libres et toute la masse, c'est-à-dire les globules de graisse dans leur liquide, est sécrétée sous forme de « lait », car le lait n'est rien autre chose qu'une émulsion de beurre dans une solution de sels, de matières

Fig. 144.

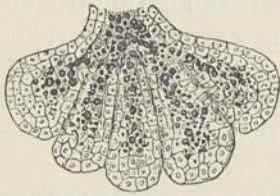
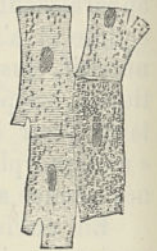


Fig. 144. — Métamorphose graisseuse dans les lobules de la glande mammaire en lactation, d'après VIRCHOW.

Fig. 145. — Métamorphose graisseuse des cellules musculaires du cœur. Les granulations dans l'intérieur de la cellule sont formées par de la graisse, d'après ZIEGLER.

Fig. 145.



albuminoïdes, de sucre, etc. Les vieilles cellules, dégénérées et détruites, font place à des jeunes qui subissent les mêmes modifications, et de la sorte le processus de la sécrétion du lait continue sans interruption. Mais ce qui se passe dans les cellules de la glande mammaire en tant que processus normal, apparaît à l'état pathologique avec une bien plus grande extension dans les tissus les plus divers, et conduit presque toujours à des pertes irréparables et mortelles, parce qu'ordinairement il ne se produit point de cellules jeunes pour prendre la place des anciennes. « Si, dit VIRCHOW (1), c'était le cerveau au lieu de la glande mammaire qui fabriquaît du lait, il y aurait là une forme de ramollissement cérébral. Le même processus qui en un endroit fournit les plus heureux, voire les plus doux résultats, apporte avec lui dans un autre un pénible et cruel dommage. »

De telles dégénérescences graisseuses apparaissent notamment dans les maladies chroniques de longue durée, comme la tuberculose, les maladies du cœur, des reins, etc., dans les reins, le cœur, le foie, les vaisseaux sanguins, etc. (fig. 145), et leurs causes résident toujours dans les troubles de nutrition, surtout dans le trouble de l'apport d'oxygène par le sang. Si la cellule ne reçoit pas assez d'oxygène ou si sa capacité d'absorption pour l'oxygène s'affaiblit pour d'autres motifs, la graisse, dont il existe vraisemblablement des traces dans toutes les cellules, n'est plus brûlée, c'est-à-dire oxydée, comme cela a lieu à l'état normal, mais se dépose et s'accumule en grande quantité. C'est pour la même raison que chez les buveurs et chez les individus empoisonnés

(1) RUDOLF VIRCHOW : *Die Cellularpathologie etc.* 4^e édition, Berlin, 1871.

par le phosphore, où, par suite de l'absorption de l'alcool ou du phosphore, l'apport d'oxygène subit une diminution, on rencontre constamment une métamorphose grasseuse accentuée des tissus, particulièrement des cellules hépatiques; et la pathologie indique toute une série de cas où cette métamorphose reconnaît des causes semblables. Enfin pour ce qui est de l'origine de la graisse, nous pouvons dire avec la plus grande vraisemblance, qu'elle se trouve pour tous les processus de métamorphose grasseuse dans la destruction de l'albumine. Nous savons que par sa décomposition, la molécule d'albumine donne naissance à des groupes atomiques azotés et non azotés. Nous avons vu en outre (page 186) que la graisse peut provenir de l'albumine, et pour le cas spécial de la métamorphose grasseuse dans l'empoisonnement par le phosphore, Léo (1) a montré que la graisse *se forme* uniquement dans l'organisme. Comme de plus, on a trouvé que dans l'empoisonnement par le phosphore, l'excrétion de l'urée est notablement augmentée, nous ne nous tromperons point en tirant cette déduction, que dans ces conditions l'albumine se détruit en plus grande masse, et que le groupe atomique dépourvu d'azote résultant de cette décomposition, est la graisse déposée dans les cellules, tandis que le produit azoté transformé en urée est rejeté au dehors. Or, c'est d'une façon tout à fait analogue que nous devons nous représenter l'origine de la graisse dans tous les cas de dégénérescence grasseuse.

Les *phénomènes de la dégénérescence muqueuse* forment le pendant à ceux de la métamorphose grasseuse. De même que la graisse se forme dans ces derniers aux dépens de la substance vivante des cellules, de même prend naissance le mucus dans les premiers. Dans beaucoup de cas, le mucus formé est de la mucine vraie, dans d'autres, des substances « mucinoïdes »; mais en tous cas, il s'agit toujours de combinaisons d'albuminoïdes avec quelque hydrate de carbone (voir page 123). Nous voyons donc que dans la métamorphose muqueuse, l'origine du mucus se trouve aussi dans l'albumine. La métamorphose muqueuse se rencontre déjà à l'état normal dans l'organisme, particulièrement dans les cellules des muqueuses des voies respiratoires et digestives, et aussi dans le système urogénital. Cette formation de mucus ne s'accompagne pas, dans les conditions normales, de la mort de la cellule tout entière, car ce n'est jamais qu'une partie du protoplasma de celle-ci qui se transforme en mucus. Il s'agit presque toujours, dans les cellules muqueuses, de cellules cylindriques dont la base loge le noyau et dont l'extrémité supérieure limite la surface libre de la muqueuse. C'est toujours l'extrémité supérieure libre du corps cellulaire, dont le protoplasma se transforme en mucus d'une manière continue, et dans une mesure plus considérable sous l'influence de certaines conditions extérieures; sa substance se gonfle en une masse transparente renfermant

(1) LEO : *Fetlbildung und Fetttransport bei Phosphorintoxication*. Dans : *Zeitschrift für physiologische Chemie*, vol. IX, 1885.

quelques granulations protoplasmiques, et cette masse se réunit au produit de sécrétion des cellules voisines, pour former une couche de mucus à la surface des muqueuses. La partie inférieure du corps cellulaire qui loge le noyau demeure donc en vie (fig. 146) et continue à former de nouvelles masses de substance formatrice de mucus ou « mucigène », qui au fur et à mesure qu'elles avancent vers la partie supérieure sont transformées en mucus. Une transformation muqueuse

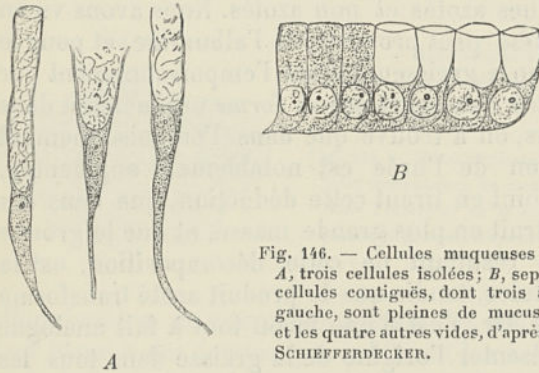


Fig. 146. — Cellules muqueuses : A, trois cellules isolées; B, sept cellules contiguës, dont trois à gauche, sont pleines de mucus, et les quatre autres vides, d'après SCHIEFFERDECKER.

en outre chez maints animaux inférieurs, à la suite d'une forte injure extérieure, et contribue à engendrer ici des phénomènes extrêmement remarquables. On en trouve les exemples les plus frappants chez certaines espèces d'échinodermes, les Holothuries, animaux d'apparence grossière, dont le corps en forme de concombre est revêtu

d'un tégument rude, brun et coriace. Lorsque par exemple l'*Holothuria Poli*, espèce vivant dans la Méditerranée, est exposée à l'air, son tégument épais et dur comme du cuir ne tarde pas à se fluidifier peu à peu en un mucus filant, et au bout de quelques heures il est déjà complètement ramolli. Si on transperce à coups de fine pointe d'aiguille un fragment excisé de ce tégument coriace, on peut, comme l'a rapporté SEMPER (1), provoquer encore plus rapidement cette fonte muqueuse, car autour de chaque piqûre les cellules commencent immédiatement à se gonfler et à se dissoudre, de telle sorte que tout le fragment est enfin transformé en une masse visqueuse, qui, lorsqu'on l'effleure du doigt, s'étire en fils brillants comme de la soie. Maintes espèces de *Stichopus*, de l'ordre des Holothuries, peuvent ainsi transformer en un temps très court leur tégument en un mucus gluant. Il serait extrêmement intéressant de soumettre à des recherches chimiques et microscopiques, d'une façon un peu plus précise que ne l'a fait jusqu'ici KRUKENBERG (2), ce cas absolument unique d'une métamorphose muqueuse soudaine de formations aussi solides et aussi dures que le tégument des Holothuries. On connaît mieux les dégénérescences muqueuses qui apparaissent chez l'homme, notamment dans les affections catarrhales graves, où les cellules atteintes, épithéliums, leucocytes, etc., périssent après gonfle-

(1) C. SEMPER : *Reisen im Archipel der Philippinen*. I^{re} partie, vol. I : *Holothurien*. Leipzig, 1868.

(2) KRUKENBERG : *Die Schutzdecken der Echinodermen*. Dans : *Vergl.-physiol. Studien*, 2^e série. I^{re} partie, Heidelberg, 1882.

ment et transformation de leur substance vivante en mucus (fig. 147).

Dans les *phénomènes de la métamorphose amyloïde*, il s'agit, à l'encontre des processus considérés jusqu'ici, de la formation d'une substance qui, autant qu'on l'admet jusqu'à présent, ne se rencontre point dans l'organisme normal. Cette substance brillante, d'aspect cireux et lardacé qui a fait donner le nom de dégénérescence cireuse à la maladie correspondante, fut tout d'abord appelée par VIRCHOW, substance *amyloïde*, parce qu'elle se comporte vis-à-vis de l'iode comme l'amidon végétal et la cellulose, c'est-à-dire que, dans certaines conditions, elle se colore en bleu par l'iode.

Plus tard, on reconnut son analogie avec l'albumine, car elle contient de l'azote et donne certaines réactions de l'albumine, de telle sorte qu'on l'englobe provisoirement dans le groupe des matières albuminoïdes. Sa manière de se comporter vis-à-vis du violet de méthyle est très caractéristique; sous cette action, elle prend une belle coloration rouge rubis,



Fig. 148. — Dégénérescence amyloïde des capillaires du foie. Les cellules sont comprimées par des amas amyloïdes interstitiels, d'après ZIEGLER.

alors que les tissus sains sont seulement colorés en bleu. Par son caractère de substance albuminoïde, la matière amyloïde indique clairement son origine. Elle ne peut dériver que des albuminoïdes de la cellule, et, bien que jusqu'ici on ne connaisse rien de précis sur son origine, il y a tout lieu de la considérer comme une matière albuminoïde métamorphotique qui est excrétée par la cellule et déposée en dehors d'elle. L'amyloïde ne paraît, en effet, jamais s'accumuler dans la cellule même, mais elle se trouve plutôt dans la substance conjonctive qui réunit les cellules, particulièrement dans les parois des petits vaisseaux sanguins (fig. 148). Mais au fur et à mesure que les cellules sécrètent l'amyloïde, elles périssent elles-mêmes, soit qu'elles meurent par suite d'une perversion des échanges nutritifs, dont le produit est précisément l'amyloïde, soit que, disjointes passivement les unes des autres par le dépôt considérable de cette substance, elles soient comprimées, étouffées, tuées. La métamorphose amyloïde est un phénomène morbide secondaire qui apparaît principalement à la suite de maladies chroniques prolongées, comme la tuberculose, les suppurations de longue durée, etc., dans les organes abdominaux, surtout la rate, le foie, les reins, les ganglions lymphatiques. Cela prouve qu'il s'agit là de troubles profonds et à développement progressif dans la nutrition des

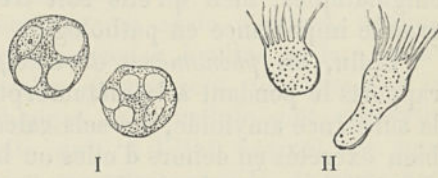


Fig. 147. — Cellules en dégénérescence muqueuse : I, leucocytes; II, cellules à cils vibratiles, d'après ZIEGLER.

tissus, troubles qui mettent les cellules en état de transformer graduellement leur albumine en amyloïde. Au reste, la dégénérescence amyloïde demeure toujours parmi les processus métamorphotiques un des plus énigmatiques, bien qu'elle soit très répandue et qu'elle possède une grande importance en pathologie.

Enfin, les *phénomènes de calcification* nous offrent sous certains rapports le pendant à la métamorphose amyloïde, car ici, comme pour la substance amyloïde, les sels calcaires formés par les cellules, sont ou bien excrétés en dehors d'elles ou bien déposés dans la substance même des cellules en voie de destruction. Dans le premier cas, nous avons comme processus analogue dans l'organisme normal la formation de l'os. Le squelette osseux se forme en effet aux dépens d'une substance fondamentale cartilagineuse dont les cellules sécrètent des sels calcaires, surtout du phosphate et du carbonate de chaux; les îlots calcifiés en

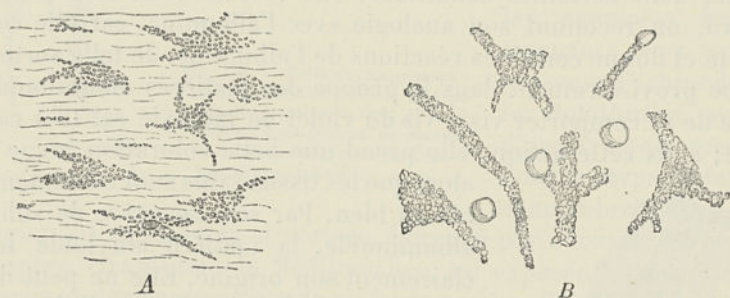


Fig. 149. — Dégénérescence calcaire des cellules : A, cellules calcifiées dans la paroi d'un vaisseau sanguin; B, cellules nerveuses calcifiées du cerveau d'un idiot, d'après ZIEGLER.

se pressant de plus en plus les uns contre les autres, se soudent et fournissent ainsi la substance fondamentale de l'os, dans laquelle les cellules osseuses continuent à vivre en formant ce qu'on appelle des corpuscules osseux. Or, ce processus même qui paraît absolument nécessaire dans le développement de l'organisme des vertébrés, se montre aussi dans des conditions pathologiques, en particulier dans l'extrême vieillesse ou après certaines maladies où les cartilages articulaires s'ossifient. Les mêmes phénomènes se présentent alors; seulement les cellules qui ont sécrété les sels calcaires, périssent elles-mêmes plus tard. Mais à côté de cette « ossification », se montre aussi, dans certaines circonstances pathologiques, une véritable calcification des cellules mêmes, consistant dans un dépôt de sels calcaires qui s'opère dans l'intérieur des cellules en voie de destruction, jusqu'à ce que la matière vivante soit enfin complètement détruite et ait cédé la place à une masse calcaire compacte. C'est ce qui arrive par exemple dans les parois artérielles, en sorte que celles-ci deviennent cassantes et donnent lieu à des épanchements sanguins qui, lorsqu'ils se produisent dans le cerveau, déterminent l'attaque d'apoplexie. En outre, dans certaines

maladies cérébrales, ce sont les cellules nerveuses elles-mêmes qui se calcifient, et on trouve par exemple, dans le cerveau des idiots, des cellules nerveuses « pétrifiées », dans toute l'acception du terme (Fig. 149 B).

Outre les formes de processus métamorphotique que nous venons de citer, la pathologie en décrit encore une série d'autres, comme « l'atrophie pigmentaire », la « dégénérescence hyaline », la « métamorphose colloïde », etc. ; mais celles-ci reposent toujours sur le même principe, à savoir que les échanges de la cellule sont pervertis et donnent naissance à des produits qui, à l'état normal, ne sont point formés ou ne sont formés qu'en moindre quantité, de sorte que la cellule finit par succomber. Mais ces produits, de même que leur mode d'origine, sont d'ailleurs encore beaucoup plus mal connus dans ces cas que dans les processus métamorphotiques déjà décrits, en sorte qu'il ne nous paraît pas nécessaire d'entrer ici dans plus de détails à leur sujet.

En somme, les processus métamorphotiques, surtout le mode de formation des substances qu'ils engendrent, et les troubles des échanges qu'ils supposent, ont encore grand besoin d'éclaircissements : mais ceux-ci sont subordonnés à l'extension de nos connaissances sur les échanges nutritifs en général.

B. — Les causes de la Mort.

Aussi variés sont les *phénomènes* par lesquels se manifeste le développement de la mort, aussi diverses sont les *causes* qui en déterminent l'apparition. Nous avons déjà effleuré çà et là quelques-unes des causes spéciales; mais il est impossible d'envisager chaque cas particulier. Il est par contre nécessaire d'analyser d'une manière un peu plus précise les causes *générales* de la mort, parce qu'il s'y rattache l'intéressante question de savoir si la mort est bien pour tous les organismes vivants cette « *dura necessitas* » à laquelle l'homme est soumis, en d'autres termes s'il n'y aurait pas aussi des organismes dont le corps serait immortel.

1. — Causes extrinsèques et intrinsèques de la Mort.

Si nous partons du fait que non seulement la vie *peut* exister, mais même qu'elle *doit* exister, dès qu'un certain complexus de conditions se trouve réalisé, les causes de la mort sont déjà par là déterminées dans leur forme générale, car alors la mort doit se produire dès que viennent à manquer les conditions générales de la vie. Ainsi que nous l'avons fait pour les conditions vitales, nous devons distinguer en extrinsèques et intrinsèques les causes de la mort, selon que celle-ci provient de la cessation de conditions vitales externes ou internes.

Si nous envisageons tout d'abord les causes externes de la mort, nous voyons, sans plus ample examen, que la mort est provoquée par la

soustraction de l'oxygène, de l'eau, des aliments et de plus par les excès de température ou de pression, exception faite pour les organismes qui, dans des conditions particulières, se bornent à passer à l'état de mort apparente. Mais ce ne sont pas là les seules causes extrinsèques de la mort. Les conditions auxquelles il vient d'être fait allusion peuvent être toutes remplies, et cependant la mort se produire sous l'influence de causes externes. Il nous faut donc compléter encore la notion des conditions vitales extrinsèques en y comprenant la protection contre telles influences qui détruisent la matière vivante. Ces influences sont principalement les actions chimiques et électriques.

Les influences chimiques qui produisent des effets mortels sont les *poisons*, et leur nombre est incommensurable. Toutes les substances qui entrent en relation chimique avec n'importe quel élément essentiel de la matière vivante, de façon à troubler le mécanisme des échanges, entraînent la mort : et celle-ci survient après une action plus ou moins prolongée de ces substances, soit très rapidement, soit seulement comme terme d'une longue série de modifications nécrobiotiques. Si, par exemple, quelque acide minéral ou sel métallique agit sur la cellule, celle-ci meurt infailliblement, parce que toute son albumine est coagulée par ces substances ou entre en combinaison chimique avec elles, de sorte que ses échanges nutritifs doivent s'arrêter. Parmi les autres poisons qui exercent leur action nocive sur toute substance vivante, se trouvent les anesthésiques (chloroforme, éther, alcool) dont les vapeurs amènent enfin, par une action prolongée, l'arrêt de tous les phénomènes vitaux, qu'il s'agisse de plantes, d'animaux ou d'êtres unicellulaires (1). Mais sur quelle modification de la matière vivante repose cette action particulière des anesthésiques, c'est ce qui nous échappe encore complètement, et nous pouvons en dire de même de la plupart des poisons, soit qu'ils agissent sur toute matière vivante en général, soit qu'ils n'affectent seulement que certaines cellules.

De même que les poisons, l'électricité lorsqu'elle acquiert une forte intensité exerce aussi une action nocive sur la matière vivante, parce qu'elle y engendre des modifications chimiques. On sait que l'on peut produire la décomposition électrolytique de certaines combinaisons chimiques par le passage d'un courant galvanique dans leur solution. De même les composés de la matière vivante sont détruits et cette dernière est tuée et dissoute par le passage d'un fort courant galvanique.

Ainsi les causes extrinsèques de la mort, bien que leurs résultats soient d'ailleurs encore peu connus, quant à leur marche spéciale, ne soulèvent aucune difficulté à un examen superficiel.

Il en est tout autrement par contre des *causes intrinsèques de la mort*, qui restent toujours entourées d'une profonde obscurité. Beau-

(1) CLAUDE BERNARD : *Leçons sur les phénomènes de la vie communs aux animaux et aux végétaux*. Tome 1^{er}, Paris, 1878.

coup d'observateurs croient même qu'il n'existerait aucune cause interne de mort, dépendant des propriétés de la substance vivante elle-même, et ils expliquent l'apparition de la mort dans la vieillesse, chez des gens qui n'ont jamais eu de maladies, par l'accumulation progressive de petites perturbations insensibles pendant toute la durée de la vie.

Telle est, en effet, la solution que l'on a le plus souvent donnée à ce problème. Mais elle paraît cependant très insuffisante. Déjà JEAN MÜLLER (1) ne s'en trouvait point satisfait. Il est dit dans le chapitre de son Manuel qui traite de la « caducité des corps organiques » : « La question de savoir pourquoi les corps organiques périssent et pourquoi la force organique passe des parties productives, qui meurent, dans les jeunes produits vivants de ces corps, est une des plus ardues de la physiologie générale; nous ne sommes pas en état de résoudre l'énigme et nous ne pouvons que décrire la connexion des phénomènes. Il serait absolument insuffisant de répondre à cela que les influences inorganiques usent la vie peu à peu, car alors la force organique devrait commencer à diminuer dès le début de l'existence d'un être; or on sait qu'à l'époque de la virilité, elle se trouve encore à un tel degré de perfection, qu'elle se multiplie alors par formation de germes. Il doit donc y avoir une tout autre cause, plus profondément cachée, qui amène la mort de l'individu, tandis qu'elle assure la translation de la force organique d'un individu à un autre, et rend par là cette force impérissable. »

On peut encore formuler beaucoup d'objections de même sorte. S'il était exact que la mort fût occasionnée par une accumulation d'actions nocives venues du dehors, on devrait s'attendre, par exemple, à ce qu'un homme menant une vie très régulière et évitant avec le plus grand soin toutes les influences nuisibles, parvînt à un âge beaucoup plus avancé que tel autre qui aurait une vie irrégulière et s'exposerait à de nombreuses fatigues. Mais même s'il se trouvait ici une différence dans certains cas, elle serait cependant toujours insignifiante, car les hommes les plus âgés n'ont guère dépassé cent vingt ans et ce n'étaient pas précisément toujours les gens ayant un genre de vie absolument régulier. A cela vient s'ajouter une autre circonstance. Chez tous les hommes sans exception, qu'ils aient été exposés dans le cours de leur existence à des atteintes plus ou moins graves, qu'ils aient été souvent malades ou qu'ils ne l'aient jamais été, qu'ils aient eu telle ou telle maladie, chez tous apparaissent dans la vieillesse *les mêmes* symptômes de sénilité qui consistent dans les processus atrophiques de presque tous les organes.

Pour ce qui se rapporte plus particulièrement à ce dernier point, COHNHEIM (2) ouvre la voie avec raison à une autre explication, quand il

(1) JOHANNES MÜLLER : *Handbuch der Physiologie des Menschen für Vorlesungen*. Vol. I, 4^e éd., Coblenz, 1844.

(2) COHNHEIM : *Vorlesungen über allgemeine Pathologie*. Vol. I, 2^e édition, Berlin, 1892.

dit : « La constance avec laquelle apparaît chez le vieillard une atrophie plus ou moins accentuée dans tous les organes du corps, quels que soient les processus pathologiques plus ou moins nombreux qui se sont déroulés pendant la vie de l'individu, parle, à mon sens, d'une façon tout à fait évidente en faveur de cette conception, que les conditions de l'atrophie sénile sont, pour ainsi dire, physiologiques. » SEDGWICK MINOT (1) se place aussi au même point de vue dans son étude sur la croissance et les phénomènes de sénilité. En fait, si l'on ne regarde point l'homme comme quelque chose d'achevé et d'invariable, mais si l'on embrasse plutôt tout son développement en considérant les modifications qu'il éprouve depuis sa naissance — bien qu'il soit toujours soumis aux mêmes conditions vitales externes — l'atrophie de certains organes comme le thymus qui apparaît déjà normalement chez l'enfant sans la moindre action nocive venue de l'extérieur, et plus tard encore la régression des organes génitaux chez la femme à l'époque de la ménopause, etc., etc., on ne peut plus douter que *l'atrophie sénile, qui aboutit à la mort par vieillesse, n'est que le terme d'une longue série de phénomènes de développement que l'homme, de même que tout animal, doit parcourir pendant son existence individuelle.* En réalité, il n'y a aucun arrêt dans la vie de l'organisme. De même que le développement de l'organisme adulte s'est opéré progressivement aux dépens d'une petite cellule, l'ovule, sans que les conditions vitales externes (comme c'est le cas, par exemple, pour beaucoup d'animaux vivant dans l'eau) aient subi la moindre modification, de même ce développement continue à s'effectuer graduellement, quoique aussi avec une rapidité variable, jusqu'à la vieillesse et jusqu'à la mort. L'ovule est le point de départ, et l'organisme mourant de vieillesse le terme d'une évolution ininterrompue, dont la cause se trouve dans la composition particulière de la matière vivante que l'ovule a déjà reçue en partage avec la vie. Il conviendrait donc de remplacer la notion que la mort résulterait de la totalisation de causes *extrinsèques*, par cette autre : que les causes de la mort dite « naturelle » résident *dans l'organisme vivant lui-même.*

La justesse de cette conception s'impose immédiatement dès qu'au lieu de nous limiter simplement à l'homme, nous envisageons comparativement l'histoire de la mort dans le monde des organismes. Si cette idée que la mort est le terme ultime de la série des phénomènes évolutifs ne s'est fait jour que si tardivement, c'est surtout parce qu'on a cru que l'homme, parvenu à l'état adulte, aurait terminé son développement et demeurerait stationnaire pendant plusieurs années. Mais cette manière de voir est absolument fautive et provient uniquement de cette circonstance, que le développement de l'homme à l'âge adulte s'opère avec une beaucoup plus grande lenteur que dans la période

(1) CHARLES SEDGWICK MINOT : *On certain phenomena of growing old.* Dans : *Proceedings of the American association for the advancement of science*, vol. XXXIX, 1890. — Du même : *Senescence and rejuvenation.* Dans : *Journal of Physiology*, vol. XII, 1891.

embryonnaire ou dans les premières années. Mais en réalité le développement ne cesse jamais, et nous nous apercevons bien des modifications subies par un adulte, lorsque nous comparons ses états à de longues périodes de distance. Quoiqu'il ne se soit formé aucun nouvel organe, pourtant un homme de trente ans diffère d'un homme de quarante, celui-ci d'un homme de cinquante ou de soixante, etc. Il n'y a jamais d'état stationnaire et nous savons même aujourd'hui que les divisions cellulaires sur lesquelles repose tout le développement depuis la segmentation de l'ovule, ont lieu aussi chez l'adulte et même encore chez le vieillard, et qu'elles n'éprouvent seulement qu'un ralentissement graduel. Mais ce qu'il est difficile de reconnaître chez l'homme, un coup d'œil sur les conditions existant par exemple chez les insectes, nous le montre très simplement. Tandis que chez l'homme la durée de la vie de l'adulte est extraordinairement longue comparativement à la période embryonnaire, chez beaucoup d'insectes ce rapport est inverse. Beaucoup d'insectes meurent aussitôt après l'accouplement ou la ponte, et seuls les individus qui ne se sont pas accouplés vivent parfois plus longtemps. Le meilleur exemple en est fourni par les Ephémères. Ici l'insecte adulte et complètement développé ne vit souvent que quelques heures et meurt immédiatement après la ponte. Ces faits prouvent de la manière la plus frappante que ce ne peut être la totalisation d'un grand nombre de perturbations d'origine extérieure qui amène la mort, mais que les causes de celle-ci se trouvent bien déjà dans *l'organisme lui-même*, et que la mort représente seulement la terminaison naturelle du développement. Le problème du développement et le problème de la mort sont donc inséparables l'un de l'autre, et ce dernier n'est qu'une partie du premier.

Résumons encore une fois en termes un peu différents le résultat de ces considérations. Notre conception des causes de la mort naturelle est fondée essentiellement sur cette thèse, que l'organisme se modifie sans interruption depuis sa naissance jusqu'à sa mort. Or les diverses parties de l'organisme prennent part à ces modifications dans une mesure variable et avec une rapidité très différente. De cette façon, il arrive, dans la vie de tout organisme, un moment où le jeu de son mécanisme, en raison des modifications de chacune de ses parties dans le cours du développement, a subi un tel trouble que la mort doit en être la conséquence. Pour l'organisme pluricellulaire cela signifie que les différentes cellules et groupes de cellules de ses organes éprouvent une modification graduelle de leurs conditions internes de développement, en sorte qu'en raison de l'étroite dépendance dans laquelle se trouvent les cellules, tissus et organes les uns par rapport aux autres, la perturbation de l'ensemble s'accroît jusqu'à ce que l'organisme succombe. Il en résulte que pour les diverses cellules des organismes pluricellulaires, les causes *immédiates* de la mort peuvent être très variées. Pour la plupart des cellules et des tissus, les causes de mort

sont souvent extérieures par rapport à eux, mais cependant toujours placées dans l'organisme lui-même, parce que les parties qui tiennent ces cellules sous leur dépendance et qui appartiennent à leurs conditions vitales extrinsèques — comme par exemple les centres nerveux — ont subi des perturbations et ont péri. Lorsque, par exemple, les cellules ganglionnaires qui commandent les mouvements respiratoires, sont mortes, la respiration s'arrête, le cœur cesse de battre, toute circulation est suspendue, les cellules ne sont plus nourries et tous les tissus succombent plus ou moins rapidement, parce que leurs conditions vitales extrinsèques sont supprimées. Mais si la cellule ne succombe pas à des causes externes, le même phénomène se produit pour elle comme pour l'agrégat cellulaire : l'état de sa substance vivante est modifié sans interruption par des causes internes, et il arrive peu à peu un moment où les troubles dans l'action d'ensemble de ses éléments deviennent si considérables que la vie cesse. Il est vrai que les processus spéciaux qui aboutissent à la mort et dont la matière vivante est le théâtre, ne sont pas élucidés par là, pas plus que le mécanisme du développement et de la vie en général; il en résulte cependant une simplification et une précision dans l'énoncé du problème qui nous en rend l'intelligence plus nette.

Le problème du développement et celui de la mort renferment la même question, la question de savoir pourquoi la matière vivante se modifie continuellement pendant sa vie individuelle. Ce n'est qu'en pénétrant plus profondément dans le chimisme de la cellule vivante qu'on parviendra à découvrir les causes spéciales de ce phénomène.

2. — La question de l'Immortalité corporelle.

En considérant la mort naturelle au point de vue auquel nous venons de nous placer, il est une question qui ne cesse de s'imposer à notre attention, et qui dans ces dix dernières années a été vivement discutée en histoire naturelle, c'est la question de savoir *si il n'existerait point des organismes pour qui la mort ne fût pas une nécessité.*

On pourrait évidemment s'imaginer un organisme dont le développement serait tel qu'il n'éprouverait jamais aucun trouble de nature à rendre impossible l'activité d'ensemble de ses parties. Ce serait par exemple le cas si les modifications, apparaissant sans interruption dans le cours du développement d'un tel organisme, formaient une série de termes se reproduisant périodiquement. On pourrait se représenter au figuré un développement de cette sorte à peu près comme celui qu'on obtiendrait sous la forme d'une série périodique illimitée en transformant certaines fractions en nombre décimal, tandis que le développement d'un organisme voué à la mort serait comparable au cas où le nombre décimal serait limité. Un tel organisme hypothétique devrait être immortel si les conditions *externes* restaient toujours les mêmes. Or on peut se demander si de tels organismes existent en réalité.

WEISMANN croit devoir répondre affirmativement à cette question, et il est intéressant de le suivre dans sa discussion (1). Pour lui il y a une différence fondamentale entre les organismes pluricellulaires et les protistes unicellulaires. Partant de l'idée que la notion de mort suppose l'existence d'un cadavre, il considère tous les organismes pluricellulaires comme mortels, les unicellulaires, par contre, comme immortels. Pour les organismes pluricellulaires on ne connaît aucun exemple où le corps serait à l'abri de la destruction, c'est-à-dire ne mourrait pas tôt ou tard. Par contre, pour les êtres unicellulaires, ce n'est plus le cas. Un infusoire unicellulaire par exemple, s'il n'est pas victime de quelque accident, ne passe jamais à l'état de cadavre. Il s'accroît et, lorsqu'il a atteint une certaine dimension, se divise en deux moitiés; mais chacune de ces dernières s'accroît aussi et se divise plus tard de la même façon et ainsi de suite; or WEISMANN est d'avis que ce processus se renouvelle indéfiniment. Mais puisque les deux segments sont complètement semblables, et que l'espèce ne peut se maintenir que par continuation de cette division, il ne doit donc jamais y avoir de cadavre et un segment ne doit jamais mourir sans une cause venant de l'extérieur.

Par conséquent, d'après la manière de voir de WEISMANN, les organismes unicellulaires seraient « immortels ». WEISMANN conteste donc que la mort soit un phénomène inhérent à la nature même de la substance vivante et il ne croit pas qu'elle « repose sur des causes purement internes se rapportant à l'essence même de la vie ». Il considère plutôt la mort comme un phénomène d'adaptation qui est apparu à un moment opportun sur la terre dans le cours du développement des organismes, et se représente son origine dans la série des êtres à peu près de la manière suivante. Chez les protistes toutes les fonctions du corps, y compris la fonction de reproduction, sont réunies dans une cellule unique. Si donc la mort naturelle était une nécessité pour l'organisme unicellulaire, la reproduction cesserait avec sa mort et puisqu'il en est de même pour tous les produits de la division en raison de leur identité, la forme organique en question ne tarderait pas à disparaître. La mort ne serait donc pas possible chez les Unicellulaires, dans la manière de voir de WEISMANN, parce qu'autrement l'espèce s'éteindrait. Chez les organismes pluricellulaires, par contre, plus nous nous élevons dans la série, plus l'opposition s'accroît entre les cellules sexuelles qui ne servent qu'à la reproduction, c'est-à-dire à la conservation de l'espèce, et les autres cellules du corps qui chez les animaux supérieurs ont complètement perdu cette dernière faculté. Ici donc la mort est devenue possible sans que la conservation de l'espèce ait à en souffrir; car si seulement une cellule sexuelle parvient à accomplir son œuvre de reproduction, si seulement un œuf se développe, tout le reste du corps peut alors périr sans que l'espèce s'éteigne. Comme maintenant,

(1) A. WEISMANN : *Ueber die Dauer des Lebens*. Iéna, 1882. — Du même : *Ueber Leben und Tod*. Iéna, 1884.

ainsi que le dit WEISMANN, « une durée illimitée de l'individu serait un luxe tout à fait inutile », l'immortalité n'ayant plus de raison d'être s'est perdue d'après le principe de la sélection, et la mort s'est développée. *Pour les organismes unicellulaires, il n'était pas possible qu'ils s'adaptassent à la mort normale, parce que l'individu et la cellule de reproduction n'étaient encore qu'une seule et même chose, mais chez les organismes pluricellulaires les cellules somatiques et les cellules sexuelles se séparaient, la mort devint possible et, comme nous le voyons, s'y adapta effectivement.*

On ne saurait nier que ces déductions de WEISMANN paraissent très plausibles, mais elles ne sont point cependant à l'abri de la critique et elles ont déjà provoqué à plusieurs reprises de vives contradictions.

On a contesté tout d'abord que l'on eût le droit de déclarer les organismes unicellulaires immortels, uniquement parce que leur corps ne passerait jamais à l'état de cadavre. On s'est basé, pour bien fixer la notion de mort, sur la cessation de la vie *individuelle* et on a dit : lorsqu'un organisme unicellulaire se divise en deux moitiés, son existence individuelle est de ce fait terminée; or, là où l'existence individuelle cesse, il ne peut être question d'immortalité, puisque en réalité l'individu est mort; seulement ici mort et reproduction coïncident. Mais il est clair que dans cette polémique, il ne s'agit que d'une querelle de mots qui ne touche en rien aux phénomènes mêmes; car que l'on rapporte la circonstance essentielle de la mort à la formation d'un cadavre ou, d'une manière plus générale, à la fin de l'existence individuelle, il n'y a là qu'une question de sentiment.

Par contre, la différence fondamentale que WEISMANN établit relativement à l'immortalité entre les organismes unicellulaires et pluricellulaires, prête le flanc, d'autre part, à de réelles objections. La théorie de WEISMANN sur l'immortalité des organismes unicellulaires repose, comme nous l'avons vu, sur la supposition que la reproduction de ces êtres par division pourrait se continuer indéfiniment, sans jamais laisser aucun reste, aucun résidu cadavérique.

MAUPAS (1) a exécuté, il y a quelques années, une série de recherches remarquables desquelles il résulte que ce n'est pas le cas pour les infusoires. Il éleva notamment des infusoires en cultures pendant un grand nombre de générations et trouva qu'après une série de divisions successives, ils présentaient des modifications graduelles aboutissant inmanquablement à la mort, si, après une longue période de division (qui souvent donnait naissance à des centaines de générations), l'occasion ne leur était point offerte d'entrer en conjugaison les uns avec les autres, c'est-à-dire dans ce rapport d'échanges qui correspond au processus de la fécondation chez les animaux supérieurs (voir p. 226). Ce n'est que quand à une série de divisions faisait suite une période de

(1) MAUPAS : *Recherches expérimentales sur la multiplication des infusoires ciliés*. Dans : Archives de zoologie expérimentale et générale, tome VI, série 2.

conjugaison, que les individus procédant de cette dernière étaient en état de se multiplier de nouveau par division, sans dépérir. Mais, lorsque les individus étaient régulièrement isolés, dès leur naissance, après chaque division, ils succombaient fatalement au bout de quelque temps. Nous sommes donc ici en présence d'un véritable phénomène de sénilité, qui correspond pleinement à « l'atrophie sénile » des tissus de l'homme et des animaux supérieurs, et MAUPAS lui-même se trouve ainsi amené à rejeter la théorie de l'immortalité de WEISMANN. Mais sur ce point, GRUBER (1) prend la parole pour WEISMANN, en faveur de la doctrine de l'immortalité, et dit : « Sans doute, les individus qui par hasard ne parviennent pas à la conjugaison succombent, mais la matière des autres continue en réalité à vivre indéfiniment ». Or, puisque dans la nature la conjugaison se produit le plus souvent — car autrement tous les infusoires auraient disparu depuis longtemps — les infusoires sont donc réellement immortels, de l'avis de GRUBER. Toutefois, tout en reconnaissant la justesse de cette argumentation, il y a un autre fait auquel il nous faut prendre garde. R. HERTWIG (2), notamment, qui a étudié d'une façon très précise le processus de la conjugaison, a établi qu'une partie de chacune des cellules issues de ce processus succombe, en particulier le noyau principal et une partie des noyaux secondaires provenant de la division prolongée du noyau accessoire (Nebenkern). Ces éléments cellulaires tombent en débris qui sont enfin complètement dissous dans le protoplasma (voir p. 227). Nous rencontrons donc ici des parties d'un individu qui meurent réellement. Que maintenant le matériel provenant de leur destruction soit repris et consommé par la cellule, de même que la nourriture ingérée, cela ne saurait faire rejeter le fait de la mort réelle de ces parties. Les cellules de la queue du têtard détruites par histolyse, dont personne ne contestera la mort, sont bien aussi utilisées de nouveau pour la construction d'autres organes. Mais, si dans la conjugaison des infusoires, certaines parties meurent réellement, passent vraiment à l'état cadavérique, l'opposition fondamentale établie par WEISMANN entre les organismes unicellulaires et pluricellulaires tombe d'elle-même, et toute la différence réside uniquement dans le rapport quantitatif entre la substance qui survit et celle qui meurt, car chez les organismes pluricellulaires aussi, il n'y a que les cellules du corps qui meurent, tandis que les cellules destinées à la reproduction peuvent demeurer en vie. Il ne serait même pas exact, à un point de vue général, de dire que chez les organismes pluricellulaires la mort atteint une masse extrêmement grande, soit la totalité du corps, et que seule une faible quantité, représentée par les œufs ou les spermatozoïdes, reste en vie, tandis que chez les infusoires c'est la plus grande partie du corps qui survit, et la plus petite qui

(1) GRUBER : *Biologische Studien an Protisten*. Dans : *Biologisches Centralblatt*, vol. IX, 1889.

(2) R. HERTWIG : *Ueber die Conjugation der Infusorien*. Dans : *Abhandlungen der königlich bayerischen Akademie der Wissenschaften, II. Classe*, vol. XVII, Munich, 1889.

meurt. Si nous n'avons pas seulement l'homme en vue, nous trouvons parmi les animaux des exemples où le rapport ne s'écarte point de celui que nous offrent les infusoires. Certes la masse d'œufs produite, par exemple, par une femelle de grenouille, dans le cours de son existence, est, en proportion du corps de l'animal, notablement plus grande que la masse de substance cellulaire qui, dans le corps d'un infusoire, demeure en vie après la conjugaison, à côté de celle qui périt. Si donc la grenouille et en général tout organisme pluricellulaire est mortel, les infusoires unicellulaires le sont aussi; *dans les deux cas ce n'est qu'une partie de la substance vivante de l'individu qui est transmise aux descendants.*

En outre, non seulement dans la vie des infusoires, mais aussi dans celle d'autres organismes unicellulaires, il y a des processus revenant périodiquement où des parties de leur corps périssent. Un grand nombre de protistes se reproduisent par exemple par formation de spores. Si nous suivons chez un grand radiolaire, soit *Thalassicola*, ce processus qui a été parfaitement élucidé par les travaux de R. HERTWIG et BRANDT, nous voyons le noyau se diviser dans la capsule centrale en une infinité de petits granules qui s'entourent d'une masse protoplasmique et se développent en une multitude de petites spores, tandis que toute la masse protoplasmique extra-capsulaire, et aussi une partie du protoplasma intra-capsulaire qui n'a pas pris part à la formation des spores, périssent entièrement. Ici nous retrouvons également, et peut-être d'une façon encore plus frappante que chez les infusoires, des parties véritablement cadavériques. Nous voyons par conséquent que pour le plus grand nombre des organismes unicellulaires, pour tous ceux dont le processus de développement a été étudié jusqu'ici d'une manière approfondie, la conception de WEISMANN n'est pas acceptable.

Enfin, admettons la possibilité qu'il existât, ou qu'il aurait existé un jour dans le cours du développement phylogénétique de la matière vivante, des protistes dont le cercle de développement fût si simple que leur substance vivante s'accrût toujours sans conjugaison et sans sporulation, et, après avoir atteint un volume déterminé, se divisât sans reste, pour s'accroître et se diviser de nouveau, aussi longtemps que les conditions extérieures le permettraient. De tels protistes seraient, d'après la conception de WEISMANN, des êtres réellement immortels; mais c'est précisément là que se montre avec le plus de netteté le côté faible de la théorie de l'immortalité. Plaçons-nous en effet, au point de vue de WEISMANN, à savoir que la notion de mort doit dériver non pas de la cessation de l'existence de l'individu, mais bien de la transformation de la matière vivante en un cadavre, c'est-à-dire en matière inanimée; la question de l'existence d'organismes immortels se couvre alors avec celle de l'immortalité de la matière vivante en général. Mais déclarer la matière vivante immortelle, c'est à peine si quelqu'un pourrait s'y résoudre, lorsqu'on voit que la propriété caractéristique de cette ma-

tière est précisément de se détruire continuellement, c'est-à-dire de se transformer en matière morte, par conséquent de mourir. Il n'y a pas de substance vivante qui, tant qu'elle vit, ne se décompose continuellement dans certaines de ses parties, tandis qu'elle se reconstruit dans d'autres. Or, aucune molécule vivante n'échappe à cette destruction; seulement la destruction ne s'empare pas de toutes les molécules en même temps; mais pendant que l'une se détruit, il en naît une autre, etc. Une particule vivante fournit les conditions pour la naissance d'une ou de plusieurs autres, mais elle-même meurt. Les parties nouvellement formées donnent de nouveau naissance à de nouvelles parties, et meurent pareillement. De cette façon, la matière vivante meurt continuellement sans que la vie même s'éteigne jamais. Il ne peut donc être question d'une *immortalité* de la substance vivante elle-même, mais seulement d'une *continuité* dans sa descendance. Seule la *vie*, comme complexe de mouvements, ne s'est jamais éteinte depuis sa première apparition sur la terre jusqu'à nos jours; par contre, la *substance vivante*, comme corps, meurt continuellement. Toutefois la *vie*, comme complexe de mouvements, ne possède point une véritable immortalité, pas plus qu'elle n'existe de toute éternité. De même que nous savons que notre globe a traversé dans son développement une période où la vie ne pouvait encore exister, de même nous savons qu'il viendra aussi pour lui un temps où toute vie devra s'éteindre. La lune nous montre déjà le sort qui menace la terre. Détachée un jour comme une goutte liquide de la masse terrestre incandescente, elle a parcouru dans un temps plus court les mêmes stades principaux de développement que la terre qui lui donna naissance. La rigidité glaciale qui aujourd'hui règne sur la lune, envahira aussi un jour la terre et anéantira toute vie sur elle. *Ce n'est point un système matériel déterminé, comme la matière vivante, ce n'est pas un complexe de mouvements déterminé, comme la vie, qui est immortel; ce qui est immortel et éternel dans tout l'Univers, c'est uniquement la matière élémentaire et son mouvement.*

* * *

HÉRACLITE a comparé la vie au feu. Effectivement, nous avons déjà eu plusieurs fois l'occasion de constater combien cette comparaison de la vie avec le feu est heureuse. L'étude des conditions vitales nous fortifie dans cette manière de voir. Elle nous a montré que la vie, comme le feu, est un *phénomène naturel*, qui apparaît aussitôt que le complexe de conditions se trouve réalisé pour lui. Si les conditions pour l'apparition de la vie sont toutes remplies, la vie *doit* naître avec la même nécessité que le feu prend naissance lorsque les conditions sont réunies pour ce phénomène. De même la vie doit cesser aussitôt que le complexe des conditions vitales a subi quelque trouble, et cela avec la même nécessité que le feu s'éteint lorsque les conditions pour son entretien viennent à manquer.

Supposons donc que nous ayons exploré toutes ces conditions vitales jusque dans leurs plus petits détails et que nous parvenions à réaliser artificiellement ce complexe de conditions; nous pourrions alors engendrer synthétiquement la vie, comme nous produisons le feu, et l'idéal que poursuivait l'alchimiste du moyen âge, dans la création de l'homunculus, serait effectivement atteint.

Mais, quelque peu contestable que soit cette possibilité en théorie, on n'en doit pas moins considérer comme absurde, toute tentative faite dès maintenant pour créer artificiellement la vie et imiter dans le laboratoire l'acte de la génération spontanée qui est enveloppé d'une si profonde obscurité. Tant que nos connaissances, particulièrement celle des conditions vitales internes, c'est-à-dire de la composition de la matière vivante, seront aussi insuffisantes qu'elles le sont aujourd'hui, la tentative de fabriquer artificiellement la matière vivante sera comparable à l'entreprise d'un ingénieur qui voudrait composer une machine dont les parties principales lui manqueraient. La physiologie ne peut avoir provisoirement pour tâche que l'*explication de la vie*. Ce n'est que si elle atteignait un jour réellement son but, qu'elle pourrait songer à faire la preuve du problème et à vérifier par la production artificielle de la vie, si la solution obtenue était complète et juste.

CHAPITRE V

Des excitants et de leurs actions.

I. — La nature de l'excitation.

A. — Des rapports des excitants avec les conditions vitales.

1. — Les qualités de l'excitant.
2. — L'intensité de l'excitant.
3. — Les excitants trophiques.

B. — L'excitabilité de la matière vivante.

1. — Le concept de l'excitabilité et la nature des actions d'excitation.
2. — La durée des actions d'excitation.
3. — La conduction de l'excitation.

II. — Les phénomènes d'excitation de la cellule.

A. — Actions des différentes qualités d'excitants.

1. — Actions des excitants chimiques.
 - a. — Phénomènes d'excitation.
 - b. — — de paralysie.
2. — Actions des excitants mécaniques.
 - a. — Phénomènes d'excitation.
 - b. — — de paralysie.
3. — Actions des excitants thermiques.
 - a. — Phénomènes d'excitation.
 - b. — — de paralysie.
4. — Actions des excitants lumineux.
 - a. — Phénomènes d'excitation.
 - b. — — de paralysie.
5. — Actions des excitants électriques.
 - a. — Phénomènes d'excitation.
 - b. — — de paralysie.

B. — Actions directrices de mouvement des excitations unilatérales.

1. — Chimiotaxie.
2. — Barotaxie.
3. — Phototaxie.
4. — Thermotaxie.
5. — Galvanotaxie.

C. — Phénomènes d'hyperexcitation.

1. — Fatigue et épuisement.
2. — Excitation et paralysie.
3. — Mort par hyperexcitation.

Quand un physicien veut scruter un phénomène de la Nature, il ne se contente pas d'établir les conditions dans lesquelles apparaît ce phénomène, mais il cherche aussi à savoir quelles modifications il subit lorsque les conditions viennent à en être changées.

La vie est un des phénomènes de la Nature. Nous avons appris à connaître les phénomènes vitaux, nous avons établi aussi les conditions sous lesquelles ils apparaissent, et nous avons vu quelles sont les conséquences de la suppression totale de ces conditions. Il nous reste à apprendre comment se comportent les phénomènes vitaux lorsque, au lieu de supprimer les conditions vitales, nous ne faisons que les modifier, et lorsque, en outre des conditions vitales générales, nous faisons agir sur la matière vivante des conditions nouvelles. On a désigné comme *phénomènes vitaux spontanés* les phénomènes vitaux tels qu'ils se présentent quand toutes les conditions vitales externes restent remplies d'une manière durable et sans aucun trouble, et on leur a opposé comme *phénomènes d'excitation* ces phénomènes qui surviennent quand d'autres influences agissent sur eux. Nous pouvons conserver cette distinction, mais nous ne devons pas cependant perdre de vue que la spontanéité n'est point absolue et qu'en réalité les phénomènes vitaux spontanés ne reposent pas moins que les phénomènes d'excitation sur l'action réciproque de la matière vivante et du milieu extérieur. Les phénomènes vitaux spontanés représentent seulement la réaction de la matière vivante aux conditions externes *normales*, les phénomènes d'excitation, par contre, la réaction de la matière vivante aux conditions vitales externes *modifiées*. Mais, dans bien des cas, il n'est point possible de décider si un phénomène est spontané ou le résultat d'une excitation dans le sens qui vient d'être indiqué, parce que précisément aussi dans la Nature, les conditions externes d'un organisme ne restent pas continuellement identiques, mais qu'elles subissent fréquemment des modifications qui échappent elles-mêmes à nos plus délicates méthodes d'investigation. Aussi, pour étudier les phénomènes d'excitation sous une forme qui ne laisse aucune prise au doute, nous nous adressons à l'expérimentation et nous produisons artificiellement ces phénomènes en faisant agir des excitants sur la matière vivante. Nous avons par là

l'inappréciable avantage d'être maître des conditions sous lesquelles apparaissent les phénomènes d'excitation, et d'exercer sur elles un contrôle rigoureux, de telle sorte que nous pouvons expérimenter sur les phénomènes vitaux de la même manière que sur tout phénomène physique.

I. — La nature de l'Excitation.

La définition générale de l'excitant résulte simplement de ce qui vient d'être dit : *Toute modification des facteurs extérieurs qui agissent sur un organisme, peut être considérée comme excitant.* Si l'excitant atteint un corps qui possède la propriété de l'*irritabilité*, c'est-à-dire la faculté de réagir aux excitants, le processus de l'excitation apparaît alors avec tous ses caractères. Toutefois, il importe que nous envisagions encore d'un peu plus près et dans leurs détails les caractères généraux de ce processus.

A. — Des rapports des Excitants avec les conditions vitales.

1. — Les qualités de l'Excitant.

Si toute modification des facteurs externes, agissant sur l'organisme, peut jouer le rôle d'excitant, il est clair qu'il existe alors un nombre incalculable de différentes sortes d'excitants. Non seulement chacune des conditions vitales existantes prise à part peut se modifier, mais encore il peut venir s'y en ajouter de nouvelles qui agissent aussi sur l'organisme. Toutefois, il est possible d'établir ici quelques grandes divisions d'après les qualités de l'excitant. Une classification naturelle découle d'elle-même des formes de l'Énergie auxquelles appartiennent les différents excitants, car toute action extérieure s'exerçant sur un corps, repose sur un échange d'énergie. Nous pouvons donc grouper les excitants d'après la forme de l'énergie par laquelle ils entrent en rapport avec l'organisme.

Comme *excitants chimiques*, nous pouvons d'après ce principe réunir toutes les influences de nature chimique, par conséquent et surtout les modifications dans l'apport des aliments, de l'eau, de l'oxygène, mais aussi toutes les autres influences chimiques qui d'ordinaire ne s'exercent pas sur l'organisme. Dans ce groupe, il nous faut aussi compter les excitants par lesquels, dans les associations cellulaires animales, le système nerveux agit sur les cellules des tissus qui en dépendent, car toute excitation d'un nerf a pour conséquence une transformation chimique de la substance nerveuse qui se propage jusqu'aux cellules des tissus, et par suite a pour ces dernières la valeur d'un excitant chimique. L'ancienne conception que les excitants nerveux seraient uniquement des excitants électriques, et que les

nerfs ne se comporteraient pas autrement que les fils de cuivre d'une pile, pourrait à peine se soutenir encore aujourd'hui, en face de nos idées modernes sur les échanges nutritifs de la matière vivante.

Nous pouvons ensuite désigner comme *excitants mécaniques* toutes les influences purement mécaniques qui s'exercent sur l'organisme, soit qu'elles se comportent comme agents modificateurs de la pression, tels que chocs, secousses, compression, traction, vibrations sonores, soit qu'elles se manifestent par des attractions moléculaires, c'est-à-dire par des actions de cohésion ou d'adhésion du milieu ambiant, soit enfin qu'elles reposent sur les effets de l'énergie de gravitation.

Comme *excitants thermiques*, nous avons les modifications de température auxquelles se trouve soumis l'organisme.

Comme *excitants lumineux*, viennent se ranger les modifications dans l'influence des rayons lumineux.

Comme *excitants électriques* enfin, nous désignons l'influence de l'électricité sur l'organisme vivant.

Mais, par là se trouvent épuisées les principales formes d'énergie qui entrent en relation avec l'organisme. Dans cette énumération des diverses qualités des excitants, nous voyons qu'il manque encore le magnétisme. Mais, comme nous pouvons le dire aujourd'hui avec une entière certitude, le magnétisme est une forme d'énergie qui ne manifeste aucune action sur la substance vivante, et nous ne devons pas, à proprement parler, le désigner comme excitant. Il fut un temps où on attribuait au magnétisme l'influence la plus étendue et la plus merveilleuse sur l'organisme vivant; c'était l'époque où le médecin MESMER rendait populaire le soi-disant « magnétisme animal », et où l'on croyait pouvoir avec des aimants « magnétiser » des hommes, des animaux et des plantes. Mais les recherches ultérieures, et particulièrement les découvertes du médecin écossais JAMES BRAID (1), ont montré que ces phénomènes, lorsqu'ils s'étaient manifestés réellement en dehors de toute supercherie, n'étaient que des manifestations de l'hypnose n'ayant absolument rien à voir avec le magnétisme, et que pour les produire, un morceau de verre, un bouton brillant, une flamme, ou tout autre objet attirant le regard exerçait la même influence qu'un aimant.

Cependant, par suite de l'attrait que toutes les idées mystiques ont coutume d'exercer sur l'esprit humain, il s'est trouvé aussi à notre époque, et non seulement parmi les adeptes fantaisistes du spiritisme, mais même aussi parmi des médecins distingués, des hommes qui ont cru à une action exercée par de puissants aimants sur certaines personnes, particulièrement sur des femmes hystériques. Mais il a suffi de soumettre ces faits à une calme investigation pour en déchirer le voile mystérieux et y reconnaître soit une fraude du « médium », soit

(1) JAMES BRAID : *Der Hypnotismus*. Ausgewählte Schriften von J. BRAID. Édition allemande par W. PREYER. Berlin, 1882.

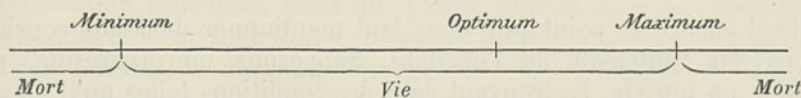
une illusion de l'observateur lui-même. En fait, chaque fois qu'on a institué des expériences à l'abri de toute objection relativement à l'influence des aimants sur l'organisme vivant, les résultats en ont toujours été complètement négatifs. Même des expériences en grand, instituées tout récemment en Amérique par PETERSON et KANELLY avec les plus puissants électro-aimants, n'ont abouti qu'à montrer la complète inefficacité du magnétisme sur la substance vivante.

Les modifications chimiques, mécaniques, thermiques, lumineuses, électriques du milieu dans lequel vit un organisme, représentent donc les seules qualités d'excitants qui entrent en ligne de compte, et tous les divers excitants peuvent en effet trouver place dans ces quelques catégories.

2. — L'intensité de l'Excitant.

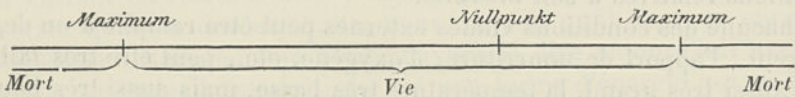
Pour donner une forme encore plus claire à la notion des rapports des excitants avec les conditions vitales, il nous faut, après avoir envisagé les *qualités* de l'excitant, porter maintenant notre attention sur les conditions relatives à son *intensité*.

Chacune des conditions vitales externes peut être remplie à un degré différent : l'apport de nourriture, d'oxygène, etc., peut être très faible, mais aussi très grand, la température très basse, mais aussi très haute, bref chaque condition vitale peut osciller par degrés dans de larges limites, sans que la vie en soit menacée. On sait cependant que pour la plupart des conditions vitales, il existe une limite supérieure et une inférieure que nous désignons sous le nom de *maximum* et *minimum*. Ce n'est qu'entre ces limites extrêmes que la vie peut se maintenir d'une façon persistante; et la mort se développe lorsqu'elles sont franchies. Mais tous les points situés entre ces deux limites ne sont pas également favorables à l'épanouissement du processus vital. L'intensité de ce dernier est plus faible lorsque les conditions vitales présentent des valeurs avoisinant le maximum et le minimum, que lorsqu'elles possèdent une valeur moyenne. Nous désignons sous le nom d'*optimum* le degré qui, pour chacune de ces conditions, est le plus favorable à la vie, le point où le processus vital atteint sa plus grande intensité. Mais l'*optimum* n'occupe pas toujours absolument le milieu entre le maximum et le minimum; dans beaucoup de cas il est plus près du maximum, dans d'autres plus près du minimum.



D'après ce schéma des conditions vitales, la notion de l'excitant devient facilement saisissable. Représentons-nous un organisme qui se trouverait à l'*optimum* d'une condition vitale quelconque, soit à l'*optimum* de

température : toute oscillation de la température soit dans la direction du maximum, soit dans la direction du minimum agira alors sur lui comme excitant. Le degré de chaque condition vitale auquel l'organisme est adapté, représente son optimum, c'est le point indifférent de l'excitation ; ici l'excitant égale 0. Si les valeurs de la condition vitale se portent vers le maximum ou le minimum, l'intensité de l'excitant croît aussi en même temps, jusqu'à ce qu'elle ait atteint son maximum ou son minimum. L'intensité de l'excitant a donc un minimum qui coïncide avec l'optimum de la condition vitale correspondante, et deux maxima, l'un près du minimum, l'autre près du maximum de cette même condition vitale. La mort est la conséquence d'une excitation hypermaximale. Si donc nous traçons le schéma pour l'excitation, nous devons y faire figurer les mêmes points que dans le schéma relatif aux conditions vitales ; seulement ici ces points prendront d'autres noms, car l'optimum devient pour l'excitant le point indifférent, et le minimum et le maximum deviennent tous deux des maxima. Chaque variation d'intensité entre le point indifférent et les deux maxima agit comme excitant.



Ce schéma embrasse toutes les qualités d'excitants, même celles qui dans les conditions normales n'entrent point en relation avec l'organisme, comme certains excitants chimiques et électriques. Ces dernières qualités d'excitants représentent des facteurs qui à *aucun* degré d'intensité ne font partie des conditions vitales, et dont l'absence complète correspond par conséquent à l'optimum. Elles ne sauraient donc avoir qu'un maximum, et il n'y a que la partie droite du schéma qui leur soit applicable. Ces qualités d'excitants sont aussi comprises dans la définition générale de l'excitant qui désigne comme tel toute modification dans les facteurs extérieurs agissant sur un organisme ; car cette définition s'applique tout aussi bien aux facteurs, qui, à un certain degré d'intensité, fonctionnent eux-mêmes comme conditions vitales, par exemple la chaleur, qu'aux facteurs qui dans les conditions ordinaires ne se présentent pas dans le milieu d'habitat d'un organisme, et n'existent par conséquent point en tant que conditions vitales, par exemple l'électricité.

Il est encore un point qu'il nous faut mentionner dans nos considérations sur l'intensité de l'excitant. Supposons un organisme, par exemple un muscle, se trouvant dans des conditions telles qu'il ne soit soumis à aucune excitation, et faisons maintenant agir sur lui, à partir de l'intensité 0 et en le renforçant peu à peu, un excitant dont l'intensité puisse être facilement et finement graduée, comme par exemple le courant galvanique. Nous devrions alors nous attendre à ce que le

muscle montrât des phénomènes d'excitation, c'est-à-dire exécutât une secousse, dès que l'intensité de l'excitant aurait été élevée au-dessus du zéro.

Mais tel n'est point le cas. Nous pouvons renforcer notablement l'intensité de l'excitant à partir du point indifférent, sans que le muscle exécute encore la moindre contraction. Ce n'est que lorsque l'intensité de l'excitant atteint une certaine valeur que nous voyons le muscle répondre par une secousse; et à partir de ce point, la contraction ne manque plus et devient seulement, jusqu'à un certain degré, d'autant plus énergique que nous augmentons cette intensité. L'excitant n'agit donc qu'à partir d'une intensité déterminée, et nous désignons ce point sous le nom de *seuil de l'excitation*. Au-dessous du seuil de l'excitation, l'excitant est sans effet. Mais d'autre part, au-dessus de ce point l'effet de l'excitation s'accroît avec l'augmentation d'intensité de l'excitant. Pour les différentes sortes de matière vivante, la position du seuil de l'excitation est très variable. Ainsi, par exemple, les fibres nerveuses sont déjà mises en activité par des excitants galvaniques extraordinairement faibles, tandis qu'il faut employer de très forts courants galvaniques pour obtenir une réaction de la part des amibes. Et il en est de même de toutes les autres qualités d'excitants à l'égard des différentes formes de la matière vivante.

3. — Les Excitants trophiques.

Jusqu'ici, et pour le besoin d'une vue d'ensemble, nous avons laissé supposer qu'il existerait une certaine opposition entre la condition vitale et l'excitant, en tant que la condition vitale représenterait un état stable déterminé et l'excitant toute modification de cet état. Mais cette distinction tranchée ne saurait se soutenir pour tous les cas, et cela pour la raison qu'en réalité les conditions vitales ne représentent en aucune façon des facteurs stables et à action continue, mais qu'elles subissent dans la Nature des oscillations incessantes. Par conséquent certaines conditions vitales peuvent aussi, suivant les circonstances, être considérées comme excitants, ou, ce qui revient au même, certains excitants peuvent fonctionner comme conditions vitales nécessaires. Il suffira de deux faits concrets pour éclaircir ces relations.

Tous les organismes qui ne se trouvent point dans un milieu nutritif de composition constante, mais qui plutôt doivent aller eux-mêmes à la recherche de leur nourriture, n'ont les aliments à leur disposition qu'à des intervalles de temps irréguliers. Des périodes de disette alternent donc avec des périodes d'abondance. Si un tel organisme est resté pendant longtemps sans rencontrer d'aliments, si par exemple une amibe qui se nourrit d'algues a été privée pendant longtemps de cet aliment, et si elle parvient par hasard dans un endroit où se trouvent des algues, ces organismes alimentaires agissent alors comme excitants

sur elle, et sous cette influence l'amibe rampe vers les algues pour les dévorer. Ici donc l'aliment agit comme excitant, bien qu'il représente cependant une condition vitale indispensable.

Nous rencontrons des cas analogues dans les états cellulaires. Les plantes vertes nous en offrent l'exemple le plus simple. Une de leurs conditions vitales les plus importantes est la lumière. Sans lumière, pas de dédoublement de l'acide carbonique, pas de formation d'amidon, pas d'assimilation dans les parties vertes du végétal; sans lumière la plante meurt. Pourtant cette condition vitale est soumise aux variations d'intensité les plus étendues, car la lumière alterne constamment avec l'obscurité et agit par conséquent comme excitant. En fait, non seulement le processus d'assimilation peut être considéré comme un phénomène d'excitation, mais l'excitant lumineux produit encore une série d'autres effets tout à fait frappants, qui se traduisent par des phénomènes de mouvement. De même dans les associations cellulaires animales, on connaît un grand nombre de cas semblables où les excitants représentent précisément des conditions vitales. Ici les impulsions qui sont engendrées dans le système nerveux central sont transmises aux cellules des tissus par l'intermédiaire des fibres nerveuses. Un muscle par exemple ne se meut que sous l'influence d'une excitation qui lui est portée du cerveau ou de la moelle épinière par ses nerfs. Mais si nous sectionnons le nerf afférent ou si nous le rendons de quelque autre manière incapable de transmettre l'impulsion venant du système nerveux central, nous trouvons alors que le muscle qui ne peut plus se mouvoir, s'atrophie au bout d'un certain temps. Nous voyons même déjà, quoique à un moindre degré, le muscle s'affaiblir et diminuer de volume, lorsque nous ne le faisons que peu travailler, c'est-à-dire lorsque nous ne lui envoyons que peu d'impulsions excitatrices du système nerveux central. On dit alors qu'il y a « atrophie d'inactivité. » Et ceci s'applique non seulement aux cellules musculaires, mais bien aussi à tous les tissus auxquels ne parvient plus aucune excitation nerveuse.

Dans les cas où par suite d'une maladie quelconque un nerf a perdu transitoirement sa faculté de conduction sur une certaine étendue de son parcours, on réussit à empêcher l'atrophie des tissus dépourvus de leur innervation, en les excitant artificiellement par des courants électriques, et c'est précisément dans cette action du courant galvanique que réside l'unique importance thérapeutique de l'électricité. De même l'augmentation de la puissance d'un organe par l'exercice appartient à la catégorie de ces phénomènes. Par un exercice continu, ainsi que le sait bien tout gymnaste, escrimeur, rameur ou ascensionniste, on peut transformer en peu de temps un muscle de force moyenne, en un organe de force et d'endurance tout à fait remarquables, et en augmenter considérablement le volume. Les effets de l'exercice reposent de même uniquement sur le fait que les organes intéressés reçoivent

d'une façon incessante des impulsions excitatrices qui en renforcent l'activité.

Il ressort nettement de tous ces exemples que certains excitants sont en même temps d'importantes conditions vitales, et ces excitants qui sont nécessaires à l'entretien de la vie et sans lesquels la nutrition, les échanges des organes correspondants ne pourraient se maintenir sans trouble, nous les désignons sous le nom d'*excitants trophiques*.

Toutefois les excitants trophiques ne se trouvent pas dans une sorte d'opposition avec les autres excitants, mais la notion qui s'y rattache doit caractériser uniquement le mode particulier de leur action, et les excitants les plus variés peuvent avoir une action trophique. Relativement aux excitants trophiques qui sont transmis aux tissus par les nerfs dans l'organisme animal, on a cru devoir admettre la présence de fibres nerveuses et de centres nerveux trophiques particuliers, à côté des fibres et centres à action connue, fibres nerveuses n'ayant absolument rien à voir avec la fonction propre des tissus correspondants qui en sont pourvus, mais servant uniquement à la régulation de leur nutrition et de leurs échanges. Cette notion des soi-disants nerfs trophiques a été néfaste et a jeté un grand trouble dans la physiologie et dans la médecine, et de nos jours encore elle a conduit maint observateur aux hypothèses les plus aventureuses et aux découvertes les plus illusives.

Et cependant pour tout critique habitué à rattacher à ces conceptions un sens parfaitement précis, l'idée obscure des nerfs trophiques n'est pas autre chose qu'un fragment de l'ancien mysticisme des vitalistes. Car on voit bien qu'il n'est aucunement nécessaire d'admettre l'existence de nerfs et d'excitants trophiques spéciaux, à côté des autres excitants, pour expliquer les phénomènes, mais que les nerfs qui exercent leur influence sur la fonction caractéristique de chaque tissu, régularisent aussi *par là* les échanges des cellules correspondantes, en d'autres termes que *chaque* nerf sert d'excitant trophique au tissu auquel il se rend, par le fait que les impulsions qu'il transmet représentent précisément une condition vitale pour ce tissu.

B. — L'excitabilité de la Matière vivante.

1. — Le Concept de l'Excitabilité et la nature des actions d'excitation.

Tout processus d'excitation exige deux facteurs : d'une part un excitant, d'autre part un corps qui soit excitable. Si ces deux facteurs entrent réciproquement en action, il en résulte un phénomène d'excitation, une réaction. Nous venons de passer en revue les excitants, occupons-nous maintenant de l'excitabilité.

Si nous cherchons à définir sous une forme générale et précise la

notion d'excitabilité (incitabilité, irritabilité), nous n'avons qu'à dire : *L'excitabilité est la faculté que possède la matière vivante de réagir aux modifications de son entourage par une modification de son équilibre matériel et dynamique.* Tous les autres éléments qu'on pourrait encore introduire dans cette définition ne s'appliqueraient qu'à des cas spéciaux. Cependant on a parfois plus ou moins inconsciemment, rattaché à cette notion certains cas particuliers, sans en donner d'ailleurs une définition précise.

En envisageant par exemple plus particulièrement le rapport de la grandeur de l'excitant à la grandeur de l'effet produit, on a pris comme type des actions d'excitation les seuls cas dans lesquels une quantité

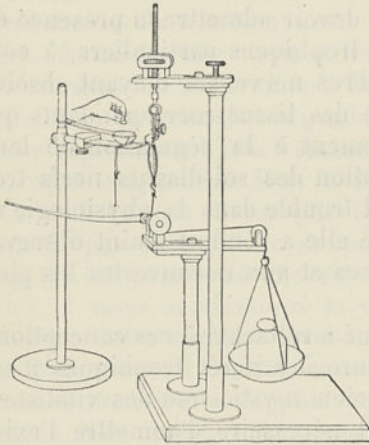


Fig. 150. — Appareil pour la démonstration de la disproportionnalité entre la grandeur de l'excitant et l'effet de l'excitation. Dans un myographe est disposée une préparation neuro-musculaire, dont le muscle est chargé d'un poids de 100 gr., et dont le nerf est étalé sur une plaque de verre fixée sur un support. Sur le nerf repose une petite coupelle d'aluminium à arête tranchante, dans laquelle tombe un poids de 10 grammes d'une hauteur d'environ 1 centimètre. Au moment de cette excitation, le muscle se contracte et soulève le poids de 100 grammes à environ 1 centimètre de hauteur.

d'énergie extrêmement minime, agissant comme excitant, a pour résultat la production d'une énorme quantité d'énergie; et conformément à cette manière de voir, on a restreint la notion d'excitabilité à la faculté que possède la matière vivante de répondre à de faibles excitations par un déploiement d'énergie considérable et hors de proportion avec l'intensité de l'excitant. En fait, ce cas, bien qu'il représente seulement un élément spécial de la notion d'irritabilité, est particulièrement frappant et assez répandu pour qu'il vaille la peine d'être considéré d'un peu plus près.

Si nous prenons comme corps excitable un muscle avec son nerf et comme excitant l'action mécanique de la pression, nous pouvons imaginer la disposition suivante (fig. 150). Nous préparons le muscle de la jambe d'une grenouille (muscle gastrocnémien) avec son nerf (n. ischiatique) isolé sur une certaine étendue, et nous le suspendons verticalement à un support, en saisissant dans un étau l'os de la cuisse auquel le muscle s'insère par son extrémité supérieure. L'extrémité inférieure du muscle est détachée de son insertion avec le tendon d'Achille, et à travers ce tendon est passé un crochet auquel s'attache un fil d'une

certaine longueur. Ce fil passe sur deux poulies très mobiles, et porte à son autre extrémité un plateau chargé d'un poids de 100 grammes. Le nerf de cette préparation est étendu sur un support horizontal, et toute excitation qui lui parvient amène une contraction du muscle.

Si maintenant nous faisons tomber sur le nerf un poids de 10 grammes d'une hauteur d'environ 1 centimètre, de manière à l'exciter mécaniquement par pression, au moment de l'excitation le muscle exécute une contraction et soulève le poids de 100 grammes à environ 1 centimètre de hauteur. Ici par conséquent la quantité d'énergie qui correspond au travail musculaire produit est environ dix fois plus forte que celle qui a agi comme excitant sur le muscle, et même dans certaines conditions favorables cette disproportion peut être encore plus grande.

D'après la loi de la conservation de l'énergie, il est clair que la quantité considérable d'énergie qui est mise en liberté et se manifeste dans cette réaction ne saurait dériver de la transformation de la faible quantité d'énergie qui a été fournie à l'organisme par l'excitant. Elle doit donc provenir de l'organisme lui-même et avoir été antérieurement mise en réserve dans celui-ci sous forme d'énergie potentielle. Nous devons par conséquent nous représenter que l'excitabilité dans ce cas repose sur le fait, que de grandes quantités d'énergie potentielle sont accumulées dans la matière vivante du muscle, de sorte qu'il suffit de l'apport d'une petite quantité d'énergie pour les transformer en énergie actuelle.

Toutefois pareille excitabilité, avec ses conséquences, n'est point absolument limitée à la matière vivante, et les corps bruts peuvent présenter aussi des phénomènes analogues. Si nous tendons un fort ressort et le maintenons dans cet état au moyen d'un fil qui fasse exactement équilibre à sa force de tension, ce ressort représente un corps dans lequel se trouve accumulée une grande quantité d'énergie potentielle, bien qu'il se trouve complètement en repos. Mais si nous coupons le fil en l'effleurant à peine avec le tranchant effilé d'un rasoir, le ressort se détend alors avec une grande force et peut fournir un travail important. L'énergie potentielle du ressort a été transformée en énergie actuelle par ce faible excitant que représente la section du fil; cette dernière a produit, comme nous le disons, un *dégagement* ou *détente* de la force du ressort. Un semblable dégagement apparaît aussi dans les corps explosibles, et comme il s'agit là de la détente d'une force chimique de tension, l'analogie est encore plus grande avec les processus du même ordre qui se passent dans la matière vivante, car dans celle-ci c'est seulement sous la forme d'une force chimique de tension que se trouve accumulée l'énergie potentielle. Un fragment de nitro-glycérine de la grosseur d'un pois renferme une telle quantité d'énergie potentielle qu'il suffit d'un faible choc pour en dégager une force capable de briser les objets d'alentour. De même que la molécule de nitroglycérine, la substance vivante est explosible elle aussi, quoiqu'elle ne produise pas des effets aussi destructeurs.

Mais les processus de détente ne sont, comme il a été dit, que des cas spéciaux des actions d'excitation, et le rapport entre l'excitant et le résultat de l'excitation peut dans d'autres cas être tout à fait différent; car d'une part il y a des excitants qui, comme par exemple l'abaissement de température, la suppression des aliments, l'exclusion de l'oxygène, ne consistent point dans l'action positive, mais plutôt dans la soustraction d'une grande quantité d'énergie, et d'autre part il existe des actions d'excitation qui ne se manifestent pas du tout par une élévation, mais bien plutôt par un abaissement et même par une suppression complète de toute production d'énergie, comme par exemple les actions des narcotiques.

Par conséquent, nous devons considérer comme une caractéristique des processus d'excitation, la notion qu'entre l'excitant et son effet il n'existe, relativement à la grandeur de l'énergie, aucun rapport déterminé auquel on puisse accorder une signification générale. Nous ne pouvons donc que nous en tenir à la définition énoncée précédemment, si nous voulons donner à la notion d'irritabilité une acception générale. Et nous devons dire alors relativement aux actions d'excitation : *L'action générale de tous les excitants sur la matière vivante consiste dans la modification des phénomènes vitaux spontanés.*

En raison de l'immense diversité des phénomènes vitaux suivant la composition de la matière vivante, et par suite de la grande abondance des différents excitants, les phénomènes d'excitation, comme on le conçoit aisément, doivent être extrêmement variés. A cela vient s'ajouter, pour augmenter encore la diversité des effets d'excitation, que non seulement les *différentes qualités d'excitants*, mais encore les *différentes intensités*, de même que *l'étendue de l'excitation dans le temps et dans l'espace*, peuvent, suivant les circonstances, provoquer des phénomènes tout à fait différents. Cette grande diversité des phénomènes d'excitation, jointe à la circonstance que les effets généraux des excitants n'ont pas encore été jusqu'à présent l'objet de recherches méthodiques, paraît pour l'instant rendre bien difficile de déduire de ces faits des lois générales pour les actions d'excitation. Cependant il est possible d'établir empiriquement les particularités caractéristiques communes à certains groupes de phénomènes d'excitation.

Les modifications qu'éprouvent les phénomènes vitaux spontanés sous l'influence des excitants, sont de différentes sortes. D'abord les phénomènes vitaux spontanés peuvent rester invariables dans leur qualité, et ne subir que des modifications quantitatives. C'est ce qui peut se manifester ou bien par un renforcement des phénomènes vitaux, soit de tous, soit seulement de certains d'entre eux, et alors nous désignons l'effet produit sous le nom « *d'excitation* », ou bien par un affaiblissement de l'intensité de ces mêmes phénomènes, et alors nous parlons de « *paralysie* ».

Mais en second lieu, les phénomènes vitaux spontanés peuvent être

totallement modifiés dans leur *nature*, de telle sorte que nous voyons apparaître des phénomènes absolument nouveaux, qui d'ordinaire ne se rencontrent point du tout dans la vie de la cellule. Nous assistons par exemple à de semblables effets d'excitation dans les phénomènes métamorphotiques des processus de nécrobiose (voir p. 367) où sous des influences de diverses sortes, en partie encore absolument inconnues, les cellules du corps forment des matières, qui, comme la substance amyloïde, leur sont complètement étrangères à l'état normal. Mais ces actions d'excitation n'ont été encore que fort peu étudiées, et, autant qu'on peut en juger jusqu'ici, il semble qu'elles ne soient que des conséquences secondaires des modifications quantitatives éprouvées par les processus vitaux normaux. Ainsi, on peut se représenter par exemple que l'apparition de substances étrangères dans la cellule repose sur l'atténuation graduelle ou la disparition totale d'un ou de plusieurs termes de la série des échanges normaux, par suite d'une excitation chronique, de sorte que des composés qui se forment bien à l'état normal, mais qui n'arrivent pas à se déposer en raison de leur transformation immédiate, s'accumulent maintenant en plus grande quantité, parce que les degrés des échanges nutritifs nécessaires pour leur transformation ultérieure n'existent plus. Toutefois, ce n'est là pour le moment qu'une présomption. Nous aurons donc à nous occuper principalement des *phénomènes d'excitation* et des *phénomènes de paralysie*. Mais auparavant il ne sera pas superflu de préciser nettement encore une fois l'idée qu'on doit se faire de l'excitant, de l'excitation et de la paralysie, ainsi que de leurs rapports réciproques, attendu qu'en physiologie il n'est pas rare que des difficultés et un grand embarras dans l'appréciation des phénomènes proviennent de cette fausse notion, docilement acceptée le plus souvent, qu'un excitant devrait toujours engendrer une excitation. C'est ce que nous pouvons éviter en ne perdant pas de vue les définitions suivantes :

1° *L'excitant est toute modification dans les conditions vitales externes d'un organisme.*

2° *L'excitation est tout renforcement, soit d'un seul, soit de tous les phénomènes vitaux.*

3° *La paralysie est tout affaiblissement, soit d'un seul, soit de tous les phénomènes vitaux.*

4° *L'action de l'excitant peut consister en une excitation ou en une paralysie.*

2. — La durée des actions d'excitation.

Une autre question, qui jusqu'ici, il est vrai, a été encore bien peu étudiée d'une manière systématique, la question de la durée des effets d'excitation, ne mérite cependant pas moins d'intérêt, car elle présente les relations les plus étroites avec des problèmes qui possèdent pour

une part une importance pratique très étendue, tels que ceux par exemple qui se rapportent aux phénomènes de l'adaptation, de l'immunité, etc. On peut s'attendre à ce que ces relations qui offrent des objets d'étude très utiles pour les recherches expérimentales de physiologie cellulaire, attireront bientôt à elles plus d'intérêt et d'attention. Pour le moment il n'y a que quelques données éparses de nature très générale que nous puissions envisager ici.

En général, nous pouvons dire que la durée des effets d'excitation dépend en première ligne de la durée et de l'intensité de l'excitant, et qu'après la cessation de l'excitation, elle expire d'autant plus rapidement que celle-ci était plus courte et plus faible, jusqu'à ce qu'enfin l'état primitif se soit de nouveau rétabli. Cependant quelques cas spéciaux méritent encore une attention particulière.

Si nous considérons tout d'abord les conditions se rapportant à une excitation prolongée, nous voyons ici que d'ordinaire l'effet produit se modifie pendant la durée de l'excitation, et cela suivant l'intensité de l'excitant. Pour de faibles excitants nous constatons au bout de quelque temps une atténuation et enfin une cessation de l'effet obtenu; c'est qu'il s'est produit une *accoutumance*, une *adaptation* à l'excitant. Il est très facile d'observer des phénomènes de cette sorte sur les objets les plus divers et pour l'emploi des qualités les plus variées d'excitants. Ainsi on est parvenu, comme l'ont montré par exemple ENGELMANN (1) et d'autres auteurs (2), à habituer divers organismes unicellulaires à des solutions salines relativement concentrées qui, au début, provoquaient des phénomènes d'excitation manifestes. Lorsqu'on porte dans une solution faible de bicarbonate de soude un *Actinosphaerium*, dont les pseudopodes en extension forment une couronne de rayons autour du corps, on voit tous ces pseudopodes se rétracter peu à peu, et l'animal se rouler en boule. Mais bientôt on voit de nouveau saillir à la surface du corps, de fins prolongements pseudopodiques qui s'étirent et s'allongent jusqu'à ce que l'*Actinosphaerium* ait repris sa forme antérieure et soit redevenu complètement normal. Par l'augmentation successive de la concentration on peut obtenir à plusieurs reprises le même résultat.

On observe aussi de telles adaptations à des solutions faibles de poisons, à de hautes températures, à une lumière intense, etc. Par contre, pour de fortes excitations, il ne s'opère aucune adaptation, mais il se développe des phénomènes de fatigue et d'épuisement que nous analyserons dans une autre partie de ce chapitre. L'excitabilité diminue de plus en plus, et la mort est la conséquence finale.

En opposition avec ces phénomènes d'adaptation d'une part, de

(1) ENGELMANN : *Physiologie der Protoplasma- und Flimmerbewegung*. Dans : Hermann's Handbuch der Physiologie, vol. I.

(2) VERWORN : *Psycho-physiologische Protistenstudien. Experimentelle Untersuchungen*. Léna, 1889.

fatigue d'autre part, se trouvent quelques cas dans lesquels pour une excitation prolongée, les effets produits persistent aussi d'une manière durable et avec une intensité soutenue. Nous en avons un exemple dans les muscles des mammifères qui se trouvent dans un certain état de « stimulus » ou de *tonus*, pour employer le terme technique. Tels sont particulièrement les muscles sphincters de la vessie et de l'anus. Ces muscles sont dans un état persistant de contraction, grâce aux excitations que leur envoient sans interruption les cellules du système nerveux. De même pour les muscles du squelette, nous savons qu'ils possèdent d'une façon constante un faible tonus entretenu par de faibles excitations qui leur sont transmises par la voie du système nerveux, et qui pour la plupart ont leur origine à la périphérie.

D'ordinaire, pour des excitations de courte durée, les effets produits font de nouveau place à l'état normal, presque aussitôt après que l'excitant a cessé d'agir; cependant, il y a certains cas où l'effet de l'excitation ne commence pas à s'éteindre immédiatement, mais où l'on peut remarquer une longue et parfois une très longue *action consécutive*

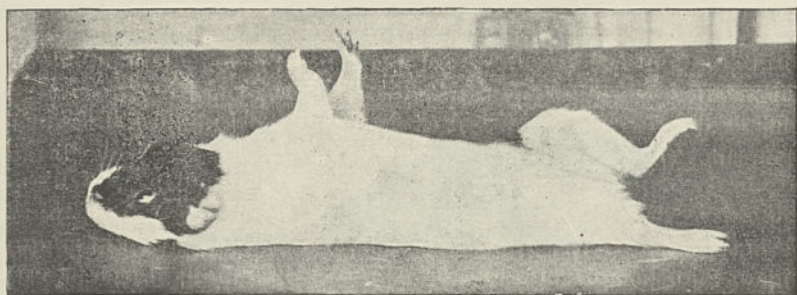


Fig. 151. — Cobaye gisant sans mouvement sur le dos, avec les muscles des extrémités en contraction tonique. Les pattes sont dressées en l'air et rigides.

de l'excitant. Ainsi, il arrive qu'une excitation unique et brève puisse mettre dans un état de tonus assez persistant certaines cellules nerveuses, et les muscles innervés par elles. Saisissons par exemple un cobaye d'une main ferme, mais sans le presser trop fortement, et retournons-le brusquement sur le dos, il exécute d'abord quelques mouvements de défense, puis reste étendu complètement inerte. Nous remarquons alors que les muscles des extrémités, qui tout à l'heure encore exécutaient leurs mouvements défensifs, sont maintenant assez fortement contractés, de sorte que ces extrémités se dressent en l'air avec une certaine raideur (fig. 151). Cet état d'excitation tonique peut persister une demi-heure lorsque l'animal n'est pas dérangé.

Les phénomènes de tonus réflexe persistants après une excitation de courte durée, sont encore plus nets chez les grenouilles privées de leur cerveau. Si l'on frotte doucement entre les doigts les côtés de la colonne vertébrale d'une grenouille privée de ses hémisphères cérébraux et se

tenant tranquillement dans sa position habituelle accroupie (fig. 152, A), l'animal se dresse alors sur ses extrémités en contractant ses muscles, et conserve cette attitude grotesque dans certaines circonstances pendant plus d'une heure (fig. 152 B). Par des vivisections appropriées, on peut établir que dans cette expérience, l'irritation mécanique de la

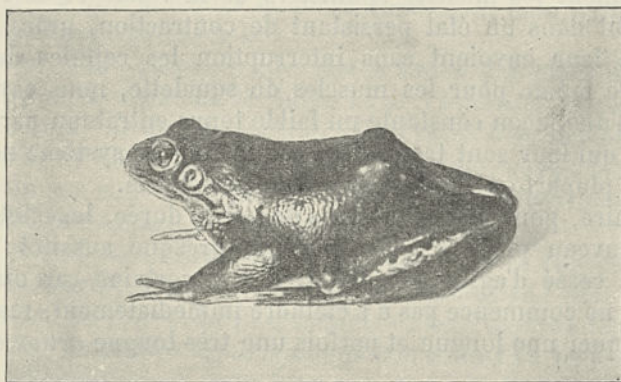


Fig. 152 A. — Grenouille privée de son cerveau, en position habituelle accroupie.

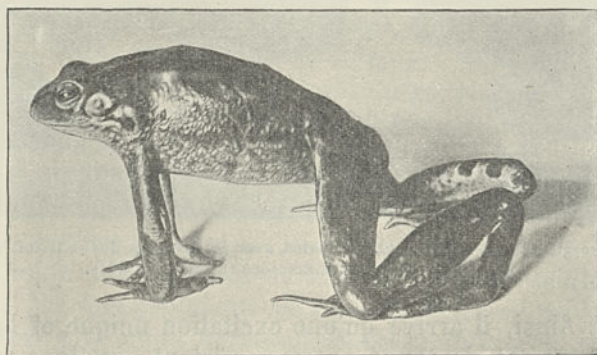


Fig. 152 B. — Grenouille privée de son cerveau dans la position d'un tonus réflexe général. Les muscles des extrémités et les muscles du dos sont en contraction persistante, de sorte que la grenouille, dressée sur ses membres, reste immobile, la colonne vertébrale arquée en dos de chat.

peau met les cellules ganglionnaires du cerveau moyen dans un état d'excitation tonique qui se transmet à tous les muscles du corps à partir de cette région de l'encéphale (1).

Mais les phénomènes de cet ordre les plus intéressants et les plus importants en pratique se trouvent dans les effets consécutifs de maints excitants chimiques, surtout des poisons bactériens. On sait depuis longtemps que le corps de l'homme et des animaux, après avoir résisté à certaines maladies infectieuses, comme la variole, la scarlatine, la

(1) VERWORN : *Tonische Reflexe*. Dans : Pflüger's Archiv für die ges. Physiol., vol. LXV, 1896.

rougeole, etc., est immunisé contre une infection ultérieure par la même cause morbide. On n'ignore pas que c'est sur ce fait qu'ont été fondées la thérapeutique moderne et la prophylaxie des maladies infectieuses, particulièrement les méthodes d'inoculation et d'injection de JENNER, KOCH, PASTEUR, BEHRING, ROUX et autres. Par l'injection des virus atténués, ou des produits d'échanges nutritifs des agents morbifiques correspondants, ou enfin du sérum sanguin d'animaux qui avaient été soumis à l'infection, on a réussi à produire à volonté l'immunité. Sans doute ce qui se passe dans l'économie, dans tous ces modes de traitement trouvés d'une façon purement empirique, échappe encore complètement à notre connaissance; tout ce que nous pouvons dire, c'est que dans l'intoxication par les poisons bactériens en question, il suffit d'une seule atteinte de l'organisme pour produire sur les cellules une action persistante qui, dans beaucoup de cas, comme dans la diphtérie, ne dure qu'un temps relativement court, mais qui, dans d'autres cas, comme dans la variole, peut se prolonger pendant de nombreuses années. On se trouve là en face d'un phénomène dont on entrevoit encore à peine l'explication. On peut s'attendre à ce que celle-ci reçoive la plus forte impulsion des recherches de physiologie cellulaire qui, aux conditions complexes du corps de l'animal et de l'homme, substituent des conditions plus simples.

Effectivement quelques expériences instituées sur des organismes unicellulaires avec différentes substances chimiques, ont montré des phénomènes analogues. Ainsi, par exemple, DAVENPORT (1) en accoutumant des infusoires à de faibles solutions de sublimé, les a rendus immuns pour quelque temps vis-à-vis de solutions d'une telle concentration qu'elles tuaient immédiatement les animaux non immunisés. La physiologie cellulaire a ici devant elle un champ d'investigation singulièrement vaste et fécond. L'étude méthodique des actions d'excitation sur les cellules séparées possède assurément une importance tout à fait fondamentale non seulement au point de vue théorique, mais aussi pour la médecine pratique (2).

3. — La Conduction de l'Excitation.

A l'excitabilité se rattache inséparablement une autre propriété de la matière vivante, la propriété de conduction des excitations. Si par exemple une masse de matière vivante est irritée localement en un point quelconque, ainsi qu'on peut le réaliser très simplement par attouchement ou piqure avec une pointe d'aiguille, la réaction ne reste pas limitée au point irrité, mais de ce point l'excitation se propage plus ou moins loin sur les parties avoisinantes.

(1) DAVENPORT et NEAL : *Studies in Morphogenesis. V. On the acclimatization of organisms to poisonous chemical substances.* Dans : *Archiv für Entwicklungsmechanik*, vol. II, 1896.

(2) VERWORN : *Erregung und Lähmung.* Vortrag, gehalten auf der 68. Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte zu Frankfurt a. M., 1896.

La faculté de conduction des excitations est même un caractère particulier à toute substance vivante, seulement à des degrés très différents. Tandis que pour telle forme de substance vivante l'excitation se propage très rapidement et très loin, elle se transporte très lentement chez telle autre et seulement dans le voisinage immédiat du point irrité.

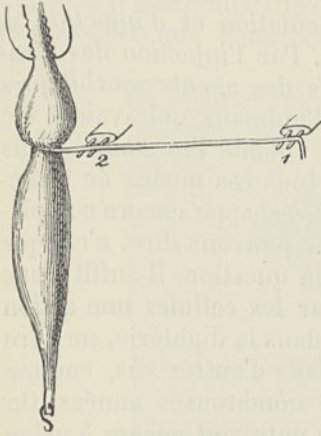


Fig. 153. — Muscle gastrocnémien de grenouille avec le nerf sciatique. La préparation est fixée à un support par le fémur, auquel le muscle s'insère, et le nerf est excité une fois en 1, une autre fois en 2.

Cette propriété de conductibilité s'accuse au plus haut degré dans ces formations qui se sont développées exclusivement dans le but de transporter les excitations : ce sont les fibres nerveuses. Les nerfs transportent les excitations avec une vitesse considérable se chiffrant par mètres. HELMHOLTZ a calculé que dans les nerfs de la grenouille l'excitation se propage avec une vitesse de 26 mètres à la seconde. Chez l'homme cette vitesse est encore plus grande, soit 34 mètres à la seconde. Chez le homard par contre elle est moindre, ainsi que l'ont montré L. FRÉDÉRICQ et VAN DE VELDE, et s'élève environ à

6 mètres à la seconde. On a imaginé différentes méthodes pour évaluer la vitesse de propagation des excitations dans les nerfs, entreprise qui n'est point facile en raison de la grande rapidité du processus. Le principe de toutes ces méthodes consiste à déterminer la différence de temps entre les moments où débutent les secousses musculaires lorsque le nerf correspondant est excité tout près du muscle, puis à une certaine distance de celui-ci.

Dans ce but on peut se servir du myographe à ressort de Du Bois-REYMOND, appareil qui permet d'inscrire la courbe du mouvement musculaire. L'appareil (fig. 154) consiste en un support auquel est fixé solidement par l'os de la cuisse un muscle gastrocnémien, pourvu de son nerf préparé sur une certaine étendue; le tendon du muscle est rattaché à un levier qui reproduit chaque contraction et l'inscrit au moyen d'une fine pointe sur une plaque de verre enfumé, animée d'un mouvement de translation rapide; cette plaque glisse sur un cadre dans un plan vertical, au-devant de la plume, et est mue par la détente d'un ressort. En même temps que se produit la détente du ressort, une excitation électrique est lancée sur le nerf et en outre on inscrit de même sur la plaque les vibrations d'un diapason au moyen d'une pointe écrivante.

Si maintenant on excite le nerf d'abord à environ 3 centimètres du muscle, puis tout près du muscle, la secousse musculaire survient dans le premier cas un peu plus tard que dans le second, parce que dans la première disposition, l'excitant a, pour parvenir au muscle,

une étendue de nerf plus considérable à parcourir que dans la seconde disposition (fig. 155).

Cette différence dans le temps qui s'écoule dans les deux cas depuis le moment de l'excitation jusqu'à l'apparition de la secousse, on peut la

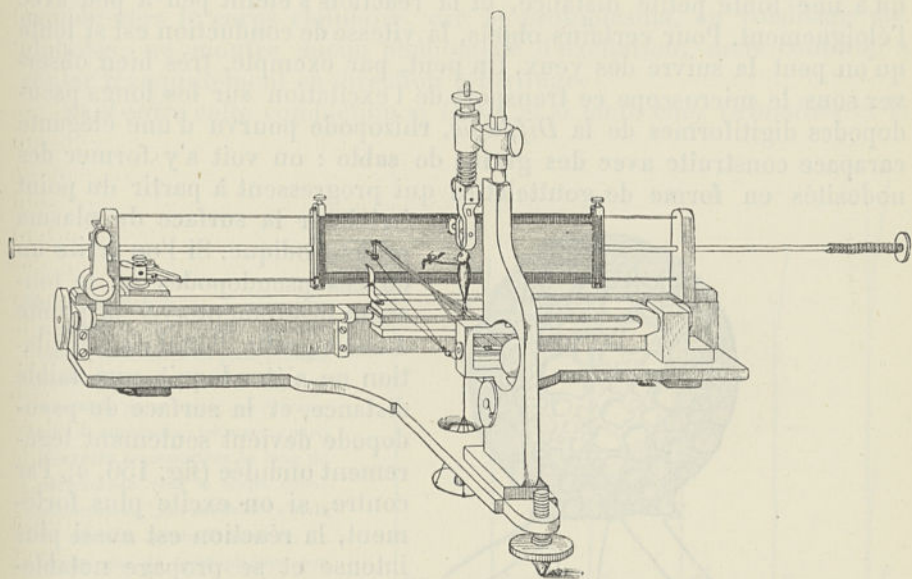


Fig. 154. — Myographe à ressort de DU BOIS-REYMOND.

mesurer d'une façon extrêmement précise par le nombre des vibrations du diapason qui s'inscrivent sur la plaque enfumée en même temps que la courbe de la contraction musculaire. Comme le nombre des vibra-

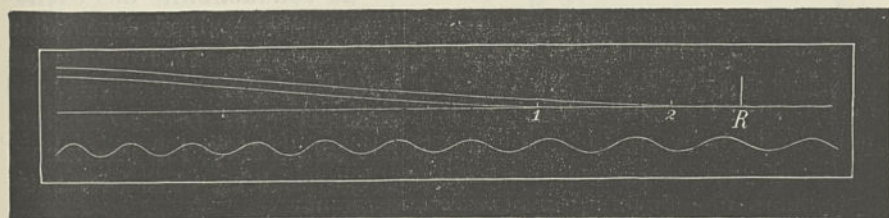


Fig. 155. — Partie ascendante des courbes myographiques inscrites avec le myographe à ressort; *R*, moment de l'excitation; *1*, début de la secousse après excitation du nerf en un point éloigné (fig. 153); *2*, début de la secousse après excitation du nerf au voisinage du muscle. Ligne inférieure : vibrations du diapason.

tions du diapason par seconde est connu et par conséquent aussi la durée d'une seule vibration, on peut facilement calculer, d'après le nombre des vibrations qui se trouvent entre le début de la seconde et de la première secousse musculaire, le temps employé pour que l'excitation parcourre une étendue de nerf de 3 centimètres. On trouve ainsi

que la vitesse de conduction pour les nerfs de la grenouille s'élève dans les conditions normales à environ 26 mètres à la seconde.

Pour d'autres formes de substance vivante le transport de l'excitation est notablement plus lent, et pour beaucoup d'entre elles ne se fait qu'à une toute petite distance, et la réaction s'éteint peu à peu avec l'éloignement. Pour certains objets, la vitesse de conduction est si lente qu'on peut la suivre des yeux. On peut, par exemple, très bien observer sous le microscope ce transport de l'excitation sur les longs pseudopodes digitiformes de la *Diffugia*, rhizopode pourvu d'une élégante carapace construite avec des grains de sable : on voit s'y former des nodosités en forme de gouttelettes qui progressent à partir du point

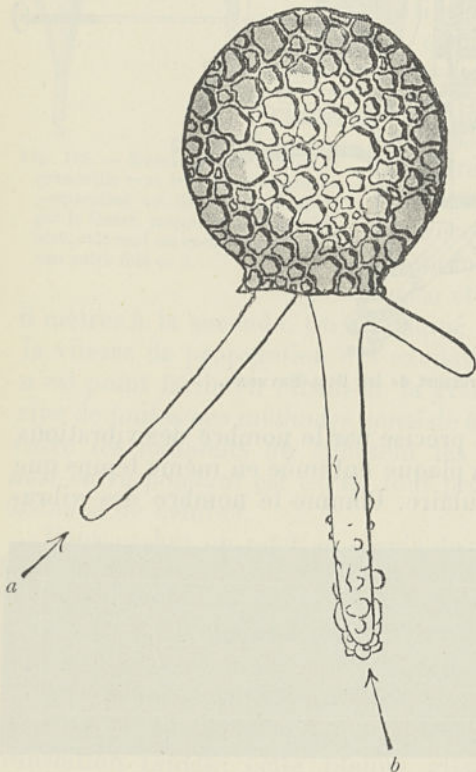


Fig. 156. — *Diffugia urceolata*. De la carapace en forme d'urne, construite avec des grains de sable, sortent trois pseudopodes hyalins, digitiformes. En *a*, après une légère excitation locale; en *b*, après une excitation localisée un peu plus forte.

irrité sur la surface du plasma pseudopodique. Si l'on irrite un de ces pseudopodes en le touchant légèrement avec la pointe d'une aiguille, l'effet de l'excitation ne s'étend qu'à une faible distance, et la surface du pseudopode devient seulement légèrement ondulée (fig. 156, *a*). Par contre, si on excite plus fortement, la réaction est aussi plus intense et se propage notablement plus loin (fig. 156, *b*). Mais la grandeur de la réaction décroît toujours avec l'éloignement du point d'excitation et finit par s'éteindre complètement (1).

La conductibilité des excitations est singulièrement faible chez beaucoup de rhizopodes aux pseudopodes filiformes, par exemple chez *Orbitolites* (voy. fig. 98 p. 267). Ici l'irritation, même pour les plus forts excitants, comme la section d'un pseudopode, reste limitée au voisinage immédiat du point excité, ce qui se traduit en cet endroit par un pelotonnement du protoplasma en un globule plus ou

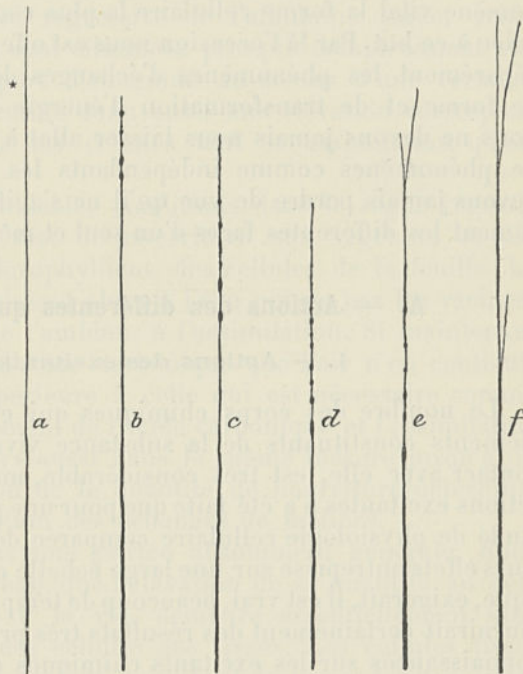
moins petit. Ces globules, il est vrai, glissent en direction centripète, et même à une assez grande distance, le long du filament pseudopodique qui

(1) VERWORN : *Psycho - physiologische Protistenstudien. Experimentelle Untersuchungen*. Léna, 1889.

par là commence à se raccourcir; puis ils se résolvent de nouveau peu à peu et laissent s'écouler leur substance dans le corps central de l'infusoire (fig. 137); cependant leur progression ne doit pas être considérée comme une propagation de l'excitation (1), mais bien seulement comme l'expression d'un transport matériel de la masse protoplasmique excitée vers le corps cellulaire, car le protoplasma, au voisinage des globules, ne montre aucun phénomène d'excitation, mais continue à couler tranquillement en direction centrifuge.

Mais entre cette conduction si faible et si lente chez *Orbitolites* et la

Fig. 157. — *Pseudopode d'Orbitolites*:
a, sectionné en *; *b*, effet de l'excitation (varicosités du protoplasma) limité uniquement au voisinage immédiat du point irrité; *c-f*, transport de substance; les masses excitées sont transportées le long du pseudopode vers le corps cellulaire central. Leur substance s'étale de nouveau graduellement (*e, f*), tandis que le protoplasma non excité ne montre aucun phénomène d'irritation, mais continue à couler en direction centrifuge, de telle sorte que le pseudopode a bientôt repris sa longueur première.



conductibilité si développée des nerfs, se trouvent les transitions les plus nombreuses et les plus variées dans les différentes formes de matière vivante. Les fibres musculaires striées conduisent déjà notablement plus lentement que les nerfs, les fibres musculaires lisses encore plus lentement que les striées, etc. Ainsi les substances vivantes peuvent être rangées en une longue série aux transitions les plus délicates, d'après le degré de rapidité de leur conduction pour les excitations.

(1) C'est ce qui a été admis dans la première édition de cet ouvrage, mais de nouvelles études sur les rhizopodes de la Mer Rouge m'ont convaincu qu'il faut distinguer la conduction de l'excitation du transport de matière dans les masses protoplasmiques nues. — VERWORN: *Zellphysiologische Studien am rothen Meer*. Dans: Sitzungsber. d. kgl. preuss. Akad. d. Wiss. zu Berlin, 1896, XLVI.

II. — Les Phénomènes d'excitation de la Cellule.

Après cet examen général des diverses circonstances se rapportant aux processus d'excitation, nous pouvons maintenant passer à l'étude des phénomènes d'excitation pris en eux-mêmes.

Comme les diverses cellules ne présentent pas tous les phénomènes vitaux au même degré, mais qu'elles montrent au premier plan, d'après leur fonction spécifique, telle ou telle face de ces phénomènes, soit les échanges de matière, soit les changements de forme, soit enfin les échanges d'énergie, il importe de choisir pour l'étude de chaque phénomène vital la forme cellulaire la plus convenable et la mieux appropriée à ce but. Par là l'occasion nous est offerte de nouveau de considérer séparément les phénomènes d'échanges de matière, de changements de forme et de transformation d'énergie sur différents objets, mais nous ne devons jamais nous laisser aller à regarder ces divers groupes de phénomènes comme indépendants les uns des autres. Nous ne devons jamais perdre de vue qu'il ne s'agit ici que de considérer séparément les différentes faces d'un seul et même processus.

A. — Actions des différentes qualités d'excitants.

1. — Actions des excitants chimiques.

Le nombre des corps chimiques qui entrent en relation avec les éléments constituants de la substance vivante, lorsqu'ils sont mis en contact avec elle, est très considérable, mais jusqu'ici l'étude de leurs actions excitantes n'a été faite que pour une petite partie d'entre eux. Une étude de physiologie cellulaire comparée des excitants chimiques et de leurs effets entreprise sur une large échelle et à un point de vue systématique, exigerait, il est vrai, beaucoup de temps, mais en revanche elle nous fournirait certainement des résultats très précieux. Pour le moment nos connaissances sur les excitants chimiques et leurs actions sont encore si pleines de lacunes qu'il ne saurait être question d'en donner un résumé méthodique. Il faut nous contenter de quelques phénomènes typiques.

a. — Phénomènes d'excitation.

Comme excitants chimiques exerçant une action stimulante sur les *échanges de matière*, nous pouvons comprendre en général les oscillations positives dans la quantité des substances alimentaires. Le meilleur exemple nous en est fourni par les cellules de différents tissus du corps humain dont l'albumine représente la substance nutritive la plus essentielle. Comme Voit (1) l'a montré, un homme vigoureux a besoin, lorsqu'il travaille, de 118 grammes d'albumine pour maintenir

(1) C. VOIT : *Physiologie des allgemeinen Stoffwechsels und der Ernährung*. Dans : Hermann's Handbuch der Physiologie, vol. VI, 1881.

son équilibre azoté, c'est-à-dire pour remplacer la quantité d'azote qui provient de la destruction de la substance vivante de ses cellules et qui est éliminée par l'urine. Si maintenant cette quantité d'albumine qui représente une condition vitale indispensable, est augmentée, comme c'est le cas habituellement chez la plupart des hommes qui vivent dans de bonnes conditions, alors la quantité d'albumine introduite en surplus dans l'économie n'est point employée à la formation de nouvelles cellules, à l'augmentation de la matière vivante, mais elle est prise au sang par les cellules des tissus, transformée en albumine vivante et dédoublée pour abandonner enfin l'organisme sous la forme des substances de la métamorphose régressive de l'albumine (urée, acide urique, créatinine, etc.) qui sont éliminées presque complètement par l'urine. L'élévation de l'apport d'albumine au-dessus d'une certaine mesure (118 grammes) détermine donc aussi une élévation correspondante des échanges nutritifs des cellules tant en assimilation qu'en désassimilation.

Nous rencontrons de semblables conditions dans le règne végétal. L'acide carbonique de l'air sert de nourriture aux végétaux et est dédoublé dans les corps chlorophylliens des cellules de la feuille. Le carbone mis en liberté, s'unissant alors à l'eau puisée par les racines, est employé à la synthèse de l'amidon, à l'assimilation. Si maintenant on fournit à la plante plus d'acide carbonique que l'air n'en contient, c'est-à-dire une quantité supérieure à celle qui est nécessaire comme condition vitale, le dédoublement de l'acide carbonique et l'assimilation de l'amidon augmentent alors aussi dans la même mesure jusqu'à un certain degré. L'augmentation de la quantité de nourriture détermine donc là aussi une augmentation des échanges de matière.

Toutefois ce fait n'a pas une portée absolument générale. Nous savons du moins pour l'oxygène, que l'élévation de sa quantité au delà de la mesure indispensable à la vie, demeure essentiellement sans influence sur les échanges des cellules des tissus. Les cellules tissulaires du corps humain, par exemple, sont dans de larges limites, indépendantes de la teneur pour cent et de la pression partielle de l'oxygène de l'atmosphère, et ne montrent aucun renforcement de leurs échanges nutritifs pour une augmentation dans l'apport de ce gaz. Toutefois, des recherches sont encore nécessaires avant d'affirmer que le même fait s'applique aussi aux cellules à vie libre et aux cellules des animaux inférieurs.

Dans beaucoup de cas, l'augmentation dans l'apport de nourriture amène, en même temps qu'une augmentation des échanges, une accentuation marquée des *changements de forme*. Tandis que pour les tissus du corps humain, comme nous l'avons vu, toute la quantité de nourriture fournie au-dessus de la mesure nécessaire, est décomposée complètement jusqu'à la plus infime parcelle et n'est pas employée à l'accroissement de la matière vivante, chez beaucoup d'organismes

unicellulaires, particulièrement chez les bactéries et les infusoires, sous l'influence d'une augmentation de nourriture, les processus d'assimilation s'accroissent et l'emportent sur les processus de désassimilation. Le résultat en est un accroissement de la matière vivante, un « engraissement » qui se manifeste par une rapide croissance et une incessante division cellulaire. Si nous prenons, par exemple, des bactéries de la putréfaction (*Bacterium termo*, *Spirillum undula*, etc..) dans un liquide où les individus sont clairsemés, et si nous les transportons dans un milieu de culture favorable, soit dans une infusion de foin, elles commencent alors aussitôt à se multiplier d'une façon prodigieuse jusqu'à ce que des

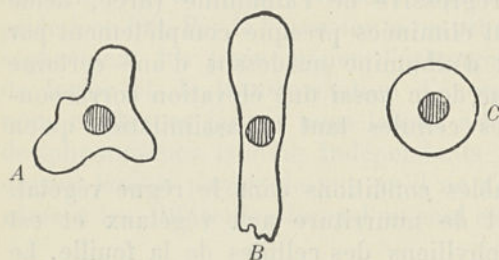


Fig. 158. — *Amibe* : A, pseudopodes étendus en différentes directions; B, avec long pseudopode rampant dans une seule direction (forme *amœba limax*); C, contractée en boule sous l'influence d'une excitation chimique.

quelques bactéries avec lesquelles nous avons ensemencé la solution il s'en soit développé plusieurs millions. Si dans une infusion de foin fourmillant de ces bactéries, nous introduisons maintenant une *Paramécie*, infusoire cilié qui fait sa nourriture des bactéries de la putréfaction, nous pouvons voir en quelques jours des milliers d'individus naître de cet infusoire unique par di-

vision cellulaire répétée, de sorte que le liquide prend un aspect trouble et laiteux. Tel est l'énorme accroissement des échanges et des processus d'assimilation chez ces organismes en présence d'un excès de nourriture!

Des phénomènes semblables apparaissent aussi à l'état pathologique dans les tissus du corps de l'homme, et la pathologie décrit toute une série de cas analogues dans les néoformations ou tumeurs auxquelles appartiennent les tumeurs malignes, cancéreuses. Ces tumeurs (carcinome, sarcome, myome, fibrome, etc..) proviennent de ce que les cellules d'un tissu normal, par exemple de l'épiderme, commencent tout à coup à se diviser avec rapidité. Il en résulte à l'endroit correspondant une énorme prolifération cellulaire, une excroissance qui aboutit à une tuméfaction souvent extrêmement volumineuse, comprimant les tissus voisins au milieu desquels elle se développe, de sorte que ceux-ci sont étouffés et meurent. Cette rapide multiplication cellulaire reconnaît sans doute dans beaucoup de cas des causes chimiques qui agissent sur les cellules correspondantes. Bien que jusqu'ici la question soit toujours pendante de savoir si la formation des tumeurs, surtout du cancer, est la conséquence d'une infection par certains microorganismes ou non, cependant la plupart des pathologistes inclinent à y voir le résultat d'un trouble de la nutrition des cellules.

Les effets des excitants chimiques sur les *échanges d'énergie*, particulièrement sur le mouvement, sont bien plus frappants que les effets

exercés sur les échanges de matière et les changements de forme. Relativement aux effets des excitants chimiques sur les mouvements amiboïdes des masses protoplasmiques nues, telles que rhizopodes (amibes, myxomycètes, polythalamies, etc.) et corps protoplasmiques des cellules végétales, il y a déjà trente ans que les recherches classiques de MAX SCHULTZE (1) et de KÜHNE (2) nous ont fourni les éclaircissements nécessaires. L'effet le plus répandu est ici l'exécution d'une contraction, c'est-à-dire un retrait des pseudopodes, souvent après une phase initiale d'accélération du courant protoplasmique. Les substances chimiques les plus différentes peuvent produire cette action excitante. Si par exemple à une goutte d'eau renfermant un grand nombre d'amibes on ajoute une solution de chlorure de sodium à 1-2 0/0, ou une solution

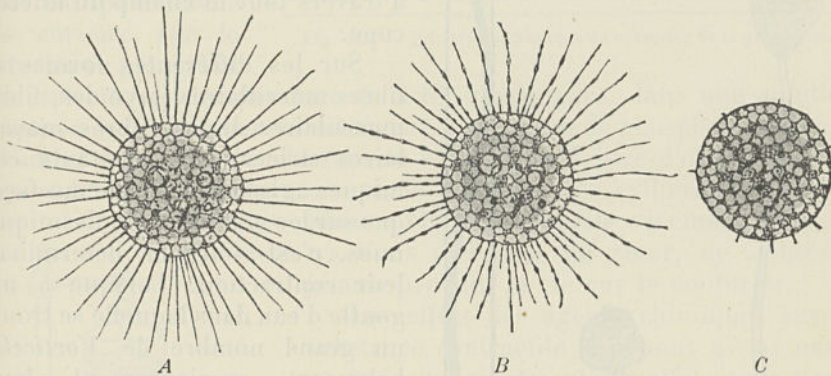


Fig. 159. — *Actinosphaerium*, soumis à une excitation chimique; A, non excité; B, au commencement de l'excitation; C, après un certain temps d'excitation (les pseudopodes sont presque complètement retirés).

d'acide chlorhydrique à 0,1 0/0 ou de soude à 1 0/0, ou enfin de tout autre acide, alcali ou sel à une faible concentration, les amibes retirent aussitôt leurs pseudopodes et prennent la forme sphérique (fig. 158). L'acide carbonique exerce la même action, lorsqu'on expose pendant quelques temps les amibes au contact de ce gaz dans la chambre décrite précédemment (voir p. 316). D'autres masses protoplasmiques nues se comportent de même vis-à-vis de tous ces excitants chimiques. Ainsi l'élégant *Actinosphaerium Eichornii* (fig. 159) aux pseudopodes droits et rayonnés, au contact de ces excitants retire pareillement ses pseudopodes et en rassemble le protoplasma sous la forme de globules et de petits fuseaux qui coulent lentement en direction centripète et réintègrent le corps cellulaire (3).

Pour ce qui est de l'action des excitants chimiques sur le mouvement des cils vibratiles, elle a été l'objet de recherches approfondies,

(1) MAX SCHULTZE : *Das Protoplasma der Rhizopoden und der Pflanzenzellen. Ein Beitrag zur Theorie der Zelle.* Leipzig, 1863.

(2) W. KÜHNE : *Untersuchungen über das Protoplasma und die Contractilität.* Leipzig, 1864.

(3) VERWORN : *Psycho-physiologische Protistenstudien.* Iéna, 1889.

particulièrement de la part d'ENGELMANN (1) et ROSSBACH (2). Ici aussi les substances les plus variées, comme acides, alcalis et sels, en outre acide carbonique et divers alcaloïdes, exercent des effets semblables consistant toujours en un renforcement de l'activité des cils ou flagella et en une augmentation notable de la rapidité de leurs battements. La conséquence en est un renforcement considérable de l'effet moteur, comme on peut l'observer sur des cellules ciliées à vie libre, telles

que des infusoires, d'après la forte accélération de leurs mouvements. Après l'addition de réactifs chimiques, les infusoires ciliés se démènent avec une véritable furie à travers tout le champ du microscope.

Sur les différentes formes de fibres musculaires (myoïdes, fibres musculaires lisses, fibres musculaires striées), les excitants chimiques agissent de la même façon que sur les masses protoplasmiques nues, c'est-à-dire en déterminant leur contraction. Lorsque à une goutte d'eau dans laquelle se trouve un grand nombre de *Vorticelles* balançant gracieusement leurs petites têtes à l'extrémité de leurs styles étendus, on vient à ajouter des substances chimiques de la nature précédemment indiquée, aussitôt toutes les vorticelles se contractent en raccourcissant soudain le filament musculaire contenu dans leur gaine élastique, et en enroulant leur pédicule en une

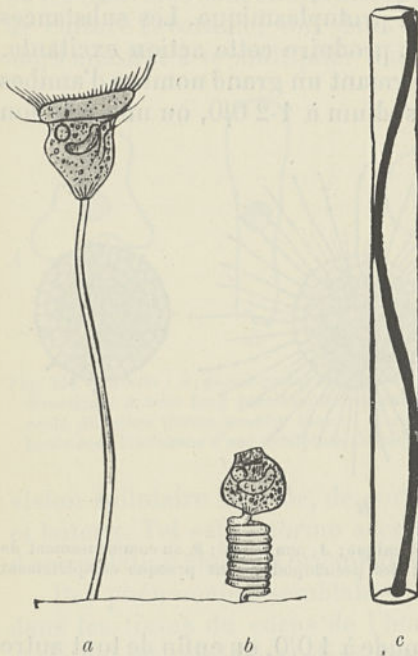


Fig. 160. — *Vorticella*. a, en extension; b, contractée après une excitation chimique (le muscle du pédicule n'est pas représenté); c, un fragment de la gaine du pédicule avec le filament musculaire, fort grossissement.

élégante spirale (fig. 160, b). De même, les muscles striés exécutent une contraction soudaine sous l'influence d'une excitation chimique. Soit par exemple un muscle couturier de grenouille, mince ruban de fibres musculaires parallèles, excisé avec ses points osseux d'insertion; le tibia est saisi entre les mors d'une pince; d'autre part, à l'os du bassin est attaché un fil qui s'enroule autour d'une poulie et porte à son extrémité un poids

(1) ENGELMANN : *Physiologie der Protoplasma- und Flimmerbewegung*. Dans : Hermann's Handbuch der Physiologie, vol. I.

(2) ROSSBACH : *Die rhythmischen Bewegungserscheinungen der einfachsten Organismen und ihr Verhalten gegen physikalische Agentien und Arzneimittel*. Dans : Arbeiten aus dem zoologischen und zootomischen Institut zu Würzburg, 1874.

qui maintient le muscle tendu; à la poulie est fixé un levier-signal qui indique en l'amplifiant tout mouvement du muscle (fig. 161). Si l'on porte maintenant sous le muscle une capsule contenant du carbonate d'ammoniaque, les fibres musculaires sont excitées chimiquement par les vapeurs qui s'en dégagent et exécutent des secousses qui sont nettement indiquées par le signal, et qui peuvent être inscrites sur un cylindre enfumé. BIEDERMANN (1) a observé un phénomène très curieux sur le couturier en plongeant

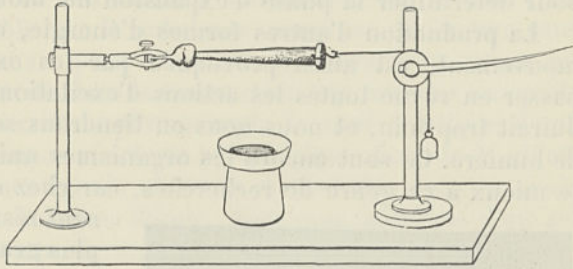


Fig. 161. — Excitation chimique du couturier de la grenouille.

ce muscle, à une température de 3-10° centigrades, dans une solution composée de 5 grammes de sel marin, 2 grammes de phosphate de soude alcalin, et 0 gr., 5 de carbonate de soude pour 1 litre d'eau (fig. 162). Le muscle exécutait alors une série de secousses rythmiques : or, ce phénomène qui rappelle vivement les contractions rythmées du cœur, ne s'observe jamais pendant la vie sur le couturier.

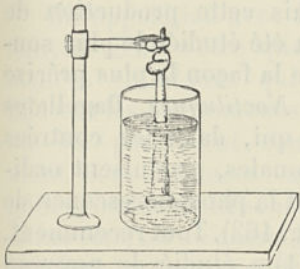


Fig. 162. — Production de contractions rythmiques dans le couturier par excitation chimique.

Les effets des agents chimiques sur la substance contractile que nous avons envisagés jusqu'ici, étaient des effets de contraction. Mais nous connaissons aussi des excitants chimiques qui provoquent le stade d'expansion. Ce sont, par exemple, les substances alimentaires et surtout l'oxygène. Nous avons déjà eu l'occasion à un autre endroit (p. 318) de signaler les phénomènes qui s'y rapportent. Ils consistent principa-

lement dans le fait que des amibes et des rhizopodes marins placés dans une atmosphère privée d'oxygène, suspendent la formation de leurs pseudopodes et subissent une paralysie de leurs mouvements d'expansion; ces derniers ne réapparaissent que lorsque l'oxygène est de nouveau restitué à l'animal. Le même fait a été observé par KÜHNÉ (l. c) sur les myxomycètes, spécialement sur les plasmodies en réseau de *Didymium*, qui vivent sur des feuilles en décomposition. Il plaçait un fragment de plasmodie desséché, et par conséquent complètement inerte, dans un matras rempli d'eau, privée d'oxygène par l'ébullition et maintenue à l'abri de l'air sur la cuve à mercure : la plasmodie demeurait alors complètement immobile. Mais, dès qu'il laissait entrer une

(1) W. BIEDERMANN : *Beiträge zur allgemeinen Nerven- und Muskelphysiologie. VI. Mittheilung.* Dans : *Sitzungsberichte der Kaiserl. Akademie der Wissensch. in Wien*, vol. LXXXII, 3^e partie, 1880.

bulle d'oxygène, la plasmodie de *Didymium* commençait aussitôt à émettre des pseudopodes, et s'étalait en un élégant réseau ramifié à la face interne du ballon. Il résulte d'une manière on ne peut plus nette de cette expérience, que l'oxygène lui-même agit comme excitant, pour déterminer la phase d'expansion du mouvement protoplasmique.

La production d'autres formes d'énergie, et non plus seulement de mouvement, est aussi provoquée par les excitants chimiques. Mais passer en revue toutes les actions d'excitation de cet ordre, nous conduirait trop loin, et nous nous en tiendrons seulement à la production de lumière. Ce sont encore les organismes unicellulaires qui se prêtent le mieux à ce genre de recherches, car chez eux toutes les conditions

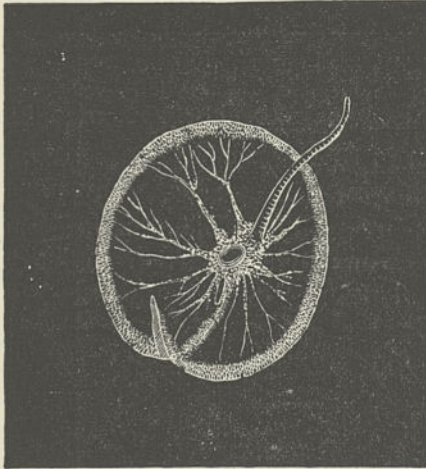


Fig. 163. — *Noctiluca miliaris*, infusoire flagellé marin.

sont résumées et ramenées à leur plus grande simplicité. Parmi les nombreux organismes unicellulaires, bactéries, radiolaires, etc., il en est, comme on sait, qui développent de la lumière sous l'influence des excitants chimiques aussi bien que sous l'influence de différents autres excitants. Mais cette production de lumière a été étudiée le plus souvent et de la façon la plus précise chez les *Noctiluques*, flagellates spéciaux qui, dans les contrées septentrionales, produisent ordinairement la phosphorescence de la mer (fig. 163). Tout récemment, MASSART (1) a étudié de nouveau

en détail sur ces protistes les effets des excitants chimiques. Dans un vase contenant de l'eau de mer avec des noctiluques au repos se tenant à la surface sans émettre de lumière, il ajouta avec précaution au moyen d'une pipette, différentes substances, comme de l'eau distillée, une solution concentrée de sel marin, une solution de sucre, etc., de manière que la goutte s'étendit lentement à la surface du liquide. Il vit alors tous les noctiluques, qui de proche en proche subissaient l'atteinte du liquide étranger, jeter soudain une lueur brillante, aussitôt qu'ils étaient touchés, ce qui donnait le gracieux aspect d'un cercle lumineux s'élargissant lentement à la surface de l'eau de mer. Le même phénomène peut être aussi très bien observé sur des radiolaires, particulièrement les grands *Thalassicoles* qui émettent pareillement une vive lumière, lorsque l'eau de mer qui les contient subit un changement de concentration, ou lorsqu'ils sont transportés dans l'eau douce; et les

(1) JEAN MASSART : *Sur l'irritabilité des noctiluques*. Dans : Bulletin scientifique de la France et de la Belgique, tome XXV, 1893.

bactéries lumineuses qui, par exemple, produisent la phosphorescence des poissons de mer en décomposition, se comportent de la même manière.

Enfin nous pouvons aussi exciter par des agents chimiques la substance vivante des nerfs et des cellules nerveuses. Ici, il est vrai, l'excitation n'est pas visible sur la substance nerveuse elle-même sans méthodes particulières; mais pour les nerfs moteurs nous avons un signe évident de leur activité dans la contraction des muscles auxquels ils se rendent. Si nous excitons par exemple le nerf sciatique d'une grenouille, en faisant tremper son bout périphérique dans de la glycérine ou une solution concentrée de chlorure de sodium, dans un acide minéral ou un alcali en solution diluée, dans une solution d'un sel métallique ou de sucre, nous voyons alors apparaître des contractions dans les muscles de la jambe, preuve que le nerf est entré en activité. Du reste, on peut aussi sur des nerfs excisés reconnaître l'excitation produite par les agents chimiques en décélant à l'aide du galvanomètre, le développement d'électricité qui se manifeste en sens contraire du courant de repos du nerf.

b. — Phénomènes de Paralyse.

En opposition avec les actions stimulantes des excitants chimiques dont il vient d'être question, se trouvent les actions de certaines substances chimiques qui affaiblissent les phénomènes vitaux ou les paralysent complètement. Ces substances sont désignées pour ce motif sous le nom de *narcotiques* ou *anesthésiques*. En font partie avant tout ces substances qui agissent comme paralysantes sur toutes les formes de la matière vivante et sur tous les phénomènes vitaux : alcool, éther, chloroforme et hydrate de chloral. A celles-ci vient s'associer le grand groupe des alcaloïdes dont les représentants, comme la morphine, la quinine, la vératrine, la digitaline, la strychnine, le curare, etc., possèdent une action tantôt très répandue sur les diverses formes de matière vivante, tantôt exclusivement limitée à certaines formes spéciales de cellules, et surtout aux cellules du système nerveux central.

Les effets paralysants des narcotiques sur les *phénomènes d'échanges*

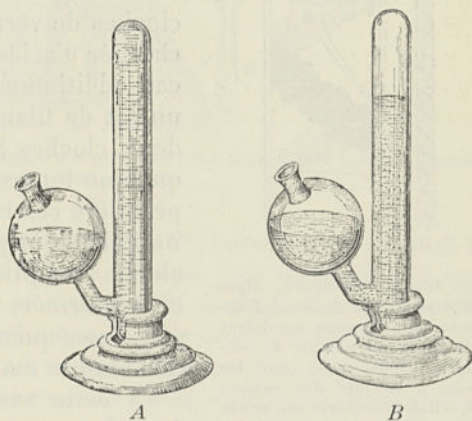


Fig. 164. — Expérience de fermentation; A, développement d'acide carbonique dans une solution de sucre de raisin sous l'action de la levûre; B, la solution de sucre ne fermente pas, parce que les cellules de levûre ont été narcotisées par l'eau chloroformée.

de matières ont été particulièrement étudiés par CL. BERNARD (1). L'illustre physiologiste français a montré que les échanges sont suspendus chez les formes cellulaires les plus variées par la narcose chloroformique. Si l'on introduit des cellules de levûre qui, comme on sait, dédouble le glycose en acide carbonique et alcool, dans deux tubes à fermentation (fig. 164) dont l'un contient une solution de glycose pur et l'autre la même solution mélangée d'un peu d'eau chloroformée, on voit alors la fermentation commencer aussitôt dans le premier tube et l'acide carbonique se rassembler à sa partie supérieure (fig. 164 A), tandis que dans l'autre tube toute fermentation est complètement empêchée (fig. 164 B). Mais si on expose pendant quelque temps le contenu de ce dernier tube à l'air libre, de manière que le chloroforme s'évapore, la fermentation arrive alors à s'établir aussi dans ce liquide. L'eau chloroformée a donc seulement paralysé les cellules de levûre, sans les tuer.

De même pour les cellules végétales on peut très facilement démontrer la paralysie des échanges, particulièrement la suspension du dédoublement de l'acide carbonique dans la chlorophylle. CL. BERNARD utilisa

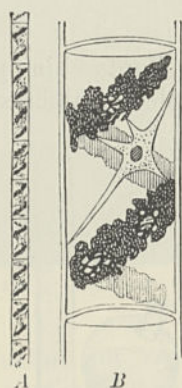


Fig. 165. — *Spirogyra*, algue filiforme d'eau douce. A, fragment d'un filament consistant en un grand nombre de cellules disposées en série les unes à la suite des autres; B, cellule isolée avec son ruban chlorophyllien caractéristique en spirale et son corps protoplasmique étoilé.

dans ce but des *Spirogyra*, algues d'eau douce, dont les cellules cylindriques rangées bout à bout forment de longs et fins filaments, et possèdent un ruban de chlorophylle enroulé en une élégante spirale (fig. 165). Sous deux cloches de verre dont l'une était remplie d'eau chargée d'acide carbonique et l'autre de la même eau additionnée de chloroforme, il introduisit un lot de filaments de *Spirogyra* et exposa les deux cloches à la lumière solaire. Au bout de quelque temps, les cellules de *Spirogyra* de la première cloche avaient développé une quantité notable d'oxygène, tandis que dans la seconde cloche remplie d'eau chargée de CO_2 , mais chloroformée, le développement d'oxygène et, par conséquent, le dédoublement de l'acide carbonique manquait complètement.

A cette suspension des échanges nutritifs dans la narcose correspondent aussi des paralysies des phénomènes de changement de forme. La croissance et la division cellulaire cessent.

Pour constater la paralysie de la croissance, CL. BERNARD imagina le dispositif expérimental suivant (fig. 166). Dans deux flacons cylindriques vides, munis à leur partie inférieure d'une tubulure fermée, de même que le col des flacons, par un bouchon de caoutchouc traversé par un

(1) CLAUDE BERNARD : *Leçons sur les phénomènes de la vie communs aux animaux et aux végétaux*. Tome I, Paris, 1878.

tube de verre, il introduisit à mi-hauteur une éponge humide sur laquelle se trouvaient des graines en germination. La tubulure d'un des flacons était mise en communication par un tube de caoutchouc avec une éprouvette (*t*) contenant au fond une couche d'éther (*s*) et fermée par un bouchon à travers lequel passait, outre le tube de caoutchouc (*v*), un tube ouvert à l'extérieur et enfoncé jusqu'à moitié hauteur (*a*). La tubulure de l'autre flacon communiquait directement avec l'air extérieur par un tube de verre (*a'*). Aux tubes de verre traversant les bouchons qui fermaient le col des deux flacons était adapté un tuyau de caoutchouc

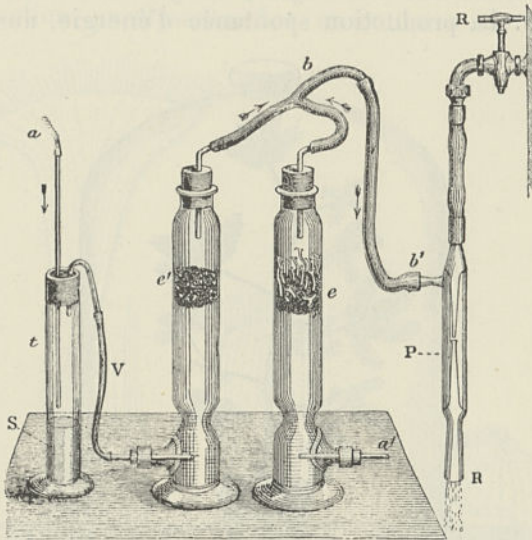


Fig. 166. — Appareil pour comparer la germination des graines à l'état normal et à l'état de narcose d'après CL. BERNARD.

bifurqué (*b*) et relié à une trompe aspiratrice (*P*). Lorsque, en ouvrant le robinet *R*, on faisait arriver l'eau dans la trompe, l'air était aspiré à travers les deux flacons : mais l'un se remplissait directement de l'air pur du dehors par la tubulure *a'*, tandis que l'autre ne pouvait recevoir que de l'air chargé de vapeurs d'éther à travers l'éprouvette *t*. De cette façon les graines en germination étaient exposées à un courant continu d'air pur dans l'un des flacons et de vapeurs d'éther dans l'autre. Au bout de quelques jours les graines qui germaient dans l'air pur avaient produit de longues pousses (*e*) tandis que celles qui étaient imprégnées d'éther ne montraient aucune végétation, sans cependant avoir perdu de ce fait la faculté de germer dans l'air pur.

Les frères HERTWIG (1) ont étudié l'action paralysante des solutions d'hydrate de chloral sur la division cellulaire dans les œufs de l'oursin.

(1) O. et R. HERTWIG : *Ueber den Befruchtungs- und Theilungsvorgang des thierischen Eies unter dem Einfluss äusserer Agentien*. Dans : *Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft*, 1887.

Lorsqu'ils faisaient agir une solution de chloral à 0,2-0,5 0/0 pendant quelque temps (de 5 minutes jusqu'à 3 heures) sur des œufs à leur premier stade de développement, la division cellulaire n'allait pas plus loin. Le noyau était fixé dans le stade de segmentation auquel il se trouvait au moment de l'expérience, et il en était de même du protoplasma dans lequel manquaient totalement les formations rayonnées entourant le centrosome. Il fallait débarrasser les œufs du chloral par un lavage prolongé avec de l'eau de mer pour que le développement et la segmentation pussent reprendre.

Enfin les *phénomènes d'échanges d'énergie* sont aussi paralysés par les narcotiques. La production spontanée d'énergie, aussi bien que la



Fig. 167. — *Mimosa pudica*, anesthésiée par l'éther, d'après CL. BERNARD.

faculté de réagir aux excitants, est affaiblie et finit par disparaître complètement. Parmi les phénomènes de motilité, le fait a été démontré par CL. BERNARD pour les mouvements par turgescence (voir page 256) de *mimosa pudica*. Si l'on place un plant de sensitive sous une cloche de verre avec une éponge imbibée d'éther (fig. 167), non seulement les mouvements spontanés de la plante cessent complètement, mais même au bout de quelque temps on ne parvient plus à provoquer par des excitations le mouvement bien connu des feuilles qui consiste dans l'abaissement des pétioles et le repliement des folioles. L'excitabilité a disparu, la plante est anesthésiée. « Eh bien! dit CL. BERNARD, chose singulière, les plantes comme les animaux peuvent être anesthésiées et tous les phénomènes s'observent absolument de la même manière! »

De même que les mouvements par turgescence, les mouvements

par accroissement sont également suspendus chez les plantes par la narcose, et les mouvements par sécrétion des Diatomées, Oscillariées, Desmidiacées (voir page 260) cessent pareillement.

Les phénomènes de contraction sont aussi paralysés par les narcotiques; mais ordinairement au début de l'action on remarque tout d'abord un stade passager d'excitation, pendant lequel les mouvements sont accélérés. Les amibes se rétractent en boules, et tout mouvement de leur protoplasma est suspendu. Ainsi que l'a trouvé BINZ (1), la quinine possède une action paralysante particulièrement énergique sur les mouvements amiboïdes des leucocytes.

Quant à l'action paralysante des narcotiques sur le mouvement

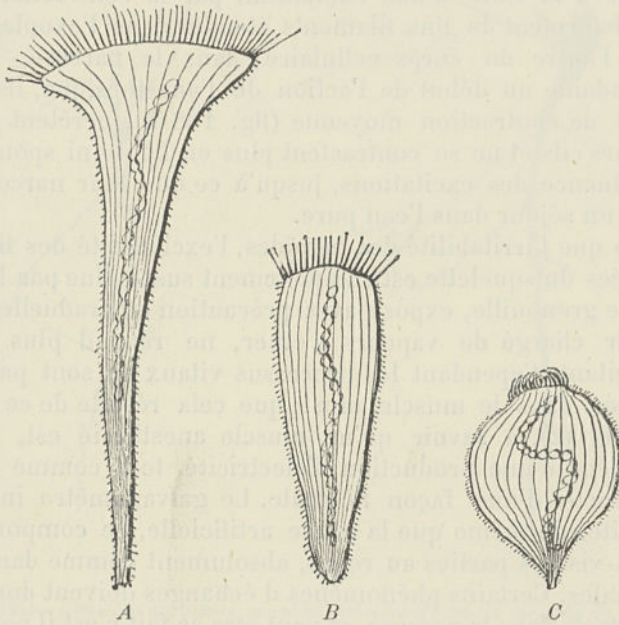


Fig. 168. — *Stentor caruleus*. A, au repos et en extension complète; B, à l'état de moyenne contraction, comme lorsqu'il nage en liberté; C, complètement contracté.

vibratile, ENGELMANN (2) en a fait l'objet de recherches étendues. Lorsqu'il faisait agir sur les cellules à cils vibratiles de la muqueuse œsophagienne de la grenouille des vapeurs d'éther ou de chloroforme, les battements des cils s'arrêtaient après un stade passager d'excitation pendant lequel ils étaient accélérés. Si l'action du narcotique n'avait pas été trop prolongée, l'apport d'air pur faisait de nouveau apparaître le mouvement. Les flagella des spermatozoïdes se comportent de même :

(1) C. BINZ : *Ueber die Einwirkung des Chinin auf die Protoplasmabewegung*. Dans : *Archiv für mikroskopische Anatomie*, vol. III, 1867.

(2) ENGELMANN : *Ueber die Flimmerbewegung*. Dans : *Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft*, vol. IV, 1868.

leurs mouvements sont complètement arrêtés par les vapeurs d'éther et de chloroforme, aussi bien que par de minimes doses d'hydrate de chloral et de quinine, d'après les observations d'HERTWIG, (1), et la fécondation de l'œuf souffre naturellement de cette perte de mouvement. De même les infusoires présentent sous l'influence du chloroforme un arrêt de leurs cils vibratiles, après un court stade d'excitation pendant lequel ils tourbillonnent dans l'eau avec furie.

Sur un *Stentor* nous pouvons en outre observer la paralysie des myoïdes. A l'état normal, non troublé, les *Stentors* fixés sur le fond par leur pôle anal sont déployés en forme de trompette (fig. 168, A) et ne se ramassent en une boule pédiculée que de temps en temps, soit spontanément, soit à la suite d'une excitation, par la contraction de leurs myoïdes qui forment de fins filaments étendus dans l'exoplasma d'une extrémité à l'autre du corps cellulaire; dans la narcose, après une secousse soudaine au début de l'action de l'anesthésique, ils se fixent dans un état de contraction moyenne (fig. 168 B), arrêtent les battements de leurs cils et ne se contractent plus en boule ni spontanément, ni sous l'influence des excitations, jusqu'à ce que leur narcose se soit dissipée par un séjour dans l'eau pure.

De même que l'irritabilité des myoïdes, l'excitabilité des fibres musculaires striées du squelette est complètement suspendue par la narcose. Un muscle de grenouille, exposé avec précaution et graduellement à un courant d'air chargé de vapeurs d'éther, ne répond plus à aucune espèce d'excitant. Cependant les processus vitaux ne sont pas complètement arrêtés dans le muscle, ainsi que cela résulte de ce fait établi par BIEDERMANN (2), à savoir qu'un muscle anesthésié est, quand on l'excite, le siège d'une production d'électricité, tout comme le muscle qui se contracte d'une façon normale. Le galvanomètre indique que l'endroit excité, de même que la coupe artificielle, se comporte négativement vis-à-vis des parties au repos, absolument comme dans les conditions normales. Certains phénomènes d'échanges doivent donc demeurer encore intacts dans la narcose, et peut-être ce fait n'est-il point spécial au muscle, mais s'étend-il à toute matière vivante en état de narcose.

Récemment MASSART (3) a pu aussi supprimer complètement la phosphorescence des Noctiluques par l'alcool, en plaçant au-dessus du vase contenant l'eau de mer quelques doubles de papier buvard imbibé d'alcool, de manière que les vapeurs alcooliques pussent atteindre ces animalcules nageant tranquillement à la surface de l'eau. Au bout de quelque temps, aucune excitation n'était capable de déterminer la phosphorescence de ces protistes.

(1) O. et R. HERTWIG : l. c.

(2) W. BIEDERMANN : *Beiträge zur allgemeinen Nerven- und Muskelphysiologie*. XXII. *Mitteilung*. Dans : *Sitzungsberichte der Kaiserl. Akademie der Wissensch. in Wien*, vol. XCVII, 1888.

(3) JEAN MASSART : *Sur l'irritabilité des Noctiluques*. Dans : *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique*, tome XXV, 1893.

Enfin on connaît bien les effets paralysants des narcotiques sur l'activité des cellules des centres nerveux, tant sur celles qui envoient aux muscles des impulsions motrices que sur celles qui sont le siège des sensations conscientes. C'est sur cette action que repose l'extraordinaire importance pratique des anesthésiques. Ceux-ci en supprimant la sensibilité, et particulièrement la sensibilité à la douleur, sont devenus un des plus grands bienfaits de l'humanité. Bienfait dangereux aussi, il

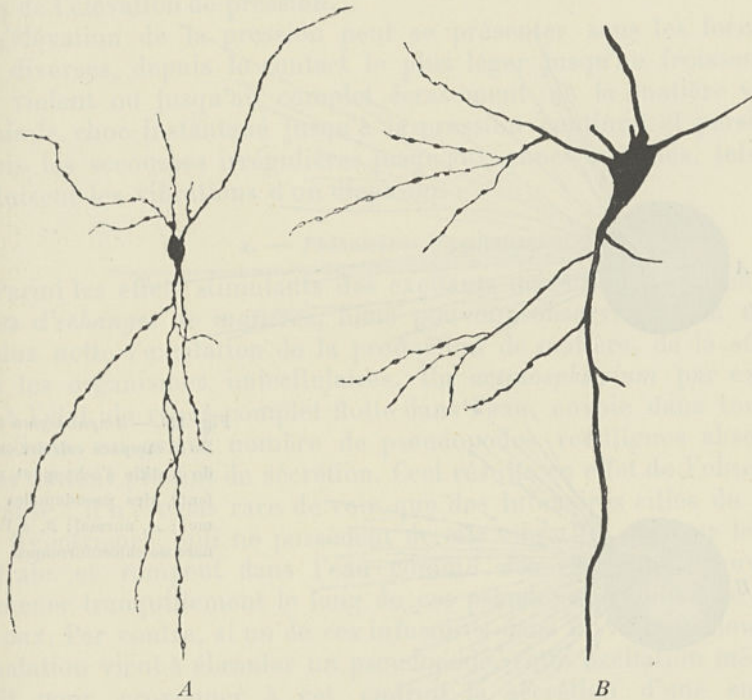


Fig. 169. — Cellules nerveuses d'un chien morphiné, colorées d'après la méthode de GOLGI. En A, tous les prolongements; en B, la plupart d'entre eux ont pris l'aspect en chapelet; d'après DEMOOR.

est vrai, car l'abus des narcotiques, de l'alcool, de la morphine produit les effets les plus nuisibles et devient la source des plus grands maux, parce que ces poisons font subir aux échanges nutritifs des cellules des dommages irréparables.

Dans ces derniers temps, plusieurs auteurs, entre autres MEYNERT, LÉPINE, DUVAL, SOLVAY, etc., ont émis l'opinion que les cellules nerveuses auraient la faculté de produire des mouvements amiboïdes, c'est-à-dire pourraient raccourcir et allonger leurs prolongements protoplasmiques ou dendrites. Aussi est-il intéressant au plus haut point de voir que tout dernièrement DEMOOR (1) est parvenu à montrer que sous l'in-

(1) DEMOOR : *La plasticité morphologique des neurones cérébraux*. Dans : Archives de biologie, tome XIV, 1896.

fluence de la narcose par la morphine, et aussi sous l'action d'autres excitants, on peut remarquer nettement sur les dendrites des cellules nerveuses ou neurones, des phénomènes de contraction qui correspondent exactement à ceux que produisent de fortes excitations sur les filaments pseudopodiques ramifiés des rhizopodes. Les deux sortes de figures sont parfaitement concordantes (voir fig. 169 A et B). Les dendrites des neurones, par exemple dans le cerveau du chien, prennent

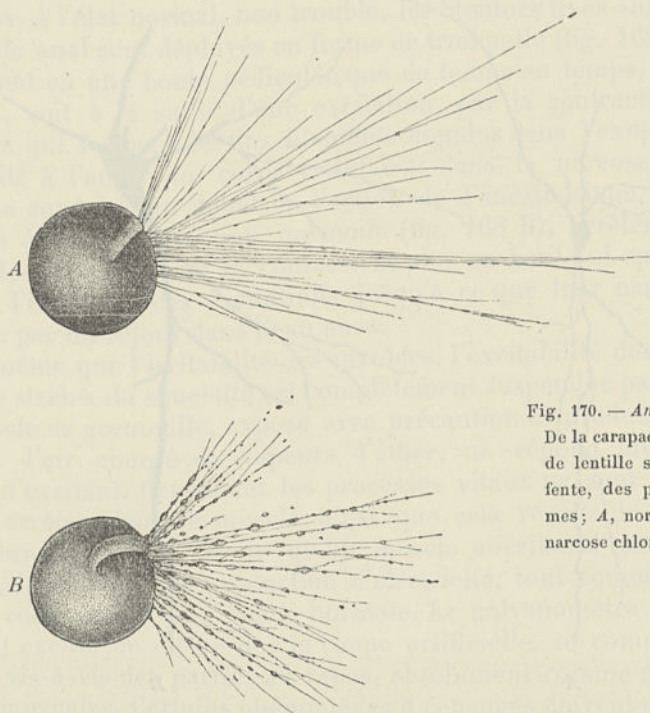


Fig. 170. — *Amphistegina lessonii*.
De la carapace calcaire en forme de lentille s'échappent, par une fente, des pseudopodes filiformes; A, normal; B, à l'état de narcose chloroformique.

de même que les pseudopodes des rhizopodes, un aspect variqueux ou en chapelet très caractéristique, dans la narcose par la morphine et le chloral, c'est-à-dire que leur protoplasma se rassemble en une série de globules et de petits fuseaux. Or il est clair que ce phénomène, qui ne peut être dû qu'à une contraction, représente un effet du stade d'excitation que les narcotiques déterminent aussi sur d'autres formes de matière vivante, avant le début de la paralysie. Les cellules nerveuses sont alors peu à peu paralysées dans cet état, et conservent pendant la narcose cette forme de leurs pseudopodes, ainsi que cela se passe aussi chez les Rhizopodes (fig. 170), par exemple *Amphistegina*, *Orbitolites*, *Rhizoplasma*, etc. (1).

(1) VERWORN : *Zellphysiologische Studien am rothen Meer*. Dans : *Sitzungsberichte der Kgl. Preussischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin*, 1896.

2. — Action des excitants mécaniques.

Comme excitants mécaniques nous pouvons désigner toutes les modifications dans les conditions de pression moléculaire que la substance vivante éprouve de la part de son entourage. Les effets de la diminution de pression n'ayant pas encore été jusqu'ici étudiés d'une manière très précise, nous n'aurons à considérer exclusivement que les effets de l'élévation de pression.

L'élévation de la pression peut se présenter sous les formes les plus diverses, depuis le contact le plus léger jusqu'au froissement le plus violent ou jusqu'au complet écrasement de la matière vivante, depuis le choc instantané jusqu'à la pression continue et persistante, depuis les secousses irrégulières jusqu'aux chocs rythmés, tels qu'en produisent les vibrations d'un diapason.

a. — Phénomènes d'excitation.

Parmi les effets stimulants des excitants mécaniques sur les *phénomènes d'échanges de matières*, nous pouvons observer de la manière la plus nette l'excitation de la production de matière, de la sécrétion chez les organismes unicellulaires. Un *actinosphaerium* par exemple, qui à l'état de repos complet flotte dans l'eau, envoie dans toutes les directions un grand nombre de pseudopodes rectilignes absolument libres de tout produit de sécrétion. Ceci résulte en effet de l'observation suivante : il n'est pas rare de voir que des infusoires ciliés du groupe des Hypotriches, qui ne possèdent de cils vibratiles que sur leur face ventrale et rampent dans l'eau comme des cloportes, peuvent se promener tranquillement le long de ces pseudopodes sans être englués par eux. Par contre, si un de ces infusoires dans un violent mouvement de natation vient à ébranler un pseudopode, cette excitation mécanique suffit pour provoquer à cet endroit la sécrétion d'une substance visqueuse qui le retient prisonnier (1). De même, une seule secousse un peu forte détermine la sécrétion muqueuse des pseudopodes, de sorte que de petites particules en suspension dans l'eau viennent s'y coller. Cette sécrétion muqueuse, conséquence des excitations mécaniques, est très répandue chez les rhizopodes. Le mucus est directement visible par exemple chez un grand radiolaire marin, le *Thalassicolla*, au corps arrondi et de la grosseur d'un pois. Lorsqu'on extirpe délicatement à un *Thalassicolla* sa capsule centrale percée de pores extrêmement fins, avec son contenu protoplasmique et son noyau, ce qui se fait sans trop de difficultés, on voit alors au bout de peu de temps que cette capsule commence à régénérer un radiolaire complet, c'est-à-dire à former de nouveaux pseudopodes et de nouvelles couches gélatineuse et vacuolaire (voir fig. 171). Quand les pseudopodes sont sortis du corps sphérique

(1) VERWORN : *Psycho - physiologische Protistenstudien. Experimentelle Untersuchungen.* Iéna, 1889.

jaune de manière à figurer une couronne de rayons, on remarque entre eux une mucosité extrêmement fine, encore très fluide, qui est sécrétée par leur substance et qui représente l'ébauche de la nouvelle couche gélatineuse. Si à ce stade on imprime une forte secousse au radiolaire, on voit cette masse muqueuse fluide augmenter et devenir en même temps plus solide et plus consistante, ce qui se manifeste encore plus distinctement si les secousses sont répétées (1). Les excitations

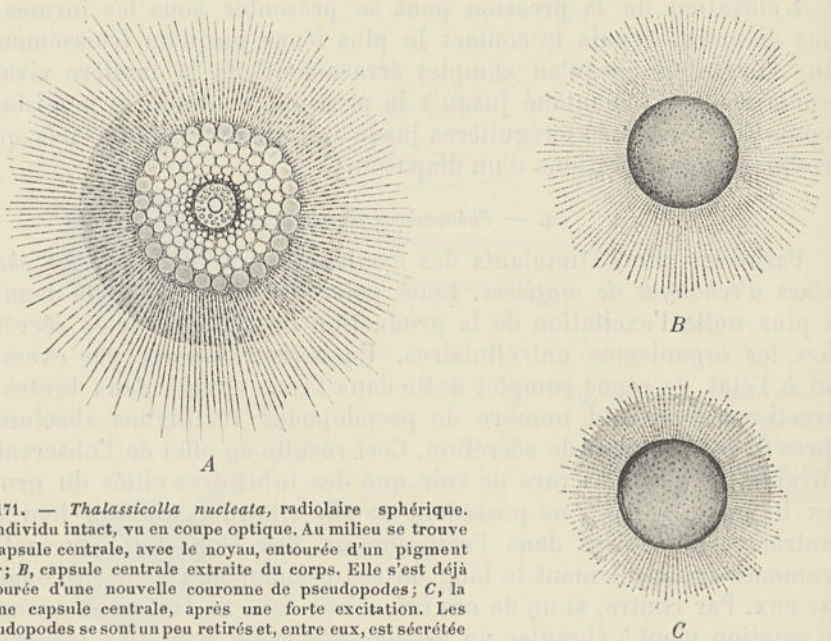


Fig. 171. — *Thalassicolla nucleata*, radiolaire sphérique. A, individu intact, vu en coupe optique. Au milieu se trouve la capsule centrale, avec le noyau, entourée d'un pigment noir; B, capsule centrale extraite du corps. Elle s'est déjà entourée d'une nouvelle couronne de pseudopodes; C, la même capsule centrale, après une forte excitation. Les pseudopodes se sont un peu retirés et, entre eux, est sécrétée une épaisse masse muqueuse; B et C, fort grossissement.

mécaniques favorisent donc la sécrétion muqueuse d'une manière évidente.

On ne connaît pas jusqu'ici d'effets stimulants exercés par les excitants mécaniques sur les phénomènes de changement de forme, sur la croissance et la division des cellules.

Par contre, les actions excitantes produites sur les phénomènes d'échange d'énergie ont été étudiées très en détail et nous avons sur ce sujet de nombreux matériaux d'observation dispersés çà et là, d'où nous pouvons extraire ici les phénomènes les plus typiques.

Ici aussi l'intérêt principal réside dans les phénomènes de mouvement qui sont provoqués par les excitants mécaniques. La production de mouvements par turgescence chez les plantes dites sensibles, comme par exemple chez la gracieuse *Sensitive* (*mimosa pudica*) est un fait bien

(1) VERWORN : *Die physiologische Bedeutung des Zellkerns*. Dans : Pflüger's Arch., vol. LI, 1891.

connu. Ce *mimosa*, semblable à un petit acacia, tient pendant le jour et quand il n'est pas troublé, ses pétioles de premier ordre qui naissent de la tige, obliquement dirigés vers le haut. Les pétioles de second ordre qui portent les folioles sont largement écartés les uns des autres et les folioles elles-mêmes s'étalent horizontalement (fig. 172 A). Mais aussitôt que le pot dans lequel pousse la plante reçoit une secousse, le tableau se modifie presque instantanément. Les pétioles de premier ordre s'inclinent mollement vers le bas par suite de l'affaiblissement du turgor cellulaire de leurs pulvinules, les pétioles de second ordre se rapprochent les uns des autres, et les folioles elles-mêmes s'élèvent et s'accolent par leurs faces supérieures (fig. 172 B). Si maintenant on abandonne la plante à elle-même, elle demeure quelque temps dans

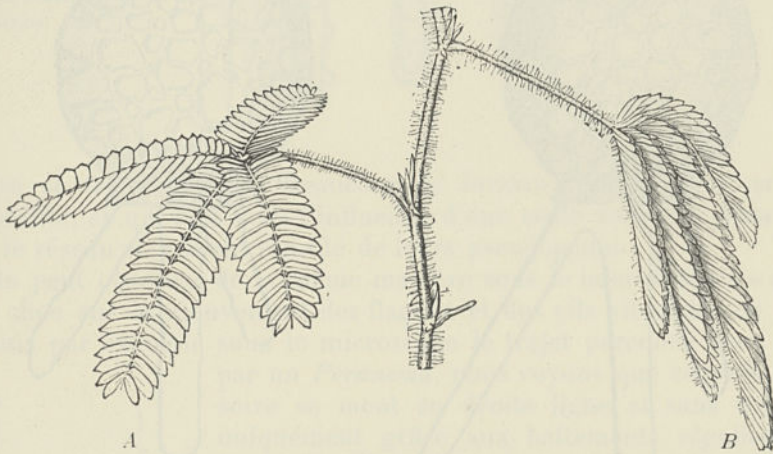


Fig. 172. — *Mimosa pudica*. A, rameau non excité en état d'extension; B, rameau en état d'excitation, abaissé avec ses folioles repliées, d'après DETMER.

cette position, puis peu à peu revient complètement à son état primitif, au fur et à mesure que le turgor cellulaire augmente de nouveau dans les pulvinules. On peut aussi obtenir la réaction sur une foliole unique par un contact très léger et localisé. Mais si l'attouchement est trop fort, on voit les folioles suivantes s'abattre comme une série de soldats de zinc, et c'est là une image saisissante de la propagation de l'excitation dans les plantes sensibles.

Parmi les mouvements de contraction, nous ne connaissons jusqu'ici avec certitude comme effet des excitants mécaniques que la production du stade de contraction, bien qu'il ne soit pas invraisemblable que de très légers attouchements, comme par exemple le contact d'une masse protoplasmique amiboïde avec une surface unie, puissent déterminer aussi, dans bien des cas, l'expansion des pseudopodes par un effet de cohésion.

Pour les corps protoplasmiques nus des rhizopodes, un seul choc,

comme par exemple un coup sec frappé sur le porte-objet sous le microscope, produit une contraction plus ou moins forte des pseudopodes, suivant le degré très variable de leur excitabilité (1). Chez une *amibe*, un *actinosphærium*, etc., excités de cette manière, le courant protoplasmique centrifuge, c'est-à-dire l'extension des pseudopodes, s'arrête momentanément, et pour de fortes excitations il peut même se produire un retrait partiel des pseudopodes, un courant protoplasmique centripète passager. D'autres formes par contre, comme les *Difflugies* pourvues d'une élégante carapace construite avec des grains de sable

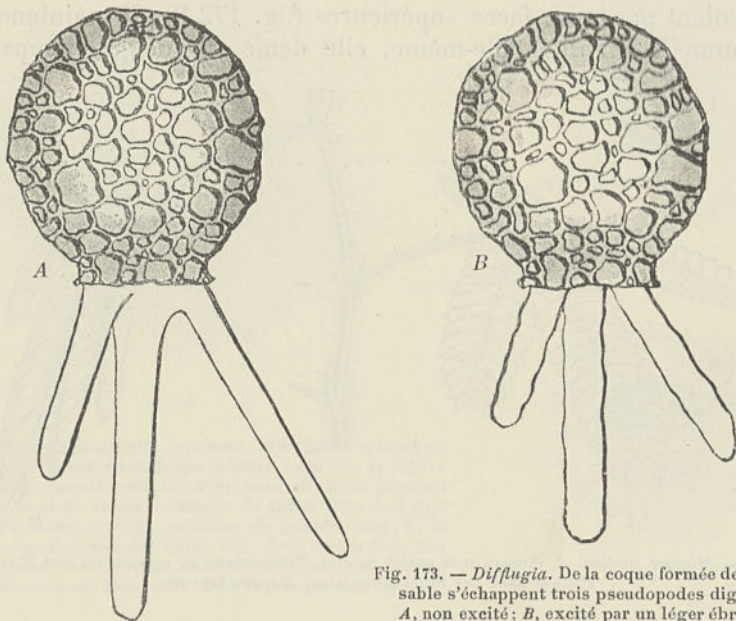


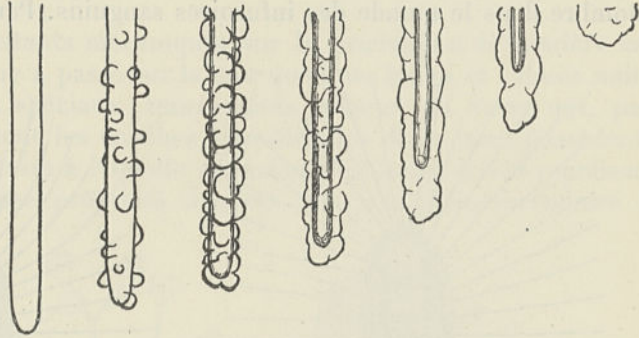
Fig. 173. — *Diffugia*. De la coque formée de grains de sable s'échappent trois pseudopodes digitiformes. A, non excité; B, excité par un léger ébranlement.

(fig. 173), réagissent plus énergiquement aux excitations mécaniques. Déjà pour un léger ébranlement les pseudopodes se retirent lentement et se raccourcissent plus ou moins, tandis que leur surface de lisse qu'elle était auparavant devient ridée (fig. 173 B). Mais pour de fortes secousses les pseudopodes sont souvent attirés jusque dans le corps protoplasmique avec une telle force que les extrémités en sont arrachées par cette traction énergique, parce que ces protistes adhèrent solidement à leur support au moyen d'une sécrétion visqueuse. En même temps, les modifications d'aspect que les pseudopodes subissent, se manifestent d'une façon encore plus marquée que pour les excitations faibles : les pseudopodes ne deviennent pas seulement ridés, mais il se forme en saillie, sur toute leur surface lisse, de petites gouttelettes qui

(1) VERWORN : *Psycho-physiologische Protistenstudien*. Iéna, 1889.

augmentent de grosseur avec les progrès de l'excitation, se rassemblent en une masse semblable à la myéline, et se séparent d'un cordon fortement réfringent et nettement distinct dans l'axe du pseudopode (fig. 174), jusqu'à ce que ce dernier se soit complètement retiré et se soit fusionné avec le reste du protoplasma du corps. Parmi les Polytha-

Fig. 174. — Contraction d'un pseudopode de *Difflugia lobostoma*, après un fort ébranlement. Sept stades successifs de la rétraction.



lamies se trouvent aussi beaucoup de formes douées d'une grande irritabilité, et qui déjà sous l'influence d'une seule secousse rétractent tout le réseau richement ramifié de leurs pseudopodes.

On peut observer de la même manière sous le microscope les effets d'un choc sur le mouvement des flagella et des cils vibratiles. Si nous suivons par exemple sous le microscope le trajet parcouru dans l'eau par un *Peranema*, nous voyons que ce petit infusoire se meut en droite ligne et sans trouble, uniquement grâce aux battements réguliers du fouet vibratile qui garnit son extrémité antérieure (fig. 175). Mais si maintenant nous frappons un coup sec sur le porte-objet, le flagellum exécute aussitôt un énergique battement qui imprime une autre direction de mouvement à l'infusoire; après quoi celui-ci continue sa route aussi tranquillement qu'auparavant et en agitant seulement l'extrémité de son fouet. L'excitation mécanique a donc eu pour conséquence un renforcement du mouvement du flagellum. Nous pouvons observer le même fait dans le mouvement vibratile des infusoires ciliés. Si nous suivons sous le microscope le mouvement d'un *Paramæcium* nageant

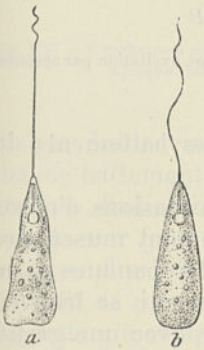


Fig. 175. — *Peranema*, infusoire flagellé. *a*, nageant tranquillement; *b*, excité par une secousse.

tranquillement et pas trop vite, grâce au jeu de ses cils vibratiles qui battent l'eau comme de petites rames à coups précipités, nous pouvons voir que, sous l'action d'un choc, ce mouvement s'accélère soudainement, mais pour reprendre aussitôt après sa vitesse primitive. Cet effet est encore plus net chez *Pleuronema chrysalis*, petit infusoire en forme

de haricot, qui d'ordinaire demeure absolument immobile dans l'eau et maintient complètement au repos ses longs pseudopodes rayonnés (fig. 176), mais qui sous l'action d'une légère secousse exécutée avec ses cils un ou plusieurs battements très énergiques, de telle sorte qu'il saute dans l'eau à la manière d'une puce, pour reprendre à un autre endroit son immobilité. Des cas analogues se rencontrent en grand nombre dans le monde des infusoires sanguins. Partout nous trouvons

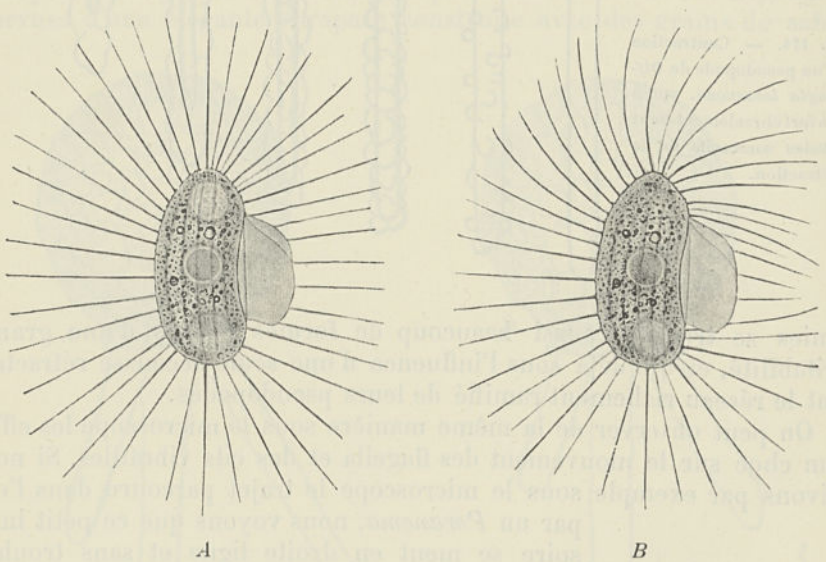


Fig. 176. — *Pleuronema chrysalis*. A, au repos; B, en train de sauter après une excitation par secousse. Les cils sont fixés dans leur position de battement.

que les excitants mécaniques provoquent d'énergiques battements des cils vibratiles.

Les infusoires nous offrent aussi d'innombrables occasions d'observer les effets des excitants mécaniques sur le mouvement musculaire. Les fibres musculaires lisses (myoïdes) sont largement répandues parmi les infusoires, et comme dans la vie de ces protistes qui se trouvent dans un état de perpétuelle excitation, tout se passe avec une grande rapidité, les fibres contractiles réagissent aussi à la moindre secousse par une contraction soudaine, violente. Il y a peu de spectacles qui soient aussi gracieux et aussi captivants dans le monde microscopique, que la contraction qui se produit à chaque secousse légère dans toute une colonie ramifiée de *Vorticellines* (fig. 177). Au moment du choc, les myoïdes de chaque individu se contractent tous en même temps et avec une extrême rapidité, et les pédicules se disposent en une élégante spirale (fig. 177, B). De même, le *Stentor* qui, à l'état de repos, est déployé en forme de trompette, se ramasse soudain, sous l'action d'un

choc, en une boule pédiculée par la contraction de ses nombreux myoïdes situés dans la couche superficielle de son corps (fig. 168, p. 417). Les muscles striés des animaux supérieurs se comportent de la même façon, sans présenter, il est vrai, un aussi haut degré d'irritabilité. Il faut déjà un coup plus fort appliqué sur la substance musculaire elle-même pour amener par exemple un muscle de grenouille à se contracter.

L'action des excitants mécaniques sur la production de lumière est connue de quiconque a passé sur la mer quelques belles et calmes nuits d'été. Les animaux spéciaux, transparents comme du verre qui, par temps calme, peuplent les couches superficielles de la mer, possèdent, quelle que soit la classe à laquelle appartiennent leurs divers représentants, la merveilleuse propriété d'entrer en vive phosphorescence à

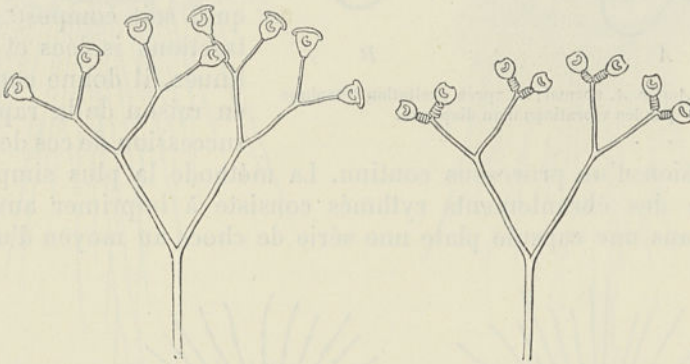


Fig. 177. — *Carchesium polypinum*, colonie ramifiée de vorticellines. A, non excité ; B, excité par un choc. Chaque individu est rétracté par la contraction du myoïde de son pédicule.

chaque balancement du bateau, à chaque mouvement des rames, à chaque battement des vagues. Là où ces petits organismes, comme Noctiluques, Radiolaires, œufs de cténophores, etc., flottent en grand nombre dans la mer (plancton), on peut même le soir dans sa chambre se donner le plaisir physiologique d'un magique jaillissement d'étincelles dans l'eau. Il suffit de recueillir cette eau dans un verre et de l'agiter avec une baguette : à chaque coup de baguette l'eau s'illumine instantanément, puis retombe aussitôt après dans l'obscurité. Ces milliers d'étincelles qui jaillissent dans le verre offrent un spectacle d'une telle beauté que le cœur du vivisecteur le plus endurci ne peut pas ne pas en être ému.

Avant d'en finir avec les actions d'excitation des irritants mécaniques, il nous faut encore envisager un groupe de phénomènes qui mérite toute notre attention : il s'agit des effets produits par les *chocs et ébranlements se répétant d'une façon rythmée*. Ici, les phénomènes qui ne se développent qu'incomplètement à la suite d'une seule secousse,

arrivent par sommation à acquérir leur plus haut degré d'intensité, si les chocs se succèdent de manière que chacun d'eux survienne avant que le précédent ait déjà épuisé son effet. Ce fait apparaît avec le plus de netteté dans les mouvements de contraction, où une contraction se

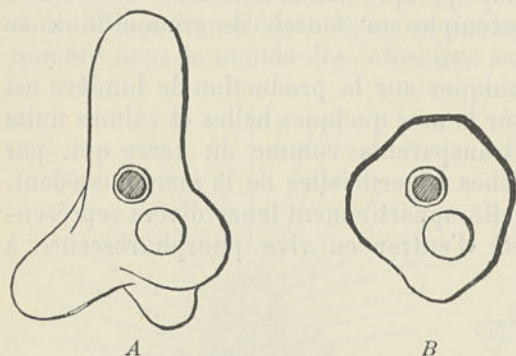


Fig. 178. — *Amibe*. A, normal; B, après excitation tétanique par les vibrations d'un diapason.

superpose à une autre, sans qu'aucune expansion ait le temps de se développer dans l'intervalle, de telle sorte qu'il se produit une crampe contractile complète, état que nous désignons sous le nom de *tétanos mécanique*. La caractéristique du tétanos consiste en ceci que, bien qu'il soit composé de contractions isolées et discontinues, il donne cependant, en raison de la rapidité de succession de ces dernières,

l'impression d'un processus continu. La méthode la plus simple pour produire des ébranlements rythmés consiste à imprimer aux objets placés dans une capsule plate une série de chocs au moyen d'une roue

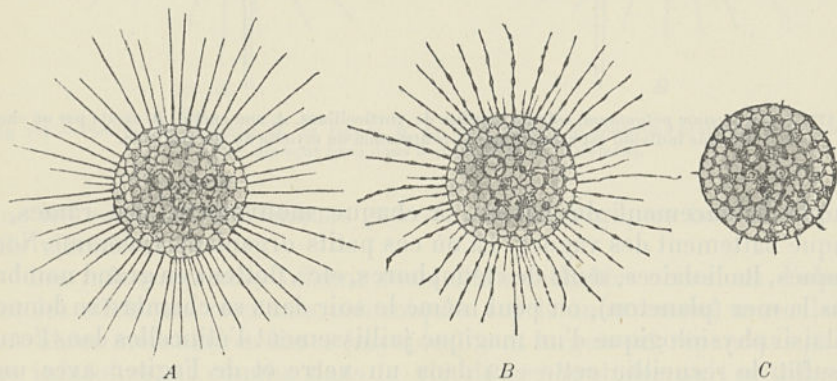


Fig. 179. — *Actinosphaerium*. A, non troublé; B, au début d'une très forte excitation tétanique; C, en tétanos mécanique complet.

dentée, ou bien à fixer une mince lamelle de verre à une des branches d'un diapason d'une tonalité convenable, tandis qu'on frotte l'autre branche avec un archet. L'observation pratiquée au moment même où l'expérience prend fin, montre alors que des *amibes*, *actinosphaerium* ou autres rhizopodes ont rentré complètement leurs pseudopodes et se trouvent au stade de contraction le plus avancé, c'est-à-dire affectent une forme sphérique plus ou moins parfaite (fig. 178). Si l'on interrompt

l'expérience en ne faisant agir les vibrations que pendant un temps plus court, on peut observer, suivant le moment de l'interruption, les différents stades du tétanos. Les pseudopodes ne sont alors qu'incomplètement rétractés. Les phénomènes de cet ordre sont particulièrement caractéristiques sur les longs pseudopodes filiformes d'*Actinosphærium* ou d'*Orbitolites*, par exemple (fig. 179 et 180). Pour des chocs extrêmement faibles, les filaments pseudopodiques restent lisses et rectilignes comme s'ils étaient en état de repos, et leur protoplasma coule lentement mais toujours, sans exception, en direction centripète. Mais si les chocs sont plus fréquents, les pseudopodes prennent un aspect variqueux : leur protoplasma coulant en direction centripète se rassemble

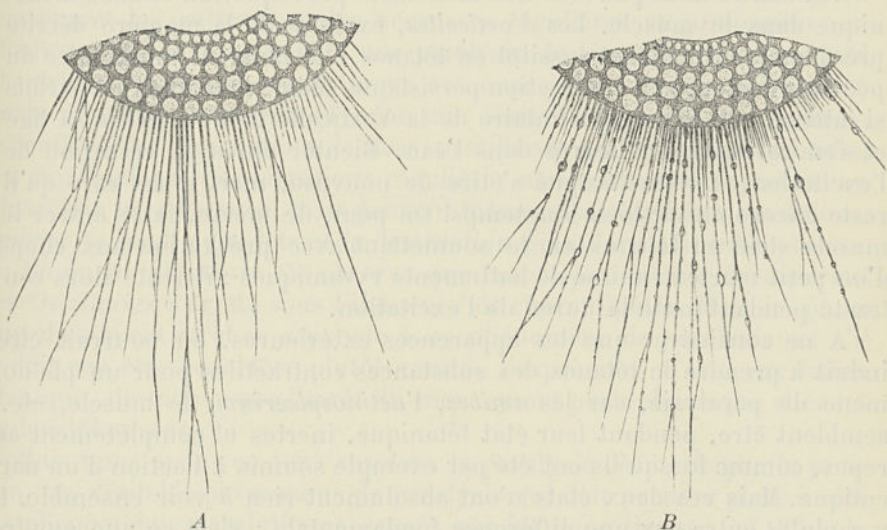


Fig. 180. — *Orbitolites*. Une partie de la surface de la carapace avec pseudopodes filiformes, en extension ; A, non excité ; B, après de très fortes secousses.

en petits fuseaux et globules dont les plus petits se fusionnent avec leurs plus proches voisins plus gros, tandis que les plus gros se rapprochent peu à peu du corps protoplasmique central, jusqu'à ce qu'enfin, par une excitation de plus longue durée, tout le protoplasma se soit écoulé dans le corps cellulaire (1).

Cette production de gouttelettes sur les pseudopodes, très répandue chez les rhizopodes pourvus de prolongements filiformes, est un effet caractéristique des excitations fortes et prolongées du protoplasma ; elle ne représente qu'un cas spécial de ce *phénomène général que les excitants très intenses poussent les masses protoplasmiques nues à prendre une forme sphérique*. La même tendance à la forme globuleuse que

(1) VERWORN : *Die Bewegung der lebendigen Substanz. Eine vergleichend-physiologische Untersuchung der Contractionserscheinungen*. Iéna, 1892.

manifeste le protoplasma pris comme tout, quand il est excité, se fait remarquer aussi pour chacune de ses parties (1).

Le mouvement des cils vibratiles acquiert une grande énergie sous l'influence des secousses intermittentes et rythmées : ainsi des infusoires excités de cette façon présentent encore une extrême agitation pendant un temps considérable après que l'excitant a cessé d'agir. Pour ce qui est d'un véritable tétanos dans lequel les cils resteraient infléchis dans leur position de contraction, il ne semble pas qu'il se réalise ici, du moins jusqu'à présent on n'a fait aucune observation de cette sorte. Le mouvement rythmique des cils persiste et n'est modifié que dans sa rapidité et son amplitude.

Par contre nous pouvons très facilement provoquer un tétanos mécanique dans le muscle. Les *Vorticelles*, excitées de la manière décrite précédemment, entrent aussitôt en tétanos : le filament musculaire du pédicule demeure en contraction persistante. Même le tétanos est parfois si intense que le corps cellulaire de la *Vorticelle* se détache de sa tige et s'en va nager en liberté dans l'eau. Bientôt après la cessation de l'excitation, le style décapité s'étire de nouveau, mais il est rare qu'il reste encore en vie bien longtemps. On peut, de même, faire entrer le muscle strié en tétanos en le soumettant avec précaution aux coups d'un petit marteau animé de battements rythmiques : il reste alors contracté pendant toute la durée de l'excitation.

A ne considérer que les apparences extérieures, on pourrait être induit à prendre le tétanos des substances contractiles pour un phénomène de paralysie, car les *amibes*, l'*actinosphærium*, le muscle, etc., semblent être, pendant leur état tétanique, inertes et complètement au repos, comme lorsqu'ils ont été par exemple soumis à l'action d'un narcotique. Mais ces deux états n'ont absolument rien à voir ensemble. Il y a plutôt entre eux une différence fondamentale : c'est ce que montre une étude un peu attentive des processus d'échanges de matière dans les deux cas. Tandis que dans la narcose les échanges nutritifs subissent une réelle paralysie, les recherches faites sur le muscle contracté ont montré que dans le tétanos l'intensité des échanges est notablement accrue. La quantité des produits de désassimilation de la matière vivante, comme acide carbonique, acide lactique, etc., subit une extraordinaire augmentation ; certaines substances qui sont accumulées dans le muscle, comme le glycogène, sont consommées, et la production de chaleur s'élève considérablement pendant l'état tétanique. Il en résulte donc que dans cet état les processus vitaux éprouvent une notable augmentation d'intensité, et que, par conséquent, le tétanos n'est en aucune manière un phénomène de paralysie, mais bien au contraire un véritable phénomène d'excitation.

De même que le tétanos des substances contractiles, la production

(1) Comparez avec les phénomènes de la nécrobiose, page 365, fig. 142.

de lumière des noctiluques apparaît aussi comme un processus continu, sous l'influence des excitations intermittentes. Toutefois, au bout de très peu de temps la lumière diminue déjà considérablement d'intensité (1).

b. — *Phénomènes de paralysie.*

Si les effets stimulants des excitants mécaniques sont largement répandus et très variés, les phénomènes de paralysie produits par ces mêmes excitants sont par contre assez rares, et de plus n'ont encore été que peu étudiés.

Ainsi HORVATH (2) et plus tard, d'accord avec lui, REINKE (3) ont avancé que les bactéries éprouvent une gêne dans leur multiplication, lorsqu'on en soumet les cultures à des secousses régulières et prolongées; en d'autres termes, il y aurait là une paralysie de la croissance. Plus tard d'autres auteurs ont contesté que ces expériences fussent probantes; mais récemment MELTZER (4), par une série de recherches détaillées, a confirmé les observations de HORVATH et REINKE sur les points essentiels, en montrant que des vibrations régulières non seulement apportent un obstacle à la croissance, mais peuvent même, dans certaines conditions, amener la mort complète et la destruction granuleuse du protoplasma.

En outre, ENGELMANN (5) observa que le mouvement des *Diatomées* et des *Oscillaires* s'arrête sous l'influence de chocs répétés. Mais ici on ne peut dire si cet arrêt se rapporte à un phénomène de paralysie ou s'il ne doit pas être considéré plutôt comme l'expression d'une excitation tétanique, de même que l'arrêt du mouvement protoplasmique chez les amibes tétanisées.

Mais nous avons en tous cas dans la paralysie des nerfs par la pression, un véritable phénomène de paralysie qui doit prendre place à côté des phénomènes paralytiques causés par les narcotiques. Cet effet de la pression qui apparaît lorsqu'un nerf a été comprimé pendant quelque temps, mais modérément, est bien connu comme « sensation d'engourdissement » des extrémités. En dehors des phénomènes subjectifs, l'« engourdissement » se manifeste dans le fait que la propriété de conduction des nerfs comprimés est diminuée ou complètement abolie, de sorte que les muscles correspondants demeurent pendant quelque temps impuissants à se contracter sous l'action de leurs nerfs. Quelques instants après que la pression a cessé d'agir, la conductibilité se rétablit.

(1) MASSART : *Sur l'irritabilité des noctiluques*. Dans : Bulletin scientifique de la France et de la Belgique, tome XXV.

(2) HORVATH : *Ueber den Einfluss der Ruhe und der Bewegung auf das Leben*. Dans : Pflüger's Archiv, vol. XVII, 1878.

(3) J. REINKE : *Ueber den Einfluss mechanischer Erschütterung auf die Entwicklung der Spaltpilze*. Dans : Pflüger's Archiv, vol. XXIII, 1880.

(4) MELTZER : *Ueber die fundamentale Bedeutung der Erschütterung für die lebende Materie*. Dans : Zeitschrift für Biologie, vol. XII, 1894.

(5) ENGELMANN : *Physiologie der Protoplasma- und Flimmerbewegung*. Dans : Hermann's Handbuch der Physiologie, vol. I, Leipzig, 1879.

Mais par là aussi se trouvent à peu près épuisés tous les faits qui peuvent être considérés comme effets paralysants des excitants mécaniques.

3. — Actions des excitants thermiques.

L'application des excitants thermiques admet beaucoup moins de variantes que celle des excitants mécaniques ou même des excitants chimiques, car nous ne pouvons faire agir exclusivement comme excitant sur la matière vivante que l'élévation ou l'abaissement de température. La nature de l'excitant thermique ne permet pas d'obtenir facilement des oscillations rythmiques de température de quelque rapidité, car la chaleur a besoin de trop de temps pour se communiquer à un corps ou en disparaître. Pour ce motif, il n'est pas possible de réaliser par exemple un tétanos thermique correspondant au tétanos mécanique. Car de même que l'excitant thermique se présente sous une forme extrêmement simple, de même les effets qu'il produit sont aussi fort simples.

a. — Phénomènes d'excitation.

Si nous partons de la température moyenne à laquelle se trouve une cellule dans son état normal, température qui représente par conséquent l'optimum de la condition vitale, nous trouvons comme une loi de portée générale que, jusqu'à un point déterminé, l'excitation croît avec l'élévation de température. Cela s'applique aux phénomènes vitaux les plus divers et aux formes les plus variées de la matière vivante.

Comme exemple de l'excitation des échanges nutritifs par l'élévation de température, nous ne pouvons faire mieux que de choisir l'activité des cellules de levûre, parce que la quantité d'acide carbonique qui provient du dédoublement du glycose est la meilleure mesure de l'intensité des échanges. Or nous trouvons que le dégagement d'acide carbonique dans une solution de glycose ensemencée avec de la levûre, est d'autant plus vif que la température est plus élevée, jusqu'à s'effectuer avec bouillonnement vers 30 à 35 degrés centigrades (1). Les bulles d'acide carbonique s'élèvent dans le tube à fermentation comme dans un vin mousseux. Le règne végétal nous fournit de même un grand nombre d'exemples à l'appui de ce fait qu'avec l'élévation de la température, entre certaines limites, les phénomènes vitaux tels que dédoublement de l'acide carbonique, formation d'amidon, formation d'albumine etc., augmentent en intensité; et on y voit que les températures auxquelles l'excitation atteint son maximum sont très différentes non seulement pour les diverses formes de matière vivante, mais aussi pour les divers phénomènes partiels des échanges nutritifs et sur le même objet. Enfin on observe aussi dans le règne animal

(1) JUSTUS DE LIEBIG : *Ueber Gährung, über Quelle der Muskelkraft und Ernährung*. Leipzig et Heidelberg, 1870.

que les échanges augmentent proportionnellement à la température, et déjà SPALLANZANI a montré que chez les animaux à sang froid, spécialement chez les escargots, la consommation d'oxygène s'accroît avec l'élévation de température. Quelles que soient les particularités des échanges, partout où nous jetons nos regards dans le monde des êtres vivants, nous voyons s'affirmer cette loi que l'intensité des échanges de matière croît avec l'élévation de la température.

Nous ne pouvons pas cependant ne pas mentionner qu'il y a une exception apparente à cette loi générale. Elle se trouve dans la manière dont se comportent les animaux homéothermes (à sang chaud). C'est un fait bien connu que les animaux à sang chaud subissent un ralentissement de leurs échanges avec l'élévation de la température. Chez l'homme les échanges nutritifs sont bien plus actifs en hiver qu'en été; et la quantité de nourriture qu'il consomme est d'autant plus élevée, que la température est plus basse, et d'autant plus faible, que la température est plus élevée. Ce paradoxe remarquable n'a encore reçu jusqu'ici que peu d'éclaircissements, et PFLÜGER (1) qui a traité cette question avec pénétration, n'a pu au fond qu'émettre certaines hypothèses de nature à expliquer cette apparente contradiction. La caractéristique des animaux à sang chaud vis-à-vis de tous les autres animaux réside, comme on sait, en ceci qu'ils possèdent dans leur système nerveux un mécanisme qui régularise par voie réflexe la température du corps et la maintient à un niveau constant, malgré de grandes oscillations de la température extérieure.

Or les échanges matériels qui sont la source de la production de chaleur dans l'organisme animal, se tiennent chez les animaux à sang chaud au service de la régulation thermique. Lorsque la température extérieure est très basse, les échanges deviennent plus actifs sous l'influence d'un réflexe dont le point de départ est dans la peau, et par ce moyen la production de chaleur est accrue pour compenser l'augmentation de la perte de calorique du corps; et inversement lorsque la température extérieure est très élevée, les échanges et en même temps la production de chaleur subissent également, par voie réflexe, un abaissement corrélatif. L'augmentation des échanges de la cellule sous l'action du froid et leur diminution sous l'action de la chaleur ne sont donc pas provoqués directement par la température, mais bien par des excitations qui partent du système nerveux central.

Toutefois le paradoxe n'est pas élucidé par cette constatation, et la solution en est seulement reculée. L'irritation du système nerveux central qui fournit les excitations intervenant dans la régulation thermique, a son origine à la périphérie, dans la peau dont les impressions de chaud et de froid sont transmises aux centres par les nerfs thermiques, et ainsi la question reste toujours pendante de savoir comment

(1) PFLÜGER : *Ueber Wärme und Oxydation der lebendigen Materie*. Dans : *Pflüger's Archiv*, vol. XVIII, 1878.

il peut se faire qu'un abaissement de température détermine une augmentation et l'élévation de température une diminution de l'excitation du système nerveux central. Pour donner à cette question une solution conforme à la loi générale des effets de la température et lui enlever son apparence paradoxale, PFLÜGER (loc. cit.) a émis une hypothèse très plausible qui est la suivante. Il suppose « que l'organe central du sens de la température renferme deux substances comme substratum de deux sortes d'énergies spécifiques : l'excitation de l'une de ces substances se manifeste à la conscience comme sensation de chaleur, l'excitation de l'autre comme sensation de froid. On n'aurait plus alors qu'à supposer que ces deux substances affectent entre elles des rapports de conduction tels que l'excitation de l'une diminue lorsque celle de l'autre augmente, et inversement. »

Nous connaissons effectivement un certain nombre de rapports de ce genre dans notre système nerveux central. Dans cette hypothèse il est clair que pour une élévation de la température extérieure, le centre de la chaleur doit être excité et inversement le centre du froid paralysé, tandis que pour l'abaissement de température le centre de la chaleur est paralysé et au contraire le centre du froid excité. Si donc le centre du froid se trouve en connexion avec les voies nerveuses qui influencent les échanges, sa paralysie par l'élévation de la température extérieure doit avoir pour conséquence une diminution des échanges et inversement. De cette façon la loi fondamentale concernant les effets de la température récupérerait sa portée générale; toutefois n'oublions pas qu'il ne s'agit ici que d'une hypothèse.

L'augmentation d'intensité des phénomènes vitaux par élévation de température s'observe aussi dans les processus de *changements de forme*, là où ceux-ci se manifestent avec le plus d'évidence, par conséquent chez les organismes en cours de développement, dans les cellules en train de se reproduire et de se diviser. Ainsi chez les végétaux, les graines ne commencent à germer qu'à un certain degré de température : pour le maïs à 9° C., pour le dattier à 15° C. environ (1). A partir de ce point, l'élévation de température favorise de plus en plus la croissance jusque vers 30-40° C. De nombreuses observations ont montré que ces conditions se réalisent aussi chez les bactéries. Le bacille du foin par exemple, d'après les recherches de BREFELD, ne croît qu'à partir d'une température de 6° C., et sa multiplication devient de plus en plus rapide avec l'élévation de la température jusqu'à 30° C. Le bacille de la tuberculose, comme KOCH l'a montré, ne commence à croître qu'à 28° C. et sa reproduction est la plus rapide vers 37 à 38° C. Cette propriété du bacille tuberculeux de ne commencer à pousser qu'à une haute température, est à rapprocher de son mode d'existence parasitaire dans les tissus des animaux à sang chaud, dont la température con-

(1) JULIUS SACHS : *Vorlesungen über Pflanzenphysiologie*. Leipzig, 1882.

corde avec son optimum d'accroissement. DE BARY (1) dans ses leçons sur les bactéries a rassemblé quantité d'exemples semblables. Des recherches instituées sur d'autres objets, comme par exemple les cellules-œufs, les leucocytes, etc., donneraient vraisemblablement des résultats complètement analogues.

Mais c'est dans les *phénomènes d'échanges d'énergie*, en particulier dans les phénomènes de mouvement, que les effets excitants de la température se font remarquer de la manière la plus immédiate. Nous pouvons suivre commodément ces phénomènes sur des cellules vivantes isolées, en nous servant de la platine chauffante construite par MAX SCHULTZE à cet effet. Celle-ci consiste en une plaque de laiton en forme de fer à cheval présentant une plus large surface au niveau de sa courbure (fig. 181); sur cette surface munie d'un diaphragme se trouve un tube thermométrique enroulé en spirale dont l'extrémité supérieure s'élève sur une échelle entre les deux branches du fer à cheval. Le tout est assujéti sur la platine d'un microscope, et sous les branches du fer à cheval et à leurs extrémités sont placées des lampes à alcool qui en élèvent lentement la température. Le thermomètre permet de contrôler le degré de chaleur qui existe au centre de la platine.

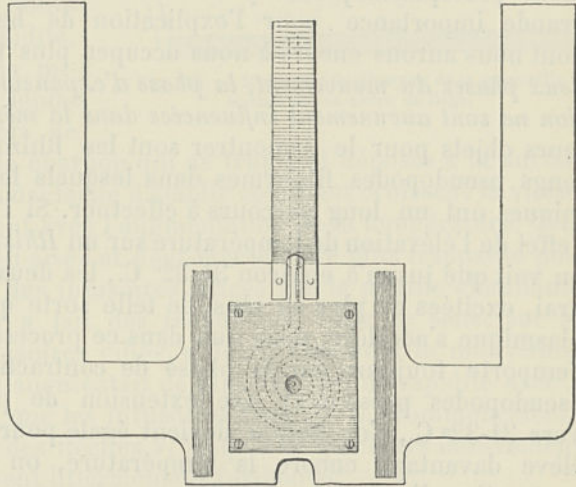


Fig. 181. — Platine chauffante, d'après MAX SCHULTZE.

De cette manière nous pouvons nous convaincre que le mouvement protoplasmique des amibes, comme déjà l'a vu ENGELMANN (2), devient de plus en plus actif au fur et à mesure que la température s'élève, et que ces protistes, ainsi que KÜHNE (3) l'a démontré le premier, entrent en violente contraction à 35° C., c'est-à-dire prennent la forme sphérique, comme après une forte excitation chimique ou mécanique (comp. fig. 183 B, page 439). Les autres Rhizopodes tels que *Actinosphaerium*, *Orbitolites*, etc. (comp. fig. 179 et 180, page 428), de même

(1) DE BARY : *Vorlesungen über Bakterien*. 2^e édition, Leipzig, 1887.

(2) ENGELMANN : *Physiologie der Protoplasma- und Flimmerbewegung*. Dans : Hermann's Handbuch der Physiologie, vol. I, 1879.

(3) KÜHNE : *Untersuchungen über das Protoplasma und die Contractilität*. Leipzig, 1868.

que les leucocytes des différentes espèces animales, se comportent d'une façon tout à fait analogue, et le courant protoplasmique des cellules végétales montre aussi les mêmes phénomènes. MAX SCHULTZE (1) et NÄGELI (2) ayant mesuré la vitesse du courant des granulations dans les trabécules protoplasmiques des cellules de *Tradescantia* et *Nitella*, virent qu'elle devenait de plus en plus grande avec l'élévation de température, et KÜHNE (loc. cit.) établit que dans les cellules des poils staminaux de *Tradescantia*, le protoplasma présente de violents phénomènes de contraction à une température de 43° C., et se roule en boule de la manière la plus typique (voir fig. 35, p. 107).

Dans l'action excitante des élévations de température sur le mouvement protoplasmique, il y a un fait à considérer qui est d'une très grande importance pour l'explication de beaucoup de phénomènes dont nous aurons encore à nous occuper plus tard : c'est le fait que *les deux phases du mouvement, la phase d'expansion et la phase de contraction ne sont aucunement influencées dans la même mesure* (3). Les meilleurs objets pour le démontrer sont les Rhizopodes marins avec leurs longs pseudopodes filiformes dans lesquels les corpuscules protoplasmiques ont un long parcours à effectuer. Si l'on observe par exemple l'effet de l'élévation de température sur un *Rhizoplasma* (fig. 130, p. 317), on voit que jusqu'à environ 31-32° C., les deux phases sont bien, il est vrai, excitées de plus en plus, de telle sorte que le mouvement protoplasmique s'accélère, mais que dans ce processus la phase d'expansion l'emporte toujours sur la phase de contraction, de manière que les pseudopodes présentent une extension de plus en plus prononcée. Vers 31-32° C., l'excitation devient égale pour les deux phases. Si l'on élève davantage encore la température, on voit alors la phase de contraction l'emporter de plus en plus sur l'expansion et, par un échauffement très lent jusqu'à environ 39 et 40° C., les pseudopodes se retirent enfin complètement. Les courbes de l'excitation pour la phase d'expansion et la phase de contraction ne coïncident donc pas; elles ne sont pas non plus parallèles, mais toutes deux ont leur maximum en des points différents. Sans aucun doute, des conditions analogues doivent se rencontrer aussi pour d'autres objets contractiles et dans le domaine d'autres excitants, et il vaudrait la peine de poursuivre des recherches dans cette direction.

Le mouvement des cils vibratiles, ainsi qu'ENGELMANN (loc. cit.) l'a observé sur des épithéliums, et ROSSBACH (4) sur des infusoires, est égale-

(1) MAX SCHULTZE : *Das Protoplasma der Rhizopoden und der Pflanzenzellen*. Leipzig, 1863.

(2) NÄGELI : *Die Bewegung im Pflanzenreiche*. Beiträge zur wissensch. Botanik, 2^e fasc., 1860.

(3) VERWORN : *Erregung und Lähmung*. Vortrag, gehalten auf der 68. Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte zu Frankfurt a. M., 1896. — Du même : *Zellphysiologische Studien am rothen Meer*. Sitzungsberichte der Königl. Preussischen Akademie der Wissenschaften, XLVI, 1896.

(4) ROSSBACH : *Die rhythmischen Bewegungserscheinungen der einfachsten Organismen und ihr Verhalten gegen physikalische Agentien und Arzneimittel*. 1871. Dans : *Arbeiten des zool.-zoot. Inst. zu Würzburg*, 1874.

ment excité de plus en plus par l'élévation de température jusqu'à un certain degré. Un objet favorable pour l'observation du mouvement vibratile des épithéliums nous est fourni par la muqueuse buccale de la grenouille. Il est facile de détacher du palais et d'exciser un fragment de 1 centimètre carré environ de cette muqueuse dont le battement des cils s'effectue dans la direction de l'œsophage. Si nous tendons maintenant ce lambeau de muqueuse avec quatre épingles sur un

cadre de liège (fig. 182) et le recouvrons d'une lamelle, nous pouvons, lorsque la préparation est préservée contre la dessiccation, observer le mouvement des cils pendant des jours entiers et en évaluer la rapidité, soit directement sous le microscope, soit d'après le déplacement des petits caillots de

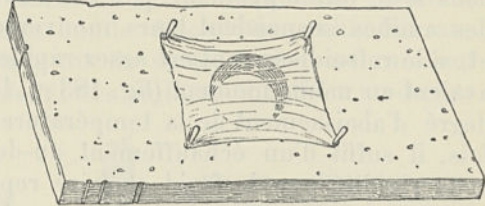


Fig. 182. — Muqueuse du pharynx de la grenouille tendue sur un cadre de liège.

sang ou des particules de charbon qui se trouvent déposés à la surface de la membrane. Il est ainsi facile d'établir comment croissent la vitesse et l'énergie du mouvement avec l'augmentation de la température. Cette observation est tout aussi aisée et peut-être encore plus frappante pour le mouvement vibratile des infusoires placés sur la platine chauffante. ROSSBACH qui le premier a fait des recherches, dans ce sens, sur les différentes espèces d'infusoires ciliés, a décrit comment le mouvement vibratile de ces protistes augmentait de plus en plus de rapidité avec la température, à tel point que les infusoires vers 25° C., commençaient à « partir çà et là comme des flèches », jusqu'à ce que leurs mouvements vers 30 à 35° C., devinssent littéralement furibonds.

Le muscle enfin se comporte aussi d'une manière analogue. Si nous suspendons par exemple un muscle de grenouille dans une solution de chlorure de sodium à 0,5 0/0, dont la température est élevée rapidement, nous le voyons à partir de 28° C. environ, se raccourcir de plus en plus, jusqu'à ce que sa contraction atteigne son maximum vers 45° C. Mais si nous plongeons brusquement le muscle dans une solution de sel marin à 45° C., une contraction soudaine se manifeste aussitôt. L'excitabilité du muscle est aussi augmentée par l'élévation de la température.

Ainsi dans toute la Nature vivante, nous trouvons partout cette loi générale, qu'entre certaines limites l'élévation de la température agit comme excitant sur tous les processus vitaux.

b. — Phénomènes de paralysie.

L'abaissement de température produit des effets opposés à ceux de l'élévation. Si, à partir d'un certain degré moyen de chaleur auquel se trouve soumis un organisme dans son état normal, nous abaissons de

plus en plus la température, nous voyons que l'énergie des phénomènes vitaux diminue aussi de plus en plus, et que ceux-ci cessent même d'être perceptibles à partir d'un certain degré de refroidissement, lequel est d'ailleurs très variable pour les différents organismes et pour les divers phénomènes vitaux. Ainsi nous voyons que la levûre de bière ne dédouble plus le glycose à des températures inférieures à 10° C., que des œufs d'oursins, en cours de segmentation, s'arrêtent dans leur développement par un refroidissement à 2 ou 3° C., que des amibes suspendent leurs mouvements un peu au-dessus de 0° C., et, si le refroidissement est assez rapide, se fixent dans la forme qu'elles avaient au même moment (fig. 183 c). Le protoplasma, pour un certain degré d'abaissement de la température, devient *raide de froid*. Toutefois, il suffit d'un échauffement au-dessus de ce point, pour dissiper cette rigidité par le froid et faire reparaitre les phénomènes vitaux. Si, par contre, la température descend encore plus bas, nous arrivons à un degré où la vie est anéantie et ne peut plus être rappelée par le réchauffement. Ce minimum de température se trouve toutefois chez les divers organismes à un degré très variable.

Ainsi, comme nous l'avons déjà vu, KÜHNE a montré que des amibes succombent déjà à la congélation, c'est-à-dire par un refroidissement poussé un peu au-dessous de 0° C., tandis que PICTET a trouvé que des bactéries peuvent supporter un refroidissement de plus de 200° C., sans perdre leur faculté vitale (voir p. 323).

Quant à savoir si par le refroidissement une substance vivante quelconque pourrait parvenir au point où les processus vitaux seraient complètement arrêtés, sans que la faculté vitale fût perdue sans retour, c'est là une question qui, pour le moment, ne peut pas plus recevoir de réponse que celle de savoir si dans la narcose les processus vitaux pourraient être complètement suspendus sans annihilation de la faculté vitale. Les états du protoplasma, dans la rigidité par le froid et dans la narcose, sont tout à fait analogues : dans les deux cas, aucun phénomène vital n'est plus perceptible; sous ces deux états, la matière vivante peut être de nouveau rappelée à la vie par le retour des conditions normales, et dans l'un comme dans l'autre, elle succombe inévitablement à un trouble plus accentué, c'est-à-dire à une narcose plus profonde ou à un refroidissement plus intense. Ce dernier fait que l'augmentation de la narcose et du refroidissement annihile la faculté vitale des organismes paralysés, parle, semble-t-il, davantage en faveur de cette opinion que, dans cet état de paralysie, les processus vitaux ne sont pas encore complètement éteints, qu'il y subsiste encore une *vita minima*. Toutefois les expériences de nature à trancher cette question nous font encore défaut pour le moment (voir p. 324).

Mais ces phénomènes de paralysie par le froid, ne sont pas les seuls qui soient produits par des modifications de température. De même que des froids excessifs, des degrés de chaleur très élevés paralysent aussi

les phénomènes vitaux. Nous avons vu qu'une élévation de température agit d'abord comme excitant et que les processus vitaux peuvent même subir une perturbation à un certain degré de chaleur.

Mais si nous dépassons ce point, l'intensité des processus vitaux s'abaisse soudain avec une extraordinaire rapidité, et les phénomènes de la vie deviennent inappréciables. Des cellules de levûre chauffées au-dessus de 40° C. ne produisent plus aucun dégagement d'acide carbonique dans une solution de sucre de raisin; des œufs d'échinodermes, en cours de segmentation ou de fécondation, chauffés au-dessus de 30° C., s'arrêtent au stade où ils se trouvaient au moment où ils ont été surpris par la chaleur; des amibes, chauffées au-dessus

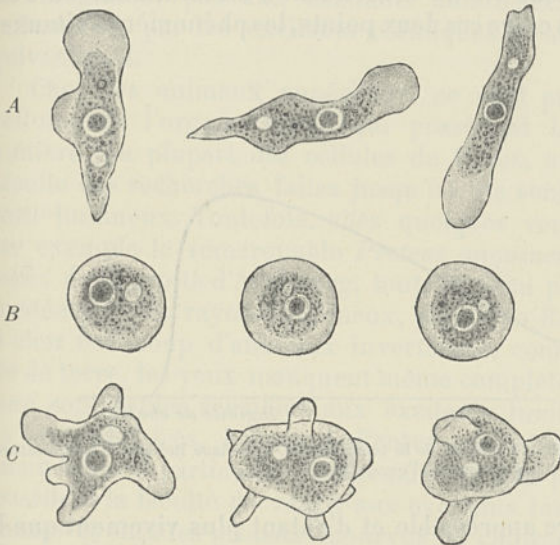


Fig. 183. — Formes prises par l'*Amaba limax* à différentes températures :

A, les amibes ont une forme allongée, en massue et montrent un vif courant protoplasmique;

B, à 40°. Les amibes ont pris la forme sphérique et sont fixées en rigidité de chaleur;

C, à 2°. Les amibes montrent un corps cellulaire grumelleux à la surface duquel font saillie de nombreux petits pseudopodes. Le mouvement n'est perceptible que par une observation de très longue durée.

de 35° C., se fixent en état sphérique; à la même température, les cils des cellules vibratiles s'arrêtent en position fortement incurvée, c'est-à-dire en état de contraction; bref le protoplasma tombe en rigidité de chaleur (fig. 183 B).

Si après une action peu prolongée de ces hautes températures, les objets en question sont de nouveau refroidis, ils se remettent lentement; mais si l'action a duré trop longtemps ou si la température s'élève encore un peu plus, le retour à la vie n'est plus possible. Le point où les processus vitaux s'accomplissent avec le plus d'intensité, c'est-à-dire le maximum des échanges, est donc très voisin du point de la rigidité de chaleur et du maximum de température au delà duquel la mort survient, tandis qu'il est très éloigné du point de la rigidité par le froid et du minimum de température. Du reste l'analogie est complète entre la rigidité par le froid et la rigidité par la chaleur; toutes deux sont des phénomènes de paralysie. Les expressions de

tétanos par le froid et tétanos par la chaleur employées parfois pour désigner ces états de rigidité sont donc impropres et éveillent des idées fausses. La rigidité est précisément le contraire du tétanos : celle-là est un phénomène de paralysie, celui-ci un phénomène d'excitation. D'une façon générale le tétanos ne saurait être engendré par le froid ou la chaleur, vu qu'à la notion de tétanos se rattache l'intermittence rythmique des excitations et que celle-ci peut à peine être obtenue avec la température. La confusion de ces deux notions ne peut donc que conduire à des conceptions erronées.

Ainsi la vie se trouve renfermée entre deux points de température, le point de la rigidité par le froid et le point de la rigidité par la chaleur, auxquels les processus vitaux descendent à un minimum ou s'arrêtent complètement. Mais entre ces deux points, les phénomènes vitaux se

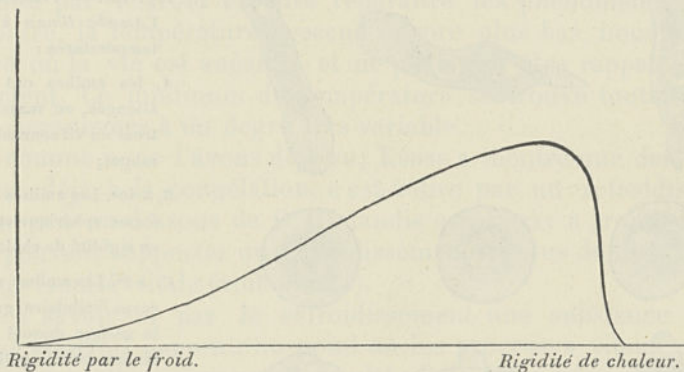


Fig. 184. — Courbe de l'excitation par l'élévation de la température. L'abscisse indique la température, les ordonnées l'excitation.

manifestent d'une manière appréciable et d'autant plus vivement que la température s'élève davantage au-dessus du point de la rigidité par le froid, jusque près du point de la rigidité par la chaleur. Un peu avant le point de la rigidité par la chaleur, les processus vitaux atteignent leur maximum. A partir de là, leur intensité s'abaisse subitement avec l'élévation de température jusqu'au point de la rigidité de chaleur. Il serait donc possible, si nous avions une mesure exacte pour évaluer l'intensité de chaque phénomène d'échanges de matières, comme nous la possédons par exemple dans la quantité d'acide carbonique dégagée par la levûre dans la fermentation, d'exprimer les diverses parties du processus vital, et par là les divers phénomènes vitaux, comme une fonction mathématique de la température, sous la forme d'une courbe dont les abscisses indiqueraient la température, et les ordonnées l'intensité du phénomène vital correspondant (fig. 184). Comme les diverses parties du processus vital, c'est-à-dire aussi bien les processus qui se rapportent à l'assimilation que ceux qui se rapportent à la désassimilation, sont influencées à des degrés très différents par la température, on

pourrait par la construction de leurs courbes, représenter de la manière la plus synthétique et la plus expressive, l'extrême complexité des conditions des échanges pour chaque modification de température.

4. — Actions des excitants lumineux.

Lorsque, en physiologie, il est parlé d'excitants lumineux, on ne songe en cela qu'à l'action chimique et non à l'action thermique de la lumière. Compris de cette façon, l'excitant lumineux se trouve dans une certaine mesure en opposition particulière avec les autres qualités d'excitants, parce qu'on a trouvé que toutes les substances vivantes ne réagissent pas aux excitants lumineux, tandis que toutes sont influencées par les excitants chimiques et mécaniques, thermiques et galvaniques.

Chez les animaux supérieurs, ce sont presque exclusivement les cellules de l'organe visuel qui possèdent la faculté de réagir à la lumière. La plupart des cellules de tissus, autant du moins que cela résulte des recherches faites jusqu'ici, ne sont pas sensibles aux excitants lumineux. Toutefois, chez quelques vertébrés inférieurs, comme par exemple le remarquable *Proteus anguineus* qui vit dans les ruisseaux de la grotte d'Adelsberg, toute la peau possède la propriété d'être excitée par les rayons lumineux, ainsi que RAPHAEL DUBOIS l'a montré, et chez beaucoup d'animaux invertébrés, comme par exemple chez le ver de terre, les yeux manquent même complètement et les cellules de la peau sont seules sensibles aux excitants lumineux. Par contre, parmi les unicellulaires, beaucoup d'entre eux, et ceux-là même qui n'ont aucun organe particulier différencié pour la perception de la lumière, possèdent la faculté de réagir aux excitants lumineux, et enfin chez les plantes et chez les protistes pourvus de chlorophylle, cette sorte d'excitabilité est très généralement répandue.

D'après cela, il y a un assez grand nombre de formes cellulaires, comme par exemple la plupart des cellules de tissus et des infusoires ciliés, qui d'après ce que nous savons jusqu'ici, ne sont aucunement influencées par les rayons lumineux, lorsque du moins l'action thermique de ceux-ci se trouve écartée. Toutefois, relativement à la question de l'excitabilité lumineuse de telles cellules qui jusqu'ici étaient considérées comme insensibles à ce genre d'excitants, on a dans ces derniers temps fait une observation digne du plus grand intérêt.

Depuis le développement qu'a pris de nos jours l'industrie de l'électricité, on a acquis les moyens de produire une lumière électrique d'une intensité véritablement énorme et telle qu'elle laisse loin derrière elle la lumière solaire, une lumière qui paraît ne plus être suffisamment caractérisée par l'épithète « d'aveuglante ». C'est « destructive » qu'il faudrait dire, car on a pu observer fréquemment que chez les ouvriers exposés à une telle lumière, la peau présente de véritables

phénomènes de nécrose, aux endroits découverts. Les cellules de l'épiderme meurent, les couches supérieures de la peau se soulèvent et tombent, et les couches profondes montrent de violents phénomènes d'inflammation et d'ulcération analogues à ceux que produisent les brûlures. Et pourtant ce ne sont pas les actions thermiques de la lumière qui se manifestent dans ces phénomènes, mais bien les actions chimiques des rayons à courtes ondes du spectre, comme on a pu l'établir par l'interposition d'un milieu absorbant la chaleur. Il ne peut donc exister aucun doute que nous ayons affaire ici à une action lumineuse très forte sur des cellules, dont la substance vivante n'est influencée que dans une mesure très faible par l'intensité des rayons lumineux qui atteignent la surface terrestre dans les conditions ordinaires.

C'est là un fait très remarquable, car la question doit se poser maintenant de savoir si les formes cellulaires dont la substance vivante est considérée comme tout à fait insensible à la lumière, pour une intensité ordinaire, ne réagiraient point elles aussi à cet excitant, pour une intensité lumineuse plus élevée; et en définitive si toute substance vivante, de même qu'elle réagit à la chaleur, n'est pas aussi influencée par la lumière, seulement à des degrés divers : l'une déjà par des rayons de très faible intensité, l'autre seulement par des rayons d'intensité considérable. Cette possibilité doit certainement être considérée. Cependant, tant que les expériences nous manqueront pour élucider cette question, expériences qui pourraient être exécutées sans beaucoup de difficultés, et sûrement aussi en peu de temps, dans une grande usine d'électricité, nous devons nous en tenir uniquement aux faits connus jusqu'ici.

Comme point indifférent, c'est-à-dire comme intensité lumineuse à laquelle il ne saurait être question d'une action d'excitation, nous n'avons qu'à prendre l'obscurité absolue. A partir de ce point, avec l'augmentation d'intensité de la lumière, commence aussi à croître son action excitante.

a. — *Phénomènes d'excitation.*

Ce sont les effets de la lumière sur les *échanges de matières* qui procurent la vie à tout le monde organique représenté par l'immense multitude des formes qui peuplent aujourd'hui la surface de la terre. Ce n'est pas sans raison que les anciens philosophes de la Nature, ainsi que nous l'avons vu, ont considéré les animaux comme étant dans un certain sens les parasites du monde végétal. Les carnivores, il est vrai, se nourrissent de matières animales, mais cette nourriture animale dérive des herbivores, et de la sorte les carnivores dépendent aussi du règne végétal. Mais le monde végétal ne saurait exister sans l'action de la lumière. Les rayons solaires fournissent l'excitant grâce auquel les corps chlorophylliens des cellules végétales dédoublent l'acide carbonique de l'air en

carbone et oxygène, et produisent synthétiquement aux dépens du carbone uni à l'eau puisée par les racines, la première substance organique, le premier produit d'assimilation, l'amidon. Bien plus, les rayons solaires donnent aussi l'impulsion pour la formation de la matière colorante verte de la chlorophylle elle-même, comme cela résulte du fait que les graines que l'on fait germer dans l'obscurité se développent en une petite plante blanche ou jaune pâle, qui à la vérité croît bien un certain temps aux dépens des matières de réserve accumulées dans la graine, mais ne verdit que par son exposition à la lumière. Et c'est seulement lorsqu'elle a verdi, que la plante est en état de dédoubler l'acide carbonique et de former de l'amidon. Ainsi la formation du premier produit organique, duquel dérivent toutes les autres substances, est l'effet de l'excitant lumineux des rayons solaires.

Cette action de la lumière solaire sur l'assimilation n'appartient pas en égale mesure à tous les rayons du spectre. Comme nous l'avons déjà vu à un autre endroit (voir p. 245), ce sont les rayons rouges qui, à égale intensité lumineuse, exercent la plus grande influence.

Parmi les effets de la lumière que l'on peut percevoir objectivement sur les cellules de la rétine dans l'œil de l'homme et des animaux, on ne sait pas encore jusqu'ici d'une manière certaine pour la plupart d'entre eux, s'ils reposent sur l'excitation directe des cellules elles-mêmes ou sur leur irritation réflexe par l'intermédiaire du système nerveux; cependant, les cellules de la rétine doivent éprouver des modifications de leurs échanges, puisque nous en ressentons subjectivement les effets comme sensations de couleurs dans le système nerveux central auquel l'irritation est transmise par les nerfs optiques, et que nous les reconnaissons objectivement sur d'autres hommes ou chez les animaux aux mouvements que l'excitant lumineux provoque par l'intermédiaire des centres nerveux.

En ce qui concerne les effets de la lumière sur les *changements de forme*, nous n'avons encore jusqu'ici aucune donnée qui appelle l'attention.

Par contre nous connaissons de nombreux exemples de son action sur les *échanges d'énergie*, surtout sur les phénomènes de mouvements.

Dans l'eau douce de certains étangs ou mares, caché au milieu du limon et du sable, un lourd rhizopode, analogue à une amibe, le *Pelomyxa*, se traîne languissamment dans l'ombre. Le corps protoplasmique nu et grumeleux de cet être remarquable qu'il n'est pas rare de voir atteindre presque 2 millimètres de diamètre, contient à côté d'un grand nombre de noyaux arrondis une multitude de petits grains de sable et de particules de limon, de telle sorte qu'il paraît complètement opaque. Les mouvements du *Pelomyxa* sont exactement ceux d'une amibe. Cette goutte de protoplasma émet çà et là, le plus souvent par saccades, un pseudopode plat, hyalin, faisant saillie sur le contour sombre du corps, et dans lequel la masse intérieure s'écoule avec ses noyaux, ses grains

de sable, etc. Ordinairement, lorsque le protiste est abandonné tranquillement à lui-même, il se produit après quelque temps, comme chez *Amœba limax* (voir p. 407 et fig. 158), une direction déterminée du mouvement de reptation, de telle sorte que le protoplasma s'écoule continuellement suivant une seule direction, et que le corps prend par là une forme allongée (fig. 185, A). Mais si pendant qu'il rampe, le *Pelomyxa* reçoit des excitations mécaniques par secousses, ou chimiques par addition de solutions salines, ou thermiques par l'échauffement, il se contracte aussitôt et revêt, comme toute masse protoplasmique nue, une forme sphérique (fig. 185, B). ENGELMANN (1) a pu établir que cet être original possède une irritabilité prononcée vis-à-vis de la lumière; lorsque *Pelomyxa* rampait tranquillement à l'obscurité sous sa forme allongée, un éclairage subit produisait le même effet qu'une excitation chimique, mécanique ou thermique. Le corps protoplasmique se

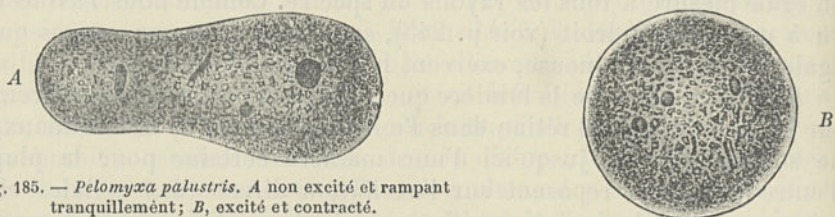


Fig. 185. — *Pelomyxa palustris*. A non excité et rampant tranquillement; B, excité et contracté.

contractait brusquement en boule et tout mouvement cessait, mais pour reprendre aussitôt dans l'ombre. Par contre, le passage lent et graduel de l'obscurité à la lumière n'exerçait aucune influence notable. Les masses protoplasmiques de beaucoup de Myxomycètes se comportent d'une façon tout à fait semblable; elles montrent également des phénomènes de contraction sous l'influence de l'excitant lumineux.

ENGELMANN, à qui nous devons beaucoup pour la physiologie des organismes unicellulaires, découvrit aussi une bactérie particulière d'une sensibilité extraordinaire vis-à-vis de l'excitant lumineux. Cette bactérie qu'ENGELMANN (1) nomma *Bacterium photometricum*, se meut vivement çà et là dans la goutte d'eau grâce aux battements du fouet vibratile que toute bactérie mobile porte à ses extrémités. Or, ce mouvement ne dure que tant que la bactérie est exposée à l'action de la lumière. Lorsqu'elle est portée au contraire dans l'obscurité, ses mouvements cessent peu à peu et elle devient immobile. Mais dès que la lumière vient à agir de nouveau, le mouvement reprend, et ENGELMANN, au moyen d'un spectroscope put établir que ce sont les rayons orangés et ultra-rouges qui possèdent plus particulièrement cette action excitante sur le mouvement des bactéries.

(1) ENGELMANN : *Ueber Reizung contractilen Protoplasmas durch plötzliche Beleuchtung*. Dans : Pflüger's Archiv, vol. XIX, 1879.

(1) ENGELMANN : *Bacterium photometricum. Ein Beitrag zur vergleichenden Physiologie des Licht- und Farbensinns*. Dans : Pflüger's Archiv, vol. XXX.

De même, parmi les infusoires ciliés qui, en général, jusqu'ici ne se sont pas montrés irritables par la lumière, on trouve aussi des représentants isolés dont les mouvements vibratiles sont excités par les rayons lumineux. Nous avons déjà eu l'occasion de citer (p. 426) le *Pleuronema chrysalis* qui à l'état de repos se tient immobile dans l'eau sans mouvoir ses longs cils saltatoires, et n'exécute que de temps à autre un brusque saut par un battement soudain de ces cils. Lorsque ces

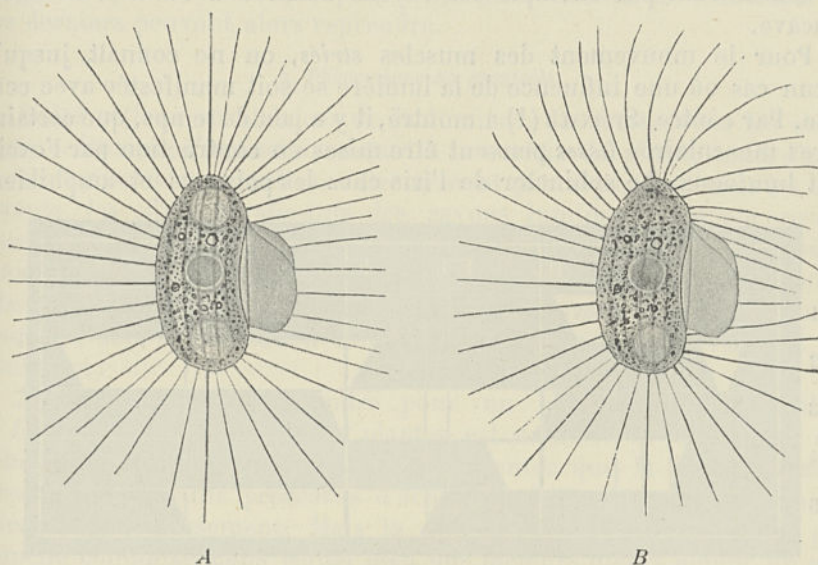


Fig. 186. — *Pleuronema chrysalis*. A, non excité et au repos; B, excité et en train de sauter par le battement de ses cils.

petits infusoires qu'on observe ordinairement réunis en grand nombre, se tiennent immobiles à un endroit du porte-objet, on peut déjà y provoquer un mouvement de saut à la lumière du jour ordinaire, en enlevant le diaphragme du microscope, et ce mouvement se répète très souvent si le diaphragme n'est pas remis en place (1). Comme une troupe de puces irritées, ces cellules ciliées se mettent à sauter impétueusement et pêle-mêle, jusqu'à ce qu'elles aient été mises de nouveau à l'ombre. Toutefois, le battement des cils ne survient pas au moment même où la lumière vient les frapper, mais seulement après un stade d'excitation latente, qui dure environ 1 ou 2 secondes. Par l'interposition, entre la source lumineuse et la platine du microscope, de verres et liquides colorés dont la transparence pour des rayons de longueur d'onde parfaitement déterminés a été établie préalablement par l'analyse spectrale (fig. 187), on peut se convaincre facilement que ce n'est

(1) VERWORN : *Psycho-physiologische Protistenstudien. Experimentelle Untersuchungen*. Nachschrift. Iéna, 1889.

pas une action thermique de la lumière qui se traduit par ce mouvement de saut, mais que ce sont précisément les rayons bleus et violets, c'est-à-dire les moins actifs au point de vue thermique, qui provoquent le plus fortement cette excitation. Sans doute, on peut obtenir aussi la même action au moyen des rayons calorifiques, mais il ne suffit pas alors de la lumière ordinaire du jour et il faut pour déterminer un mouvement de saut recourir à une lumière solaire de grande intensité, en concentrant par exemple les rayons solaires à l'aide d'un miroir concave.

Pour le mouvement des muscles *striés*, on ne connaît jusqu'ici aucun cas où une influence de la lumière se soit manifestée avec certitude. Par contre, STEINACH (1) a montré, il y a peu de temps, que certaines fibres musculaires *lisses* peuvent être mises en contraction par l'excitant lumineux. Le sphincter de l'iris chez les poissons et amphibiens,

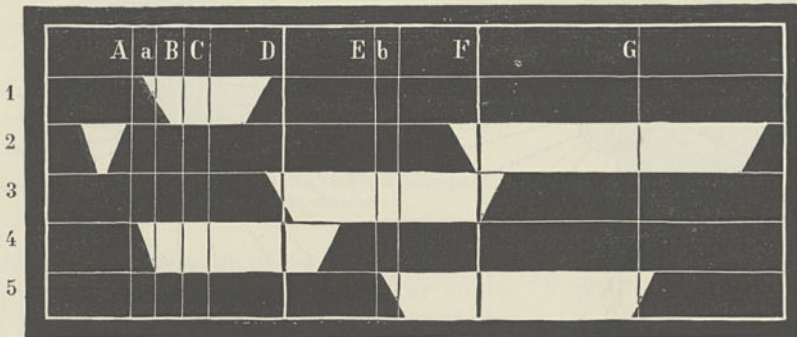


Fig. 187. — Spectres donnés par différents milieux. 1, Spectre d'un verre rouge; 2, Spectre d'un verre de cobalt; 3, Spectre d'un verre vert; 4, Spectre d'une solution de bichromate de potassium; 5, Spectre d'une solution d'oxyde de cuivre ammoniacale.

muscle qui rétrécit la pupille par sa contraction, est composé, ainsi que le trouva STEINACH, de fibres musculaires lisses qui contiennent un pigment brun. Ces fibres musculaires lisses sont excitées directement par la lumière sans intermédiaire du système nerveux central, comme cela ressort du fait que même le muscle excisé peut encore se contracter sous l'influence de la lumière.

De même que les mouvements de contraction sont, dans beaucoup de cas, provoqués par l'excitant lumineux, le mouvement des Diatomées peut aussi, dans un certain sens, être influencé par la lumière. Comme l'a trouvé ENGELMANN (2), les mouvements caractéristiques des diatomées cessent lorsqu'on place ces algues dans l'obscurité et à l'abri de l'oxygène; mais ils reprennent, aussitôt qu'on fait agir de nouveau

(1) E. STEINACH : *Untersuchungen zur vergleichenden Physiologie der Iris*. Dans : Pflüger's Archiv, vol. LII, 1892.

(2) ENGELMANN : *Ueber Licht- und Farbenperception niederster Organismen*. Dans : Pflüger's Archiv, vol. XXIX.

la lumière. Ce phénomène, ENGELMANN l'a montré, doit être rapporté à ce que, dans un espace confiné, l'oxygène nécessaire aux mouvements des diatomées est bientôt consommé. Si donc ces algues se trouvent à l'obscurité, leurs mouvements s'arrêtent bientôt; mais si elles sont portées à la lumière, elles dédoublent, au moyen de leur matière colorante jaune voisine de la chlorophylle, l'acide carbonique en carbone et oxygène, et produisent elles-mêmes de cette façon l'oxygène qui est nécessaire pour leurs mouvements, de telle sorte que ces derniers peuvent alors reprendre.

b. Phénomènes de paralysie.

Si les actions excitatrices de la lumière, du moins dans les conditions ordinaires d'intensité existant à la surface du globe, sont, d'après nos connaissances actuelles, extrêmement peu répandues chez les êtres vivants, les effets paralysants des rayons lumineux sont encore bien plus rares. Même les quelques phénomènes de paralysie causés par la lumière que nous connaissons, ne doivent encore être acceptés comme tels qu'avec une grande circonspection, car, n'ayant été que peu étudiés jusqu'ici, leur signification comme phénomènes de paralysie est très douteuse.

Ainsi, on pourrait prendre pour un phénomène de paralysie le fait que la croissance des plantes est moindre à la lumière qu'à l'obscurité, et, par exemple, se représenter que la lumière enraye directement certains processus d'échanges de matière qui sont nécessaires à l'accroissement. Mais la croissance des plantes est un phénomène complexe dans lequel bien des facteurs divers jouent un rôle, et, comme SACHS (1) l'a déjà fait ressortir, il n'est pas encore possible actuellement de se rendre compte jusqu'à quel point la lumière intervient comme telle dans la réalisation de ce complexe de phénomènes.

On pourrait voir un autre effet paralysant de la lumière dans l'influence qu'elle exerce sur la production de lumière de beaucoup d'animaux marins phosphorescents. Ainsi on a souvent cité le fait que des animaux pélagiques, comme Cténophores, Siphonophores, etc., transportés de la lumière à l'obscurité, ne luisent pas et n'acquièrent qu'après un séjour d'une certaine durée dans l'obscurité, la propriété de réagir aux excitants par une production de lumière, d'abord faible et plus tard plus intense. La phosphorescence de ces organismes paraît donc être paralysée sous l'influence de la lumière, et comme les noctiluques unicellulaires se comporteraient de même, nous ne pourrions pas admettre qu'il s'agit ici d'une action secondaire de la lumière qui serait seulement transmise par les organes des sens et le système nerveux central; toutefois, dans ce cas aussi, l'action paralysante de la

(1) JULIUS SACHS : *Ueber den Einfluss der Lufttemperatur und des Tageslichts auf die stündlichen und täglichen Aenderungen des Längenwachstums der Internodien*. Dans : *Arbeiten des botanischen Instituts in Würzburg*, vol. I.

lumière est encore très incertaine, car si le phénomène en question a été observé par plusieurs auteurs, il n'a cependant encore jamais été étudié jusqu'ici.

Comme on ne connaît guère d'autres actions paralysantes de ce genre, la question de savoir si la lumière est capable de provoquer des phénomènes de paralysie, doit provisoirement encore rester en suspens.

5. Actions des excitants électriques.

L'excitant électrique se présente sous beaucoup de rapports avec des caractères spéciaux vis-à-vis des autres qualités d'excitants. D'une part dans la Nature l'excitant électrique n'arrive en contact avec les organismes vivants que dans des cas exceptionnels, ce qui, autrement, ne se rencontre encore que pour un certain nombre d'excitants chimiques. Mais d'autre part, il possède toutes sortes de propriétés qui rendent son application à la substance vivante tout particulièrement facile et commode. L'excitant électrique se laisse graduer en intensité aussi commodément qu'aucun autre et avec une finesse qui répond aux plus grandes exigences. En outre pour la durée, il se laisse limiter dans son application de toutes les manières que l'on veut. Ces grands avantages qui ont atteint leur plus haute importance pratique dans la méthode ingénieusement développée des excitations électriques, ont fait que l'on emploie presque exclusivement ce genre d'excitant dans la physiologie spéciale des animaux vertébrés, partout où il s'agit de recherches concernant les actions d'excitation sur des organes déterminés. C'est ainsi que, dans la physiologie spéciale des vertébrés, l'excitant électrique est devenu l'excitant prépondérant, l'excitant « par excellence ».

Des différentes méthodes de production de l'électricité (frottement, influence, contact, induction), nous employons exclusivement en physiologie pour les excitations le courant galvanique obtenu par contact ou induction, parce que celui-ci offre les plus grands avantages par sa constance et sa sûreté, par la commodité de son maniement et de son application, par la facilité avec laquelle il se laisse graduer en intensité et en durée. Mais comme la méthode des excitations galvaniques est parvenue à un degré extrême de complication et de délicatesse, il convient de décrire tout d'abord rapidement quelques-uns des principaux appareils qu'elle emploie.

Ainsi que nous l'avons déjà vu à un autre endroit (voir page 295), une tension électrique prend naissance lorsque nous plongeons par l'une de leurs extrémités dans un liquide faiblement acidulé, deux lames de métaux de différente nature ou de certains autres corps. Par exemple une lame de cuivre et une lame de zinc plongeant par leurs extrémités inférieures dans un vase contenant de l'acide sulfurique dilué, tandis que leurs extrémités supérieures s'élèvent au-dessus du

niveau du liquide, voilà la forme la plus primitive d'un élément galvanique (fig. 188), dans lequel entre les deux extrémités libres du zinc et du cuivre, il existe une tension électrique de telle sorte que l'extrémité libre du cuivre se charge d'électricité positive et l'extrémité du zinc d'électricité négative. Si nous réunissons les deux extrémités libres des métaux par un conducteur, par exemple par un fil métallique, au moment où cette jonction est opérée, la tension électrique peut s'égaliser. Mais comme elle se reforme toujours de nouveau aux surfaces de contact des métaux avec le liquide, il en résulte une continuelle égalisation de la tension que nous désignons sous le nom de *courant galvanique constant*. La série continue du cuivre, du conducteur, du zinc, du liquide, du cuivre, forme, en quelque sorte, un cercle fermé dans lequel circule le courant. Ce courant galvanique a toujours la même direction; si nous considérons les extrémités des métaux qui se trouvent en dehors du liquide, il va du cuivre, pôle positif, au zinc, pôle négatif, à travers le conducteur. Dans le liquide, il est clair que c'est l'inverse: il revient du zinc au cuivre à travers le liquide. Mais comme par convention nous désignons toujours sous le nom de pôles positif et négatif les pôles qui se trouvent en dehors du liquide, toute confusion se trouve écartée: le cuivre est le pôle positif, le zinc, le pôle négatif ou, comme nous le disons aussi pour exprimer la direction du courant, *le cuivre (+) est l'anode, le zinc (—) la cathode*.

Cette forme de l'élément galvanique primitif, telle qu'elle est réalisée au fond, avec une légère modification, dans le très fort élément à l'acide chromique où charbon et zinc plongent dans de l'acide chromique étendu, cette forme est dans beaucoup de cas inutilisable. Si par exemple on laisse le circuit fermé pendant longtemps, c'est-à-dire si l'on n'interrompt pas de longtemps la liaison métallique entre les extrémités des deux métaux, ou, comme on dit, si l'on n'« ouvre » pas le courant, on trouve qu'au bout d'un certain temps celui-ci n'est plus aussi fort qu'au début. Cela tient à ce qu'aux deux extrémités des métaux plongeant dans le liquide se sont formées et accumulées par décomposition électrolytique certaines substances, dites produits de polarisation, qui de leur côté par contact avec le liquide donnent naissance à un courant galvanique: ce dernier est opposé au courant principal et l'affaiblit par conséquent de plus en plus. Pour empêcher la formation de ce « courant de polarisation » et pour conserver au courant principal une intensité aussi

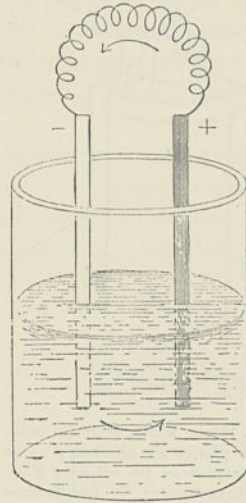


Fig. 188. — Élément galvanique. Les deux pôles libres zinc (—) et cuivre (+) sont reliés par un fil métallique, de manière à donner naissance à un courant dont la direction est indiquée par la flèche.

constante que possible, on a imaginé de faire plonger les deux métaux dans des liquides différents séparés par une paroi d'argile poreuse et composés de telle sorte qu'ils rendent immédiatement inactifs les produits de polarisation au moment même de leur formation. De la sorte, il ne peut plus se développer de courant polarisant et la force électromotrice de l'élément reste constante. De tels

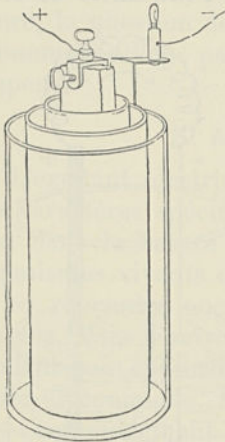


Fig. 189. — Élément de BUNSEN. La plaque de charbon (+) se trouve dans un cylindre d'argile contenant de l'acide azotique concentré. La plaque de zinc (-) de forme cylindrique entoure le cylindre d'argile et est contenue dans un vase avec de l'acide sulfurique dilué.

« éléments constants » sont employés sous différentes formes. Les plus connus et les plus usités en physiologie sont l'élément DANIELL dans lequel le zinc plonge dans de l'acide sulfurique dilué et le cuivre dans une solution de sulfate de cuivre concentrée, l'élément de BUNSEN (fig. 189) dans lequel le zinc plonge dans de l'acide sulfurique dilué et le charbon (qui ici remplace le cuivre) dans de l'acide azotique concentré, et enfin l'élément de GROVE dans lequel le zinc plonge dans de l'acide sulfurique dilué et le platine (au lieu du cuivre) dans l'acide azotique concentré. Dans tous ces éléments, le pôle zinc est la cathode.

Avec ces éléments galvaniques, nous possédons maintenant des sources d'électricité dont nous pouvons à chaque instant dériver un courant le plus commodément du monde pour le porter là où nous en avons besoin. Pour exciter galvaniquement un objet quelconque, par exemple une préparation neuro-musculaire de

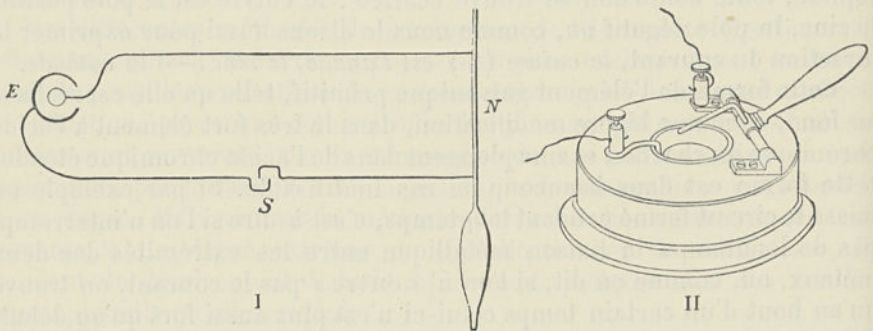


Fig. 190. — I, Circuit dérivé de l'élément E au nerf N d'une préparation neuro-musculaire. Dans le circuit se trouve la clef S; II, Levier-clef à mercure.

grenouille, il nous suffira donc de couper le fil qui relie les deux métaux de l'élément et d'intercaler la préparation entre ses deux extrémités; alors le courant circule à travers la préparation (fig. 190 I). Mais pour pouvoir interrompre et rétablir le courant avec plus de commodité et

aussi souvent qu'on le désire, et pour disposer à volonté de l'action de l'excitant sur la préparation, on interpose encore sur le trajet d'un des fils un « levier clef ». Cet appareil consiste en un godet de mercure enchâssé dans une plaque isolante d'ébonite; un des fils y plonge par son extrémité tandis que l'autre est en relation avec un petit levier que l'on peut à volonté faire plonger dans le mercure ou soulever au-dessus du godet; de la sorte la conduction métallique peut à chaque instant être établie ou interrompue, en d'autres termes, le courant peut être ouvert et fermé (fig. 190 II).

Si l'on doit faire agir pendant longtemps un courant sur une préparation, on ne doit pas appliquer les fils métalliques eux-mêmes comme électrodes sur le nerf ou muscle, etc., car autrement au contact du métal avec la préparation qui représente un conducteur humide, il

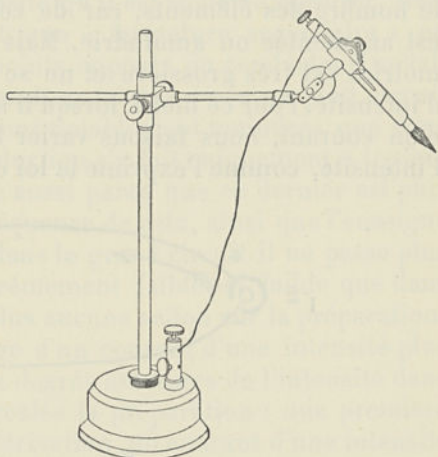


Fig. 191. — Electrode impolarisable. Sur un support mobile est fixé un tube de verre fermé par un bouton d'argile et rempli d'une solution concentrée de sulfate de zinc. Au bouchon d'argile est fixé un pinceau humide et dans la solution plonge une baguette de zinc à laquelle aboutit le fil métallique conducteur. Le nerf de la préparation est posé sur les pinceaux de deux électrodes semblables.

pourrait encore se former des courants polarisés, capables d'exciter la préparation elle-même et de troubler ainsi l'expérience. Pour éviter cet inconvénient on a donc construit des électrodes dites « impolarisables » qui, à l'endroit où elles prennent contact avec la préparation, ne peuvent développer aucun courant polarisé (voir p. 299). Sous sa forme la plus pratique, une électrode impolarisable consiste en un petit tube de verre fermé à sa partie inférieure par un bouchon d'argile plastique dans lequel est fixé un pinceau court et mou, tandis que la lumière du tube est remplie d'une solution concentrée de sulfate de zinc dans laquelle plonge une baguette de zinc reliée au fil conducteur (fig. 191). Ces électrodes sont fixées à des supports mobiles et peuvent être très facilement maniées et appliquées sur la préparation par la pointe de leurs pinceaux.

Maintenant que nous possédons dans les éléments galvaniques une source d'électricité en laquelle nous pouvons avoir confiance, il s'agit de pouvoir graduer l'intensité du courant obtenu aussi finement qu'on

le désire. A cet effet il convient que nous envisagions un peu attentivement la loi fondamentale qui formule les conditions d'intensité de l'électricité. C'est la loi de OHM qui dit que l'intensité d'un courant est proportionnelle à la force électromotrice de la source du courant et inversement proportionnelle aux résistances : $I = \frac{E}{R}$.

La force électromotrice dépend de la nature et du nombre des éléments. Pour beaucoup d'éléments la tension électromotrice est faible, pour d'autres elle est très forte; et si l'on accouple ensemble deux ou plusieurs éléments en reliant leurs pôles de nom contraire, on obtient un courant notablement plus fort qu'avec un seul élément. Par conséquent, d'après la loi d'OHM, le principal moyen pour renforcer ou affaiblir l'intensité I d'un courant, consistera à augmenter ou diminuer le nombre des éléments, car de cette façon la force électromotrice E est augmentée ou amoindrie. Mais cette graduation de la force électromotrice est très grossière et ne se prête pas à des variations délicates d'intensité. Pour ce motif, lorsqu'il s'agit de graduer finement l'intensité d'un courant, nous faisons varier le second facteur dont dépend aussi l'intensité, comme l'exprime la loi d'OHM, c'est-à-dire les résistances R .

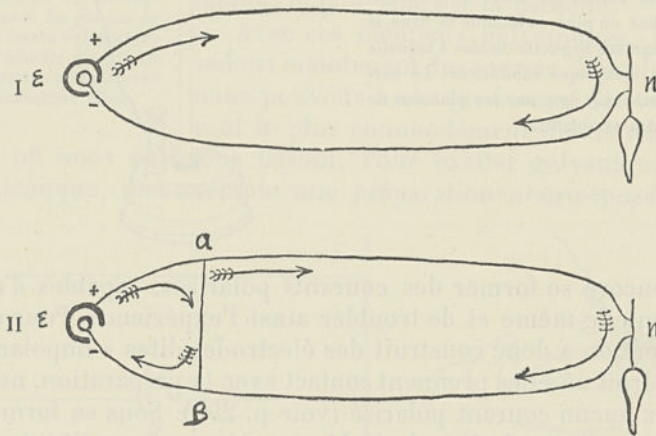


Fig. 192. — Principe des courants dérivés. I, Circuit simple; II, Circuit avec dérivation; E, Élément; N, Préparation neuro-musculaire; AB, Fermeture secondaire.

Les résistances sont de deux sortes : d'une part les résistances intérieures c'est-à-dire les résistances qui sont créées dans l'élément lui-même par le liquide, etc., — car le liquide est un mauvais conducteur de l'électricité; — d'autre part, les résistances extérieures qui sont situées en dehors de l'élément et dépendent de la nature, de la longueur et de la surface de section du conducteur. Ce sont principalement ces dernières que nous pouvons graduer de la façon la plus précise.

Les métaux sont de bons conducteurs; pour cette raison, nous

choisissons toujours comme conducteurs des fils métalliques et surtout des fils de cuivre. Leur résistance est d'autant plus faible qu'ils sont plus courts et que leur section transversale est plus grande. Pour augmenter la résistance et par là diminuer l'intensité du courant, nous avons donc à notre disposition un moyen de graduation très délicat et très simple : nous allongeons le conducteur et nous prenons des fils de très faible section.

Sur ces faits est basé un principe qui se trouve généralement appliqué dans les appareils construits pour la graduation de l'intensité d'un courant : c'est le principe de la *fermeture secondaire* ou *dérivation*. Si nous intercalons une préparation N dans le circuit d'un élément E (fig. 192, I), il passe à travers la préparation, bien qu'elle oppose une résistance considérable en sa qualité de conducteur humide, un courant galvanique d'une certaine intensité qu'il est facile de mesurer. Mais si nous établissons dans ce circuit une « fermeture secondaire » en reliant par un fil transversal deux points opposés du conducteur métallique, il en résulte que du grand circuit se trouve *dérivé* un petit circuit (E A B) dans lequel les résistances sont notablement moindres que dans le grand, d'un côté parce que la conduction s'y fait uniquement à travers un fil métallique, et d'un autre côté aussi parce que ce dernier est plus court que le grand circuit. La conséquence de cela, ainsi que l'enseigne simplement la loi d'OHM, c'est que dans le grand circuit il ne passe plus qu'un courant d'une intensité extrêmement faible, si faible que dans certaines circonstances il n'exerce plus aucune action sur la préparation, tandis que le petit circuit est le siège d'un courant d'une intensité plus considérable. Nous avons donc deux degrés extrêmes de l'intensité dans le grand circuit où se trouve intercalée la préparation : une première fois, lorsqu'il n'y a encore aucune dérivation, un courant d'une intensité notable; et une seconde fois, après l'établissement de la dérivation, un courant d'intensité extrêmement faible. Entre ces deux extrêmes, nous pouvons maintenant graduer l'intensité du courant de la manière la plus délicate, en augmentant successivement les résistances dans le fil de dérivation, jusqu'à ce que ce dernier ne conduise presque plus. Alors de nouveau le courant passera à peu près intégralement à travers le grand circuit et la préparation.

Du Bois-REYMOND a utilisé ce principe pour son *Rhéocorde*, appareil qui permet d'augmenter à volonté l'intensité d'un courant traversant une préparation par l'intercalation de résistances parfaitement mesurées dans un circuit de dérivation. Ici ce sont des fils minces de longueur déterminée qui servent de résistances et qui sont intercalés peu à peu dans le circuit. Cet appareil (fig. 193) consiste essentiellement en un épais ruban de laiton interrompu de distance en distance dans sa continuité, de façon à représenter, à proprement parler, une série de blocs métalliques indépendants, mais qui peuvent être tous réunis de nouveau en une bande continue par l'interposition de chevilles métalliques dans

leurs interstices. En outre, chacun de ces blocs de laiton est en relation avec le bloc voisin par un fil très fin d'une longueur déterminée, et sur le fil qui réunit les deux premiers blocs, est interposé un pont métallique mobile qui glisse d'un bout à l'autre, de telle sorte que la portion de fil qui réunit les deux premiers blocs peut être raccourcie à volonté par le mouvement de ce curseur ou être totalement désintercalée.

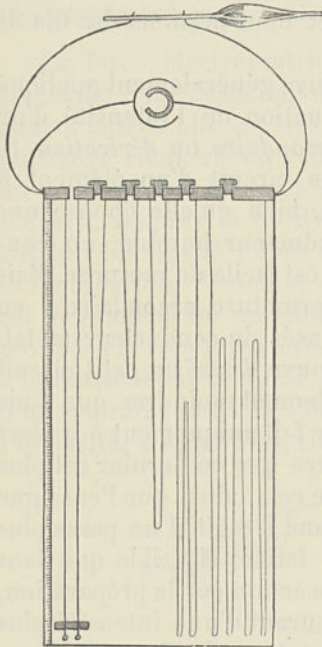


Fig. 193.
Rhéocorde de DU BOIS-REYMOND.

passé à travers la préparation, en augmentant les résistances dans le circuit dérivé ; dans ce but, nous repoussons tout d'abord de plus en plus le curseur mobile de manière que le courant ait à parcourir une portion de plus en plus grande du premier fil du rhéocorde, laquelle se mesure sur une échelle graduée ; mais en outre nous pouvons augmenter encore les résistances en retirant aussi peu à peu les chevilles engagées entre les blocs métalliques. La conséquence en est que le courant doit parcourir en fin de compte dans la dérivation tous les fils du rhéocorde, lesquels en raison de leur minceur et de leur longueur offrent une résistance très considérable. Or, plus les résistances augmentent dans le circuit dérivé, plus l'intensité du courant s'accroît dans le circuit de la préparation, et comme les résistances sont exactement mesurées, on peut ainsi graduer de la manière la plus délicate, l'intensité du courant qui traverse la préparation.

Il nous reste encore à indiquer les moyens qui servent à faire agir sur une préparation des courants d'une durée extrêmement courte, instantanée, et qui en outre permettent de produire ces courants ins-

Tout cet appareil est intercalé comme dérivation dans le circuit où se trouve la préparation, de telle sorte que les deux rhéophores partant de la source du courant, aboutissent à la bande de laiton, et qu'il parte de là deux autres fils allant à la préparation. Si maintenant toutes les chevilles unissantes sont introduites entre les blocs de manière à en faire une bande continue, nous sommes en présence du même cas que dans la figure 192. Il passe donc ainsi par le petit circuit un courant de forte intensité, parce que là il n'y a que peu de résistance, tandis que le grand circuit n'est traversé que par un courant très faible, car ici la préparation offre une résistance considérable.

Mais nous pouvons maintenant au moyen de notre appareil renforcer de la manière la plus simple le courant qui

tantantés en une succession rapide et rythmique. Ces moyens nous sont fournis par les phénomènes d'induction. Il suffira que nous rappelions brièvement les lois des courants induits.

Soit un fil conducteur enroulé en spirale dans le voisinage duquel, mais sans le toucher, se trouve un second fil également en spirale, et faisons passer à travers le premier, dit « circuit primaire », un courant constant (fig. 194). Au moment de la fermeture de ce courant primaire, il se produit également un courant dans le « circuit ou spirale secondaire ». Ce courant d'induction est d'une durée extrêmement courte; il se forme seulement au moment de la fermeture du courant primaire pour cesser aussitôt après. Tant que le courant passe dans le circuit primaire, il n'existe plus le moindre courant dans le circuit secondaire. Par contre, il se forme de nouveau un bref courant d'induction dans la

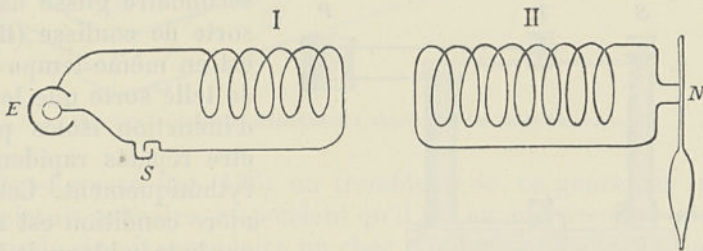


Fig. 194. — I, spirale primaire; E, élément; S, clef; II, spirale secondaire; N, préparation.

spirale secondaire, aussitôt que l'on ouvre le courant primaire. Ce n'est donc qu'au moment de la fermeture et de l'ouverture du courant primaire que naît le courant d'induction. Mais le courant induit de fermeture est sous certains rapports entièrement différent du courant induit d'ouverture. Tandis que le courant induit de fermeture a une direction opposée à celle du courant primaire, le courant induit d'ouverture est dirigé dans le même sens que ce dernier.

Ce fait est important, car il nous explique en même temps une autre différence entre le choc de fermeture et le choc d'ouverture. Lorsque par exemple le courant est fermé dans la spirale primaire, il induit non seulement dans la spirale secondaire, mais aussi dans les tours de sa propre spirale un courant dirigé en sens contraire, et cet « extra-courant » qui lui est opposé, enraye le grossissement du courant primaire jusqu'à ce que ce dernier ait atteint le degré d'intensité auquel cesse l'action d'induction. Mais il en est autrement à l'ouverture du courant primaire, car l'extra-courant qui naît alors dans les tours de la spirale primaire est dirigé dans le même sens que lui. Une différence essentielle se fait donc aussi remarquer dans la spirale secondaire entre le choc d'induction de fermeture et le choc d'induction de rupture, en ce que dans le choc de fermeture la tension électrique s'équilibre progressivement à cause de la lenteur du grossissement du

courant primaire, tandis que cet équilibre est atteint brusquement dans le choc de rupture. Par conséquent lorsqu'il y a lieu de faire agir sur un objet vivant un courant d'une grande soudaineté, nous devons employer exclusivement le choc induit d'ouverture.

Quant à l'intensité des chocs d'induction, on les gradue par la distance que l'on met entre la spirale primaire et la spirale secondaire. Pour une plus grande distance, l'intensité est plus faible; elle est plus forte pour une distance moindre et elle atteint son maximum lorsque la bobine secondaire, que l'on choisit toujours un peu plus grande, entoure complètement la bobine primaire.

Un appareil de cette sorte pour l'obtention des courants d'induction, est le « chariot » de DU BOIS-REYMOND qui fait partie de l'outillage le plus indispensable au physiologiste. Cet appareil, dans lequel la bobine

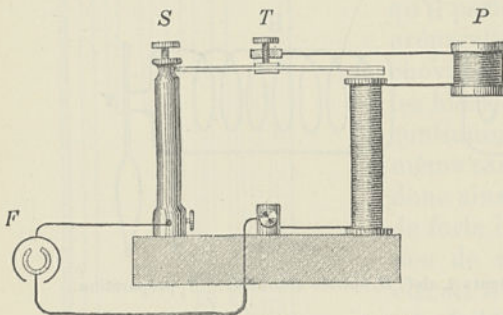


Fig. 195. — Trembleur de NEEF ou de WAGNER.

secondaire glisse dans une sorte de coulisse (fig. 196) est en même temps disposé de telle sorte que les chocs d'induction isolés puissent être répétés rapidement et rythmiquement. Cette dernière condition est réalisée par le trembleur de NEEF ou de WAGNER (fig. 195) qui repose sur le principe suivant. On sait qu'un courant

galvanique a la propriété de transformer en aimant un barreau de fer doux pendant toute la durée de son passage. Lorsque le courant est ouvert, l'aimantation du fer doux cesse aussi immédiatement. Dans le trembleur de NEEF, nous avons alors une colonne de laiton S qui porte un ressort étendu horizontalement. Ce ressort à l'extrémité duquel se trouve fixé un petit marteau de fer doux, touche dans sa position de repos une vis d'arrêt T, laquelle est reliée à un fil P qui s'enroule en spirales autour d'un barreau de fer doux situé verticalement au-dessous du marteau à ressort, et se termine dans une deuxième petite colonne de laiton. Les deux colonnes de laiton portent des vis de pression pour fixer les fils conducteurs de l'élément E. A la fermeture du courant galvanique, voici alors ce qui se passe. Le courant entre par la colonne de laiton S, passe par le ressort et de là, à la vis T, puis traverse la bobine de fil P et suit le fil qui s'enroule autour du barreau de fer doux, pour parvenir à la deuxième petite colonne de laiton, d'où il retourne à l'élément. Le résultat en est que le barreau de fer doux s'aimante et attire le marteau situé au-dessus de lui. Par là le contact du ressort avec la vis T est supprimé. Mais par la suppression de ce contact, le courant est rompu; par suite, l'aimantation cesse aussi dans le barreau de fer doux et le marteau se redresse rapidement, grâce à l'élasticité du

ressort. Le ressort reprend alors contact avec la vis T et le courant est de nouveau fermé.

Ainsi par cette ingénieuse disposition, tant que l'élément reste intercalé, le courant est continuellement fermé et ouvert par la succession rapide et rythmique des mouvements du trembleur. Dans le chariot

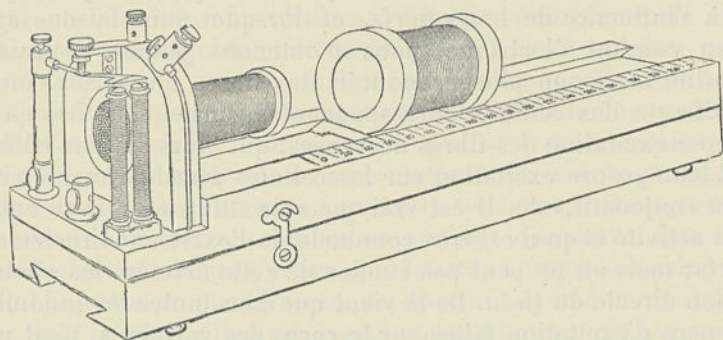


Fig. 196. — Appareil d'induction à chariot de DU BOIS-REYMOND.

de DU BOIS-REYMOND (fig. 196) un trembleur de ce genre est intercalé dans le circuit primaire, et pendant qu'il est en mouvement nous obtenons dans le circuit secondaire un choc d'induction à chaque ouverture et à chaque fermeture, de sorte qu'il se produit une succession rapide de courants induits qui est propre à tétaniser une préparation par des excitations rapides et intermittentes.

C'est au génie inventif de DU BOIS-REYMOND que nous devons la construction de la plupart de ces appareils; ce physiologiste a fondé ainsi une méthode qui est et qui restera indispensable pour beaucoup de branches de la physiologie.

Après cette excursion dans le domaine de la technique, passons maintenant aux effets que l'excitant galvanique exerce sur la substance vivante.

a. — Phénomènes d'excitation.

C'est un fait remarquable que l'excitation électrique, bien qu'elle fasse partie des manipulations les plus habituelles de la physiologie, n'ait cependant été presque exclusivement employée que pour les fibres nerveuses et musculaires, et seulement incidemment pour les cellules végétales et les organismes uni-cellulaires. Ce phénomène dépend étroitement du développement limité de notre science en tant que physiologie des organes des animaux vertébrés. En se limitant aux organes des animaux supérieurs, comme chez ces derniers presque tous les tissus sont sous la dépendance du système nerveux, il va de soi, et même dans la plupart des cas il est inévitable, que l'excitation des différents tissus ne se fasse qu'indirectement par l'intermédiaire de leurs

nerfs, puisque l'on peut à peine dans les excitations écarter la participation des fibres nerveuses si richement ramifiées entre les cellules des tissus. Ce n'est que pour les muscles que nous avons dans le curare, ce poison si curieux des Indiens d'Amérique, un moyen d'écarter complètement l'action du système nerveux. Par contre les cellules des glandes, des muqueuses, du tissu conjonctif ne peuvent pas être soustraites à l'influence de leurs nerfs, et lorsque nous faisons agir sur elles un courant électrique, nous n'obtenons jamais en raison de l'irritabilité beaucoup plus prononcée des fibres nerveuses, une excitation directe des cellules correspondantes, mais toujours en même temps une excitation des fibres nerveuses, qui alors de leur côté transportent leur propre excitation sur les cellules glandulaires, les cellules du tissu conjonctif, etc. Il est vrai que cela suffit pour faire entrer un tissu en activité et qu'il est très commode de l'exciter indirectement par ses nerfs; mais on ne peut pas étudier de cette manière les effets d'une excitation directe du tissu. De là vient que dans toutes les innombrables expériences d'excitation faites sur le corps des vertébrés, c'est presque toujours uniquement de l'excitation des nerfs et des muscles qu'il s'agit.

Cette circonstance a conduit en physiologie à toutes sortes d'idées erronées sur les effets de l'excitation galvanique. En se limitant principalement à l'excitation du muscle soit directe, soit indirecte par ses nerfs, on s'est habitué à considérer la secousse musculaire comme l'expression de l'excitation dans le muscle. Sans doute cela était juste. Mais ce qui ne l'était pas, c'était la pensée plus ou moins claire qu'une excitation n'existe que là où une secousse apparaît, et que lorsqu'il ne se montre aucune contraction il n'existe non plus aucune excitation. Cette conception a entraîné beaucoup d'erreurs qui encore aujourd'hui ne sont pas complètement écartées. Ainsi c'est une opinion défendue encore actuellement par une partie des physiologistes, que seules les *variations* d'intensité du courant galvanique agiraient comme excitant, et encore uniquement lorsqu'elles se produisent avec une certaine rapidité; en d'autres termes que seules l'augmentation ou la diminution de l'intensité du courant s'opérant avec une certaine rapidité, détermineraient des effets d'excitation, mais qu'un courant d'intensité constante ou un courant n'augmentant ou diminuant que très graduellement en intensité, ne provoquerait aucune excitation. On croyait devoir tirer cette conclusion des phénomènes suivants.

Lorsqu'on fait passer un courant constant à travers un muscle ou dans son nerf, le muscle ne se contracte qu'au moment de la fermeture, c'est-à-dire au moment où l'intensité du courant augmente brusquement, puis se relâche aussitôt et demeure en extension pendant toute la durée du passage du courant, jusqu'au moment de l'ouverture où il exécute une deuxième secousse, parce que l'intensité du courant tombe alors tout à coup. En outre, si l'on fait passer à travers la prépa-

ration un courant d'abord trop faible pour produire une excitation et qu'on en renforce alors l'intensité d'une manière lente et graduelle, on peut de cette façon soumettre la préparation à un courant très fort sans que le muscle exécute la moindre secousse. Si par contre on fait agir soudainement un courant de cette intensité sur la préparation, celle-ci exécute une énergique contraction à la fermeture. De même, dans l'action des courants induits, nous observons toujours une plus forte secousse au choc d'ouverture qu'au choc de fermeture, parce qu'ainsi que nous l'avons vu, pour le premier la tension électrique s'égalise beaucoup plus rapidement que pour le second. Ces phénomènes et d'autres semblables conduisirent à cette notion que seule une certaine rapidité de variation du courant agit comme excitant, et non le passage même d'un courant constant, et on eut même la tendance à transporter aussi cette notion sur le terrain des autres qualités d'excitant. Que l'on soit tombé dans cette erreur, c'est ce qui est très compréhensible, puisque pour établir cette proposition, on ne disposait que d'un seul objet, le muscle, dont la contraction est le seul phénomène visible qui représente l'excitation. Une investigation plus délicate a cependant montré que le muscle pendant le passage d'un courant constant entre dans un état particulier, que DU BOIS-REYMOND a désigné sous le nom d'*electrotonus*, état dans lequel son excitabilité est modifiée d'une façon caractéristique. On sait aussi depuis longtemps que par l'application de courants un peu forts, le muscle ne reprend pas complètement sa longueur après la fermeture du courant, mais qu'il persiste dans un état de légère « contracture » pendant toute la durée du passage du courant; mais pour ces faits, de même que pour divers autres qui tendent à prouver que le muscle peut être en excitation sans présenter une secousse soudaine ou une contraction durable, on s'est efforcé à grand-peine de leur donner une autre interprétation. Si l'on ne s'en était pas tenu exclusivement au muscle ou au nerf, si l'on avait utilisé d'autres objets d'étude, comme par exemple les organismes unicellulaires, chez lesquels on rencontre une expression plus variée des excitations, et porté la question sur le terrain de la physiologie comparée, on aurait probablement évité l'erreur de croire que seules les variations d'intensité du courant et non le courant lui-même agissent comme excitant.

L'étude de l'excitation galvanique limitée au muscle et au nerf a conduit encore à une autre conception erronée qui est la loi générale de l'excitation polaire de la substance vivante par le courant constant. *Lorsqu'on fait passer un courant constant à travers un objet vivant, on voit que tous les points de l'espace parcouru par le courant ne sont pas excités simultanément, mais que l'excitation naît primitivement au point d'entrée et de sortie du courant, par conséquent à l'anode et à la cathode, pour s'étendre de là secondairement à tout l'objet. L'anode et la cathode sont donc les seuls points où le courant agit directement comme excitant.* Mais quand l'anode ou quand la cathode est le point de départ de

l'excitation, voilà ce qui est soumis à une règle parfaitement déterminée, et cette règle trouve son expression dans la *loi de l'excitation polaire*.

Lorsqu'on fait passer un courant constant à travers un nerf moteur, le nerf est excité à la cathode au moment de la fermeture, et de là l'excitation se propage tout le long du nerf jusqu'au muscle qui alors donne une secousse. Par contre, lors de l'ouverture du courant, l'excitation du nerf se produit à l'anode, d'où elle se transporte jusqu'au muscle qui se contracte. Cette loi de l'excitation polaire du nerf a été établie par PFLÜGER (1) dès 1859. On peut en contrôler l'exactitude de différentes manières et le mieux par l'expérience suivante. On fait passer un courant constant à travers le nerf d'une préparation neuromusculaire suivant différentes directions, une fois en direction descendante, c'est-à-dire de telle sorte que l'anode soit située vers l'extrémité libre du nerf et la cathode près du muscle, et une autre fois en direction ascendante, c'est-à-dire en sens inverse, de manière que l'anode soit au voisinage du muscle et la cathode à l'extrémité du nerf; puis on enregistre dans les deux cas la secousse du muscle avec le myographe (voir p. 403, fig. 154). Alors on trouve, d'après la longueur de la période d'excitation latente, qu'à la fermeture du courant descendant le muscle se contracte plus tôt qu'à la fermeture du courant ascendant; que par contre à l'ouverture, c'est l'inverse qui a lieu, et que précisément la différence dans le temps perdu égale la durée du transport de l'excitation dans la portion de nerf intrapolaire. Il ressort de là que l'excitation doit partir de la cathode à la fermeture, de l'anode à l'ouverture. Cette loi de l'excitation polaire fut aussitôt reconnue par V. BEZOLD (2), comme valable pour le muscle strié, et ENGELMANN (3) montra qu'elle s'applique aussi au muscle lisse. Puis, lorsque des recherches ultérieures, particulièrement celles de BIEDERMANN (4), eurent fourni encore nombre de nouvelles preuves en faveur de cette loi, on admit tacitement que toute substance vivante, en général, de même que le nerf et le muscle, serait excitée par le courant galvanique à la cathode au moment de la fermeture et à l'anode au moment de l'ouverture. Mais ici apparut de nouveau combien l'étude limitée au nerf et au muscle est propre à conduire à des erreurs, qui pourraient être évitées par des recherches de physiologie comparée, car l'investigation étendue à d'autres formes de substance vivante, et en particulier aux cellules à vie libre les plus variées, a montré que la loi de l'excitation polaire ne possède point du tout une portée générale sur la matière vivante. Comme les phénomènes qui s'y rapportent chez les organismes unicellulaires nous fournissent en même temps un exemple remarquable de ce fait que ce ne sont pas unique-

(1) PFLÜGER : *Untersuchungen über die Physiologie des Electrotonus*. Berlin, 1859.

(2) BEZOLD : *Untersuchung über die elektrische Erregung der Nerven und Muskeln*. Leipzig, 1861.

(3) ENGELMANN : *Beiträge zur allgemeinen Muskel- und Nervenphysiologie*. Dans : Pflüger's Archiv, vol. III.

(4) W. BIEDERMANN : *Beiträge zur allgemeinen Nerven- und Muskelphysiologie*. Dans : Sitzungsberichte der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften, III^e partie, Vienne, 1879, 1883, 1884, 1885.

ment les variations du courant constant qui produisent l'excitation, mais bien aussi ce courant lui-même pendant toute la durée de son passage, nous allons ici pénétrer encore un peu plus avant dans ce sujet.

Déjà, en 1864, KÜHNE (1) fit cette observation particulière que l'*Actinosphaerium Eichhornii* (fig. 198) obéit à une loi d'excitation s'écartant complètement de la loi ordinaire. Mais pendant plus de vingt ans l'observation de KÜHNE resta isolée et sans attirer l'attention. Ce n'est que lorsqu'on découvrit certains autres effets du courant galvanique, la « galvanotaxie », que cette observation fut alors appréciée à sa valeur et confirmée par des méthodes plus parfaites. A cela se joignit toute une série de cellules à vie libre qui suivent une loi d'excitation polaire s'écartant de diverses manières de celle des nerfs et des muscles (2).

Pour instituer sous le microscope des expériences d'excitation galvanique avec des électrodes impolarisables, l'appareil le plus pratique est un porte-objet (fig. 197), sur lequel deux bandes d'argile poreuse,

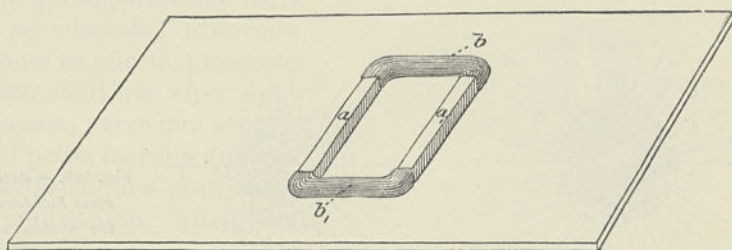


Fig. 197. — Porte-objet avec cellule pour l'excitation galvanique des objets microscopiques. *a* et *a'*, bandelettes d'argile calcinée; *b* et *b'*, bordures isolantes en ciment qui, avec les bandelettes d'argile, limitent une cellule dans laquelle sont placés les objets.

comme celle qui entre dans la construction de l'élément galvanique, sont collées parallèlement à côté l'une de l'autre (*a* et *a*) et sont reliées à leurs extrémités (*b* et *b*) par un petit rempart de ciment isolant (colophane et cire), de manière à limiter ainsi une petite cupule dans laquelle on puisse loger une goutte d'eau avec les objets d'expérience. On applique les pinces des électrodes impolarisables sur les deux bandes d'argile parallèles. A l'aide de ce petit dispositif, on réussit à faire traverser les objets microscopiques par un courant à peu près parallèle et à observer simultanément sous le microscope les effets de l'excitation. Si l'on excite de cette façon l'*actinosphaerium*, lorsque ses pseudopodes implantés sur son corps sphérique s'étendent tout droit comme des rayons, on constate qu'au moment de la fermeture du courant, les pseudopodes, qui sont allongés dans la direction de l'anode et de la cathode, présentent des phénomènes de contraction, c'est-à-dire que leur protoplasma se pelotonne en petits globules et en petits fuseaux, et afflue vers

(1) W. KÜHNE : *Untersuchungen über das Protoplasma und die Contractilität*. Leipzig, 1864.

(2) VERWORN : *Die polare Erregung der Protisten durch den galvanischen Strom*. Dans : Pflüger's Archiv, vol. XLV, 1889.

le corps cellulaire (fig. 198). Par contre, les pseudopodes qui sont étendus perpendiculairement à la direction du courant, restent au repos. *Il se produit donc au moment de la fermeture du courant une excitation de contraction à l'anode et à la cathode.* De ces deux excitations, c'est celle de l'anode qui est la plus forte. Le même fait se remarque aussi pendant le passage du courant constant. Les phénomènes d'excitation à la cathode disparaissent progressivement après la fermeture, et là les pseudopodes reprennent leur aspect uni, tandis que du côté de l'anode l'excitation persiste, tant que le courant reste fermé. Cela se manifeste dans la marche ultérieure des phénomènes de contraction. Le protoplasma se rétracte de plus en plus vers le corps cellulaire du côté de l'anode et bientôt les pseudopodes sont complètement retirés. Alors la contraction apparaît sur le corps lui-même; le protoplasma des cloisons des vacuoles se rétracte de plus en plus vers l'intérieur, les vacuoles éclatent, et le protoplasma lui-même se détruit en partie et met ses

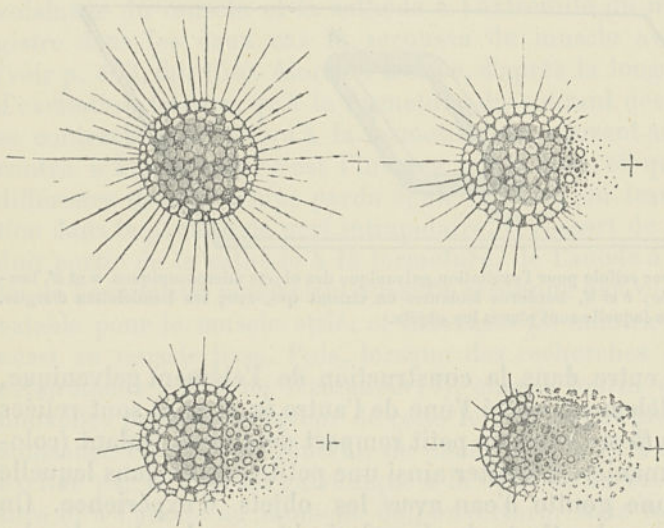


Fig. 198. — *Actinosphaerium Eichhornii* à quatre stades successifs d'excitation polaire, par un courant constant. Le protoplasma se décompose à partir de l'anode.

granules en liberté. Ce processus de destruction et de fonte persiste tant que le courant passe, mais il diminue un peu et graduellement d'intensité. *Il ne peut donc rester aucun doute que le courant constant produise aussi une excitation pendant tout le temps de son passage.* Par contre, au moment de l'ouverture du courant, le processus de fonte du protoplasma cesse aussi immédiatement à l'anode. En revanche, apparaissent alors à la cathode de légers phénomènes d'excitation, consistant en ce que les pseudopodes y montrent de nouveau des phénomènes de contraction et rassemblent leur protoplasma en globules et en petits fuseaux. Mais cet effet cesse peu à peu au bout de quelque temps et n'aboutit pas le plus souvent à une rétraction complète des pseudopodes. Si on n'ouvre pas le courant, le corps de l'*actinosphaerium* se détruit de plus en plus

à partir de l'anode, mais à la longue et de plus en plus lentement, jusqu'à ce qu'enfin la décomposition s'arrête complètement, si on n'a fait agir qu'un courant faible. Si, par contre, le courant est fort, la destruction progresse rapidement jusqu'à ce que tout le corps soit réduit à un amas de granules dépourvu de la vie. *L'actinosphærium* est donc excité et se contracte à l'anode et à la cathode lors de la fermeture du courant constant, et à la cathode seulement au moment de l'ouverture du courant,

Beaucoup de rhizopodes marins se comportent absolument de la même façon que l'*Actinosphærium*, par exemple : *Orbitolites*, *Amphistegina* (fig. 199), etc. A la fermeture du courant ils sont fortement excités à l'anode, faiblement à la cathode, phénomène qui apparaît sur leurs longs pseudopodes filiformes dans toute sa pureté, et encore plus nettement que chez *Actinosphærium*, parce que les globules et petits fuseaux qui sont si caractéristiques pour toute forte contraction, atteignent ici sur ces filaments pseudopodiques, et aux deux pôles, un développement particulièrement remarquable (1).

En faisant passer un courant constant à travers des cellules épithéliales à cils vibratiles d'animaux vertébrés, KRAFT (2) vit pareillement qu'à

la fermeture du courant, le mouvement vibratile s'accélérait aux deux pôles. Il ne put parvenir à aucun résultat définitif sur l'action polaire de l'ouverture du courant. Enfin LOEB (3) a trouvé récemment que chez l'*Amblystoma* (espèce de batracien urodèle d'Amérique) les glandes de la peau sont excitées à l'anode par la fermeture du courant, de sorte qu'il se produit au voisinage de ce pôle une sécrétion blanchâtre, quelle que soit d'ailleurs la direction du courant qui traverse le corps.

Pelomyxa (voir p. 444), se comporte un peu autrement, mais aussi

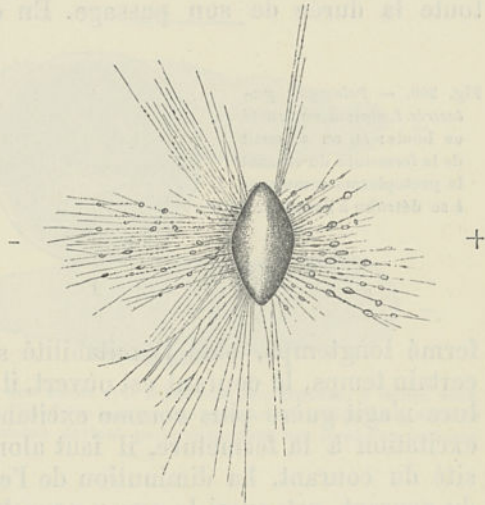


Fig. 199. — *Amphistegina lessonii* (voy. fig. 170, page 420).

La carapace calcaire de forme lenticulaire repose sur son rebord tranchant, et au travers de son ouverture dirigée vers le fond, émet de tous côtés des pseudopodes filiformes sur lesquels on peut voir nettement une excitation de contraction très forte à l'anode, un peu plus faible à la cathode.

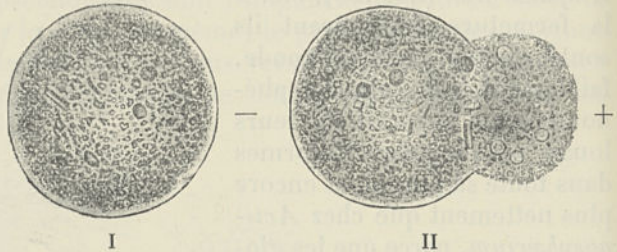
(1) VERWORN : *Untersuchungen über die polare Erregung der lebendigen Substanz durch den constanten Strom*. III. Mittheilung. Dans : *Pflüger's Archiv für die ges. Physiol.*, vol. LXII, 1896.

(2) H. KRAFT : *Zur Physiologie des Flimmerepithels bei Wirbelthieren*. Dans : *Pflüger's Arch.*, vol. XLVII, 1890.

(3) J. LOEB : *Zur Theorie des Galvanotropismus*. III. *Ueber die polare Erregung der Hautärüsen von Amblystoma durch den constanten Strom*. Dans : *Pflüger's Archiv*, vol. LXV, 1896.

d'une façon qui s'écarte de celle du muscle. Lorsqu'on excite ce grumeau protoplasmique par un courant galvanique constant, au moment de la fermeture, on voit se produire uniquement à l'anode une contraction soudaine, analogue à une secousse bientôt suivie d'une destruction du protoplasma du même côté (fig. 200). A l'ouverture du courant, le même phénomène se passe du côté de la cathode, tandis que la fonte du protoplasma s'arrête aussitôt à l'anode. Mais si on laisse le courant fermé plus longtemps, le corps finit par se décomposer peu à peu à partir de l'anode en une masse granuleuse. *Pelomyxa* montre donc également que le courant constant agit aussi comme excitant pendant toute la durée de son passage. En outre, plus le courant demeure

Fig. 200. — *Pelomyxa palustris*. I, normal, contracté en boule; II, au moment de la fermeture du courant le protoplasma commence à se détruire à l'anode.



fermé longtemps, plus l'excitabilité s'affaiblit. Lorsque, au bout d'un certain temps, le courant est ouvert, il arrive fréquemment que l'ouverture n'agit guère plus comme excitant, et pour obtenir une nouvelle excitation à la fermeture, il faut alors renforcer notablement l'intensité du courant. La diminution de l'excitabilité, par action prolongée du courant, est aussi la cause pour laquelle chez l'*actinosphærium*, le processus de fonte du protoplasma décroît de plus en plus en intensité, bien que le courant qui le traverse conserve la même force. *L'irritabilité de la substance vivante s'affaiblit donc par l'action prolongée d'un excitant.* La loi d'excitation pour *Pelomyxa* est, par conséquent, la suivante : *Pelomyxa est excité et se contracte à l'anode lors de la fermeture, à la cathode lors de l'ouverture du courant.*

Une autre forme d'excitation polaire, et qui est peut-être plus intéressante encore, nous est fournie par l'*amæba proteus* (1). Lorsqu'on lance un courant constant à travers le corps de l'amibe dont les pseudopodes sont étalés en différentes directions, on le voit prendre aussitôt la forme typique de l'*amæba limax*, c'est-à-dire une forme allongée dans laquelle le protoplasma s'écoule suivant une seule direction, de telle sorte que tout le corps représente en quelque sorte un seul pseudopode épais et de grandes dimensions. En même temps on remarque que le corps, ainsi étiré en long, subit une excitation de contraction à l'anode, car, en ce point, se développent les vacuoles caractéristiques de BÜTSCHLI

(1) VERWORN : *Die polare Erregung der lebendigen Substanz durch den constanten Strom.* V. Mittheilung. Dans : Pflüger's Archiv für die gesammte Physiologie, vol. LXV, 1896.

dans le protoplasma, et ce dernier se rétracte fortement à partir de l'anode, tandis qu'à la cathode, au contraire, il se produit une excitation d'expansion, car ici le protoplasma s'étale en un large lobe, en face de ce pôle. Ces phénomènes se voient avec le plus de netteté, lorsqu'on renverse brusquement la direction du courant, de sorte que la cathode prenne la place de ce qui était auparavant l'anode et inversement (fig. 201).

LUDLOFF (1) a démontré depuis peu sur *Paramœcium* des phénomènes d'excitation tout à fait analogues. A la fermeture du courant, les phénomènes de contraction apparaissent ici aussi à l'anode et se manifestent

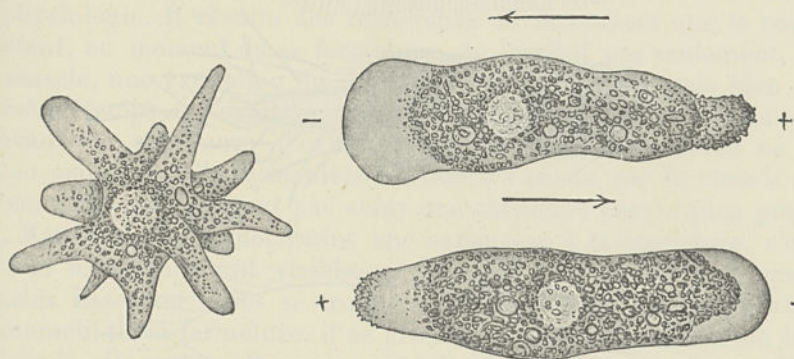


Fig. 201. — *Amaba proteus*. A gauche individu non excité avec nombreux pseudopodes, à droite deux individus excités par le courant galvanique. A l'anode se montre une contraction typique, à la cathode une forte expansion du protoplasma; ce phénomène devient particulièrement net lorsqu'on renverse le courant.

tout d'abord par une modification de la forme extérieure du corps; avec un courant fort, l'extrémité du corps dirigée du côté de l'anode, se resserre en forme de pointe et exprime le liquide de ses trichocystes, de sorte qu'elle s'entoure de filaments formés par les stries rayonnées du liquide coagulé (fig. 202 B).

Mais l'excitation polaire se manifeste d'une manière beaucoup plus caractéristique sur le mouvement des cils vibratiles. Les cils sont, en effet, excités en sens contraire aux deux pôles du corps: ceux qui sont situés du côté de l'anode subissent une excitation de contraction, car ils battent plus fortement du côté de l'extrémité postérieure du corps; ceux qui sont situés du côté de la cathode présentent une excitation d'expansion, car ils oscillent plus fortement vers l'extrémité antérieure du corps, et cela d'ailleurs, quelle que soit la position du corps par rapport à la direction du courant (fig. 202 C). *Nous voyons donc que pour l'Amibe comme pour la Paramécie la fermeture du courant produit aux deux pôles des effets d'excitation opposés, une contraction à l'anode, une expansion à la cathode.*

(1) LUDLOFF: *Untersuchungen über den Galvanotropismus*. Dans: *Pflüg. Arch.*, vol. LIX, 1895.

Mais même pour le muscle, ainsi que nous l'ont montré en particulier les récentes recherches de BIEDERMANN (1) sur les muscles lisses et striés, les actions polaires du courant galvanique sont en réalité encore plus complexes que ne l'indique la loi d'excitation, dans la forme où elle a été exprimée jusqu'ici. Il nous faut bien spécifier ici la notion

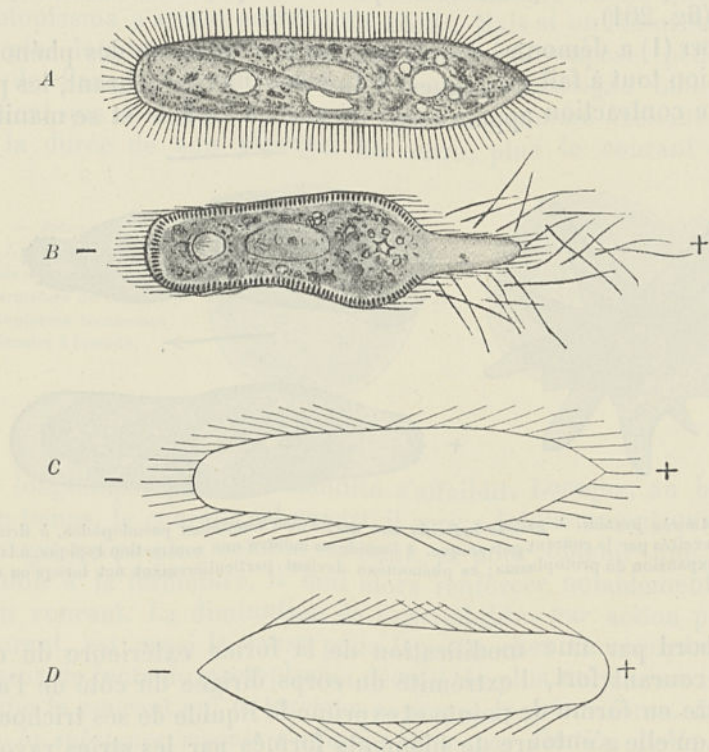


Fig. 202. — *Paramacium aurelia*, phénomènes d'excitation polaire. A, individu non excité. B, action d'un courant fort : l'extrémité anodique s'est resserrée en un prolongement caudiforme et a expulsé le contenu de ses trichocystes. C, position de battement des cils vibratiles (on n'a figuré que le contour du corps) : à l'anode les cils sont plus fortement incurvés vers l'extrémité postérieure et effilée du corps, à la cathode ils le sont davantage vers l'extrémité antérieure, mousse. D, le même pour une direction inverse du corps. D'après LUDLOFF.

« d'excitation » et ne pas l'appliquer seulement, comme cela est arrivé jusqu'à présent, à l'augmentation des processus qui, pour les substances contractiles, se manifestent dans la phase de *contraction*, mais bien aussi aux processus qui se manifestent dans la *phase d'expansion*. Il est tout à fait inadmissible de considérer l'expansion (relâchement) comme un phénomène de paralysie, ainsi que cela arrive fréquemment,

(1) W. BIEDERMANN : *Zur Physiologie der glatten Muskeln*. Dans : Pflüger's Arch., vol. XLVI, 1890. — Du même : *Zur Lehre von der elektrischen Erregung quergestreifter Muskeln*. Dans : Pflüger's Archiv, vol. XLVII, 1890.

car au fond l'expansion présente aussi un *renforcement* de certains processus vitaux, de même que la contraction.

Mais puisque le renforcement d'un processus vital normal représente une excitation et nullement une paralysie, nous avons alors le même droit d'appliquer la notion d'excitation aux phénomènes d'expansion comme aux phénomènes de contraction. Une paralysie, au contraire, est un affaiblissement ou une suspension complète de quelque phénomène vital, par exemple l'état de narcose. Il est nécessaire de bien distinguer l'une de l'autre ces deux notions du relâchement et de la paralysie, dont la confusion a conduit à bien des erreurs et idées fausses en physiologie. Il résulte des recherches de BIEDERMANN que le courant constant, au moment de sa fermeture, ne produit pas seulement, dans un muscle, une excitation de contraction à la cathode, mais bien aussi en même temps une excitation d'expansion à l'anode. Sur un muscle se trouvant au maximum d'extension, l'excitation d'expansion ne peut pas se manifester d'une manière sensible à l'anode, car le muscle complètement étendu ne peut pas subir une extension encore plus prononcée. Mais que l'anode détermine une expansion à la fermeture, c'est ce qui est immédiatement visible, si l'on fait agir l'excitation sur des muscles lisses ou striés se trouvant à l'état de contraction partielle. Au moment de la fermeture, il se produit aussitôt une expansion locale à l'anode. De même BIEDERMANN put établir sur le muscle cardiaque qu'inversement à l'ouverture, outre l'excitation de contraction à l'anode, il apparaît aussi une excitation d'expansion à la cathode. Il ressort de là le fait intéressant qu'à l'ouverture, les effets qui se manifestent aux deux pôles sont opposés à ceux de la fermeture.

Les phénomènes présentés par les nerfs ont une analogie complète avec les précédents. Pour les nerfs, en effet, nous avons aussi deux effets opposés aux deux pôles. C'est ce qui se manifeste par les modifications de l'excitabilité, qui se produisent aux pôles lorsque le nerf est traversé par un courant galvanique. Des excitations portées sur de tels nerfs qui se trouvent en état « électrotonique », ont montré qu'à la fermeture du courant, l'excitabilité est élevée au-dessus de la normale à la cathode, abaissée au contraire à l'anode, et que ce rapport se renverse complètement à l'ouverture du courant, de telle sorte que, pendant quelques instants encore après l'ouverture, on observe une augmentation d'excitabilité à l'anode et une diminution à la cathode. *Nous avons donc à la cathode et à l'anode des processus opposés au moment de la fermeture, processus qui subissent une inversion aux deux pôles au moment de l'ouverture.* Des recherches ultérieures devront nous apprendre s'il peut se rencontrer chez maintes cellules à vie libre des rapports semblables entre les actions d'ouverture et de fermeture d'une part, et celles des deux pôles d'autre part. Mais que cette opposition telle qu'elle existe pour le muscle et le nerf, ne puisse être généralisée à toute la matière vivante, c'est ce que montre simplement le fait que, par exemple, chez

Actinosphærium, *Orbitolites*, *Amphistegina*, il n'existe aucun contraste dans les actions des deux pôles à la fermeture, et qu'il n'apparaît plutôt ici qu'une excitation de contraction aussi bien à l'anode qu'à la cathode.

Si nous récapitulons brièvement les résultats de nos expériences sur les actions polaires du courant galvanique, nous pouvons dire seulement que les effets primaires du courant constant sont localisés au point d'entrée (anode) et au point de sortie (cathode) de la substance vivante, mais que la nature des actions d'excitation est très variable pour les différentes formes de substance vivante à la cathode et à l'anode, lors de la fermeture et de l'ouverture du courant, et que par conséquent on ne peut formuler aucune loi d'excitation polaire ayant une portée générale sur toute la matière vivante.

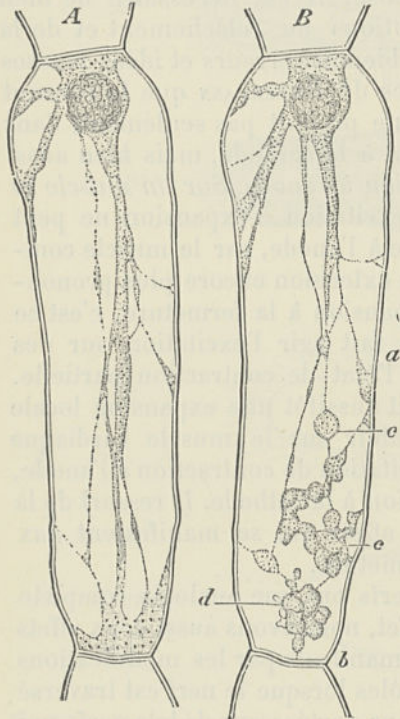


Fig. 203. — *Tradescantia virginica*. Une cellule des poils staminaux. A, non excitée, B excitée par un courant d'induction. En a, b, c, d le protoplasma est ramassé en boules et en grumeaux. D'après KÜHNE.

Laissons maintenant de côté les actions polaires du courant galvanique, et pour finir, envisageons encore les différentes sortes de phénomènes d'excitation que produit l'excitant électrique. Nous nous sommes déjà occupés de ses effets sur les substances contractiles. Mais étudions encore d'un peu plus près les substances contractiles ou pour mieux dire les substances vivantes dont la contractilité se manifeste extérieurement dans les phénomènes de mouvement.

Les effets d'expansion de l'excitation galvanique sont le plus souvent à l'arrière-plan, et nous avons déjà vu que ce n'est que dans certains cas qu'il est possible d'en observer l'apparition.

Par contre, les effets de contraction se font partout remarquer. Nous avons déjà vu pour l'*Actinosphærium* et l'*Amphistegina* les phénomènes typiques de la contraction du protoplasma dans la formation de petits amas globuleux et fusiformes le long des pseudopodes irrités. Sous l'influence de quelques chocs d'induction, ainsi que l'ont montré GOLUBEV (1) et ENGELMANN (2), les amibes et les leucocytes rentrent leurs pseudopodes et prennent la forme sphérique. Le protoplasma des cellules végétales,

(1) GOLUBEV : *Ueber die Erscheinungen, welche elektrische Schläge an den sogenannten farblosen Bestandtheilen des Blutes hervorbringen*. Dans : *Sitzungsber. d. Wiener Akad.*, LVII, 1868.

(2) ENGELMANN : *Beiträge zur Physiologie des Protoplasma*. Dans : *Pflüg. Arch.*, vol. II, 1869.

ainsi que KÜHNE (1) l'a démontré sur les cellules des poils staminaux de *Tradescantia virginica*, est de même excité par des fermetures et ouvertures répétées du courant constant ou par quelques chocs d'induction ; sous cette influence, il se rassemble en boules, aspect qui est caractéristique aussi pour l'excitation des masses protoplasmiques nues, et cette action peut être limitée par l'application localisée de l'excitant.

L'activité des cils vibratiles, comme ENGELMANN (2) et plus récemment KRAFT (3) l'ont observé sur les épithéliums vibratiles, est considérablement renforcée par le courant galvanique : l'influence de ce dernier porte particulièrement sur la fréquence et l'amplitude des oscillations du cil et par là sur l'effet utile du battement. Sur les fouets vibratiles des Flagellates, on peut aussi observer l'action stimulante de l'excitant électrique, par exemple chez *Peranema*, dont le fouet exécute régulièrement et rythmiques, et tragique battement, par exemple sous induction. Pour les myoïdes des

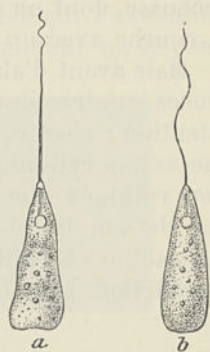
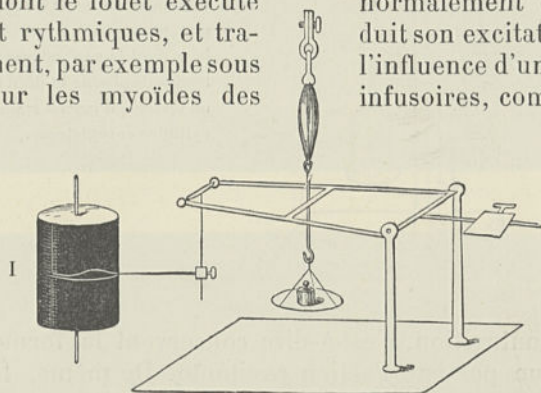


Fig. 204. — *Peranema*, infusoire flagellé. *a* nageant tranquillement, *b* excité par un choc d'induction.



II

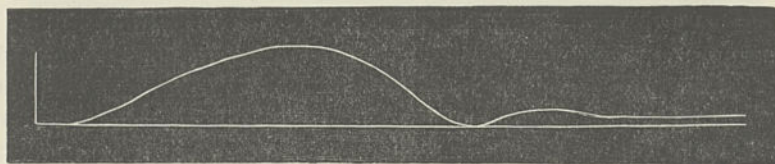


Fig. 205. — I, myographe. II, courbe de la secousse musculaire. D'après HELMHOLTZ. *a*, moment de l'excitation par un choc d'induction.

Vorticelles, puis pour les cellules musculaires lisses, enfin pour les fibres musculaires striées, l'irritation produite par une unique et brève

(1) KÜHNE : *Untersuchungen über das Protoplasma und die Contractilität*. Leipzig, 1864.

(2) ENGELMANN : *Physiologie der Protoplasma- und Flimmerbewegung*. Dans : Hermann's Handbuch der Physiologie, vol. I, 1879.

(3) H. KRAFT : *Zur Physiologie des Flimmerepithels bei Wirbelthieren*. Dans : Pflüger's Arch., vol. XLVII, 1890.

excitation électrique, soit un choc d'induction, se manifeste par une secousse, dont on peut, pour les muscles striés du squelette, enregistrer la courbe avec un myographe (fig. 205).

Mais avant d'abandonner l'étude des effets d'excitation sur les substances contractiles, il y a encore une autre action qui mérite notre attention : c'est celle des excitants galvaniques répétés rapidement en succession rythmique. Nous avons, par exemple, dans les chocs d'induction rythmés que fournit l'appareil à chariot de DU BOIS-REYMOND par le jeu de son trembleur, un moyen pratique de porter une formation contractile en contraction durable, tétanique. Sous l'influence de chocs d'induction se succédant rythmiquement, une *amibe*, un *leucocyte*

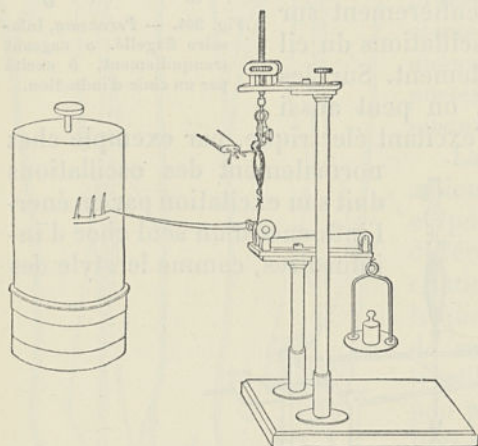
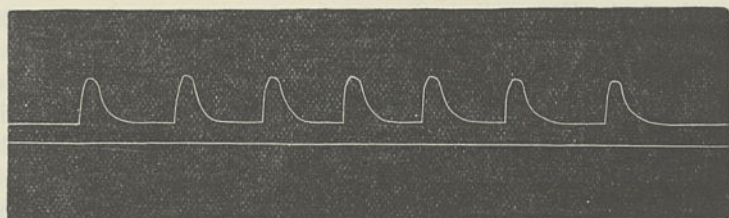


Fig. 206. — Appareil inscripteur de la contraction musculaire. Au support est fixée une pince une préparation neuromusculaire dont le nerf est excité par deux électrodes de platine et dont le muscle actionne un levier qui inscrit son mouvement sur un cylindre enregistreur.

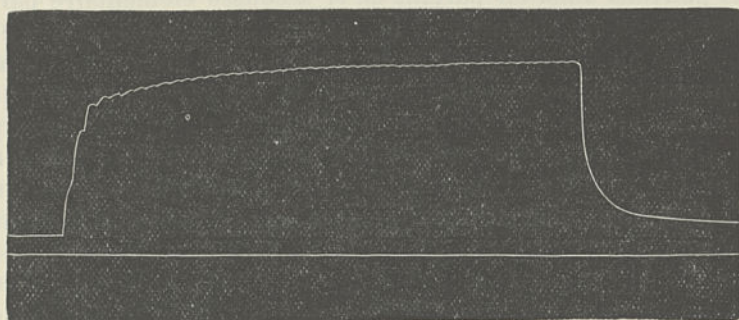
demeurent en contraction, c'est-à-dire conservent la forme sphérique, tout le temps que persiste l'action excitante. De même, le muscle se maintient en contraction durable sous l'influence d'un courant d'induction interrompu rythmiquement. En outre, le muscle nous fournit l'occasion la plus favorable d'analyser le mode de formation du tétanos et de nous convaincre, bien mieux qu'avec l'excitation mécanique, que la contraction tétanique est formée de secousses isolées discontinues, mais qui se succèdent si rapidement qu'entre chaque contraction séparée, le muscle n'a pas le temps de s'allonger.

Pour étudier les détails de la contraction tétanique, nous nous servons d'un myographe (fig. 206) dont le style inscripteur inscrit le mouvement du muscle sous la forme d'une courbe sur un cylindre enregistreur. Si nous excitions le muscle par un seul choc d'induction, d'intensité moyenne, de manière qu'il n'exécute qu'une seule secousse, modérée, nous obtenons alors une courbe de la secousse dont la ligne ascendante représente la phase de contraction, et la ligne descendante, la phase d'expansion (fig. 207 I).

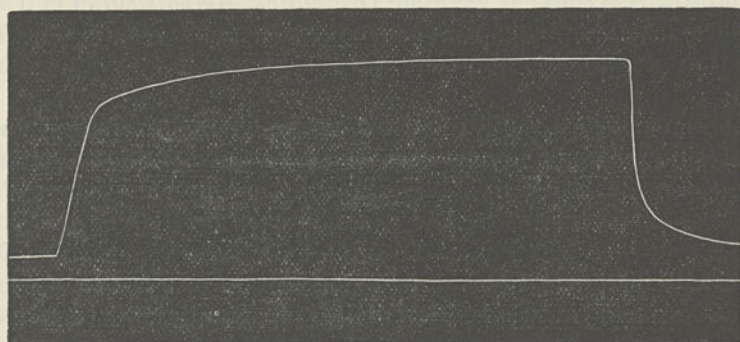
Mais faisons agir maintenant sur le muscle plusieurs chocs d'induction successifs et à des intervalles réguliers, de manière que l'excitation suivante tombe toujours sur le muscle, juste au moment où il com-



I



II



III

Fig. 207. — Tracés myographiques du gastrocnémien de la grenouille. I, secousses isolées, provoquées par les chocs espacés d'un courant induit d'ouverture. II, Tétanos imparfait provoqué par des chocs d'induction se succédant rapidement. III, Tétanos parfait produit par des chocs d'induction se succédant très rapidement.

mence à s'allonger; nous voyons alors que les premières secousses se *superposent*, c'est-à-dire que le raccourcissement du muscle augmente à chaque secousse successive, comme si le degré de raccourcissement que le muscle présentait à la secousse précédente, correspondait au point de

repos à partir duquel s'opère le raccourcissement de la secousse suivante. Ainsi le raccourcissement s'effectue en gradins pour chaque excitation successive jusqu'à une hauteur déterminée à laquelle il se maintient alors, mais tout en laissant cependant encore distinctement reconnaître des oscillations régulières s'inscrivant entre chaque excitation (fig. 207 II). Mais si enfin nous faisons agir sur le muscle des chocs d'induction se succédant très rapidement, comme il s'en forme dans la spirale secondaire par le jeu du trembleur de NEEF, alors l'effet de chaque excitation séparée ne peut plus être distingué comme tel, et nous obtenons une courbe unie, qui s'élève assez brusquement, puis se maintient à la même hauteur, suivant une ligne droite, si l'excitation n'est pas prolongée trop longtemps (fig. 207, III).

Nous pouvons ainsi en partant de la secousse élémentaire parfaitement formée, et en augmentant la rapidité de succession des excitations, arriver au tétanos parfait en passant par toutes les formes de transition du tétanos imparfait, et par là fournir la preuve que le tétanos est en réalité une contraction discontinue. Or, de même que le tétanos obtenu artificiellement, toutes les contractions d'une certaine durée qui s'accomplissent dans notre corps sous l'influence du système nerveux sont aussi discontinues; ce sont simplement des phénomènes composés de secousses élémentaires se succédant rapidement.

Enfin n'oublions pas de mentionner qu'il y a des formes de substance vivante qui ne sont nullement influencées par les chocs d'induction, soit isolés, soit en succession lente ou rapide, quelque intenses qu'ils puissent être. Tels sont par exemple *Orbitolites*, *Amphistegina* et d'autres rhizopodes marins. Leur protoplasma exige pour réagir une durée d'excitation plus longue que celle qui est donnée par le choc d'induction (1).

Examinons encore rapidement les autres effets d'excitation du courant galvanique. Nous voyons que l'excitant galvanique ne détermine pas seulement des effets de mouvement mécanique dans les substances contractiles, mais bien aussi par exemple chez les plantes qui, comme le *Mimosa*, se meuvent par modification de la turgescence cellulaire. Si l'on fait agir quelques chocs d'induction sur un mimosa se présentant avec ses branches et ses feuilles étalées, le résultat est le même que pour les excitations mécaniques : la plante abaisse aussitôt ses rameaux et replie ses folioles, suivant le mode typique que nous avons déjà décrit antérieurement.

Les excitations galvaniques amènent aussi la production d'autres formes d'énergie. Ainsi des mesures thermo-électriques précises ont montré que le muscle s'échauffe pendant son activité, quoique en très faible proportion, et qu'en général le dégagement de chaleur est en rapport inverse avec la production de travail.

(1) VERWORN : *Untersuchungen über die polare Erregung der lebendigen Substanz durch den constanten Strom*. III. Mittheilung. Dans : Pflüger's Archiv f. d. ges. Physiologie, vol. LXII, 1896.

Le muscle est aussi le siège d'une production d'électricité pendant la secousse causée par l'excitation galvanique, ainsi que cela résulte des explications que nous avons déjà données antérieurement, car entre chaque point en contraction et chaque point au repos du muscle il se développe une tension électrique, et cela de manière que le point contracté se comporte négativement vis-à-vis du point au repos. Par conséquent lorsqu'une onde de contraction parcourt un muscle au repos d'une extrémité à l'autre, on peut, dès le moment où elle débute, dériver des deux extrémités du muscle un « courant d'activité », puisque l'une des extrémités se trouve encore au repos lorsque l'autre commence à se contracter.

Enfin nous savons encore que l'excitation galvanique peut provoquer aussi le développement de lumière chez les animaux marins phosphorescents, tels que les *Radiolaires* et les *Noctiluques*.

Mais toutes ces formes de la production d'énergie doivent se rattacher à la fois à une excitation des échanges matériels : c'est ce qui est aisément compréhensible d'après nos considérations antérieures, et c'est ce qui nous est montré ici directement, surtout par le muscle dont la physiologie a été l'objet de tant de recherches. Le muscle qui entre en activité soutenue sous l'influence de n'importe quel excitant, consomme plus d'oxygène et produit plus d'acide carbonique que le muscle au repos; il consomme le glycogène qui se trouve en réserve dans son propre tissu, et sa réaction devient acide, de neutre ou alcaline qu'elle était pendant l'état de repos. Toutes ces modifications montrent de la manière la plus évidente que dans un muscle mis en activité par des excitants, il se produit une importante stimulation des échanges matériels.

b. — *Phénomènes de paralysie.*

A l'encontre des phénomènes d'excitation, les phénomènes de paralysie causés par les excitants électriques sont tout à fait à l'arrière-plan. Autant les phénomènes d'excitation engendrés par le courant galvanique, ont été jusqu'ici fréquemment étudiés et soumis à des recherches rigoureuses, autant les phénomènes de paralysie sont peu connus. Cependant il semble y avoir des cas dans lesquels le courant galvanique, — notamment par une action prolongée ou une très forte intensité, — est en état de déterminer des phénomènes de paralysie. Quoiqu'on soit tenté, il est vrai, de considérer, comme un phénomène de paralysie la diminution d'excitabilité du nerf qui apparaît à l'anode au moment de la fermeture d'un courant fort et à la cathode au moment de l'ouverture (et qui peut aller jusqu'à une incapacité complète de conduction de l'endroit correspondant, sans qu'il en résulte une véritable destruction), cependant c'est là une interprétation plus que douteuse et qui a besoin encore d'expériences plus approfondies dirigées spécialement sur ce point. Par contre pour le mouvement des cils vibratiles les recherches

d'ENGELMANN (1) et de KRAFT (2) nous ont fait connaître des phénomènes de paralysie causés par le courant galvanique qui paraissent bien devoir être légitimement considérés comme tels.

Les lamelles branchiales des moules sont revêtues d'un épithélium vibratile dont les cils, en raison de leur longueur, conviennent particulièrement pour l'observation du mouvement vibratile. Lorsque ENGELMANN excitait ces lamelles vibratiles au moyen d'un très fort choc d'induction, les cils s'arrêtaient en état de rigidité, absolument comme les cils des infusoires et des épithéliums vibratiles tombent en rigidité de chaleur sous l'action d'une excitation thermique un peu forte. Ils se recourbaient en crochet dans la direction de leur battement, cessaient leur mouvement et restaient fixés dans cette position, d'autant plus longtemps que le choc d'induction avait été plus fort.

Une observation analogue fut faite par KRAFT pour l'action longtemps prolongée du courant constant sur les épithéliums vibratiles des animaux vertébrés. Ici apparut tout d'abord aux deux pôles, puis, par propagation de l'excitation au tissu, dans tout l'espace intrapolaire, une accélération du battement des cils; mais celle-ci diminuait peu à peu pour une plus longue application du courant, et faisait place alors à une diminution de l'activité des cils allant jusqu'à l'arrêt complet dans tout l'espace intrapolaire. Il semble donc que nous ayons ici les mêmes processus que pour d'autres paralysies, par exemple celles qui sont produites par les agents chimiques, c'est-à-dire que l'excitant produise d'abord un stade d'excitation, puis, pour une action plus forte ou plus prolongée, une paralysie. Toutefois toutes ces conditions ont été encore trop peu étudiées pour permettre une interprétation définitive.

B. — Actions directrices de mouvement des excitations unilatérales.

Parmi les jouets de physique amusante qui dans les pays civilisés nous sont donnés pendant nos jeunes années, ceux qui se rapportent aux phénomènes du magnétisme exercent d'ordinaire une grande attraction sur l'esprit de l'enfant. Ces merveilleux phénomènes que l'aiguille aimantée, en toutes circonstances, se dirige toujours par une de ses extrémités vers le pôle nord de la terre, que les petits bateaux et animaux munis d'une pointe de fer, que l'enfant fait nager dans un baquet, suivent avec une immanquable sûreté et comme fascinés les plus légers mouvements de la baguette aimantée, que des limailles de fer répandues sur un papier se disposent suivant des courbes tout à fait

(1) ENGELMANN : *Physiologie der Protoplasma- und Flimmerbewegung*. Dans : Hermann's Handbuch der Physiologie, vol. I, 1879.

(2) H. KRAFT : *Zur Physiologie des Flimmerepithels bei Wirbelthieren*. Dans : Pflüger's Archiv, vol. XLVII, 1890.

caractéristiques sous l'influence d'un aimant placé au-dessous — tout cela nous a charmés au plus haut degré lorsque nous étions enfants. Les phénomènes magnétiques devaient aussi produire la même impression profonde sur la vive imagination des peuples de l'Orient qui, sous beaucoup de rapports, ont conservé encore maintenant certains traits du caractère de l'enfant. Parmi les contes aux couleurs et aux formes magnifiques de la trompeuse SCHEHERAZADE, les descriptions terrifiantes de la montagne aimantée, de l'effroi des navigateurs qui voient leur vaisseau, invinciblement attiré par une puissance invisible, se briser contre les parois abruptes de rochers d'airain, forment un tableau saisissant qui frappe toujours fortement l'imagination des enfants.

L'adulte, par suite de l'habitude, a perdu le sentiment de ce qu'il y a de mystérieux et de captivant dans ces phénomènes particuliers du magnétisme ; mais les anciennes sensations de notre enfance se ravivent de nouveau, quand nous trouvons transférées dans la nature vivante des actions analogues à celles que le magnétisme exerce sur l'aiguille aimantée, l'attraction et la répulsion comme effets des différents excitants, quand nous voyons que les excitations sont capables d'exercer sur les organismes une action telle que ceux-ci, suivant les circonstances, se rapprochent ou s'écartent de la source de l'excitant, avec la même force irrésistible et la même nécessité que l'aimant attire le fer.

Le papillon est attiré par la lumière et, bien qu'il s'y soit déjà plusieurs fois brûlé les ailes, il ne peut résister à son pouvoir fascinateur, et il revient sans cesse vers la flamme jusqu'à ce qu'il y ait trouvé la mort. Mais comme chez les animaux supérieurs, par suite de la participation du système nerveux, ces phénomènes subissent une complication qui en augmente très notablement les difficultés d'analyse et souvent vient troubler la sûreté de la réaction, c'est surtout dans la physiologie cellulaire que nous pourrions les étudier de la façon la plus profitable.

Une condition qui est absolument indispensable à la production de ces phénomènes, c'est qu'il existe des différences dans l'excitation aux différents points du corps. Si les excitants agissent de tous les côtés à la fois, nous observons, il est vrai, tous les phénomènes décrits dans le chapitre précédent, mais il ne peut se produire aucune action directrice de mouvement. *Seule, une excitation inégale peut commander une direction de mouvement.*

1. — Chimiotaxie (1).

Par « Chimiotaxie » nous entendons le phénomène par lequel des organismes doués de la propriété de se mouvoir activement, se portent vers la source de l'excitation ou s'en écartent, lorsqu'ils sont soumis à l'influence d'un excitant chimique agissant d'un seul côté. Dans le

(1) Je me suis décidé, après une longue hésitation, à remplacer dans cette édition les mots *chimiotropisme*, *héliotropisme*, etc., bien qu'ils soient déjà depuis longtemps consacrés par l'usage, par les mots *chimiotaxie*, *phototaxie*, etc., non seulement à cause de leur consonnance un peu lourde,

premier cas, lorsqu'il y a attraction vers la source excitante, nous disons que la chimiotaxie est positive; dans le second cas où il s'agit au contraire d'une répulsion, la chimiotaxie est négative. Mais une excitation unilatérale par des excitants chimiques ne peut se réaliser que dans le cas où la concentration de la substance en question augmente graduellement à partir de l'objet vivant, suivant une seule direction.

Découverte d'abord par ENGELMANN chez les bactéries, observée par STAHL chez les myxomycètes, étudiée méthodiquement sur une plus grande échelle par PFEFFER, et étendue récemment aux leucocytes par MASSART, LEBER, GABRITCHEVSKY, METSCHNIKOFF et d'autres encore, la chimiotaxie a été reconnue aujourd'hui comme un phénomène de portée générale sur les cellules à vie libre les plus variées, et de la plus extraordinaire importance non seulement pour les organismes uni-cellulaires mais encore pour la vie dans les Etats cellulaires.

Parmi les *masses protoplasmiques nues*, les phénomènes chimiotactiques furent tout d'abord observés par STAHL (1) chez les myxomycètes. STAHL expérimenta sur la plasmodie jaune, étalée en réseau de l'*Æthaliium septicum* qui vit dans la poudre de tan; après l'avoir laissée ramper sur une bande de papier buvard humide, il suspendit celle-ci par une extrémité dans de l'eau désoxygénée mise à l'abri de l'air par une couche d'huile, laquelle n'exerce aucune action nuisible sur la plasmodie, tandis que l'autre extrémité s'élevait à l'air libre. Il en résulta que les cordons protoplasmiques plongeant dans l'eau émigrèrent peu à peu totalement au-dessus de la couche d'huile, pour se rassembler sur la feuille de papier mouillé à l'air libre. Ils possédaient donc une chimiotaxie positive vis-à-vis de l'oxygène. Que dans ce cas ce ne fût pas l'eau elle-même que la plasmodie cherchât à éviter, comme on pourrait le supposer, c'est ce qui ressort de ce fait que les plasmodies présentent une chimiotaxie positive vis-à-vis de l'eau et rampent toujours des endroits secs vers les endroits humides, de telle sorte qu'on a même parlé d'une *hydrotaxie* particulière. Il faut donc dans cette expérience que la bande de papier soit constamment maintenue humide afin que la chimiotaxie pour l'eau ne vienne pas se superposer à la chimiotaxie pour l'oxygène. D'autres substances exercent aussi une action chimiotactique sur les plasmodies, surtout celles qui leur servent de nourriture, comme le tan. Ainsi dans les expériences de STAHL, ces masses protoplasmiques rampaient constamment vers les petits fragments de tan ou des boules de papier imprégnées d'une infusion de

mais encore parce qu'ils peuvent susciter quelques scrupules au point de vue grammatical. Je m'y suis résolu d'autant plus difficilement que je me suis moi-même efforcé depuis longtemps, d'ajouter aux « tropismes » déjà connus, de nouveaux phénomènes du même genre, en les désignant par cette terminologie commune, afin de bien faire ressortir par là les ressemblances et relations étroites qui existent entre tous ces phénomènes. Aujourd'hui qu'on a reconnu la complète analogie de tous ces phénomènes pour les qualités d'excitants les plus différentes, et que cette opinion a généralement prévalu, je crois qu'il convient de remplacer ces expressions peu heureuses par les termes de *chimiotaxie*, *thermotaxie*, etc., qui ont d'ailleurs été déjà employés fréquemment.

(1) STAHL : *Zur Biologie der Myxomyceten*. Dans : *Botanische Zeitung*, 1884.

cette substance, et s'y entassaient, forme de chimiotaxie positive que STAHL désigna sous le nom de *trophotaxie*, parce qu'elle est très répandue chez les organismes unicellulaires et joue chez eux un rôle important dans la recherche des aliments. LEBER (1), MASSART (2), METSCHNIKOFF (3), BUCHNER (4) et d'autres ont alors établi les propriétés chimiotactiques des leucocytes des animaux vertébrés, et ont découvert ici des conditions de la plus extrême importance pour la façon dont les organismes se comportent vis-à-vis des maladies infectieuses. Comme nous l'avons vu dans un autre chapitre, les bactéries sécrètent certains produits, par exemple les toxines, qui dans ces derniers temps ont particulièrement attiré l'attention des investigateurs. Ces produits des échanges nutritifs des bactéries exercent une action chimiotactique extrêmement remarquable sur les leucocytes et les incitent à se porter en grand nombre vers les points de l'organisme où se sont produites une pénétration et une multiplication de bactéries. Ainsi se fait au foyer de l'infection un grand entassement de leucocytes qui dans certains cas, ainsi que l'a montré METSCHNIKOFF, dévorent les bactéries et contribuent à arrêter le cours ultérieur de l'infection. Si les bactéries n'ont pas pénétré en trop grand nombre et si leur multiplication n'est pas trop intense, elles peuvent succomber dans leur lutte avec les leucocytes qui en quelque sorte font la police du corps vis-à-vis des envahisseurs, et l'infection est alors coupée. Si par contre les bactéries se montrent les plus fortes, il se produit une extension de l'infection et une maladie générale de l'organisme, dont l'évolution est alors marquée par d'autres circonstances.

Pour nous convaincre de l'action chimiotactique positive des produits bactériens sur les leucocytes, nous pouvons, avec MASSART, instituer l'expérience suivante. D'après une méthode imaginée par PFEFFER, nous remplissons un court tube capillaire avec une culture de *Staphylococcus pyogenes albus*, microbe de la suppuration, puis nous fermons une des extrémités du tube à la lampe. Nous introduisons alors le petit tube dans la cavité péritonéale ou sous la peau d'un lapin et le laissons en place environ 10 ou 12 heures. Au bout de ce temps nous trouvons par l'observation microscopique qu'un véritable essaim de leucocytes a pénétré dans l'intérieur du tube par son orifice où il forme un épais bouchon blanchâtre (fig. 208). Les leucocytes sont donc incités par les produits bactériens à émigrer des tissus de l'animal dans le tube capillaire. Un expérimentateur consciencieux doit cependant immédia-

(1) LEBER : *Ueber die Entstehung der Entzündung und die Wirkung der entzündungserregenden Schädlichkeiten*. Dans : Fortschritte der Medicin, 1888. — Du même : *Die Entstehung der Entzündung und die Wirkung der entzündungserregenden Schädlichkeiten*. Leipzig, 1891.

(2) JEAN MASSART et CHARLES BORDET : *Recherches sur l'irritabilité des leucocytes et sur l'intervention de cette irritabilité dans la nutrition des cellules et dans l'inflammation*. Dans : Journal publié par la Société royale des sciences médicales et naturelles de Bruxelles, 1890.

(3) METSCHNIKOFF : *Leçons sur la pathologie comparée de l'inflammation*. 1892.

(4) H. BUCHNER : *Die chemische Reizbarkeit der Leukocyten und deren Beziehung zur Entzündung und Eiterung*. Dans : Berliner klinische Wochenschrift, 1890, n° 47.

tement faire cette objection que c'est peut-être la solution nutritive dans laquelle sont cultivées les bactéries qui exerce cette action chimiotactique sur les leucocytes. Mais cette objection tombe si, comme l'a fait MASSART, nous instituons une expérience de contrôle avec un tube semblable et la même solution nutritive, mais sans culture bactérienne. Dans ce cas, la pénétration des leucocytes fait défaut. De plus, on peut démontrer que ce ne sont pas les corps des bactéries eux-mêmes, mais bien les produits qu'ils sécrètent qui exercent cette action chimiotactique, en employant pour l'expérience un liquide de culture stérile, complètement dépourvu de bactéries et dans lequel par conséquent ne



Fig. 208. — Chimiotaxie des leucocytes. Les leucocytes s'accumulent en troupes serrées dans le tube capillaire qui contient une culture de staphylocoques, comme on peut le voir particulièrement à l'ouverture du tube.

se trouvent que les produits solubles de celles-ci. Le résultat est alors le même que lorsqu'on se sert de la culture entière : au bout d'un certain temps le tube se remplit de cellules migratrices. Or ce qu'on a trouvé pour les cultures de *Staphylococcus pyogenes albus* s'applique aussi à beaucoup d'autres formes de bactéries pathogènes, et il n'y a point de doute qu'en étendant ces recherches sur les rapports des leucocytes et des bactéries, on n'arrive à élucider toute une série de points relatifs aux maladies infectieuses qui jusqu'ici sont entourés d'obscurités.

Du reste les leucocytes montrent des propriétés chimiotactiques non seulement vis-à-vis des produits d'échanges des bactéries, mais encore, comme BUCHNER l'a trouvé, vis-à-vis des matières albuminoïdes des corps bactériens eux-mêmes et de toute une série de substances qui ne sont pas d'origine bactérienne. Ainsi BUCHNER constata qu'une bouillie de farine de froment ou de pois possède une action chimiotactique particulièrement puissante. Enfin SICHERER (1) a montré récemment que les leucocytes des vertébrés à sang chaud conservent aussi dans certaines conditions, en dehors du corps de l'animal, leurs propriétés chimiotactiques vis-à-vis des substances les plus diverses, et les manifestent encore longtemps et tout aussi nettement que chez l'animal vivant lui-même.

La chimiotaxie des leucocytes joue en outre un rôle important dans le développement de beaucoup d'animaux. C'est ce qui ressort en particulier des belles recherches de KOWALEVSKY (2) sur les insectes. Quand la

(1) O. v. SICHERER : *Chemotropismus der Warmblüterleukocyten ausserhalb des Körpers*. Dans : *Münchener medicinische Wochenschrift*, XLIII, 41.

(2) KOWALEVSKY : *Beiträge zur Kenntniss der nachembryonalen Entwicklung der Musciden*. Dans : *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*, vol. XLV, 1887.

larve de mouche se transforme en animal parfait, métamorphose qui s'opère assez rapidement, les anciens organes larvaires, comme les muscles de la reptation, etc., deviennent superflus et commencent à dégénérer. Or, les substances qui apparaissent dans cette dégénérescence possèdent une forte action chimiotactique sur les leucocytes qui émigrent alors en grandes masses dans les organes dégénérés, pour dévorer, comme de véritables phagocytes, les masses en décomposition et contribuer à en accélérer l'élimination (fig. 209). Il est remarquable que les phagocytes ne déploient cette activité que chez les

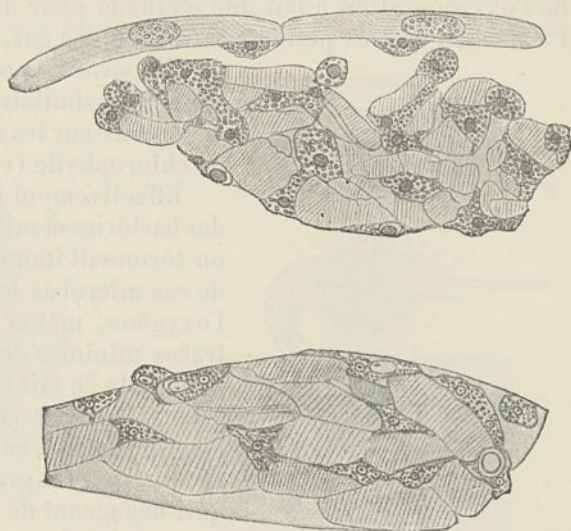


Fig. 209. — Leucocytes s'attaquant aux fibres musculaires et les détruisant dans la métamorphose des larves de mouche. Les masses granuleuses sont les leucocytes, les masses striées sont les fibres musculaires fragmentées. D'après KOWALEWSKY.

insectes dont la métamorphose s'opère très rapidement et que, par contre, ils n'interviennent pas chez d'autres insectes, comme la mite, etc., etc., non plus que dans la dégénérescence de la queue du têtard, etc. Par contre, METSCHNIKOFF put décèler aussi des phénomènes analogues dans le développement de l'étoile de mer.

La chimiotaxie est largement répandue chez les *flagellates*, *bactéries*, *infusoires* et *zoospores*. ENGELMANN (1) le premier a découvert ce phénomène chez les bactéries et l'a utilisé en même temps d'une manière ingénieuse. Il observa notamment que certaines bactéries qui vivent dans les infusions en putréfaction, se rassemblent en grandes masses dans le voisinage des sources d'oxygène. Ainsi on voit sous le microscope les microbes contenus dans une goutte d'eau, s'amasser sur les bords de la goutte où l'oxygène de l'air a librement accès. Sous une lamelle, les bactéries s'accumulent pareillement dans le voisinage des bords de la lamelle, le long desquels ils forment un épais bourrelet. Les bulles d'air se trouvant sous la lamelle, les cellules végétales dont la chlorophylle dégage de l'oxygène à la lumière, agissent aussi de la même façon, notamment si l'on produit un certain défaut

(1) ENGELMANN : *Neue Methode zur Untersuchung der Sauerstoffausscheidung pflanzlicher und thierischer Organismen*. Dans : Pflüger's Archiv, vol. XXV. — Du même : *Die Erscheinungsweise der Sauerstoffausscheidung chlorophyllhaltiger Zellen im Licht bei Anwendung der Bakterienmethode*. Dans : Verhandl. d. Kon. Akad. van Wetensch. te Amsterdam, II^e section, 3^e partie, 1894.

d'oxygène sous la lamelle en recouvrant ses bords d'une couche d'huile.

ENGELMANN a utilisé cette grande irritabilité des bactéries vis-à-vis de l'oxygène et en a fait une méthode pour décèler sous le microscope l'existence de très petites quantités de ce gaz, méthode qui est devenue très importante pour reconnaître et apprécier l'action assimilatrice des différentes sortes de lumière sur les cellules végétales pourvues de chlorophylle (voir p. 245).

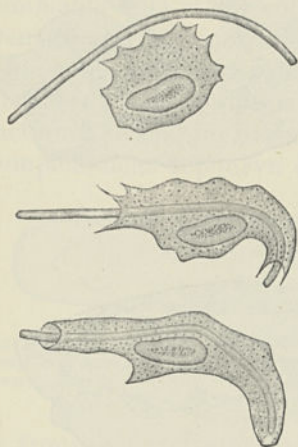


Fig. 210. — *Leucocyte* dévorant une bactériidie du charbon. D'après METSCHNIKOFF.

Effectivement dans une goutte contenant des bactéries et mise à l'abri de l'air extérieur, on reconnaît immédiatement à l'entassement de ces microbes les endroits où se trouve de l'oxygène, même lorsqu'il n'existe que des traces minimales de ce gaz. Un bel exemple à l'appui de ce fait nous est fourni par l'observation suivante (1). Dans une goutte d'eau sous la lamelle, se trouvait dans le champ du microscope une grande diatomée (*Pinnularia*) qui, dégageant de l'oxygène à la lumière par son activité chromophyllienne, était entourée directement d'une bordure de *Spirochætes* immobiles. Dans le reste de la préparation,

on ne voyait presque aucun Spirochæte. Tout à coup la diatomée se mut et changea de place pour redevenir ensuite complètement immobile. Les bactéries ainsi privées de leur source d'oxygène, restèrent d'abord pendant quelques instants encore sans bouger. Mais bientôt il s'y manifesta un vif mouvement, et elles se précipitèrent de nouveau en troupes serrées vers la diatomée. Au bout d'une à deux minutes, elles se retrouvaient presque toutes accumulées autour de l'algue en un tas épais, et redevenaient immobiles comme auparavant (fig. 211, I). Récemment ENGELMANN a décrit des observations analogues (fig. 211, II et III).

Les belles recherches méthodiques de PFEFFER (2) sur la chimiotaxie eurent leur point de départ dans des observations sur les anthérozoïdes des fougères, chez lesquels apparaissent des relations chimiotactiques avec l'ovule, relations qui, comme on le sait maintenant, ont leurs analogies dans presque toute la nature vivante, et représentent une condition indispensable pour la fécondation de l'ovule par le spermatozoïde chez les animaux comme chez les plantes. Le spermatozoïde va à la recherche de l'ovule, et il est guidé dans son parcours, chez presque

(1) VERWORN : *Psycho-physiologische Protistenstudien. Experimentelle Untersuchungen* Iéna, 1889.

(2) W. PFEFFER : *Locomotorische Richtungsbewegungen durch chemische Reize*. Dans : *Unters. aus dem bot. Inst. zu Tübingen*, vol. I, 1884. — Du même : *Ueber chemotaktische Bewegungen von Bakterien, Flagellaten und Volvocineen*. Dans : *Unters. aus dem bot. Inst. zu Tübingen*, vol. II.

tous les êtres vivants, par l'action chimiotactique que les produits d'échanges de la cellule-œuf exercent sur les cellules spermatiques mobiles. Le fait que, dans l'innombrable multitude des spermatozoïdes

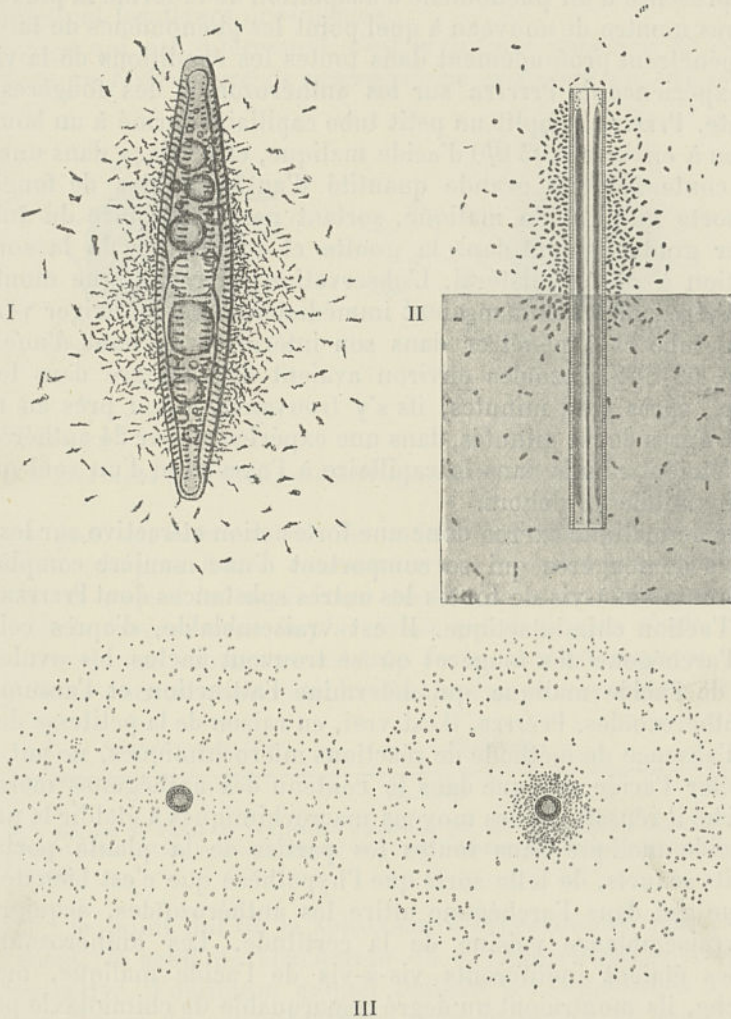


Fig. 211. — Chimiotaxie de bactéries vers l'oxygène dégagé par des algues à la lumière. I, diatomée dégageant de l'oxygène à la lumière solaire et entourée d'un essaim de spirilles. II, diatomée dont une moitié est dans l'obscurité et l'autre moitié exposée à la lumière. Les bactéries se sont rassemblées autour de la moitié éclairée qui dégage de l'oxygène. III, cellule d'algue entourée d'un essaim de bactéries, A dans l'obscurité, B à la lumière. II et III d'après ENGELMANN.

des animaux les plus divers qui, en certains endroits, peuplent la mer, chaque espèce va droit à l'ovule qui lui appartient, ce fait qui, autrement, devrait paraître tout à fait extraordinaire, est, dans l'immense majorité des cas, une conséquence immédiate de la chimiotaxie; il

s'explique simplement par cette circonstance, que chaque sorte de spermatozoïde est chimiotactique vis-à-vis des substances spécifiques qui caractérisent les ovules des espèces correspondantes. Nous sommes ici en présence d'un phénomène d'adaptation de la forme la plus simple, qui nous montre de nouveau à quel point les phénomènes de la chimiotaxie pénètrent profondément dans toutes les conditions de la vie.

L'expérience de PFEFFER sur les anthérozoïdes des fougères fut la suivante. PFEFFER remplit un petit tube capillaire fermé à un bout d'une solution à environ 0,05 0/0 d'acide malique, et le plaça dans une goutte d'eau contenant une grande quantité d'anthérozoïdes de fougère, de telle sorte que l'acide malique, sortant par l'ouverture du tube, pût diffuser graduellement dans la goutte et déterminer de la sorte une excitation à effet unilatéral. L'observation microscopique montra que les anthérozoïdes commençaient immédiatement à se diriger vers l'orifice du tube et à pénétrer dans son intérieur. Au bout d'une demi-minute, 60 anthérozoïdes environ avaient déjà émigré dans le capillaire, et, après cinq minutes, ils s'y trouvaient à peu près au nombre de 600. Après douze minutes, dans une expérience, sur 24 anthérozoïdes, tous s'étaient réunis dans le capillaire à l'exception d'un seul qui était resté immobile au dehors.

L'acide malique exerce donc une forte action attractive sur les anthérozoïdes de fougères qui se comportent d'une manière complètement indifférente vis-à-vis de toutes les autres substances dont PFEFFER essaya aussi l'action chimiotactique. Il est vraisemblable, d'après cela, que dans l'archégone des fougères où se trouvent inclus les ovules, c'est aussi de l'acide malique qui détermine l'attraction et l'accumulation des anthérozoïdes. PFEFFER, il est vrai, en raison de la petitesse de l'objet et de l'absence de méthode de réactions microchimiques, ne put arriver à décéler l'acide malique dans le contenu des archégonés mêmes; en revanche il réussit par des moyens macrochimiques à établir la présence de l'acide malique dans toutes les parties de la plante portant des produits sexuels, de telle sorte que l'hypothèse que c'est bien de l'acide malique qui dans l'archégone attire les anthérozoïdes, acquiert ainsi une vraisemblance voisine de la certitude. Les anthérozoïdes des mousses étaient indifférents vis-à-vis de l'acide malique, mais, en revanche, ils montraient un degré remarquable de chimiotaxie pour des solutions faibles de sucre de canne.

PFEFFER étendit plus tard ses recherches à un grand nombre de bactéries et d'infusoires flagellés, et parvint de la sorte à une série de résultats du plus haut intérêt. Ces recherches montrèrent que les substances les plus variées agissent d'une manière absolument différente sur les diverses formes de micro-organismes. Les substances auxquelles les unes réagissaient, paraissaient inactives sur d'autres. Beaucoup d'entre elles n'exerçaient qu'une action chimiotactique positive, d'autres seulement une action chimiotactique négative. Dans ce dernier cas,

les organismes en expérience s'écartaient de la source de l'excitant, et le tube capillaire restait vide. Le seuil de l'excitation, c'est-à-dire le degré de concentration auquel les substances commençaient à manifester leur action chimiotactique, était très variable suivant les diverses substances et les divers organismes.

Mais ce qui est intéressant, c'est le fait que beaucoup de substances qui, pour un faible degré de concentration, possèdent une action chimio-

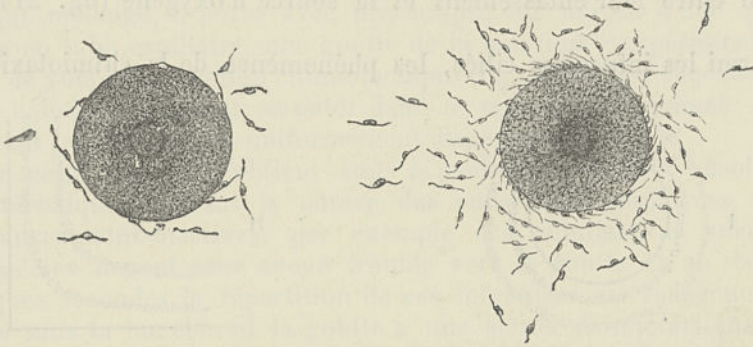


Fig. 212. — Deux ovules d'une plante, entourés d'un essaim de spermatozoïdes, d'après STRASBURGER.

tactique positive, exercent sur les mêmes organismes une chimiotaxie négative à de plus fortes concentrations. Il existe donc un optimum d'excitation auquel les organismes tendent des deux côtés, aussi bien à partir de la concentration la plus faible que de la plus élevée. Si la concentration de ces substances est trop forte, la mort survient naturellement. Nous pouvons donc établir quatre degrés importants de concen-

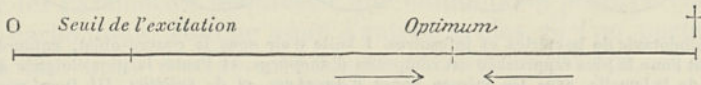


Fig. 213. — Schéma de l'effet de l'excitation chimiotactique. La concentration augmente de gauche à droite; en O point nul de la concentration, en † point mortel. Les flèches indiquent la direction du mouvement.

tration : le point nul où la substance à expérimenter manque encore totalement, le seuil de l'excitation où sa concentration commence à devenir active, l'optimum auquel tendent les organismes à partir de tous les degrés de concentration situés au-dessus du seuil de l'excitation, et le point mortel où la concentration est trop forte pour être encore compatible avec la vie (fig. 213). Pour la même substance et pour les différents organismes, l'optimum se trouve le plus souvent à un degré de concentration variable. MASSART (1) en a trouvé un bel exemple dans l'attitude différente d'une espèce bactérienne, *Spirillum* et d'un infusoire cilié, *Anophrys*, vis-à-vis de l'oxygène. Lorsque les

(1) JEAN MASSART : *Recherches sur les organismes inférieurs*. Dans : *Bulletins de l'Académie royale de Belgique*, 3^e série, tome XXII, 1891.

deux espèces d'organismes étaient réunies en grand nombre sous la lamelle, elles se réunissaient toutes deux en rangées le long des bords de la lamelle ou autour des bulles d'air, non toutefois immédiatement à la limite entre l'air et l'eau, mais chaque espèce à une distance différente de la source d'oxygène, les anophrys plus près, les spirilles un peu plus loin. Ainsi l'optimum pour l'oxygène chez ces deux sortes d'organismes s'exprimait de la manière la plus nette par la distance laissée entre leur entassement et la source d'oxygène (fig. 214, I et II).

Parmi les infusoires ciliés, les phénomènes de la chimiotaxie ont

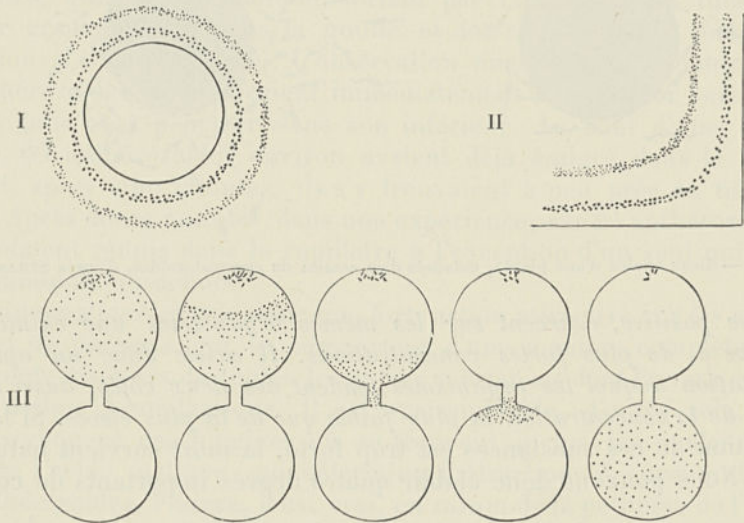


Fig. 214. Chimiotaxie de bactéries et infusoires. I bulle d'air sous le couvre-objet, entourée de deux zones dont l'une la plus rapprochée est composée d'*Anophrys*, et l'autre la plus éloignée de *Spirilles*. II. Bords de la lamelle, avec les mêmes zones d'*Anophrys*, et de *Spirilles*. III Deux gouttes d'eau réunies l'une à l'autre en un point de leur circonférence. Dans la goutte supérieure se trouve du chlorure de sodium. Les *Anophrys* qu'elle contient émigrent dans la goutte d'eau pure au fur et à mesure que le sel se dissout. D'après MASSART.

été jusqu'ici peu étudiés; cependant MASSART a déjà pu déceler chez quelques espèces des propriétés chimiotactiques vis-à-vis de différentes substances. Citons, par exemple, la chimiotaxie négative de l'*Anophrys*, espèce d'infusoire déjà mentionnée, pour le sel marin; il est très facile de la mettre en évidence. MASSART disposa sur le bord d'une goutte d'eau, contenant de nombreux *Anophrys*, quelques cristaux de sel marin et fit rejoindre cette goutte du côté opposé par un pont étroit avec une goutte d'eau distillée d'égale grosseur (fig. 214, III). Le résultat en fut que les infusoires fuyaient l'endroit où se trouvait le sel au fur et à mesure que celui-ci se dissolvait et diffusait dans son entourage, jusqu'à ce que finalement ils eussent tous émigré dans l'autre goutte par le point de jonction.

Récemment JENNINGS (1) a fait des recherches systématiques très étendues sur la chimiotaxie des Paramécies, et a employé dans ce but une méthode qui, sous beaucoup de rapports, offre de grands avantages. JENNINGS dispose les expériences sur la lame porte-objet et sous une grande lamelle soutenue par deux petites baguettes de verre, de manière qu'il se trouve entre la lame et la lamelle une couche d'eau assez épaisse avec les Paramécies. Dans cette couche qui doit être libre de tout mélange, il porte avec précaution, au moyen d'une pipette effilée en tube capillaire, une goutte de la solution à expérimenter au point de vue de son action chimiotactique (fig. 215). Les substances de cette solution diffusent aussitôt dans le milieu environnant où se meuvent les Paramécies uniformément dispersées.

De cette façon on obtient sous la lamelle des effets absolument caractéristiques suivant la nature des substances employées. Si ces substances sont inactives, par exemple des solutions de sucre, les Paramécies nagent sans aucun trouble vers la goutte et au bout de quelques secondes la répartition de ces infusoires est redevenue uniforme sous la lamelle. Si la goutte a une action chimiotactique négative, comme par exemple les alcalis, il se forme à l'endroit où elle est déposée, un cercle qui est complètement dépourvu de Paramécies (fig. 215, A). Mais si la goutte exerce une action chimiotactique positive, comme par exemple la plupart des acides, alors toutes les Paramécies qui se trouvent sous la lamelle se dirigent vers la goutte et y pénètrent (fig. 215 B.). Si la substance active est à un degré de concentration dépassant l'optimum, les infusoires se rassemblent en une zone annulaire autour de la goutte de liquide (fig. 215, c). Il est surprenant de voir les Paramécies manifester une chimiotaxie positive vis-à-vis de l'acide carbonique, comme pour d'autres acides. Si l'on porte sous la lamelle une bulle d'acide carbonique chimiquement pur, et en même temps comme témoin une bulle d'air, les Paramécies se rassemblent en troupe serrée autour de la bulle d'acide carbonique, tandis qu'elles dédaignent la bulle d'air (fig. 215 D). Mais au fur et à mesure que l'acide carbonique diffuse dans l'eau et s'y accumule à un degré de concentration supérieur à l'optimum, les Paramécies s'écartent de la bulle et forment un cercle à une certaine distance de celle-ci, parce qu'elles ont une chimiotaxie négative pour des concentrations trop fortes d'acide carbonique. Elles présentent ainsi un aspect très caractéristique (fig. 215 E). Comme maintenant les Paramécies produisent elles-mêmes de l'acide carbonique, de même que tous les organismes, il en résulte que partout où beaucoup de ces infusoires seront rassemblés pour un motif quelconque, il devra être attiré un nombre de plus en plus grand d'individus par l'acide carbonique produit par la collectivité. Nous avons donc ici un cas très intéressant de formation d'une société basée

(1) Le travail de JENNINGS paraîtra sous peu. En attendant, l'auteur a été assez aimable pour me communiquer quelques dessins.

simplement sur une chimiotaxie positive. En fait, on peut en prélevant une goutte d'eau pure dans une semblable association et la transpor-

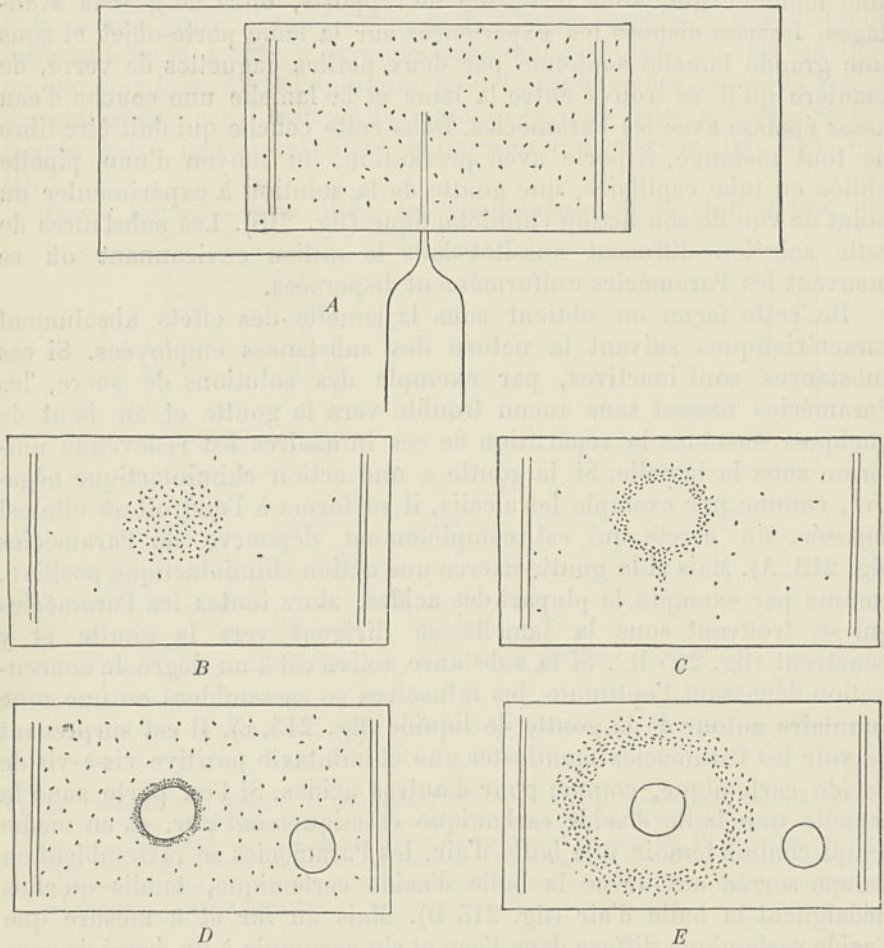


Fig. 215. — Chimiotaxie de *Paramecium aurelia*. A, dispositif pour étudier la chimiotaxie sous le couvre-objet : à l'aide d'une pipette capillaire on introduit sous la lamelle une goutte d'un liquide qui produit une chimiotaxie négative. B, rassemblement chimiotactique positif. C, idem pour une forte concentration de la solution employée : les *Paramecies* se sont rassemblées en forme d'anneau à l'optimum de concentration. D, une bulle d'acide carbonique et une bulle d'air se trouvent sous la lamelle : la première à gauche exerce une chimiotaxie positive : l'autre est indifférente. E, même préparation quelques minutes plus tard : l'acide carbonique a diffusé dans l'eau ambiante et par sa concentration trop élevée a chassé les *Paramecies* jusqu'au point où elles trouvent leur optimum d'acide carbonique. D'après JENNINGS.

tant sous une autre lamelle de verre recouvrant des *Paramecies*, obtenir par chimiotaxie une nouvelle accumulation de ces infusoires, comme le montre la figure 215, B.

Enfin les phénomènes chimiotactiques nous donnent le moyen de reconnaître approximativement quelle quantité infime d'un excitant est

encore capable d'exercer un effet appréciable sur la substance vivante. PFEFFER trouva dans ses expériences que les anthérozoïdes de fougère manifestaient encore une chimiotaxie manifeste, lorsqu'il avait rempli le petit tube capillaire d'une solution à 0,001 0/0 d'acide malique. Si l'on réfléchit maintenant que l'acide malique doit d'abord diffuser dans la goutte pour exercer son action chimiotactique, on voit que la quantité qui agit sur les anthérozoïdes doit être encore bien faible.

Mais ce n'est pas tout. La condition pour qu'une action chimiotactique apparaisse, ce n'est pas qu'une quantité déterminée d'une substance active se répartisse uniformément tout autour de l'organisme, mais bien qu'il se produise une chute de concentration en un endroit donné. C'est donc la grandeur de la différence de concentration aux deux extrémités de l'anthérozoïde qui donne la mesure de la réaction chimiotactique. Mais comme ce filament spermatique n'a que 0,015 millimètres de longueur, on doit se faire une idée approximative de quelle différence de concentration extraordinairement minime à ses deux pôles, et par conséquent de quelle infime intensité de l'excitant, peut dépendre encore une action chimiotactique. Ainsi les phénomènes chimiotactiques et aussi, comme nous le verrons, les phénomènes analogues dans la sphère d'action d'autres excitants, nous montrent directement, et mieux que tous les autres effets d'excitation, comment des excitants extrêmement faibles peuvent encore provoquer une réaction appréciable de la substance vivante. La matière vivante est un réactif extraordinairement sensible et entre en jeu sous les plus faibles influences, et lorsque l'homéopathie affirme l'efficacité de très petites quantités de certaines substances thérapeutiques, cette assertion est absolument justifiée, quoique aussi, d'autre part, la superstition ait pu pénétrer dans la doctrine homéopathique.

2. Barotaxie.

Toute excitation mécanique de la substance vivante consiste dans une modification des conditions de pression auxquelles elle est soumise. Depuis l'écrasement ou la section déterminant une solution de continuité, jusqu'au contact le plus léger et jusqu'à la modification la plus délicate de la pression de l'air et de l'eau, tous les degrés de la pression peuvent agir comme excitants. Par action unilatérale de la pression, par conséquent dans tous les cas où existent des différences de pression en deux points différents du corps d'un organisme, nous verrons donc survenir des phénomènes correspondant à la chimiotaxie, phénomènes que nous pouvons désigner sous le nom de *Barotaxie*, puisqu'ils ont tous ceci de commun, d'être provoqués par une action inégale de la pression ($\beta\alpha\rho\omicron\varsigma$). De même la barotaxie dont nous pouvons distinguer plusieurs sortes d'après la nature de la pression, sera positive ou négative, suivant que l'organisme se dirigera du côté de la pression la plus élevée ou la plus basse.

Sous le nom de *Thigmotaxie*, nous pouvons réunir tous les cas de barotaxie qui se produisent par contact plus ou moins fort de la substance vivante avec des corps solides. La forme la plus simple de ces phénomènes nous est donnée par les masses protoplasmiques nues, comme rhizopodes, leucocytes, etc., et celles-ci nous fournissent des exemples très remarquables à l'appui de ce fait qu'un contact léger provoque une thigmotaxie positive, un contact violent une thigmotaxie négative, montrant par là de quelle importance essentielle est ici,

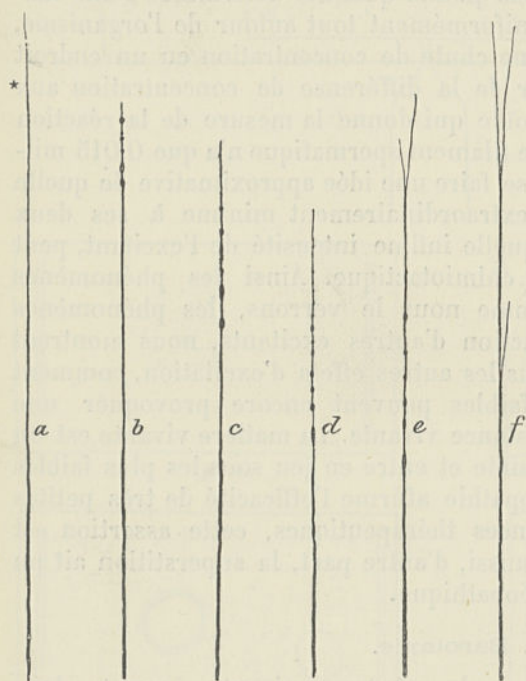


Fig. 216. — Pseudopode d'*Orbitolites*, en *a* sectionné au point *; *b*, *c*, *d*, *e*, *f* stades successifs de l'effet de l'excitation.

comme pour la chimiotaxie, le degré d'intensité de l'excitant. Déposons par exemple dans un verre de montre avec de l'eau de mer un rhizopode marin, soit l'*Orbitolites*, déjà plusieurs fois mentionné (fig. 98, p. 267). Au bout de quelque temps on voit commencer à sortir par les petits trous de la coquille calcaire des pseudopodes qui ne présentent tout d'abord que des filaments très courts flottant librement dans l'eau; mais bientôt, en devenant plus longs et plus lourds, ils s'inclinent vers le fond par leurs extrémités, y adhèrent au moyen d'une fine sécrétion, et alors le protoplasma commence à s'étaler et à se mouvoir vivement sur le fond, sans plus s'élever librement dans l'eau. La substance vivante des rhizopodes présente donc une thigmotaxie positive vis-à-vis des légers contacts avec le fond qui la supporte. L'extension et le large étalement des pseudopodes se produit toujours (sauf chez les Radiolaires, Heliozoaires, etc., qui nagent librement) au contact de quelque corps, soit avec le fond, soit avec la lamelle de verre ou la pellicule superficielle de l'eau, soit enfin avec des objets quelconques se trouvant dans l'eau. Inversement, par une forte excitation mécanique appliquée sur la pointe d'un long pseudopode en extension d'*Orbitolites*, par exemple par une piqûre d'aiguille ou une section avec un scalpel, nous pouvons provoquer une thigmotaxie négative : le protoplasma se pelotonne alors en petits globules et fuseaux au

comme pour la chimiotaxie, le degré d'intensité de l'excitant. Déposons par exemple dans un verre de montre avec de l'eau de mer un rhizopode marin, soit l'*Orbitolites*, déjà plusieurs fois mentionné (fig. 98, p. 267). Au bout de quelque temps on voit commencer à sortir par les petits trous de la coquille calcaire des pseudopodes qui ne présentent tout d'abord que des filaments très courts flottant librement dans l'eau; mais bientôt, en devenant plus longs et plus lourds, ils s'inclinent vers le fond par leurs extrémités, y adhèrent au moyen d'une fine sécrétion, et alors le protoplasma commence à s'é-

point irrité, et s'éloigne du lieu de l'excitation (fig. 216) (1). Le même phénomène est encore plus net chez *Cyphoderia*, espèce de rhizopode d'eau douce, munie d'une coquille, dont le protoplasma des pseudopodes se retire du lieu de l'irritation avec une extrême rapidité (fig. 217).

Les phénomènes thigmotactiques sont largement répandus. Ils sont surtout connus dans le règne végétal, chez les plantes grimpanes ou pourvues de longs sarments dont les tiges et les vrilles s'enroulent autour des objets avec lesquels elles arrivent en

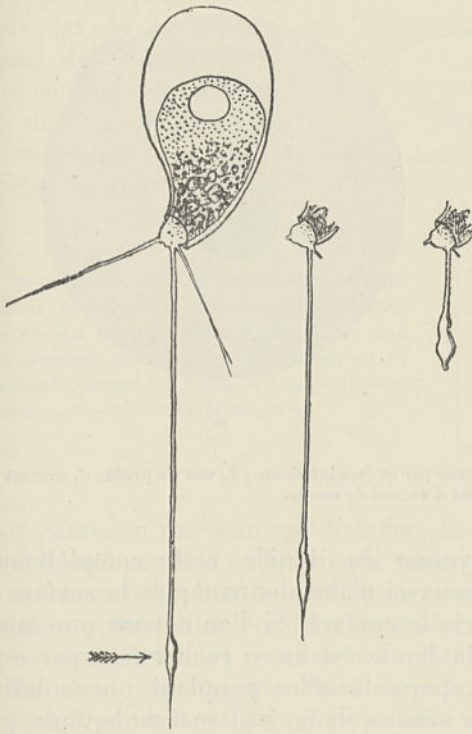


Fig. 217. — *Cyphoderia* avec pseudopodes en extension. Excité en \rightsquigarrow . Le protoplasma se retire et s'éloigne du point irrité.

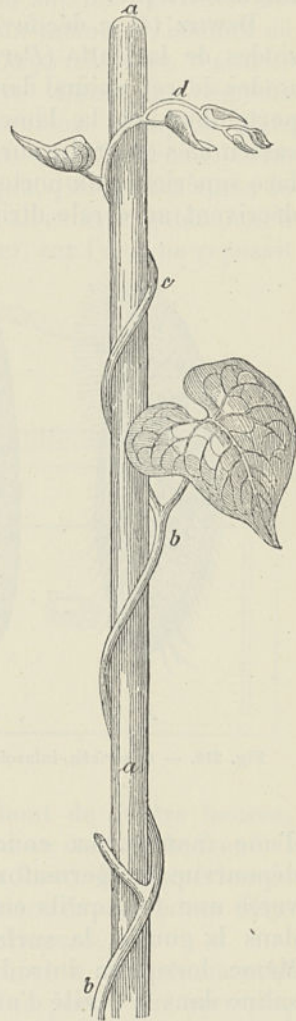


Fig. 218. — Thigmotaxie positive d'une plante; a, tuteur; b, b, c, d, tige s'enroulant autour du support. D'après SACHS.

contact (fig. 218). Mais dans l'État cellulaire à texture assez uniforme des plantes, les conditions sont déjà si complexes, que dans ces phénomènes la manière dont se comporte la matière vivante dans chaque capsule de

(1) VERWORN : *Die Bewegung der lebendigen Substanz. Eine vergleichend-physiologische Untersuchung der Contractionserscheinungen*. Iéna 1892.

cellulose vis-à-vis de l'excitant, n'est point d'une interprétation facile, de telle sorte que jusqu'ici nous ne savons pas d'une manière certaine de quelle façon chaque cellule participe à la production de l'incurvation thigmotactique.

DEWITZ (1) a découvert une thigmotaxie positive sur les spermatozoïdes de la blatte (*Periplaneta orientalis*). Si l'on porte les spermatozoïdes de cet animal dans une solution de sel marin à 0,6 0/0 entre le porte-objet et la lamelle, bientôt après tous les individus se sont rassemblés en partie sur la face inférieure de la lamelle, en partie sur la face supérieure du porte-objet, et là par les battements de leurs flagella décrivent un cercle dirigé sans exception en sens inverse des aiguilles

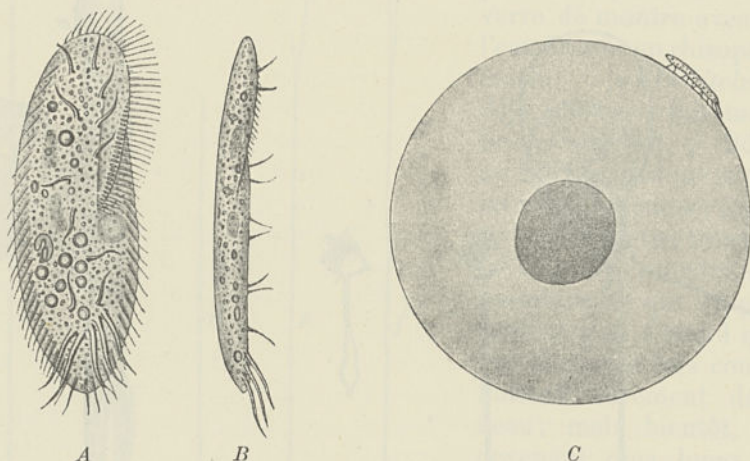


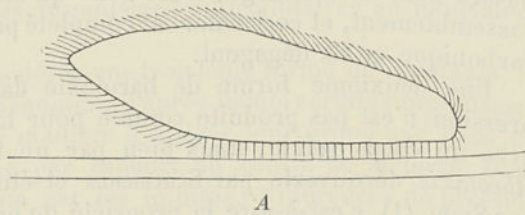
Fig. 219. — *Oxytricha*, infusoire cilié. A, vue par sa face inférieure; B, vue de profil; C, courant à la surface d'un œuf de moule.

d'une montre. La couche moyenne du liquide reste complètement dépourvue de spermatozoïdes, ceux-ci n'abandonnant plus la surface du verre une fois qu'ils en ont pris le contact. Si l'on dépose une boule dans la goutte, la surface de la boule est aussi recherchée par eux. Même lorsqu'on introduit les spermatozoïdes peuplant une solution saline dans la cavité d'une boule creuse, ils en tapissent au bout de peu de temps toute la surface interne et abandonnent complètement le milieu du liquide. La thigmotaxie prononcée de ces spermatozoïdes est, de même que la chimiotaxie positive de beaucoup d'autres, de la plus grande importance pour la fécondation des œufs.

L'analogie à cette manière de se comporter des spermatozoïdes de *Periplaneta* nous est fourni par l'observation suivante sur *Oxytricha*, espèce d'infusoire cilié dont le corps plat, flexible, est muni sur sa face

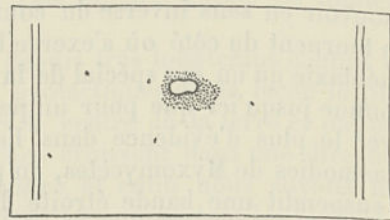
(1) J. DEWITZ : *Ueber Gesetzmässigkeit in der Ortsveränderung der Spermatozoën und in der Vereinigung derselben mit dem Ei*. Dans : Pflüger's Archiv, vol. XXXVIII, 1886.

inférieure de cils dont l'infusoire se sert comme de pattes, à la façon d'un cloporte, pour se mouvoir çà et là sur les objets situés dans l'eau. On voit constamment ces infusoires courir de côté et d'autre, alertes et infatigables, sur le porte-objet ou la lamelle, ou sur les particules de limon gisant dans l'eau, sans perdre jamais d'eux-mêmes le contact de ces objets. L'épisode suivant de la vie d'une *Oxytriche* fera ressortir tout particulièrement cette thigmotaxie positive. Dans une capsule plate, contenant de l'eau de rivière, se trouvaient quelques œufs sphériques d'*Anodonte* (moule de rivière) avec une *Oxytriche*. Cette dernière était venue d'une manière quelconque, lorsqu'on versa le liquide, en contact avec un des œufs, et courait alors infatigablement à sa surface, sans pouvoir l'abandonner (fig. 219, c), car l'œuf ne reposait que par un point sur le fond plat de la capsule. Depuis des heures l'infusoire courait ainsi à la surface de l'œuf et devait — en supposant son trajet effectué en ligne droite —



A

Fig. 220. — Thigmotaxie de *Paramecium*. A, individu en contact avec une fibre de papier buvard. Les cils qui touchent directement la fibre sont complètement immobiles; B, rassemblement de *Paramecies* autour d'un fragment de papier buvard sous le couvre-objet. D'après JENNINGS.



B

avoir parcouru une énorme distance. Enfin au bout de quatre heures, grâce à une parcelle de limon qui vint par hasard au contact de l'œuf, il fut en mesure de pouvoir abandonner son séjour forcé. Des expériences instituées artificiellement dans les mêmes conditions avec d'autres *Oxytriches*, donnèrent des résultats complètement analogues.

Un autre cas typique de thigmotaxie positive a été récemment découvert par JENNINGS sur *Paramecium* (1). Si l'on porte, par exemple, sous une lamelle recouvrant un grand nombre de *Paramecies* uniformément distribuées dans l'eau, un fragment de papier buvard ou toute autre substance à surface rugueuse, on voit au bout de quelque temps que ce corps est garni d'une épaisse bordure de *Paramecies*, qui y adhèrent par leurs cils, sans changer de place. A un plus fort grossissement, on constate que ceux des cils qui sont en contact direct avec le corps étranger demeurent complètement immobiles et rectilignes,

(1) Les recherches de JENNINGS seront publiées sous peu.

(fig. 220 A) et aussi que l'activité des cils sur tout le reste de la surface du corps est fortement diminuée, parfois tout à fait suspendue. Nous sommes donc ici en présence d'une thigmotaxie très marquée des *Paramécies*. On doit du reste accessoirement remarquer que l'accumulation thigmotactique des *Paramécies* attire un nombre de plus en plus grand d'individus par chimiotaxie, grâce à leur production d'acide carbonique, de telle sorte que finalement tous les individus contenus dans la goutte (le plus souvent déjà au bout de 5 ou 10 minutes) sont rassemblés autour du corps étranger, sans qu'il soit possible à la plupart d'entre eux d'entrer en contact direct avec lui, puisqu'il est entouré d'un rempart impénétrable d'individus qui y adhèrent par thigmotaxie (fig. 220 B). La thigmotaxie qui incite à se fixer sur un corps les individus nageant par hasard dans le voisinage, n'est donc qu'une première cause pour leur rassemblement, et ce dernier est complété par la chimiotaxie vers l'acide carbonique qu'ils dégagent.

Une deuxième forme de barotaxie dans laquelle l'excitation de pression n'est pas produite comme pour la thigmotaxie par le contact avec un corps solide, mais bien par un faible courant d'eau, est la *Rhéotaxie* découverte par SCHLEICHER et étudiée d'une manière précise par STAHL (1), c'est-à-dire la propriété qu'ont certains organismes de se mouvoir en sens inverse du courant de l'eau. Puisque ces organismes se tournent du côté où s'exerce la pression, nous n'avons donc dans la rhéotaxie qu'un cas spécial de la barotaxie positive. La rhéotaxie n'est connue jusqu'ici que pour un petit nombre d'organismes. Elle apparaît avec le plus d'évidence dans l'expérience suivante de STAHL, sur les plasmodies de Myxomycètes, en particulier celles d'*Æthaliium septicum*. Il suspendit une bande étroite de papier buvard dans un verre rempli d'eau placé à une certaine hauteur, de manière qu'une extrémité de la bande plongeât dans l'eau, tandis que l'autre pendit au dehors en passant par dessus le bord, et descendit au-dessous du niveau de l'eau. Sur une telle bande de papier, ainsi qu'on peut s'en convaincre en y déposant un petit index de matière colorante, il se produit un courant d'eau continu, très lent, qui est dirigé vers l'extrémité pendante. STAHL plaça cette extrémité sur un tas de tan dans lequel se trouvaient des plasmodies d'*Æthaliium*. Le résultat de cette expérience fut que les plasmodies s'élevèrent lentement de l'amas de tan sur la bande de papier et, passant par dessus le bord du verre, finirent par s'étaler sur sa face intérieure jusqu'à la surface de l'eau. Par des expériences de contrôle appropriées, on pouvait s'assurer que ce phénomène était bien dû exclusivement à l'excitation produite par le courant de l'eau.

Malheureusement les propriétés rhéotactiques ont été peu étudiées pour d'autres organismes, mais il est très vraisemblable que la rhéotaxie est très répandue. Entre autres choses on peut admettre que les sper-

(1) STAHL : *Zur Biologie der Myxomyceten*. Dans : *Botanische Zeitung*, 1884.

matozoïdes de l'homme sont aussi rhéotactiques, et que c'est grâce à cette propriété qu'ils prennent le chemin qui doit les conduire à l'ovule; car lorsque les spermatozoïdes sont parvenus dans la cavité de l'utérus, ils y rencontrent un courant de liquide muqueux qu'ils doivent remonter, puisque les battements des cils vibratiles de l'épithélium qui tapisse la cavité de l'utérus sont dirigés vers la vulve, et créent de la sorte un courant vers l'extérieur. Que dans ce cas la direction prise par les spermatozoïdes soit déterminée par leur chimiotaxie pour l'ovule, c'est ce qui paraîtra très invraisemblable, si l'on réfléchit que les spermatozoïdes remontent aussi dans l'utérus lorsque l'ovule n'a pas encore quitté l'ovisac. En fait ROTH (1) est parvenu à démontrer expérimentalement que les spermatozoïdes, et aussi certaines bactéries, sont rhéotactiques; dans ce but, il établit sous la lamelle un courant faible et continu, et il vit de la sorte que ces organismes unicellulaires se mouvaient contre le courant.

Enfin il nous reste à considérer une troisième forme de barotaxie, la « Géotaxie » c'est-à-dire le phénomène d'après lequel certains organismes se placent et se meuvent de manière à diriger leur grand axe dans un sens parfaitement déterminé par rapport au centre de la terre. Dans ce cas l'excitation est fournie par les minimes différences de pression qui existent dans l'eau comme dans l'air en des points de hauteur différente.

Les phénomènes géotactiques sont depuis très longtemps connus en botanique, car les plantes sont toutes géotactiques de la façon la plus remarquable. Les racines poussent vers le centre de la terre et ont une géotaxie *positive*, les tiges et les branches croissent dans une direction inverse et ont donc une géotaxie *négative*, et enfin nous voyons une géotaxie *transversale* dans la manière dont se comportent les feuilles et dans beaucoup de cas les rameaux qui croissent toujours suivant une direction essentiellement tangentielle à la surface de la terre.

Des propriétés géotactiques ont été établies chez les cellules à vie libre, en particulier par SCHWARZ (2), ADERHOLD (3), MASSART (4), et JENSEN (5); ces observateurs trouvèrent que des infusoires et bactéries placés dans un vase avec de l'eau, ou bien s'élevaient et se rassemblent à la partie supérieure, ou bien gagnent la profondeur et s'accumulent au fond. Si l'on introduit par exemple dans un tube de verre tenu verticalement de l'eau contenant de nombreuses *Paramécies*, au bout de peu de temps,

(1) ROTH : *Ueber das Verhalten beweglicher Mikroorganismen in strömender Flüssigkeit*. Dans : Deutsche medicinische Wochenschrift, 1893, n° 15.

(2) F. SCHWARZ : *Der Einfluss der Schwerkraft auf die Bewegungsrichtung von Chlamydomonas und Euglena*. Dans : Sitzungsberichte der Deutschen botanischen Gesellschaft, vol. II, fasc. 2.

(3) ADERHOLD : *Beiträge zur Kenntniss richtender Kräfte bei der Bewegung niederer Organismen*. Dans : Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaften, 1888.

(4) MASSART : *Recherches sur les organismes inférieurs*. Dans : Bulletin de l'Académie royale de Belgique, 3^e série, tome XXII, 1891.

(5) PAUL JENSEN : *Ueber den Geotropismus niederer Organismen*. Dans : Pflüger's Archiv, vol. LIII, 1892.

comme le trouva JENSEN, ces infusoires montent et se rassemblent à l'extrémité supérieure du tube (fig. 221), que celle-ci soit ouverte ou fermée. Les *Paramécies* présentent donc une géotaxie négative. Beaucoup d'espèces de bactéries se comportent d'une manière inverse, ainsi que l'observa MASSART : dans les mêmes conditions expérimentales, elles se rassemblent à l'extrémité inférieure du tube. Les bactéries ont donc une géotaxie positive.

Jusque dans ces derniers temps, on n'avait aucune idée ou on se faisait une idée à moitié mystique de la cause qui produit les phénomènes géotactiques, lorsque JENSEN montra que ce sont les différences de pression en des points de hauteur différentes qui déterminent ces effets.



Fig. 221. — Petit tube de verre à la partie supérieure duquel se sont rassemblées les *Paramécies* en vertu de leur géotaxie négative, d'après JENSEN.

Comme on le sait, la pression hydrostatique, dans une colonne d'eau, va en décroissant de bas en haut. La pression agit donc, par exemple sur les *Paramécies*, comme excitant, et les incite à s'écarter des endroits où la pression est plus élevée pour gagner ceux où elle est moindre. Il n'y a pas d'autres différences dans un tube de verre vertical entre la partie supérieure et la partie inférieure de la colonne liquide, comme le montre la plus simple réflexion. Un observateur non prévenu doit donc reconnaître immédiatement un effet de la pression dans les phénomènes géotactiques. Mais qu'il en soit ainsi en réalité, c'est ce que JENSEN put démontrer par des expériences de centrifugation : dans un tube de verre placé horizontalement où, suivant les conditions ordinaires, il ne peut exister aucun rassemblement géotactique des *Paramécies*, il éleva la pression par centrifugation dans la direction du rayon du disque centrifugeur, c'est-à-dire vers l'extrémité périphérique, et imita ainsi artificiellement les conditions qui, d'après

les lois de la pesanteur, règnent dans un tube de verre tenu verticalement. Le résultat de cette expérience fut que, pour une rotation pas trop rapide du disque centrifugeur, les *Paramécies* s'accumulaient à l'endroit de la pression la plus faible, c'est-à-dire à l'extrémité centrale du tube, phénomène que JENSEN rangea à côté de la géotaxie sous le nom de « *Centrotaxie* ». Ce rassemblement se fait avec la même sûreté et souvent, pour une vitesse de rotation convenable, avec une sûreté encore plus grande que dans le tube tenu verticalement. Si l'on tourne trop vite, les infusoires sont naturellement entraînés, comme tout corps plus dense que l'eau, vers la périphérie.

Nous devons d'après cela considérer aussi la géotaxie, qui, en botanique, a occupé pendant si longtemps une place particulière, comme un cas spécial des phénomènes barotactiques.

3. — Phototaxie.

Il est dans la nature physique du mouvement lumineux que le rayon, parti d'une source de lumière, se propage en ligne droite à travers l'espace et perde en intensité avec l'éloignement. Par conséquent deux points situés sur le trajet d'un rayon lumineux ont des intensités lumineuses différentes, celui qui est le plus près de la source de lumière, une intensité plus grande, celui qui en est le plus éloigné, une intensité moindre. Le rayon lumineux remplit donc d'une façon parfaite les conditions nécessaires pour la réalisation d'une excitation unilatérale, et même on se heurterait à de grandes difficultés si l'on voulait réaliser des conditions telles qu'un organisme fût excité uniformément de tous côtés par la lumière. Il en résulte que l'excitation lumineuse produit aussi des effets de direction de mouvements très prononcés, qui sont désignés sous le nom de *Phototaxie* (1) et sont complètement analogues à ceux de la chimiotaxie et de la barotaxie.

On connaît depuis longtemps la phototaxie chez les plantes, car d'une manière générale la physiologie végétale, en raison de la complication moindre de ses objets d'étude, a pu se développer et perfectionner ses méthodes beaucoup plus rapidement que la physiologie animale. Quiconque cultive des fleurs dans une chambre a journellement sous les yeux les phénomènes de la phototaxie positive. Il voit que les parties en train de se développer se tournent constamment vers la lumière, et il doit, pour que la plante pousse suivant la verticale, tourner le pot de fleur de temps en temps, afin que l'incurvation phototactique soit compensée de l'autre côté. Beaucoup de plantes présentent une phototaxie si prononcée, que dans un jardin exposé en pleine lumière, elles se tournent vers le soleil et en suivent tout le parcours pendant la même journée. Si l'on observe par exemple, par un beau jour d'été, un massif de gentianes bleues, on voit que ces plantes tournent toutes ensemble l'orifice de leurs magnifiques corolles vers le soleil, et en suivent lentement le mouvement, de telle sorte que leurs fleurs présentent le soir une direction presque opposée à celle du matin. Pour beaucoup de plantes, comme STAHL (2) l'a montré chez les équisétacées, la direction de croissance est déjà influencée d'une manière très intéressante dans la spore par la lumière : en effet dans la segmentation de la spore, le premier sillon qui la divise en deux parties se forme perpendiculairement à la

(1) La distinction antérieurement admise entre l'héliotropisme et la phototaxie, dans laquelle on désignait par le premier terme la position, l'incurvation et la rotation des organismes fixés, et par le dernier le mouvement des organismes libres par rapport à la source de lumière, n'est pas seulement superflue, mais elle éveille encore facilement l'idée fautive qu'il s'agit dans les deux cas de choses différentes. Il est donc absolument indispensable de renoncer à cette double dénomination pour des processus qui au fond reposent sur le même principe et de rejeter comme antiscientifique, ainsi que l'ont déjà fait beaucoup d'auteurs, l'ancienne distinction basée sur des caractères purement extérieurs, maintenant que nous connaissons mieux les processus dont il s'agit.

(2) STAHL : *Einfluss der Beleuchtungsrichtung auf die Theilung der Equisetum-Sporen*. Dans : *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft*, 1885, vol. III.

direction des rayons lumineux incidents, et déjà à ce moment on peut remarquer une différence caractéristique dans le genre de phototaxie des deux moitiés; car la cellule rhizoïde, de laquelle se développeront ultérieurement les racines, se détourne constamment de la source de lumière, tandis que la cellule prothallium, de laquelle naîtront les parties aériennes de la plante, se tourne au contraire vers la source lumineuse (fig. 222).

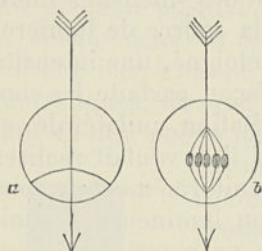


Fig. 222. — Division de la spore d'une équisétacée sous l'influence de la lumière. La flèche indique la direction des rayons lumineux; a, position de la cloison de segmentation; b, direction de la figure caryokinétique. D'après STAHL.

Les récentes recherches de LOEB (1) et DRIESCH (2) ont prouvé que les phénomènes phototactiques sont largement répandus dans le règne animal. Mais si la production de ces phénomènes n'est déjà pas si saisissable chez les végétaux, elle est encore bien plus difficile à observer dans l'organisme complexe des animaux, en raison de la participation des organes des sens, du système nerveux, des organes de mouvement, etc; c'est pourquoi il convient de nous attacher ici aux conditions les plus simples, telles que nous en présentent les cellules à vie libre.

Déjà observés par PRIESTLEY et EHRENBERG, les phénomènes phototactiques des organismes unicellulaires furent soumis à une étude plus approfondie par NÆGELI, HOFMEISTER, BARANETZKY, STAHL, KLEBS, COHN et d'autres botanistes, mais ce sont seulement les travaux fondamentaux de STRASBURGER qui nous ont donné un tableau exact des lois auxquelles obéissent ces phénomènes.

STRASBURGER (3) institua ses expériences principalement sur des zoospores de différentes algues pourvues de chlorophylle, et observa leur manière de se comporter vis-à-vis de la lumière venant latéralement d'une fenêtre et tombant sur une goutte pendante. Les phénomènes se montrèrent essentiellement les mêmes pour les différentes espèces de spores. La manière dont se comportent les zoospores d'*Ulothrix* peut nous servir de type; à la lumière diffuse du jour de faible intensité, ces petites cellules flagellées se précipitent en droite ligne vers le bord de la goutte qui est tourné du côté de la lumière, et s'y rassemblent en troupes serrées. Si l'on augmente l'intensité lumineuse, ce que STRASBURGER obtenait en approchant la préparation de la fenêtre ou en faisant agir directement sur elle la lumière solaire, à partir d'une certaine intensité les zoospores commencent à abandonner le « bord positif de la goutte », c'est-à-dire le bord tourné du côté de la lumière,

(1) LOEB : *Der Heliotropismus der Thiere und seine Uebereinstimmung mit dem Heliotropismus der Pflanzen*. Würzburg, 1890.

(2) DRIESCH : *Heliotropismus und Hydroidpolytypen*. Dans : *Zoolog. Jahrbücher*, vol. V, 1890.

(3) STRASBURGER : *Wirkung des Lichtes und der Wärme auf Schwärmsporen*. Dans : *Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaften*, vol. XII.

et à se rendre au « bord négatif », c'est-à-dire au bord opposé de la goutte, jusqu'à ce qu'elles y soient toutes rassemblées si l'intensité de la lumière est encore accrue. Il y a donc un degré d'intensité lumineuse qui attire les zoospores en leur faisant quitter aussi bien les endroits plus intensivement éclairés que ceux qui le sont moins, phénomène que STRASBURGER a désigné sous le nom de *Photométrie*. Nous avons ici une analogie complète avec la chimiotaxie; celle-ci, en effet, est positive jusqu'à un certain degré de concentration de la substance active, mais à partir de là elle devient négative pour une concentration plus élevée, de telle sorte que nous pouvons parler aussi d'une « chimiométrie ». Les zoospores de *Chætomorpha*, *Ulva*, *Hæmatococcus* et de quelques autres algues se comportent d'une façon entièrement analogue à celles d'*Ulothrix*; de même l'infusoire flagellé *Chilomonas paramæcium* et les spores incolores de *Chytridies*, qui tous présentent une phototaxie positive ou négative suivant que la lumière a une faible ou une forte intensité. Toutefois il y a aussi des espèces qui, comme par exemple les zoospores de *Botrydium granulatum*, possèdent une phototaxie positive pour toutes les intensités lumineuses.

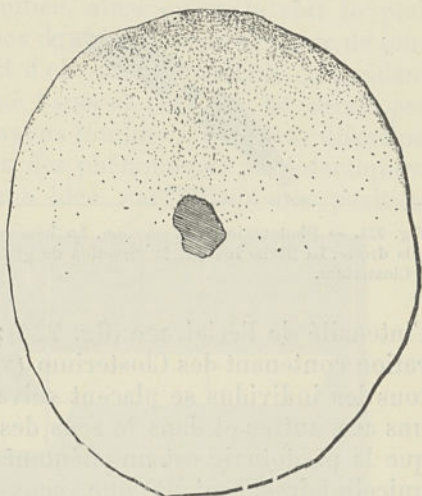


Fig. 223. — Phototaxie des diatomées. Au milieu d'une goutte d'eau se trouve une parcelle de limon qui, tout d'abord, était garnie d'une couche épaisse de diatomées. Celles-ci se sont toutes transportées vers le bord de la goutte tourné vers la lumière.

A ces recherches de STRASBURGER, s'ajoute toute une série d'observations d'autres investigateurs, qui ont pu découvrir des phénomènes phototactiques chez les microorganismes d'espèces les plus variées. Ainsi, la phototaxie des plasmodies de Myxomycètes déjà observée par HOFMEISTER et BARANETSKY, a été étudiée par STAHL (1) qui trouva que de jeunes plasmodies d'*Æthelium septicum* ont une phototaxie positive dans une demi-obscurité et rampent à la surface des amas de tan, tandis qu'elles présentent une phototaxie négative à un plus fort éclairage et s'enfoncent alors dans l'intérieur du tan. En outre, ENGELMANN (2) trouva dans *bacterium chlorinum* et *bacterium photometricum* deux formes de bactéries qui possèdent des propriétés phototactiques

(1) STAHL : *Zur Biologie der Myxomyceten*. Dans : *Botanische Zeitung*, 1884.

(2) ENGELMANN : *Zur Biologie der Schizomyceten*. Dans : *Pflüger's Archiv*, vol. XXVI. — Du même : *Bacterium photometricum*. *Ein Beitrag zur vergleichenden Physiologie des Licht- und Farbensinns*. Dans : *Pflüger's Archiv*, vol. XXX.

et se rassemblent aux endroits exposés à la lumière. ENGELMANN (1), STAHL (2), ADERHOLD (3), et d'autres (4) découvrirent aussi des phénomènes phototactiques chez les diatomées et les oscillariées, qui se comportent exactement comme les zoospores des algues et forment des rassemblements très caractérisés (fig. 223). Enfin, STAHL (loc. cit.), KLEBS (5) et ADERHOLD (loc. cit.) décélérent aussi des mouvements phototactiques chez les Desmidiacées, et montrèrent que ces algues

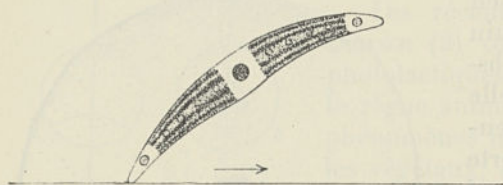


Fig. 224. — Phototaxie du *Closterium*. La lumière vient de la droite. La flèche indique la direction de glissement du *Closterium*.

disposent leur axe longitudinal parallèlement à l'incidence des rayons lumineux et, dans cette situation, se poussent sur le fond à l'aide du produit qu'elles sécrètent d'après leur mode caractéristique de locomotion, soit vers la source lumineuse, soit en sens inverse suivant l'intensité de l'éclairage (fig. 224); de telle sorte que, dans une préparation contenant des *Closterium* (voir p. 261) ou *Pleuroténies* vivantes, tous les individus se placent suivant leur grand axe parallèlement les uns aux autres et dans le sens des rayons incidents. Ainsi nous voyons que la phototaxie est un phénomène très répandu parmi les organismes unicellulaires, autant que ceux-ci sont excitables par les rayons lumineux.

Après qu'on eut établi la réalité des phénomènes phototactiques, on dut soulever la question de savoir si les différents rayons du spectre ont la même action, question qui pouvait être facilement tranchée par l'interposition de verres et solutions colorés entre la source lumineuse et l'objet. On choisit dans ce but des milieux qui ne laissaient passer que les rayons d'une partie déterminée du spectre, de manière qu'il ne tombât sur les organismes que des rayons d'une certaine longueur d'onde (fig. 225). COHN et plus tard STRASBURGER établirent de cette façon qu'en général, les rayons les plus réfrangibles du spectre, par conséquent surtout les rayons bleus et violets, sont plus actifs que les rayons moins réfrangibles, par exemple les rouges, qui pour un degré modéré d'intensité lumineuse agissent comme l'obscurité complète.

Enfin, il est encore un point qui mérite d'être mentionné dans l'exposé

(1) ENGELMANN : *Ueber Licht- und Farbenperception niederster Organismen*. Dans : Pflüger's Archiv, vol. XXIX.

(2) STAHL : *Ueber den Einfluss von Richtung und Stärke der Beleuchtung auf einige Bewegungerscheinungen im Pflanzenreich*. Dans : Botanische Zeitung, 1880.

(3) ADERHOLD : *Beitrag zur Kenntniss richtender Kräfte bei der Bewegung niederer Organismen*. Dans : Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaften, 1888.

(4) VERWORN : *Psycho-physiologische Protistenstudien*. Iéna, 1889.

(5) KLEBS : *Ueber die Bewegung und Schleimbildung der Desmidiaceen*. Dans : Biologisches Centralblatt, vol. V.

des phénomènes phototactiques. D'après toutes nos considérations antérieures, et par analogie avec les actions directrices de mouvements des autres excitants, il est évident que la direction de mouvement n'est produite que par la différence dans l'intensité de l'éclairage des divers points du corps; car là où un excitant agit de toutes parts avec la même intensité à la surface du corps, il n'y a pas de raison pour qu'il se manifeste une position axiale déterminée, ainsi qu'on le voit le plus nettement pour les excitants chimiques dont l'influence s'exerce de tous côtés. Bien que cette proposition soit d'elle-même évidente, cependant d'après quelques observateurs, comme SACHS et LOEB, ce ne serait pas tant aux différences d'intensité des rayons lumineux qu'à leur direction que l'on devrait attribuer la production des phénomènes phototactiques. De cela il est difficile de se faire une idée, car puisqu'une position

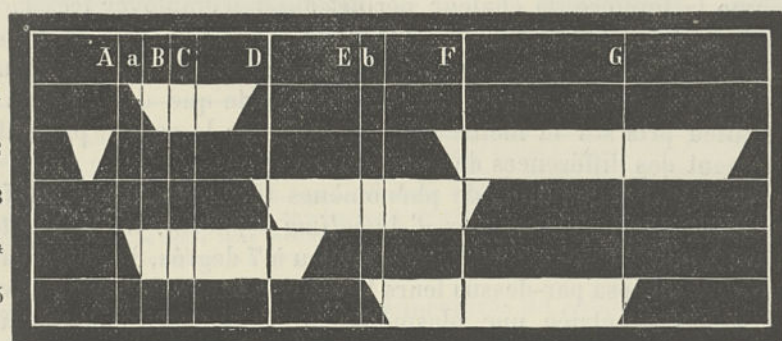


Fig. 225. — Spectre donné par différents milieux. 1, spectre d'un verre rouge; 2, spectre d'un verre de cobalt; 3, spectre d'un verre vert; 4, spectre d'une solution de bichromate de potassium; 5, spectre d'une solution d'oxyde de cuivre ammoniacale.

axiale déterminée n'est possible qu'autant qu'il existe des différences en deux points de la surface du corps, la conception que la « direction » des rayons pourrait exercer une telle action n'a plus qu'un caractère mystique, cette direction des rayons étant la même en tous les points du corps. Dans la Nature, il est vrai, et dans les conditions ordinaires, la diminution d'intensité de la lumière coïncide avec les changements de direction des rayons, et par suite nous voyons toujours les mouvements phototactiques s'accomplir d'après la direction des rayons lumineux. Mais expérimentalement on peut très facilement dissocier ces deux facteurs. OLTMANN (1) s'est servi dans ce but d'un dispositif parfaitement approprié en mettant à profit une idée déjà appliquée par STRASBURGER. OLTMANN construisit un coin avec deux lames de verre réunies sous un angle aigu de 2 degrés, puis il remplit l'espace laissé entre les deux lames d'une couche de gélatine troublée avec de l'encre de Chine. Ces plaques ainsi disposées en forme de coin laissaient passer à peu près

(1) F. OLTMANN : *Ueber die photometrischen Bewegungen der Pflanzen*. Dans : *Flora*, année 1892.

toute la lumière à leur extrémité mince, tandis qu'elles en absorbaient beaucoup à leur extrémité épaisse où la gélatine était le plus opaque. Si donc, la lumière tombe perpendiculairement à la surface de ce coin, il se trouve que le sens de sa diminution d'intensité, pour un objet placé derrière dans une chambre noire, est perpendiculaire à la direction des rayons incidents. Or, à l'aide de ces plaques, et en employant une lumière d'une intensité convenable, on peut effectivement démontrer expérimentalement que ce n'est pas la direction, mais bien seulement la différence d'intensité aux divers points de la surface d'un corps qui détermine les phénomènes phototactiques, ainsi que la simple réflexion le faisait prévoir.

4. — Thermotaxie.

Comme la lumière, la chaleur permet aussi d'employer très facilement des excitations unilatérales, puisque la chaleur, qu'elle se propage par conduction ou par rayonnement, diminue toujours à mesure qu'on s'éloigne de la source calorifique, de telle sorte que deux points du même milieu pris sur la même ligne à partir de la source présentent constamment des différences de température.

La première observation de phénomènes thermotactiques fut faite par STAHL (1) sur les plasmodies d'*Aethalium septicum*. Il plaça côte à côte deux verres dont l'un était rempli d'eau à 7 degrés, l'autre d'eau à 30 degrés, et disposa par-dessus leurs bords une bande de papier buvard sur laquelle était étalée une plasmodie de Myxomycète, de manière qu'une des extrémités de la plasmodie trempât dans l'eau froide et l'autre dans l'eau chaude. Aussitôt le réseau protoplasmique commença à abandonner l'eau froide et à se porter du côté de l'eau chaude, bien qu'avant l'expérience, il se mût sur le papier suivant une direction inverse. Finalement toute la masse protoplasmique avait émigré vers l'eau chaude. Il s'agit donc ici d'un cas de thermotaxie positive.

Nous pouvons observer une thermotaxie négative sur des Amibes (2), si nous faisons agir en un point du corps une température d'au moins 35 degrés centigrades, tandis que le reste du protoplasma se trouve à une température plus basse. Ce résultat pourrait à peine être obtenu par conduction de la chaleur. Nous utilisons donc la chaleur rayonnante et disposons l'expérience de la manière suivante. Une grosse goutte d'eau contenant un grand nombre d'*Amæba limax* est déposée sur une lamelle mince, de grandes dimensions, et placée sur un porte-objet recouvert de papier noir. Ce dernier présente au milieu de la plaque une petite ouverture à bords nets. Sous le microscope dont le miroir concave est orienté de manière à recueillir la vive lumière du soleil et à la réfléchir à travers le diaphragme, on interpose un écran opaque entre l'objectif et le miroir, et sous la lumière directe on dispose une

(1) STAHL : *Zur Biologie der Myxomyceten*. Dans : *Botanische Zeitung*, 1894.

(2) VERWORN : *Psycho-physiologische Protistenstudien*. Iéna, 1889.

Amibe de telle sorte que, par suite de son mouvement de reptation, elle arrive à la limite du papier noir. Aussitôt que l'Amibe a franchi par son extrémité antérieure la limite de l'ouverture, on retire brusquement

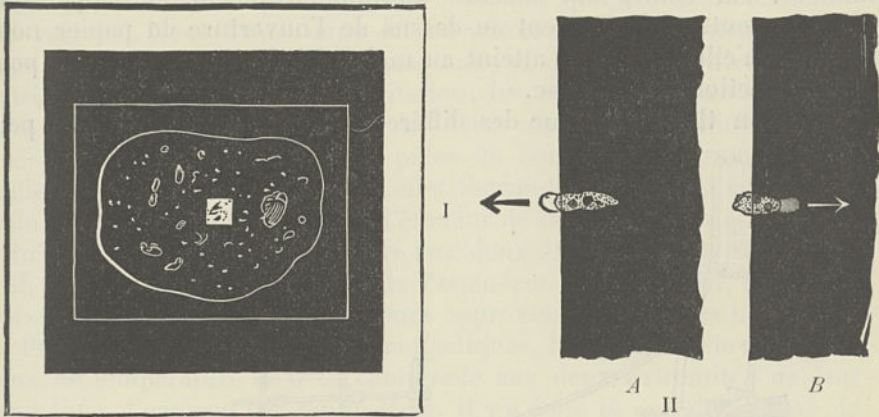


Fig. 226. — Thermotaxie négative des amibes. I, sur une grande lamelle se trouve une certaine quantité d'eau avec un grand nombre d'Amibes. La lamelle repose sur un fond noir, percé en son milieu d'une petite fenêtre carrée à bords nets. Par le déplacement de la lamelle on peut disposer une Amibe, de telle sorte que, par les progrès de ses mouvements de reptation, elle arrive à la limite de la fenêtre; II, A, si alors, à l'aide du miroir du microscope, on concentre brusquement les rayons du soleil sur la fenêtre, l'amibe se retire alors aussitôt dans la partie obscure où la température est moins élevée; II, B, les flèches indiquent la direction du mouvement de reptation.

l'écran, de façon que les rayons concentrés du soleil tombent sur cette extrémité antérieure de l'Amibe, tandis que l'extrémité postérieure se trouve encore dans l'ombre du papier noir. Il en résulte que l'Amibe modifie aussitôt sa direction de mouvement et recule dans l'ombre

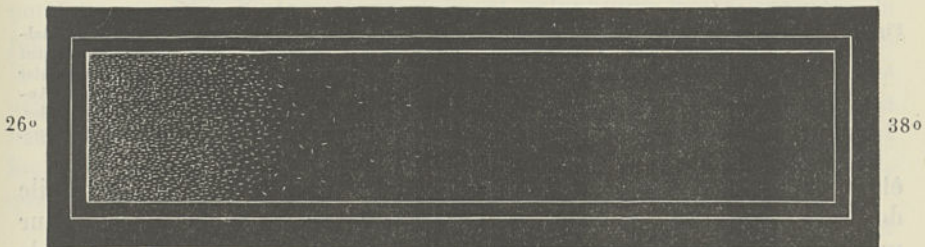


Fig. 227. — Thermotaxie de *Paramécium*. Dans une cuve d'ébonite noire de 10 cent. de long se trouvent un grand nombre de *Paramécies* qui, pour un échauffement de la cuve au-dessus de 24-28°, se transportent toutes vers le côté le plus froid. D'après MENDELSSOHN.

(fig. 226). Il est facile de démontrer qu'il s'agit ici uniquement d'une action calorifique et non d'une excitation lumineuse, soit en excluant l'action des rayons chimiques de la lumière par l'interposition d'une solution absorbante d'iode dans le sulfure de carbone, soit en arrêtant les rayons calorifiques par l'interposition d'une lame de glace ou d'alun. Dans le premier cas, l'effet thermotactique est aussi net qu'à la

lumière solaire directe; dans le second cas, il manque, en dépit de la plus grande intensité d'éclairage. D'ailleurs les Amibes comme le montrent des recherches plus rigoureuses, ne sont pas excitable par la lumière. Par contre une mesure thermométrique de la température dans la goutte, directement au-dessus de l'ouverture du papier noir, montre qu'elle doit avoir atteint au moins 35 degrés centigrades pour que la réaction se produise.

L'action thermotactique des différents degrés de température peut

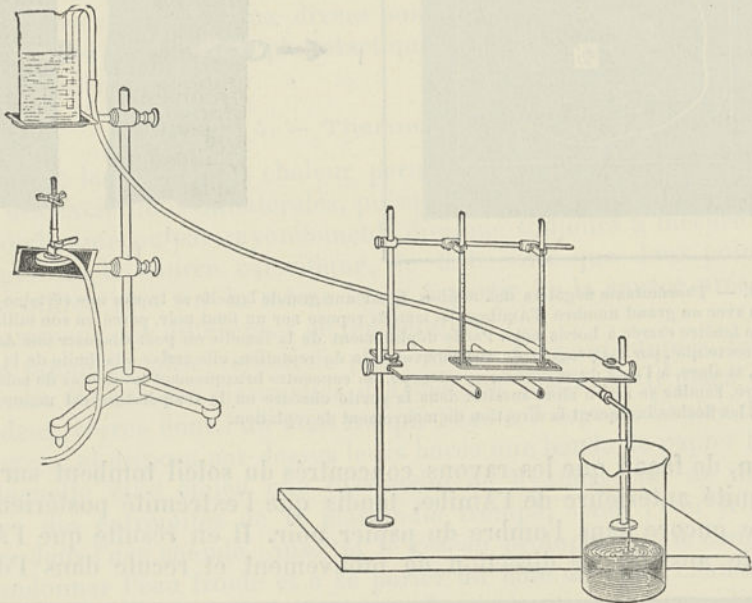


Fig. 228. — Dispositif expérimental pour étudier la thermotaxie. Dans une excavation d'une plaque métallique, se trouve engagée une cuve plate d'ébonite noire (fig. 227), dans laquelle est le liquide contenant les *Paramécies*. La plaque métallique est pourvue de trois tubes à travers lesquels on peut faire circuler de l'eau à la température voulue à l'aide d'un tube adducteur venant d'un récipient plus élevé. Au-dessus de la cuve, sont fixés des thermomètres qui plongent dans le liquide contenant les *Paramécies*, et qui indiquent à chaque instant la température régnant en ses différents points. D'après MENDELSSOHN.

être étudiée très commodément chez les infusoires ciliés qu'il est facile de cultiver en grandes masses pour l'expérimentation. Si l'on place sur une plaque métallique une petite cuve d'ébonite, et si l'on y étale le liquide contenant des *Paramécies*, on peut en échauffant un seul côté ou en le refroidissant avec de la glace, déterminer aux deux extrémités de la surface liquide des différences de température mesurables au thermomètre, qui ont pour résultat une action thermotactique très marquée. L'appareil construit par MENDELSSOHN (1) et figuré ci-dessus permet d'obtenir cet échauffement et ce refroidissement avec de l'eau chaude ou froide (fig. 228). On trouve de cette façon que pour des températures

(1) MENDELSSOHN : *Ueber den Thermotropismus einzelliger Organismen*. Dans : Pflüger's Archiv für die gesammte Physiologie, vol. LX, 1895.

dépassant 24 à 28 degrés centigrades environ, les Paramécies présentent une thermotaxie négative, c'est-à-dire qu'elles s'éloignent en masse de l'endroit chauffé, tandis que leur thermotaxie est positive à des températures inférieures à cette limite, c'est-à-dire qu'elles abandonnent le côté refroidi. Nous avons donc ici un phénomène complètement analogue à la chimiotaxie et à la phototaxie, et qui nous montre qu'à un certain degré d'intensité de l'excitation, les organismes se dirigent de même vers l'excitant en partant des deux côtés. Quelle minime différence de température aux deux pôles du corps de la Paramécie peut d'ailleurs suffire à déterminer un effet thermotactique, c'est ce qu'il est facile de calculer, si l'on connaît l'étendue de la surface liquide, le minimum de différence de température aux deux extrémités qui soit encore actif, et la longueur du corps de la Paramécie. Par ce calcul, qui, il est vrai, ne peut donner que des valeurs approximatives, JENSEN trouva que les Paramécies sont encore thermotactiques, lorsqu'il existe une différence de température de 0° 01 centigrade aux deux extrémités de leur corps long d'environ 0,2 millimètres. Il y a donc là une délicatesse de sensibilité vis-à-vis des excitants qui a son analogue dans les nombres trouvés par PFEFFER pour la chimiotaxie, ainsi que dans les minimales différences d'excitation encore actives dans la phototaxie, et qui laisse loin derrière elle la faculté de discernement de notre conscience.

3. — Galvanotaxie.

C'est une propriété caractéristique du courant galvanique de provoquer constamment des phénomènes d'excitation polaire. Par suite, les excitations avec le courant constant sont particulièrement propres à exercer des actions directrices de mouvement. De plus, comme nous pouvons graduer l'intensité du courant galvanique de la manière la plus délicate, et que nous sommes maîtres de sa direction, nous avons là en notre possession le moyen le plus parfait pour produire des actions d'excitation directrices de mouvement, dans leur forme la plus exacte et avec la précision des phénomènes physiques. En fait, ce sont les phénomènes galvanotactiques des organismes se mouvant librement, qui rappellent le mieux l'action de l'aimant sur les limailles de fer.

Les premiers phénomènes galvanotactiques chez les animaux furent découverts par HERMANN (1) sur les larves de grenouille et les embryons de poissons. Il observa que ces animaux, lorsqu'on fait passer un courant galvanique à travers le vase où ils sont contenus, se disposent tous, à la fermeture, suivant leur grand axe dans la direction des lignes du courant, et de telle sorte que leur tête se tourne vers l'anode et leurs queues vers la cathode. Ils restent alors dans cette position sans bouger de place. Des effets analogues ont ensuite été observés par NAGEL (2),

(1) HERMANN : *Einwirkung galvanischer Ströme auf Organismen*. Dans : Pflüger's Archiv, vol. XXXVII, 1885.

(2) NAGEL dans : Pflüger's Archiv für die gesammte Physiologie, vol. LI, LIII et LIX.

BLASIUS et SCHWEIZER (1), et tout récemment par LOEB (2), sur différentes autres espèces d'animaux supérieurs.

On a aussi observé des phénomènes galvanotactiques chez les végé-

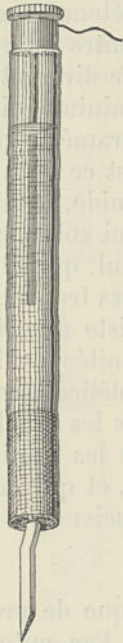


Fig. 229. — Électrode impolarisable qui, au lieu de pinceau, porte une pointe d'argile calcinée.

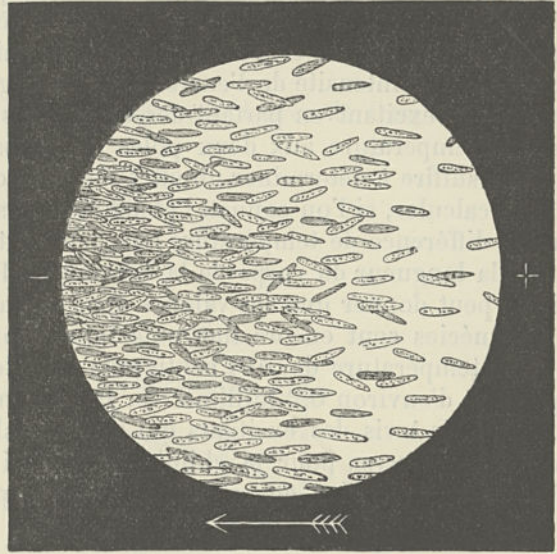


Fig. 230 A.

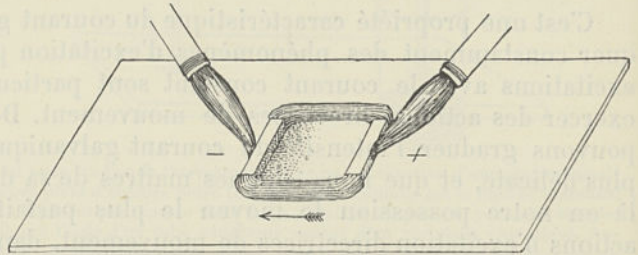


Fig. 230 B.

Fig. 230. — Galvanotaxie des Paramécies. La flèche indique la direction du mouvement des Paramécies qui, déjà en B, se sont toutes rassemblées le long de la bandelette représentant le pôle négatif; A, image microscopique; B, image macroscopique.

taux, et cela pour les radicules de plusieurs plantes qui, sous l'action d'un courant constant de longue durée, s'incurvent vers la cathode.

Mais les phénomènes galvanotactiques les plus frappants et les plus intéressants au point de vue théorique, nous sont fournis par les organismes unicellulaires à vie libre, tels que rhizopodes, leucocytes, infusoires, etc. (3).

(1) BLASIUS et SCHWEIZER : *Ibid.*, vol. LIII.

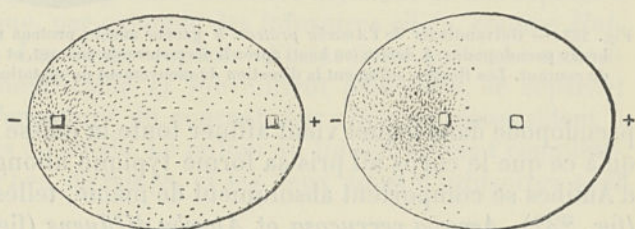
(2) LOEB : *Ibid.*, vol. LXIII et LXV.

(3) VERWORN : *Die polare Erregung der Protisten durch den galvanischen Strom*. Dans : *Pflüger's Archiv*, vol. XLV et XLVI, 1889; vol. LXII et LXV, 1896. — LUDLOFF : *Untersuchungen über den Galvanotropismus*. *Ibid.*, vol. LIX, 1895.

Pour étudier la galvanotaxie sur ces organismes, nous nous servons encore du porte-objet décrit précédemment avec ses électrodes impolarisables formées de bandelettes d'argile, ou bien d'électrodes impolarisables analogues aux électrodes en pinceaux, mais portant, au lieu du pinceau, une pointe d'argile calcinée, qui peut être plongée dans le liquide où l'on désire faire passer un courant (fig. 229).

Si l'on dépose dans la cupule du porte-objet (fig. 230, B), quelques gouttes d'eau contenant un grand nombre de *Paramécies*, et si l'on fait alors traverser le liquide par un courant constant en appliquant deux électrodes en pinceaux sur les bandelettes d'argile, au moment de la fermeture toutes les *Paramécies* se tournent par leur pôle antérieur vers la cathode et s'y dirigent en bataillons serrés. En quelques secondes, elles ont complètement abandonné l'anode, et forment autour de la cathode une épaisse fourmilière, disposition qui persiste tant que le courant reste fermé. Si maintenant on renverse le courant, de façon que

Fig. 231. — Courbes du mouvement galvanotactique des *Paramécies*, par application d'électrodes pointues dans une goutte d'eau; A, début du mouvement; B, accumulation des *Paramécies* au pôle négatif.



la cathode prenne la place de ce qui était auparavant l'anode et inversement, toute la troupe reflue en bloc du côté opposé et forme, comme précédemment, une accumulation à la nouvelle cathode. On peut répéter aussi souvent qu'on le désire cette expérience qui, par la grande précision de la réaction, excite toujours au plus haut point l'intérêt de l'observateur. Lorsque enfin on ouvre le courant, le rassemblement se disperse, les *Paramécies* abandonnent la cathode et se distribuent de nouveau uniformément dans tout le liquide. Si l'on dépose les *Paramécies* dans une grosse goutte d'eau sur une plaque de verre, et que l'on plonge dans la goutte les pointes des électrodes, ces infusoires se placent à la fermeture, comme des limailles de fer au-dessus d'un aimant, suivant les lignes du courant, et nagent dans cette direction (fig. 231) jusqu'à ce qu'elles aient atteint la cathode, au delà de laquelle elles s'accumulent en troupes serrées. Si l'électrode cathodique est mobile, de manière qu'on puisse en modifier à volonté la position dans la goutte, on arrive à diriger les *Paramécies* et à les amener partout où on le désire, absolument comme on attire avec l'aimant des poissons de fer-blanc nageant dans l'eau. Puisque le mouvement des *Paramécies* est dirigé vers la cathode, on peut désigner ce cas sous le nom de galvanotaxie cathodique.

La plupart des infusoires ciliés possèdent comme *Paramœcium* une

galvanotaxie cathodique. Parmi les autres protistes présentant le même phénomène, on ne peut encore citer que les Amibes. L'*Amæba limax* commence aussitôt après la fermeture du courant à modifier sa direction primitive et à ramper vers la cathode, en envoyant vers ce pôle un

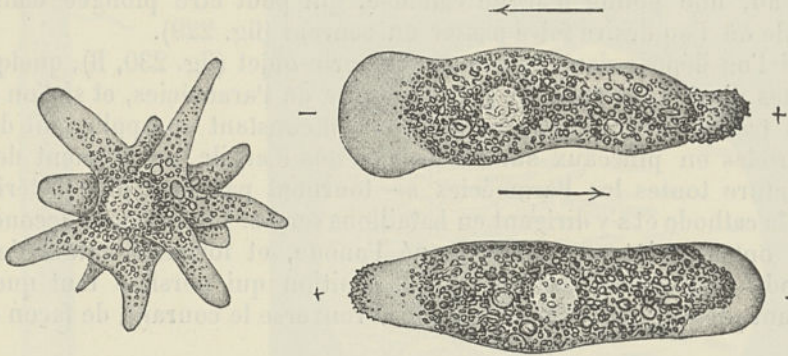


Fig. 232. — Galvanotaxie de l'*Amæba proteus*. A gauche *amæba proteus* non encore excitée avec nombreux pseudopodes. A droite (en haut) après la fermeture du courant, et (en bas) après le renversement du courant. Les flèches indiquent la direction du mouvement de reptation.

pseudopode dans lequel vient affluer toute la masse protoplasmique, jusqu'à ce que le corps ait pris sa forme typique allongée. D'autres espèces d'Amibes se comportent absolument de même, telles que *Amæba proteus* (fig. 232), *Amæba verrucosa* et *Amæba diffluens* (fig. 233).

Beaucoup de flagellates se comportent d'une façon inverse à celle

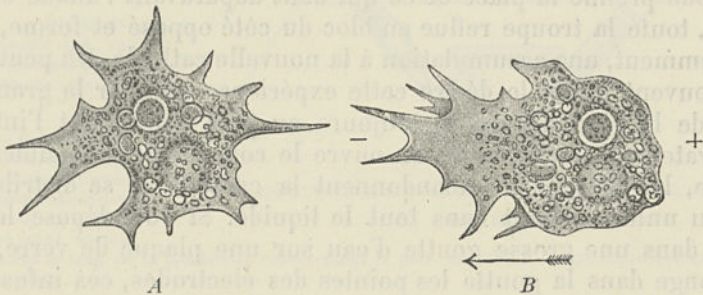


Fig. 233. — Galvanotaxie de l'*Amæba diffluens*. A, *Amæba diffluens* non excitée et rampant; B, après la fermeture du courant constant. La flèche indique la direction du mouvement de reptation.

des organismes précédents. Si nous faisons passer, par exemple, un courant constant à travers une goutte d'eau contenant un grand nombre d'individus du petit infusoire oviforme nommé *Polytoma uvella*, qui se meut à l'aide de deux flagella en tournant continuellement autour de son axe, à la fermeture du courant tous les individus tournent aussitôt leur extrémité antérieure portant les flagella du côté de l'anode, et se dirigent directement, suivant leur mode habituel de mouvement, vers ce pôle où ils s'entassent en troupes serrées. A l'ouverture du courant, ils

se distribuent de nouveau uniformément dans toute la goutte. *Polytoma* se comporte donc vis-à-vis des électrodes d'une manière inverse à *Paramecium*; elle présente une galvanotaxie anodique (fig. 234).

On assiste à un spectacle très curieux quand on fait passer un courant dans un liquide où se trouvent réunis des infusoires à galvanotaxie

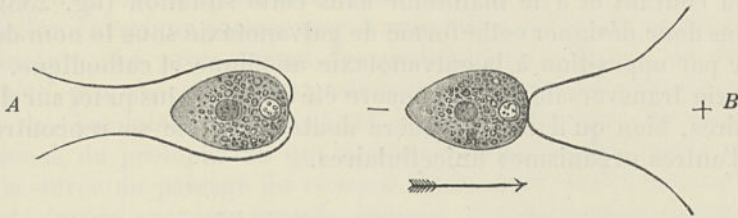
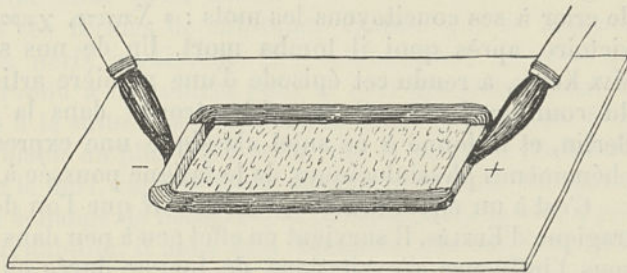


Fig. 234. — Galvanotaxie de *Polytoma uvella*. A, *Polytoma uvella* au repos; B, nageant vers l'anode après la fermeture du courant constant.

anodique, par exemple un flagellate comme *Polytoma*, et des espèces à galvanotaxie cathodique, par exemple des infusoires ciliés, comme *Halteria* ou *Pleuronema*. Les deux espèces d'infusoires qui sont mélangées d'une manière inextricable et fourmillent pêle-mêle, se séparent immédiatement à la fermeture du courant. Les ciliés se rassemblent à la cathode, les flagellés à l'anode. Le milieu du liquide devient complètement libre au bout de peu de temps, et les deux amas d'infusoires sont

Fig. 235. — Galvanotaxie du *Spirostomum ambiguum*. A la fermeture, ces infusoires ont disposé leur axe longitudinal perpendiculairement à la direction du courant.



nettement séparés l'un de l'autre. Si l'on renverse alors le courant, ces organismes se jettent les uns sur les autres, comme deux armées ennemies, s'entrecroisent et se rassemblent de nouveau aux pôles opposés. Il y a peu d'expériences physiologiques qui soient aussi élégantes que cette danse galvanotactique des infusoires.

Enfin une troisième forme de galvanotaxie nous est donnée par l'infusoire cilié *Spirostomum ambiguum* (1). Si l'on place entre les électrodes à bandes d'argile parallèles un peu d'eau contenant de ces infusoires allongés qui déjà apparaissent à l'œil nu comme de petits filaments blancs de 2 millimètres de longueur environ, on remarque à la fermeture du courant constant qu'ils présentent une contraction

(1) VERWORN dans : Berichte des zweiten internationalen Physiologen-Congresses in Lüttich, 1892. — Le même dans : Pflüger's Archiv, vol. LXII, 1896.

soudaine de leurs filaments myoïdaux, mais qu'ils ne se dirigent point vers l'un ou l'autre pôle, comme on aurait peut-être pu s'y attendre. Au lieu de cela, ils se tournent peu à peu par des inflexions répétées de leurs corps, et grâce aux mouvements de leurs cils vibratiles, de manière à placer leur axe longitudinal perpendiculairement à la direction du courant et à le maintenir dans cette situation (fig. 235). Nous pouvons donc désigner cette forme de galvanotaxie sous le nom de *transversale* par opposition à la galvanotaxie anodique et cathodique. La galvanotaxie transversale n'a pas encore été observée jusqu'ici sur d'autres infusoires, bien qu'il ne soit guère douteux qu'elle se rencontre aussi chez d'autres organismes unicellulaires.

C. — Phénomènes d'hyperexcitation.

Lorsque la petite troupe de vaillants Athéniens, sous la conduite de MILTIADE, eut remporté l'éclatante victoire de Marathon, un des combattants, encore dans la chaleur de l'action, quitta le champ de bataille et courut à Athènes pour être le premier à apprendre à ses compatriotes la nouvelle de la victoire. PLUTARQUE (1), qui nous a transmis l'anecdote, raconte le sort tragique de ce coureur de Marathon. Lorsque EUKLÈS (tel était le nom de ce courageux patriote), épuisé par l'effort d'une longue course, entra dans Athènes, c'est à peine s'il eut encore la force de crier à ses concitoyens les mots : « *Χειρατε, χειρομεν!* », message de la victoire, après quoi il tomba mort. Un de nos sculpteurs modernes, MAX KRUSE, a rendu cet épisode d'une manière artistique dans sa statue du coureur de Marathon qui se trouve dans la galerie nationale de Berlin, et a donné à ce sujet classique une expression saisissante des phénomènes physiologiques de la fatigue poussée à l'extrême.

C'est à un effort musculaire excessif que l'on doit rapporter la mort tragique d'EUKLÈS. Il survient en effet peu à peu dans la substance vivante, sous l'influence d'excitations de longue durée ou de haute intensité, des modifications qui, lorsqu'elles ont atteint un certain degré, aboutissent à la mort. Nous allons maintenant entrer dans quelques détails sur ces phénomènes qui se développent à la suite d'une hyperexcitation.

1. — Fatigue et épuisement.

Lorsqu'un objet vivant est soumis à des excitations de longue durée, ou bien à des excitations fréquemment répétées ou encore à des excitants de très forte intensité, il tombe au bout de quelque temps en état de fatigue. *La caractéristique générale de la fatigue consiste en ce que l'irritabilité de la substance vivante diminue progressivement. Cela se traduit surtout par cette circonstance que le résultat de l'excitation devient*

(1) PLUTARCHI *Moralia* Tom. II, 1.

de plus en plus faible avec les progrès de la fatigue, bien que l'intensité de l'excitant reste constante.

Nous avons déjà rencontré quelques exemples de ce fait en étudiant l'action des excitations galvaniques (voir p. 463 et 464). Si nous faisons passer un courant galvanique constant de moyenne intensité à travers le corps d'un *Actinosphærium*, nous voyons les phénomènes d'une contraction énergique commencer à apparaître à l'anode au moment de la fermeture. Le protoplasma des pseudopodes s'écoule en direction centripète, jusqu'à ce que ces prolongements se soient retirés; puis, les parois des vacuoles se crèvent, et il en résulte une décomposition granuleuse du protoplasma qui progresse à partir de l'anode pendant toute la durée du passage du courant. Mais cette destruction qui, tout d'abord, s'opère avec une grande énergie, devient ensuite d'autant plus lente et plus faible que l'on s'éloigne du moment de l'application du courant, jusqu'à s'arrêter complètement au bout de quelque temps. La substance vivante de l'*Actinosphærium* se fatigue donc dans le cours d'une excitation prolongée et perd de son irritabilité, de telle sorte que l'excitant qui provoquait au début des phénomènes violents de destruction, ne produit plus à la fin aucun effet. *Pelomyxa* se fatigue encore plus rapidement qu'*Actinosphærium*. Une excitation de quelques secondes suffit pour rendre *Pelomyxa* complètement inexcitable par des courants d'intensité invariable, et il faut alors renforcer l'intensité de l'excitant pour obtenir le même effet qu'au début.

Contrairement à ces formes de substance vivante qui se fatiguent très rapidement, les nerfs paraissent être infatigables; on n'est pas encore jusqu'ici parvenu à démontrer pour le nerf des phénomènes de fatigue appréciables à la suite d'excitations longtemps prolongées. Il est toutefois invraisemblable au plus haut point que le nerf soit réellement infatigable. Puisque le nerf, comme toute substance vivante est, durant sa vie, le siège d'un échange de matières, et puisque, avec la vie, il perd en même temps l'irritabilité, il nous faut admettre que son irritabilité est liée à ses échanges nutritifs, et que toute excitation y amène aussi une modification de ses échanges. Il est possible que ces modifications soient si faibles, que la fatigue du nerf ne puisse pas être décélée par nos méthodes actuelles. Il serait pour le moins complètement injustifié de déduire de l'apparente infatigabilité du nerf que sa fonction est complètement indépendante des échanges matériels, comme par exemple la faculté de conduction d'un fil de cuivre. Par contre, il serait important d'étudier la question de savoir si les modifications des échanges engendrées dans les nerfs par l'excitation, ne sont point immédiatement compensées par ces échanges dans la mesure même où elles se produisent, de telle sorte que, pendant un temps limité, aucun phénomène de fatigue ne pourrait se manifester extérieurement. Ce dernier cas paraît fort plausible quand on envisage la façon dont se comporte un autre objet, le muscle cardiaque. Si le muscle cardiaque qui travaille sans

interruption depuis un moment bien antérieur à la naissance jusqu'à la mort, ne se fatigue pas dans les conditions normales, c'est que les modifications qui résultent de sa contraction sont compensées immédiatement et en égale mesure par ses échanges nutritifs. Cependant le cœur est fatigable, lorsqu'il doit pour une raison quelconque exécuter un travail plus considérable qu'à l'état normal. C'est le cas par exemple dans certaines maladies. Les phénomènes de la fatigue ne se font pas, il est vrai, remarquer immédiatement, mais bien dans le cours de longues périodes de temps, et la substance même du muscle cardiaque se modifie profondément jusqu'à ce qu'il cesse tout à fait de battre. Alors la mort survient par paralysie du cœur.

Si le muscle cardiaque ne se fatigue que difficilement, nous avons par contre dans les muscles du squelette des tissus où les phénomènes de la fatigue peuvent être provoqués avec la plus grande facilité. Aussi la fatigue a-t-elle été étudiée le plus souvent et de la manière la plus

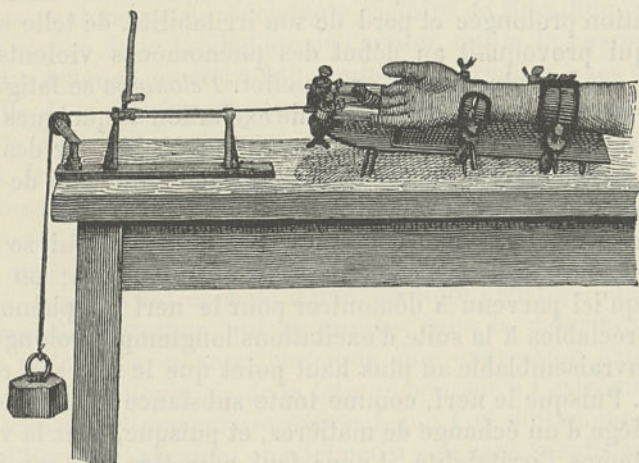


Fig. 236. — Ergographe de Mosso, d'après Mosso.

approfondie dans les muscles striés des vertébrés. Comme on peut enregistrer le mouvement musculaire d'une façon précise par la méthode graphique et analyser de la sorte ses différentes circonstances, il est très facile d'étudier les progrès de la fatigue d'après les modifications de la courbe que le muscle trace à chaque contraction. C'est ce que Mosso (1) a réalisé chez l'homme au moyen de son ergographe; et il en a consigné les résultats dans son livre si intéressant sur « la Fatigue ». L'ergographe est un petit appareil dans lequel le bras d'un homme est fixé solidement sur un support, tandis qu'un doigt peut se mouvoir librement. Ce doigt est relié par un fil à un style inscripteur qui

(1) Mosso : *Die Ermüdung*. Deutsche Originalausgabe von J. Glinzer. Leipzig, 1893.

trace sur un cylindre enregistreur tous les mouvements des muscles fléchisseurs produits soit par l'action de la volonté, soit par une excitation électrique. En outre, on peut suspendre un poids au bout du fil et de cette façon modifier à volonté le travail exécuté par le muscle fléchisseur du doigt (fig. 236). Au moyen de cet appareil, il est facile de se convaincre, en employant comme excitants des chocs d'induction se succédant à intervalles égaux et avec la même intensité, que la production

de travail du muscle diminue de plus en plus et finit par tomber à 0. Ce fait est exprimé par la courbe ci-jointe, qui indique seulement la grandeur de la contraction, et où la fatigue se manifeste par une diminution progressive de la hauteur de soulèvement (fig. 237). Après une série de contractions, il faut renforcer notablement l'intensité de l'excitant pour obtenir de la part des muscles fatigués des secousses aussi élevées qu'au début de l'expérience. Mais les détails des modifications dues à la fatigue sont mieux visibles si, comme l'a fait MAREY (1) déjà depuis longtemps, on inscrit à l'aide du myographe les courbes de contraction d'un muscle gastrocnémien de grenouille, en les superposant à partir du début de l'expérience. On voit alors, ainsi qu'HELMHOLTZ l'a déjà observé, que non seulement la hauteur de la courbe diminue par les progrès de la

fatigue, mais encore que le tracé de la courbe, et particulièrement sa ligne descendante, subit un allongement. En d'autres termes : *la production de travail diminue, tandis que la durée de la contraction augmente. Ce dernier phénomène repose principalement sur une augmentation de la durée de la phase d'expansion. Le muscle fatigué demande plus de temps pour revenir complètement à sa longueur primitive.*

Sous l'influence du courant téтанisant, les phénomènes de la fatigue se présentent peut-être encore plus nettement que sous l'action de chocs d'induction survenant à intervalles éloignés. Si l'on inscrit sur un cylindre enregistreur la courbe du téтанos d'un muscle gastrocnémien de grenouille chargé d'un poids, on voit d'abord la courbe conserver pendant longtemps sa hauteur initiale et figurer une ligne droite. Mais au bout de quelques instants, elle commence à baisser lentement, et en même temps il n'est pas rare qu'elle présente sur son parcours de

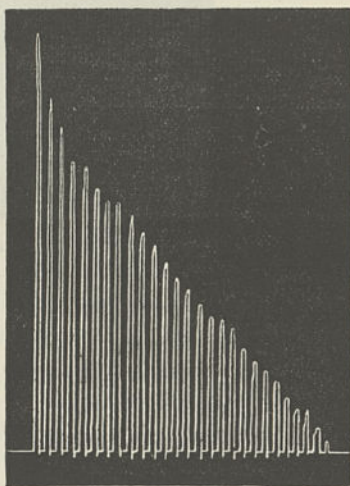


Fig. 237. — Tracé de la fatigue. La hauteur des courbes diminue graduellement pour une série de contractions des muscles fléchisseurs des doigts se succédant à intervalles rapprochés. D'après Mosso.

(1) MAREY : *Du mouvement dans les fonctions de la vie*. Paris, 1868.

petites irrégularités dues à un tremblement du muscle. Puis la courbe s'abaisse de plus en plus d'une façon progressive. Si on interrompt alors l'excitation, la courbe ne retombe pas ordinairement à son niveau primitif, mais demeure un peu au-dessus et n'y revient qu'au bout d'un

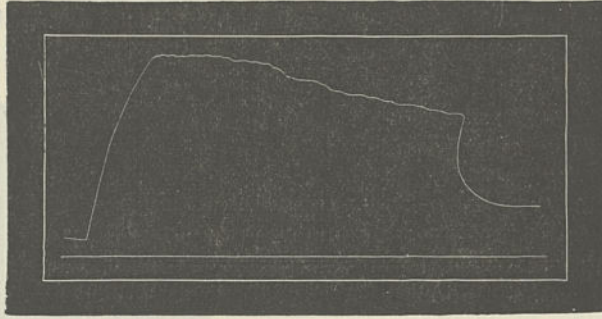


Fig. 238. — Courbe du tétanos d'un muscle de grenouille fatigué.

temps plus ou moins long. Un « raccourcissement secondaire » assez considérable persiste donc à la fin de l'excitation sur un muscle fatigué, et ce n'est que très lentement que ce dernier reprend sa longueur initiale.

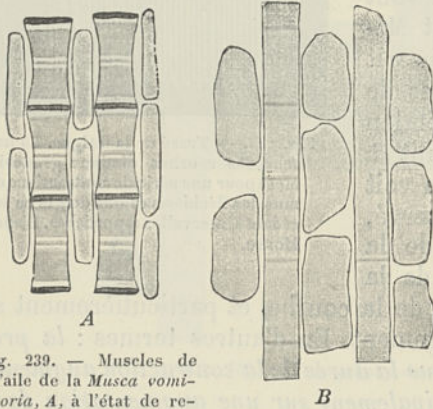


Fig. 239. — Muscles de l'aile de la *Musca vomitoria*, A, à l'état de repos; B, à l'état de fatigue. La striation des segments musculaires est devenue invisible, et les sarcosomes entre les fibrilles ont pris un énorme développement. D'après H. M. BERNARD.

Les modifications histologiques que l'on a observées sur le muscle fatigué sont aussi d'un grand intérêt. H. M. BERNARD prit un certain nombre de mouches bleues complètement semblables (*Musca vomitoria*), et força un certain nombre d'entre elles à se mouvoir continuellement jusqu'à ce qu'elles tombassent absolument épuisées sur le sol. Les individus fatigués furent immédiatement tués en même temps que ceux d'un autre lot qui pendant ce temps étaient restés au

repos complet, et les deux lots furent alors soumis aux mêmes manipulations. L'examen histologique démontra une différence saisissante entre les deux. Tandis que pour les mouches reposées les fibrilles montraient nettement la striation transversale et les différences de coloration des disques, chez les mouches fatiguées on ne pouvait plus voir distinctement que le disque intermédiaire dans quelques segments musculaires;

(1) HENRY M. BERNARD : *On the Relations of the isotropous to the anisotropous Layers in striped Muscles*. Dans : *Zoologische Jahrbücher, Abtheilung für Anatomie*, vol. VII, 1894.

tout le contenu du segment prenait une teinte claire uniforme, sans aucune différenciation des couches (fig. 239). En outre, les granulations ou « sarcosomes » situées entre les fibrilles, avaient acquis dans le muscle fatigué un développement considérable comparativement à celles du muscle frais. Mais envisager de plus près la signification de ces changements de structure nous entrainerait trop loin. Au reste, HODGE (1), G. MANN (2) et LUGARO (3) ont aussi décélé nettement des phénomènes microscopiques de la fatigue dans les cellules nerveuses des mammifères, des oiseaux et des insectes, particulièrement dans leurs noyaux.

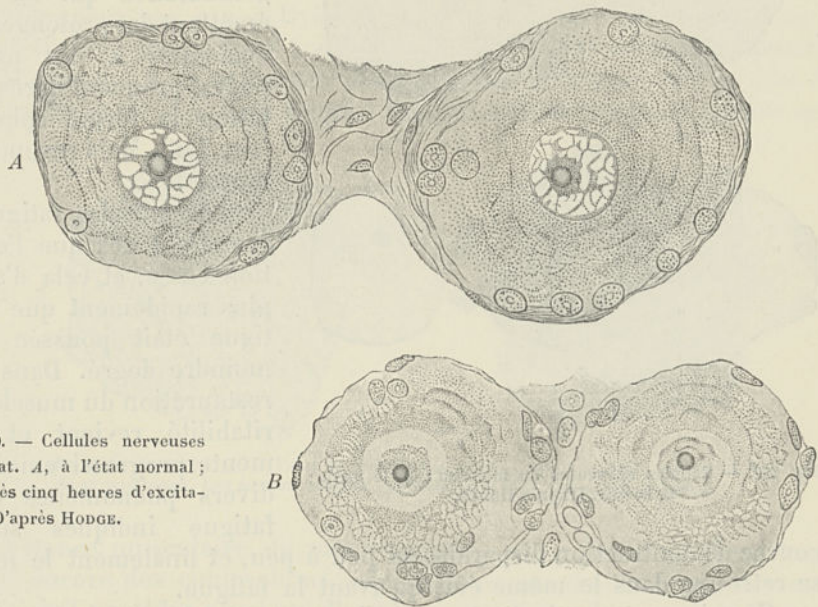


Fig. 240. — Cellules nerveuses du chat. A, à l'état normal ; B, après cinq heures d'excitation. D'après HODGE.

Ainsi d'après HODGE, chez le moineau les cellules nerveuses du renflement brachial de la moelle qui innervent les muscles de l'aile, possèdent le matin, après le repos de la nuit, des noyaux clairs, arrondis, vésiculeux (fig. 241, A), tandis que le soir, après les fatigues de la journée, ces noyaux ont un contour festonné (fig. 241, B). De même chez le chat, après une excitation de quelques heures, les noyaux des cellules nerveuses de vésiculeux et arrondis qu'ils étaient auparavant, deviennent ratatinés et à contours irréguliers, tandis que la disposition de leur contenu se modifie notablement (fig. 240). D'après MANN et, d'accord avec lui, LUGARO, la modification de la cellule nerveuse pendant son activité

(1) C. F. HODGE : *A microscopical Study of changes due to functional activity in Nerve cells.* Dans : *Journal of Morphology*, vol. VII, 1892.

(2) GUSTAV MANN : *Histological changes induced in sympathetic motor and sensory nerve cells by functional activity.* Dans : *Journal of Anatomy and Physiology*, 1894.

(3) LUGARO : *Sulle modificazioni delle cellule nervose nei diversi stati funzionali.* Dans : *Lo sperim. giornale, An. XLIV, sec. Biol. F. 41, 1895.*

consiste essentiellement dans une turgescence du protoplasma et du noyau, tandis que dans l'état de repos son volume diminue. En outre, le noyau devient de plus en plus pauvre en chromatine pendant le travail, et le nucléole peut même, comme l'a trouvé LUGARO, disparaître entièrement sous l'influence de la fatigue. A côté de ces faits, prennent place aussi les modifications qu'HEIDENHAIN (1) a observées déjà depuis

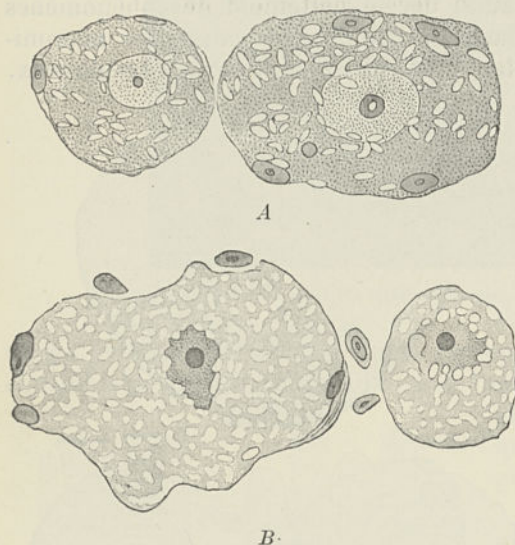


Fig. 241. — Cellules nerveuses du moineau : A, le matin ; B, le soir. D'après HODGE.

longtemps sur les glandes salivaires après excitation : les noyaux des cellules glandulaires qui au repos émettent des prolongements analogues à des pseudopodes, prennent après excitation la forme sphérique (fig. 242). Mais revenons au muscle.

Les muscles fatigués se remettent dès que l'excitation cesse, et cela d'autant plus rapidement que la fatigue était poussée à un moindre degré. Dans cette restauration du muscle, l'irritabilité revient et augmente progressivement, les divers phénomènes de la fatigue indiqués sur la

courbe de contraction disparaissent peu à peu, et finalement le muscle se retrouve dans le même état qu'avant la fatigue.

Ce qui paraît particulièrement intéressant, c'est le fait déjà découvert par VALENTIN (2) et EDOUARD WEBER (3), qu'un muscle excisé, comme par exemple un gastrocnémien de grenouille séparé de l'animal, est encore capable de se restaurer après avoir été fatigué. Il est facile de s'en rendre compte en inscrivant la courbe de la contraction. Si nous fatiguons par exemple un muscle gastrocnémien en le soumettant alternativement à des tétanisations de cinq secondes de durée environ et à des périodes de repos durant aussi cinq secondes, au bout de quelque temps, l'intensité de l'excitant restant toujours la même, la courbe du tétanos s'abaisse de plus en plus, jusqu'à ce qu'enfin l'excitation n'amène plus aucune contraction du muscle, qui se fixe dans un état de léger raccourcissement causé par la contracture secondaire. Si nous interrom-

(1) HEIDENHAIN : *Physiologie der Absonderungsvorgänge*. Dans : Hermann's Handbuch der Physiologie, vol. V. Leipzig, 1883.

(2) VALENTIN : *Lehrbuch der Physiologie*. II^e éd. Brunswick, 1847.

(3) WEBER dans : *Wagner's Handwörterbuch der Physiologie*, III, 1846.

pons maintenant l'excitation et abandonnons le muscle à lui-même pendant un certain temps, en le mettant à l'abri de la dessiccation, nous pouvons alors, avec la même intensité de l'excitant, provoquer des contractions presque aussi fortes qu'avant la fatigue. Toutefois le muscle se fatigue maintenant plus rapidement qu'auparavant. Un fait intéressant touchant le rétablissement du muscle fatigué a été établi récemment dans le laboratoire de RICHET par J. JOTEYKO (1), c'est à savoir que le muscle excisé ne revient à l'état normal après fatigue que s'il a de l'oxygène à sa disposition, et que par contre après complet épuisement il ne récupère pas son activité si on le met à l'abri de ce gaz. L'oxygène est donc absolument indispensable au rétablissement de l'irritabilité du muscle. Mais le fait que le muscle, même excisé, est en état de se rétablir après une forte fatigue dans un milieu oxygéné, prouve que

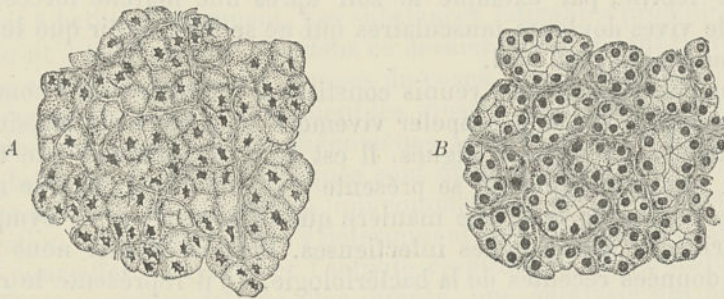


Fig. 242. — Parotide du lapin. *A*, à l'état de repos. Les noyaux sont dentelés; *B*, après l'excitation du sympathique. Les noyaux ont pris une forme arrondie. D'après HEIDENHAIN.

la substance musculaire, de même qu'elle peut exécuter pendant longtemps encore des contractions indépendamment de la circulation sanguine, doit posséder aussi en elle-même, et indépendamment de l'apport des matériaux nutritifs et de l'enlèvement des produits d'excrétion par le courant sanguin, les conditions qui, réunies à la présence de l'oxygène, sont nécessaires pour la restitution de l'irritabilité.

Si des phénomènes de la fatigue qui se manifestent extérieurement dans le muscle lui-même, nous passons aux phénomènes qui se développent secondairement dans l'organisme comme conséquence de très grands efforts musculaires, nous y rencontrons quelques faits qui nous conduisent encore un peu plus avant dans la connaissance de la fatigue.

Si nous observons sur nous-mêmes les phénomènes qui se développent dans le cours de violents efforts musculaires, nous remarquons d'abord une accélération notable des mouvements respiratoires avec augmentation de leur amplitude. En même temps, les battements du cœur augmentent de fréquence. L'élévation de la production de chaleur sous l'influence de l'activité musculaire, est compensée principalement

(1) JOTEYKO : *La fatigue et la respiration élémentaire du muscle*. Paris, 1896.

par une sécrétion abondante de sueur dont l'évaporation abaisse la température, sécrétion qui se produit par voie réflexe. A la suite d'un effort musculaire exagéré, il n'est pas rare qu'il se développe une fièvre légère, surtout si auparavant l'organisme est resté pendant longtemps sans exécuter aucun travail. La température s'élève, des frissons surviennent par accès, et on remarque une certaine augmentation d'excitabilité du système nerveux central. Ces faits sont si connus qu'on parle même d'une « fièvre des gymnastes » qui se produit à la suite d'efforts de gymnastique par trop intenses. On observe très fréquemment cette fièvre de fatigue après des excursions pénibles en montagne ou après de longues chevauchées. Parmi les symptômes subjectifs qui apparaissent à la suite de très violents efforts musculaires, les plus connus sont l'agitation, l'insomnie, l'inappétence qui surviennent pendant la période fébrile, par exemple le soir après une marche forcée, et en outre de vives douleurs musculaires qui ne se font sentir que le lendemain ou encore plus tard.

Tous ces phénomènes réunis constituent un intéressant complexe symptomatique qui doit rappeler vivement au médecin la physionomie des maladies infectieuses aiguës. Il est donc à présumer que tout ce tableau symptomatique qui se présente à la suite de la fatigue musculaire se réalise de la même manière que le complexe de symptômes caractéristique des maladies infectieuses. Pour ce dernier nous savons par les données récentes de la bactériologie, qu'il représente le résultat d'un empoisonnement provoqué par les produits toxiques de certaines bactéries, les toxines ainsi qu'on les nomme (voir page 199). Or, de même que les bactéries, les différentes autres formes de substance vivante sécrètent aussi des matières toxiques dans leurs échanges nutritifs, et il n'est donc pas illogique d'admettre que les muscles eux-mêmes forment de telles toxines, qui, à l'état normal, existent en trop petite quantité pour produire aucun trouble, mais deviennent la cause de véritables phénomènes d'intoxication, dès qu'elles s'accumulent dans l'organisme en grande quantité à la suite d'un travail musculaire forcé; que cette supposition se réalise effectivement, c'est ce qui a été démontré directement par diverses expériences.

Les premières recherches importantes sur ce sujet furent faites par RANKE (1), qui réussit à restaurer un muscle fatigué et à le rendre de nouveau capable de fonctionner, en lavant son tissu avec une solution de sel marin diluée, laquelle, comme on le sait, est complètement indifférente pour les tissus vivants. Il devait donc s'être formé et accumulé dans le muscle, pendant son activité, certaines « substances fatigantes » agissant comme produits paralysants sur la substance musculaire même, et dont l'enlèvement permettait au muscle de reprendre son irritabilité. C'est effectivement ce que RANKE put vérifier par l'expérience suivante.

(1) RANKE : *Tetanus*. Leipzig, 1865.

Il fit un extrait aqueux de muscles fatigués et l'injecta dans les vaisseaux d'un muscle frais. Il en résulta que ce muscle perdit aussitôt sa contractilité et se comporta absolument comme un muscle fatigué. Cette expérience démontre donc que les phénomènes de la fatigue résultent de l'accumulation dans le muscle de certains produits d'échanges, et qu'ils peuvent disparaître à la suite d'un lavage du tissu musculaire. Dans ces derniers temps, Mosso (1) a institué sur le chien une expérience analogue à celle de RANKE. Lorsqu'il transfusait du sang d'un chien normal à un autre chien narcotisé, celui-ci ne présentait aucun phénomène particulier. Mais s'il transfusait du sang d'un chien fatigué, à la suite d'une contraction violente de ses muscles provoquée par un courant tétanisant, même quand cette excitation n'avait duré que deux minutes, alors apparaissaient aussitôt les phénomènes caractéristiques de la fatigue; la respiration s'accélérait jusqu'à la dyspnée et le cœur commençait à battre violemment. Les substances fatigantes produites par le muscle ne restaient donc pas dans ce dernier, mais étaient reprises par le sang et portées à tous les organes du corps. Ainsi s'explique qu'après une marche forcée, non seulement les muscles de la jambe, mais aussi ceux du bras présentent les phénomènes de la fatigue. De plus, comme les substances fatigantes toxiques sont aussi portées par le sang aux centres nerveux encéphaliques, qui commandent les mouvements de la respiration et du cœur, elles y déterminent tout d'abord une excitation qui a pour effet de renforcer l'activité respiratoire et cardiaque, mais ensuite, et pour une fatigue plus intense, une paralysie qui aboutit à l'arrêt du cœur et à la mort. L'histoire du coureur de Marathon en est un exemple classique.

Nous ne devons pas toutefois, ainsi que cela est arrivé assez fréquemment, attribuer une importance exagérée à la formation et à l'accumulation des substances fatigantes pour la production de la fatigue musculaire. S'il est hors de doute que les phénomènes de la fatigue peuvent être provoqués par l'accumulation des substances fatigantes, cette cause n'est cependant pas la seule. L'élément principal dans la production de la fatigue réside toujours dans la consommation progressive des substances nécessaires à l'activité. D'après cela il peut y avoir pour le muscle, et vraisemblablement pour toute substance vivante, deux causes différentes de fatigue. *Nous voyons survenir les phénomènes de la fatigue, d'une part, quand certaines substances nécessaires à la vie sont, par suite d'un renforcement d'activité, plus rapidement consommées que remplacées ou reformées, et, d'autre part, quand certaines substances qui apparaissent comme produits de déchet, s'accumulent en telle quantité qu'elles déterminent une action paralysante. En raison de cette différence fondamentale dans la genèse des phénomènes en question, il convient de les distinguer aussi par une dénomination différente et de désigner sous le*

(1) Mosso : *Die Ermüdung*. Deutsche Originalausgabe von J. Glinzer. Leipzig, 1892.

nom d' « épuisement » les phénomènes de paralysie dus à la consommation des substances nécessaires à l'activité de la matière vivante, et sous celui de « fatigue », par contre, les phénomènes paralytiques qui résultent de l'accumulation et de la toxicité des produits de déchet. Mais les deux séries de phénomènes naissant de causes si différentes ont le même résultat final. Toutes deux sont caractérisées par la paralysie de l'irritabilité et de l'activité de la substance vivante.

2. — Excitation et paralysie.

Retenons d'abord ceci : c'est qu'entre l'excitation et la paralysie il n'y a qu'un contraste quantitatif. Toutes deux ne représentent que des degrés différents d'un seul et même phénomène, la vie, et à la vérité l'excitation un renforcement, la paralysie un affaiblissement de l'intensité normale des phénomènes vitaux.

Nous avons vu dans un article antérieur que des phénomènes de paralysie peuvent être provoqués par hyperexcitation. *Ce fait est important, car il nous montre que les mêmes excitants qui, pour une faible intensité ou une courte durée, produisent une excitation, peuvent, pour une intensité plus élevée ou une durée plus considérable, faire naître des effets précisément inverses, c'est-à-dire des paralysies.*

Les phénomènes de fatigue dont nous venons de nous occuper, ne sont qu'un exemple particulier de ce rapport existant entre l'excitation et la paralysie, rapport qui d'ailleurs a une beaucoup plus grande extension. Les actions stimulantes et paralysantes des excitants dont nous avons parlé plus haut, nous en fournissent encore une série d'autres exemples. Les effets des anesthésiques nous offrent à ce point de vue une analogie complète avec les phénomènes de la fatigue. Ce paraît être une propriété générale de ces substances de produire des phénomènes d'excitation lorsqu'elles sont administrées à très faibles doses ou pendant un temps très court, tandis qu'elles déterminent des phénomènes de paralysie de plus en plus prononcés et pouvant aller jusqu'à un arrêt complet de la vie, lorsque leurs effets s'accroissent (voir pages 417 et 420). C'est un fait bien connu en pharmacologie. La morphine à très faible dose, ou au début de son action, produit toujours un stade d'excitation, dans lequel le patient est inquiet et agité, ne peut dormir et est poursuivi par toutes sortes d'hallucinations. Par contre, si la dose de morphine administrée est plus forte et si la période d'excitation est passée, on voit survenir un profond sommeil avec complète abolition du mouvement et de la sensibilité. La même série d'effets se rencontre aussi pour d'autres narcotiques, et déjà sur la cellule isolée. Par une action légère ou de courte durée des vapeurs d'éther ou de chloroforme sur les infusoires ciliés, nous voyons le mouvement des cils vibratiles se renforcer et acquérir une extrême rapidité. L'excitation de ces cellules ciliées atteint un si haut degré qu'on les voit se lancer avec la rapidité d'une flèche à travers la préparation, grâce aux battements accélérés de leurs

cils. Mais si la dose ou la durée d'application du narcotique est un peu augmentée, le mouvement vibratile devient de plus en plus lent, jusqu'à ce qu'enfin la paralysie soit complète et que l'infusoire gise sans mouvement. Les mêmes phénomènes ont été observés avec les anesthésiques les plus différents et sur les formes les plus variées de la substance vivante.

L'excitant thermique nous fournit un autre exemple à l'appui de ce fait, que l'excitation croît tout d'abord avec l'augmentation de l'intensité de l'excitant pour faire place ensuite, à partir d'un certain degré, à une paralysie (voir page 440). Tous les phénomènes vitaux subissent un renforcement avec l'élévation de température jusqu'à un certain degré de chaleur, celui-ci étant d'ailleurs situé à une hauteur variable pour les différentes formes de substance vivante ou pour les différents phénomènes vitaux présentés par une même forme. A ce point l'excitation atteint son maximum. Mais si ce degré de température est franchi, l'excitation diminue rapidement et fait place à une paralysie complète, la rigidité de chaleur. L'activité fermentaire des cellules de levûre, l'accroissement et le développement des œufs, les mouvements du protoplasma et des cils vibratiles chez les organismes unicellulaires nous fournissent à ce sujet des exemples très nets.

Dans le domaine des autres excitants il serait facile de trouver également des exemples à l'appui de ce fait, que l'augmentation d'intensité de l'excitant amène d'abord un renforcement d'activité, puis une paralysie.

Toutefois cette relation entre l'excitation et la paralysie ne vaut que pour ces excitants qui consistent, comme par exemple l'élévation de la température ambiante, dans le renforcement des facteurs dont les effets représentent à l'état normal des conditions vitales pour l'organisme, ou pour ceux qui consistent dans une intervention de facteurs étrangers, comme par exemple les excitations par les poisons. Par contre, les excitants qui reposent sur un affaiblissement des conditions vitales, comme par exemple l'abaissement de la température ambiante, paraissent, en général, amener progressivement et sans excitation préalable la paralysie des phénomènes vitaux. On ne saurait encore, il est vrai, dans l'état actuel de nos connaissances, établir avec certitude une loi de ces phénomènes, car il est nécessaire de soumettre à une critique prudente un plus grand nombre de faits pour en déduire des généralisations. Toujours est-il qu'un grand nombre de données parlent absolument dans ce sens.

Ainsi nous voyons par exemple avec l'augmentation du froid l'énergie des phénomènes vitaux s'affaiblir, jusqu'à ce qu'une paralysie en apparence complète survienne à un certain degré d'abaissement de température, lequel est, d'ailleurs aussi, très variable pour les différents objets. Les expériences de KÜHNE (1) sur les amibes, dans lesquelles le mouve-

(1) KÜHNE : *Untersuchungen über das Protoplasma und die Contractilität*. Leipzig, 1864.

ment du protoplasma s'arrêtait complètement à 0 degré centigrade en rigidité par le froid, ainsi que toute une série d'autres phénomènes antérieurement relatés, nous fournissent des exemples à ce sujet. Ainsi nous voyons encore que la diminution de l'humidité fait baisser l'intensité des phénomènes vitaux jusqu'à l'arrêt complet. La preuve en est donnée par les organismes desséchés et en état de mort apparente. Nous voyons enfin les phénomènes vitaux languir par la diminution des aliments et de l'oxygène, et, comme par exemple le mouvement protoplasmique des amibes dans les expériences de KÜHNE, s'arrêter dans une atmosphère d'hydrogène pur.

Cependant il ne faut pas oublier que l'on connaît des cas dans lesquels des phénomènes d'excitation se font remarquer soit pour un abaissement de température, comme dans la régulation thermique des animaux à sang chaud, soit pour une diminution de la teneur en eau, comme dans le nerf et le muscle desséché, soit enfin pour une diminution de l'oxygène, comme dans l'asphyxie des animaux à sang chaud dans un espace confiné. Mais le mécanisme de production de ces phénomènes, que l'on ne peut scruter que difficilement en raison de la complication des conditions dans les États cellulaires, reste jusqu'ici entouré d'obscurité; et nous avons encore besoin d'un grand nombre de recherches dirigées spécialement sur ce point et portant particulièrement sur la cellule isolée et sur des tissus simples, avant de pouvoir décider clairement s'il faut accorder une véritable portée générale à ce fait observé dans tant de cas, savoir que la diminution des facteurs appartenant aux conditions vitales entraîne une paralysie progressive des phénomènes vitaux sans excitation préalable. En d'autres termes, il y a un immense intérêt à savoir si entre les deux limites extrêmes des conditions vitales, la substance vivante ne possède jamais qu'un maximum d'excitation. *Assurément, il y a un grand nombre de cas dans lesquels la paralysie est produite aussi bien par un renforcement que par un affaiblissement des conditions vitales, et dans lesquels, entre ces deux points, l'excitation s'élève à un maximum unique.*

3. — Mort par hyperexcitation.

Le résultat d'une hyperexcitation intense ou prolongée est toujours la mort; toutefois la façon dont celle-ci se développe varie dans chaque cas suivant les circonstances.

Par une excitation prolongée, mais pas trop forte, la mort se développe d'une façon assez graduelle et l'on peut alors en suivre plus facilement les divers stades. Nous pouvons prendre comme exemple l'action des narcotiques. Si nous exposons par exemple un infusoire, soit l'infusoire cilié *Spirostomum*, aux vapeurs d'éther ou de chloroforme, nous voyons apparaître tout d'abord le stade d'excitation dans lequel le mouvement des cils vibratiles est fortement accéléré. Puis peu à peu l'excitation diminue, et le stade de paralysie survient et amène l'arrêt complet

du mouvement vibratile. A ce stade la vie peut encore être rappelée par l'interruption de l'action excitante et le rétablissement des conditions vitales normales. Mais cela n'est plus possible si l'action de l'anesthésique se prolonge encore davantage : la narcose aboutit sans transition à la mort. Nous constatons le même fait dans l'empoisonnement par la morphine sur les cellules nerveuses de l'homme. Au début de l'action, se produit une période d'excitation qui bientôt fait place à une paralysie complète des cellules nerveuses. Enfin, pour de trop fortes doses survient la mort des cellules nerveuses, ce qui se traduit par l'arrêt des phénomènes vitaux qu'elles tiennent sous leur dépendance (mouvements du cœur, respiration, etc.). L'excitant thermique montre la même série d'actions par l'augmentation progressive de son intensité. Le mouvement protoplasmique des amibes augmente avec l'élévation de température jusque vers 35 degrés centigrades. A ce degré, le mouvement diminue tout à coup; les amibes s'arrêtent en état de contraction et exécutent tout au plus encore quelques faibles mouvements qui cessent tout à fait à une température légèrement plus élevée. C'est le point de rigidité de chaleur. A ce degré de température, le refroidissement peut encore faire reparaitre les mouvements. Mais si la température s'élève au-dessus de 40 degrés, la paralysie aboutit à la mort. *L'excitant thermique nous montre donc avec la plus grande netteté toute la série des actions d'excitation, depuis le minimum de température jusqu'au maximum : arrêt des phénomènes vitaux dans la rigidité par le froid, excitation croissante, paralysie par rigidité de chaleur et enfin mort.*

On ne voit pas toujours se dérouler toute la série des phénomènes jusqu'à la mort. Il arrive fréquemment que tel ou tel stade fait complètement défaut. Cela dépend en partie de la constitution spéciale de la

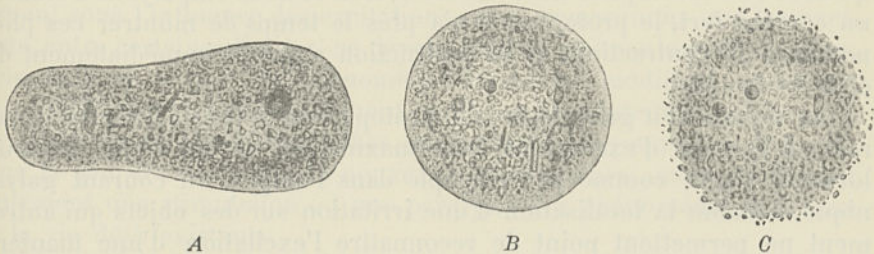


Fig. 243. — *Pelomyxa palustris*. A, rampant; B, contracté à la suite d'une faible excitation chimique; C, en destruction granuleuse sous l'action d'une excitation prolongée.

matière vivante, en partie de la nature de l'excitant. Avec des excitants de très forte intensité notamment, il n'est pas rare que tous les stades soient franchis et que la mort s'ensuive immédiatement. Parfois apparaît d'abord une courte période d'excitation, mais l'excitation intense est aussitôt suivie de mort. Si nous portons sur *Pelomyxa*, pendant qu'il rampe tranquillement, des excitants chimiques faibles (acides, alcalis,

chloroforme, etc.), en quelques secondes il se ramasse en boule (fig. 243, B), montrant ainsi un haut degré d'excitation. Ce n'est que dans le cours d'une excitation prolongée et d'intensité constante que le corps protoplasmique commence à présenter une destruction granuleuse à partir de la périphérie (fig. 243, C). Si par contre nous faisons agir d'emblée un excitant chimique de forte intensité sur le corps de l'infusoire en extension, le stade d'excitation n'a plus le temps de se manifester. L'infusoire commence à présenter la destruction granuleuse, dans la forme où l'a surpris l'excitant, et sans passer par un stade préalable de contraction (fig. 244, B). Ici, la mort est donc la conséquence immédiate de l'excitation, et les autres stades n'ont pas le temps de se manifester extérieurement. Le même phénomène s'observe avec l'excitant galvanique. Lorsqu'on excite *Actinosphaerium* avec des courants galvaniques faibles, on voit apparaître des phénomènes typiques de contraction à l'anode. Les pseudopodes présentent un courant protoplasmique de direction centripète et deviennent variqueux, jusqu'à ce

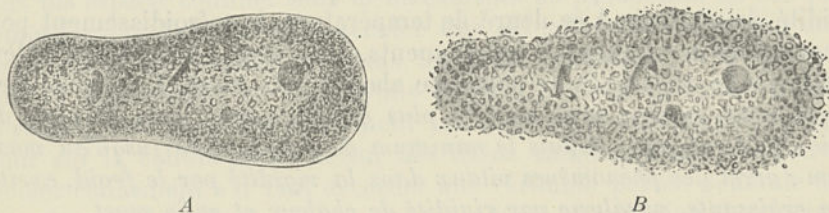


Fig. 244. — *Pelomyxa palustris*. A, rampant; B, en destruction granuleuse à la suite d'une forte excitation chimique.

qu'ils se soient complètement rétractés. Mais si nous employons d'emblée un courant fort, le protoplasma n'a plus le temps de montrer ces phénomènes de contraction, et sa destruction apparaît immédiatement du côté de l'anode.

La destruction granuleuse du protoplasma appréciable extérieurement à la suite d'excitations hypermaximales, est un signe précieux lorsqu'il s'agit, comme par exemple dans l'emploi du courant galvanique, d'établir la localisation d'une irritation sur des objets qui autrement ne permettent point de reconnaître l'excitation d'une manière distincte. Dans des cas semblables, il suffit d'employer un courant d'intensité hypermaximale pour reconnaître immédiatement à la destruction granuleuse du protoplasma l'endroit où se localise l'excitation. Toutefois cela n'est possible que pour les formes de substance vivante chez lesquelles se montre la destruction granuleuse au moment de la mort. Or, il y a un grand nombre de formes cellulaires, particulièrement celles qui sont pourvues d'une membrane résistante, qui ne présentent en mourant aucune destruction granuleuse. Par exemple on peut tuer les cellules de levûre de différentes façons par hyperexcitation, sans que

leur corps se détruit. Leur mort ne peut être démontrée qu'indirectement par le fait qu'elles perdent aussitôt la faculté de dédoubler le sucre de raisin en acide carbonique et alcool. Mais nous n'avons pas à entrer ici dans le détail des différents processus de la mort, car nous en avons déjà parlé antérieurement (voir page 355). L'hyperexcitation, dans sa signification la plus générale, n'est pas autre chose que ce que nous avons désigné à un autre endroit comme causes extérieures de la mort. Il n'est donc pas besoin non plus d'insister d'une façon particulière sur le fait que l'hyperexcitation a toujours en fin de compte la mort pour conséquence, non seulement quand elle consiste en un renforcement, mais aussi en un affaiblissement des facteurs agissant comme conditions vitales. Nous avons déjà vu que la transgression du minimum comme du maximum des conditions vitales conduit à une issue mortelle.

* * *

Dans un chapitre antérieur, nous avons déjà appris à concevoir la Vie comme un phénomène naturel, qui, de même que tous les phénomènes de la Nature, se réalise lorsqu'un certain complexe de conditions se trouve rempli. Si les conditions sont modifiées, le phénomène se modifie lui aussi; si elles viennent à faire complètement défaut, le phénomène disparaît également. Nous savons maintenant que les excitants représentent de telles modifications des conditions vitales. Les phénomènes vitaux se modifient sous l'influence des excitants, et cessent complètement lorsque ces derniers dépassent une certaine limite.

Si nous faisons abstraction du petit nombre des cas, jusqu'ici encore peu expliqués, où, comme dans les processus métamorphiques de la nécrobiose, les phénomènes vitaux sont pervertis et modifiés qualitativement sous l'influence des excitations, nous remarquons que les excitants, entre certaines limites, ne développent qu'une seule sorte d'action, consistant en ce que les phénomènes vitaux se modifient seulement quantitativement et graduellement, soit que leur intensité subisse une élévation ou un abaissement. Les excitants ne provoquent donc point, dans la plupart des cas, de nouveaux phénomènes, mais produisent seulement une stimulation ou une paralysie des phénomènes généraux de la vie déjà existants.

En outre, il est particulièrement remarquable que les excitants de qualités les plus diverses produisent sur le même objet des effets absolument semblables. Sous l'action des excitants chimiques, mécaniques, thermiques, galvaniques, nous voyons une amibe retirer ses pseudopodes et prendre la forme sphérique; sous l'influence de l'un ou de l'autre de ces excitants, nous voyons aussi s'accélérer le mouvement des cils vibratiles des épithéliums, et nous pouvons avec les mêmes excitations provoquer la phosphorescence des *Noctiluques*.

Ce fait important nous montre que dans toute substance vivante, il

doit exister une tendance extraordinairement grande à manifester son activité par une série de processus absolument spécifiques, les mêmes précisément qui se déroulent déjà spontanément et sans interruption, quoique à un moindre degré, dans la forme correspondante de la substance vivante, et trouvent leur expression dans les phénomènes vitaux; en sorte que les impulsions les plus légères et de la nature la plus variée activent immédiatement le dégagement de cette série caractéristique de processus. De même que la molécule de nitroglycérine donne toujours les mêmes produits de décomposition, que son explosion soit déterminée par des actions mécaniques, galvaniques ou thermiques, de même chaque forme de substance vivante, sous l'influence des excitants les plus divers, montre toujours un renforcement de ses processus vitaux spécifiques.

Ce qui se trouve exprimé dans la grande découverte de JEAN MÜLLER sur l'énergie spécifique des organes des sens (voir page 23 et page 52), est donc un phénomène absolument général, et qui a sa racine dans l'essence même de toute matière vivante. Toute substance vivante possède une énergie spécifique dans le sens de J. MÜLLER; car, entre certaines limites, les excitants de la nature la plus différente provoquent les mêmes phénomènes sur la même forme de substance vivante, tandis qu'inversement le même excitant produit sur les diverses formes de matière vivante un effet absolument différent et caractéristique pour chaque forme (1).

(1) Voy. à ce sujet E. HERING : *Ueber die specifischen Energieen des Nervensystems*. Dans : *Lotos, Jahrbuch für Naturwissenschaften*, nouvelle série, vol. V. Prague, 1884.

CHAPITRE VI

Du Mécanisme de la Vie.

I. — Le processus vital.

A. — Les échanges matériels des Biogènes.

1. — Les Biogènes.
2. — Le Biotonus.

B. — Action des excitants sur les échanges matériels des Biogènes.

1. — Modification du Biotonus par excitation totale.
2. — Interférence des actions d'excitation.
3. — Modifications polaires du Biotonus et mécanisme de la position axiale par excitation unilatérale.

II. — Mécanique de la vie cellulaire.

A. — Rôle du noyau et du protoplasma dans la vie de la cellule.

1. — Théorie de la prépondérance du noyau dans la cellule.
2. — Noyau et protoplasma comme membres indispensables dans la série des échanges matériels de la cellule.

B. — Dérivation des phénomènes vitaux élémentaires des échanges matériels de la cellule.

1. — Mécanique des échanges de matières de la cellule.
 - a. — Schéma des échanges de la cellule.
 - b. — Mécanique de l'incorporation et de l'élimination des matières.
2. — Mécanique des changements de forme de la cellule.
 - a. — L'accroissement comme phénomène fondamental du changement de forme.
 - b. — Mécanique du développement.
 - c. — Structure et fluidité.
 - d. — Mécanique de l'hérédité.

3. — Mécanique des échanges d'énergie de la cellule.

- a. — Circulation de l'énergie dans le monde organique.
- b. — Principe des échanges d'énergie chimique dans la cellule.
- c. — La source de la force musculaire.
- d. — Théorie des mouvements de contraction et d'expansion.

III. — Conditions d'organisation de l'État cellulaire.

- A. — Indépendance et dépendance des cellules.
- B. — Différenciation et division du travail des cellules.
- C. — Centralisation des fonctions.

Un principe que déjà la mythologie des anciens peuples civilisés personnifiait poétiquement comme la cause de la vie dans l'Univers, c'est celui qui, d'après nos connaissances scientifiques actuelles, se trouve à la base de tous les phénomènes vitaux. C'est le même principe, dont l'expression primitive se retrouve chez la plupart des peuples dans l'allégorie d'une lutte entre deux puissances ennemies. C'est la vie et la mort que les anciens Égyptiens personnifiaient dans les figures de HORUS et TYPHON, c'est l'opposition entre la fleur épanouie et flétrie que les Germains symbolisaient dans la légende de BALDUR et LOKI, c'est le combat d'AHIRIMAN avec ORMUZD dans lequel les Perses figuraient l'alternative du bien et du mal dans la vie, c'est l'antagonisme entre DIEU et le DIABLE dans lequel les chrétiens du moyen âge voyaient l'Élément positif, créateur de toutes choses, en opposition avec l'Élément destructeur, « l'Esprit qui toujours dit non », c'est enfin l'éternelle alternative du futur et du passé, de la construction et de la destruction, qui régit tout être vivant et engendre toutes les manifestations de la vie dans l'Univers.

Dans la formation et la destruction incessante de la substance vivante, ou, en un mot, dans la série ininterrompue des échanges, nous avons reconnu la caractéristique du *processus vital*, qui est à la base des *phénomènes vitaux* corporels. Maintenant que nous connaissons les phénomènes vitaux et que nous avons étudié les conditions dans lesquelles ils apparaissent, maintenant que nous avons établi les modifications qu'ils subissent sous l'action des influences extérieures, nous sommes parvenus au point où nous devons chercher à établir un lien entre le *processus vital* et les *phénomènes vitaux*, et, autant que le permet l'état actuel de nos connaissances, à déduire mécaniquement les phénomènes vitaux du processus vital, car la *recherche du mécanisme de la vie est le point crucial de toute la Physiologie des phénomènes vitaux corporels*.

I. — Le Processus vital.

Les données que nous possédons sur les diverses circonstances des échanges matériels dans la substance vivante présentent malheureusement encore jusqu'à présent bien des lacunes, comme nous l'ont montré nos études antérieures sur ce sujet (voir page 179). Il est donc bien naturel que nous soyons encore loin de connaître parfaitement le mécanisme des phénomènes vitaux et que nous ne puissions en physiologie nous approcher que très lentement de ce but. *Mais nous ne devons attendre un progrès notable dans cette direction que de l'étude approfondie des processus qui se passent dans la cellule, car la cellule est le lieu où le processus vital lui-même a son siège, et où nous rencontrons déjà tous les phénomènes vitaux sous leur forme la plus simple.* Tant que la physiologie actuelle des organes qui ne saurait expliquer que les *grossières* fonctions des États cellulaires complexes, ne se sera pas développée en physiologie cellulaire, nous ne pourrons guère espérer pénétrer plus avant dans la connaissance du mécanisme *intime* de la vie. Or, dans cette direction, nous n'avons fait jusqu'ici que les premiers pas.

Essayons cependant, autant que le permettent nos données actuelles, de tracer un tableau du processus vital dans la substance vivante; ce ne pourra naturellement être qu'une esquisse dans laquelle seront indiquées à grands traits les circonstances les plus générales, mais cette esquisse répond à un besoin véritable, et constitue une base indispensable pour une plus ample recherche méthodique.

A. — Les Échanges matériels des Biogènes.

1. — Les Biogènes.

Nous avons vu dans un précédent chapitre, que la caractéristique des organismes vivants vis-à-vis des organismes morts ou en état de mort apparente, considérée à un point de vue tout à fait général, réside dans les échanges de matières, dont les phénomènes vitaux sont justement l'expression. Mais il est nécessaire de faire encore un pas de plus en partant de ce fait général.

Comme on se le rappelle, c'est exclusivement sur des cellules mortes qu'ont porté nos recherches, lorsque nous avons voulu établir quels sont les composés chimiques qui entrent dans la constitution de la matière vivante; il nous reste donc maintenant pour compléter notre étude de la substance vivante à répondre encore à deux questions. Et d'abord, les composés chimiques que nous avons trouvés dans la cellule morte, se rencontrent-ils aussi comme tels dans la cellule vivante? En second lieu, existe-t-il dans la cellule vivante encore d'autres composés qui ne se trouvent plus dans la cellule morte, et qui, par conséquent, sont inséparablement liés à la vie de la cellule?

La première de ces questions est relativement facile à résoudre. Une comparaison attentive des éléments figurés de la cellule vivante (particulièrement de ceux qui y demeurent pendant longtemps sans modification comme matières de réserve), avec les substances correspondantes de la cellule morte, nous montre que les albuminoïdes, aussi bien que les hydrates de carbone et les graisses, par conséquent les trois groupes principaux de composés organiques, de même aussi que leurs produits de désassimilation, bref les matériaux essentiels que nous avons trouvés dans la cellule morte, se rencontrent tous pareillement dans la cellule vivante.

Il ne reste donc plus que la question de savoir s'il n'existerait pas en outre, dans la substance vivante, des composés que la mort détruirait, de telle sorte qu'on ne les retrouverait plus dans la cellule morte. Une comparaison des propriétés chimiques de la substance cellulaire vivante et morte nous conduit effectivement à cette supposition. La chimie physiologique a montré qu'entre la cellule vivante et la cellule morte, il existe des différences chimiques absolument essentielles, qui montrent que la substance vivante subit, en mourant, de profondes modifications. Une différence très répandue entre la substance vivante et la substance morte des cellules consiste, par exemple, dans leur réaction. Cette réaction qui, presque sans exception, est alcaline ou neutre pendant la vie, devient généralement acide après la mort. En outre, certaines matières albuminoïdes qui sont à l'état dissous dans la cellule vivante, comme par exemple la myosine dans le muscle, subissent des modifications très remarquables. Ces albuminoïdes se coagulent au moment de la mort et passent à l'état solide, c'est-à-dire sous une forme peu appropriée à des transpositions chimiques ultérieures. La chimie physiologique nous a fait connaître un grand nombre de modifications analogues produites par la mort de la matière vivante. *Or, toutes ces données prouvent que la mort fait subir des transformations à certains composés chimiques de la substance vivante, de sorte qu'en fait il existe dans la cellule vivante des matières qui ne se retrouvent plus dans la cellule morte.*

Le fait que ces composés chimiques ne se trouvent que dans la substance *vivante* et sont détruits par la mort, nous amène forcément à cette conclusion que le processus vital doit être lié de la manière la plus étroite à leur existence. Une propriété importante de ces matières est en tout cas leur grande tendance à la décomposition qui, précisément, représente un facteur indispensable pour la vie. Lorsque nous songeons à quelles causes minimales peut être due la mort de la matière vivante, et que nous voyons presque toutes les substances chimiques, qui sont solubles dans l'eau, entrer en relations chimiques réciproques avec la substance vivante de la cellule, tandis que le protoplasma de la cellule morte se montre le plus souvent tout à fait indifférent vis-à-vis des mêmes influences, nous sommes en droit de dire *que les com-*

posés de la matière vivante se distinguent de ceux de la matière morte, en ce qu'ils possèdent une constitution très lâche.

Nous serons amenés encore plus nettement à cette conclusion si nous envisageons les phénomènes des échanges de matières. Les échanges nous montrent que la substance vivante se détruit et se reforme sans cesse, ainsi que cela résulte de l'incessante élimination et incorporation des matières. Au contraire, nous pouvons maintenir pendant un temps extrêmement long la substance morte des cellules dans les conditions les plus favorables, sans qu'elle élimine la moindre trace de ces matières que rejette continuellement la substance vivante. La matière vivante doit donc se distinguer de la matière morte par la possession de groupes atomiques qui ont une grande tendance à subir des transpositions chimiques et à se décomposer spontanément d'une façon continue. La grande « labilité » de ces groupes atomiques apparaît, en outre, dans ce fait que leurs transpositions peuvent être notablement augmentées par de légères influences extérieures, comme le montre nettement la stimulation des échanges par les excitants. *Mais puisque les échanges de matière constituent à proprement parler, le processus même de la vie, on voit, sans qu'il soit besoin d'y insister davantage, que la vie repose directement sur l'existence de ces groupes chimiques extrêmement instables.* Il importe donc d'étudier ces substances d'un peu plus près et d'en scruter la nature d'une manière un peu plus approfondie.

Dans l'étude de ces importants composés, il y a le plus grand avantage à prendre pour guide la nature des produits de décomposition éliminés par les échanges. Nous trouvons ainsi qu'à côté des substances qui, comme l'acide carbonique, l'eau, l'acide lactique, etc., ne contiennent que les éléments carbone, hydrogène et oxygène, il existe aussi des composés qui sont pourvus d'azote. Les produits de désassimilation dépourvus d'azote pourraient peut-être dériver de la destruction des hydrates de carbone, des graisses, etc., mais les produits azotés ne peuvent provenir que de la décomposition des corps albuminoïdes ou de leurs dérivés, car ceux-ci sont les seuls corps azotés qui existent dans toute substance vivante. *Ce fait important attire donc tout d'abord notre attention sur les corps albuminoïdes.*

Que ce soit là la vraie route à suivre, c'est ce qu'on reconnaîtra aussitôt si l'on se rappelle ici les données que nous avons acquises sur les matières albuminoïdes, dans le cours de nos considérations antérieures. Ces données nous montrent sans aucun doute que ce sont les albuminoïdes qui forment la base de toute la vie organique.

Il y a déjà un fait important, c'est que les albuminoïdes (dans tous les cas où de grandes quantités de matières de réserve, comme graisse, amidon, glycogène, etc., ne sont pas amassées dans la cellule), constituent de beaucoup *la plus grande masse* des composés organiques de la substance vivante. Cela indique déjà qu'ils doivent jouer un rôle

important dans la vie de la cellule. La situation dominante des albuminoïdes parmi les composés chimiques de la substance vivante, apparaît clairement, sans aller plus loin, dans cette circonstance, qu'ils représentent les seuls corps que l'on puisse trouver avec certitude et sans exception *dans toute cellule*. A cela s'ajoute que ce sont les albuminoïdes et leurs combinaisons qui, de toutes les matières les plus importantes de la cellule, montrent la composition chimique la plus complexe et réunissent le plus grand nombre d'atomes différents dans leur molécule.

A cette position dominante des albuminoïdes dans la matière vivante, correspondent aussi les données que nous avons acquises sur les relations chimiques des substances organiques non azotées, surtout des hydrates de carbone et des graisses, avec les albuminoïdes; car nous savons que ces substances, autant que nous en connaissions le sort, ou bien sont employées à l'édification de la molécule d'albumine, ou bien dérivent des transformations de cette molécule. Le premier cas nous apparaît naturellement de la manière la plus distincte chez les végétaux, où tous les composés organiques en général se forment uniquement par synthèse aux dépens de substances inorganiques plus simples. Dans les plantes vertes, nous voyons naître synthétiquement, aux dépens de l'acide carbonique et de l'eau, le premier produit organique, l'amidon. Cet hydrate de carbone représente la base organique sur laquelle s'édifie la molécule albuminoïde, par des procédés compliqués et encore en grande partie inconnus, et à l'aide des sels contenant de l'azote et du soufre que les racines puisent dans le sol. Pour la graisse, nous savons aussi qu'elle peut servir dans la plante, à former des hydrates de carbone, lesquels fournissent ensuite les matériaux de formation des albuminoïdes, car dans les graines oléagineuses de *Paeonia* par exemple, toute l'huile disparaît à la suite d'une longue exposition à l'air, et à sa place apparaît de l'amidon.

Si d'une part nous voyons avec le plus de netteté chez les plantes, comment les différentes substances servent à l'édification de la molécule d'albumine, d'autre part chez l'animal il est facile de nous convaincre que les plus importants des groupes atomiques dépourvus d'azote, surtout les hydrates de carbone et les graisses, peuvent aussi dériver de la destruction de la molécule d'albumine (voir page 184).

Ainsi LÉO dans ses expériences d'empoisonnement des grenouilles par le phosphore, et FRANZ HOFMANN dans ses expériences de nutrition des larves de mouches avec du sang dépourvu de graisse, ont montré que la graisse peut dériver de l'albumine. En outre CL. BERNARD et récemment MERING ont prouvé que chez des chiens dont les tissus avaient été dépouillés de leur glycogène par un long jeûne, une nourriture d'albuminoïdes faisait reparaître le glycogène en grande quantité, de telle sorte que cet hydrate de carbone ne pouvait provenir que d'une transformation de l'albumine. Enfin GAGLIO a établi que l'acide lactique dans l'économie dérive de la molécule d'albumine, puisque sa

quantité dans le sang dépend de la proportion d'albumine consommée.

Pour les produits d'excrétion azotés de l'organisme, il va de soi qu'ils ne peuvent dériver que de la transformation des matières albuminoïdes et de leurs combinaisons, puisqu'il n'existe pas d'autres matières azotées parmi les composés organiques essentiels de la substance vivante. *Mais la preuve la plus frappante que toutes les matières, tant azotées que non azotées, qui sont indispensables à la vie de la cellule, peuvent dériver de transformations chimiques des corps albuminoïdes, nous est fournie par un des faits les plus importants de la physiologie : savoir, que les carnivores sont capables, comme l'a montré PFLÜGER (1), de se maintenir en vie avec une nourriture exclusive d'albuminoïdes et de présenter dans ces conditions un grand déploiement d'activité. Aucun phénomène ne démontre mieux que ce fait la place prépondérante qu'occupe la molécule d'albumine dans le processus vital.*

Par conséquent, si d'une part les phénomènes d'échanges nous conduisent à admettre l'existence, dans la substance vivante, de groupes atomiques très instables à la présence desquels la vie est inséparablement liée, nous voyons d'autre part que ce sont les corps albuminoïdes qui représentent le substratum général et nécessaire, et comme le pivot de la vie. Or, si nous cherchons à relier ces deux faits l'un à l'autre, nous sommes amenés nécessairement à admettre dans la substance vivante, à côté des corps albuminoïdes connus qui se trouvent aussi dans la cellule morte, certaines autres matières albuminoïdes ou combinaisons d'albuminoïdes qui n'existent que pendant la vie, et avec la destruction desquelles la vie cesse.

L'albumine morte, telle que nous la rencontrons dans l'œuf de poule mort, ou bien encore accumulée en grande quantité dans les œufs vivants sous forme de vitelline, peut être abandonnée à elle-même pendant un temps extrêmement long, lorsqu'elle est protégée contre les bactéries, sans qu'il y apparaisse la moindre décomposition. Par contre, certaines matières albuminoïdes ou combinaisons d'albuminoïdes de la substance vivante se décomposent continuellement d'une manière spontanée, même dans des conditions absolument normales; et, sous la plus légère influence des excitants, cette décomposition est encore accrue, ainsi que le montre l'élimination des produits de destruction. Aussi PFLÜGER (2), ainsi que nous l'avons déjà vu à un autre endroit, (voir p. 338), a-t-il dans son beau travail sur les oxydations dans la matière vivante, attiré depuis longtemps l'attention sur cette importante différence entre l'albumine de la cellule morte et l'albumine de la cellule vivante, et désigné cette dernière sous le nom d' « albumine vivante » pour la distinguer nettement de l'albumine morte. *La différence fondamentale entre l'albumine morte et l' « albumine vivante » consiste précisément en ceci, que*

(1) PFLÜGER ; *Die Quelle der Muskelkraft*. Dans : Pflüger's Archiv, vol. L, 1891.

(2) PFLÜGER : *Ueber die physiologische Verbrennung in den lebendigen Organismen*. Dans : Pflüger's Archiv, vol. X, 1875.

dans la molécule d'albumine morte les atomes se trouvent dans un état d'équilibre stable, tandis que la molécule d'albumine vivante possède une constitution très labile.

Si donc nous admettons avec PFLÜGER l'hypothèse d'une « albumine vivante » qui différencie la matière vivante de la matière morte, et sur la constitution lâche de laquelle reposent toutes les manifestations vitales, nous en arrivons à nous dire que cette soi-disant « albumine vivante » doit être un corps d'une composition essentiellement différente de celle des matières albuminoïdes mortes, bien qu'elle renferme certains groupes caractéristiques des corps albuminoïdes, ainsi que cela résulte de la nature de ses produits de décomposition. La grande instabilité qui la distingue des autres corps albuminoïdes, ne peut être due qu'à une constitution essentiellement différente. En outre, un esprit critique pourrait à bon droit être choqué d'entendre désigner comme « molécule d'albumine vivante », cette combinaison hypothétique qui occupe pour ainsi dire le centre du processus vital, car il y a une certaine contradiction à désigner une molécule comme vivante. Ne peut être vivant que ce qui manifeste des phénomènes vitaux. L'expression « substance vivante » est donc parfaitement justifiée, car la substance vivante prise en bloc laisse voir des phénomènes vitaux. Mais une molécule ne peut montrer absolument aucun phénomène vital, tant qu'elle existe comme telle; car dès qu'elle éprouve une modification quelconque, elle n'est déjà plus la molécule primitive, et si elle demeure sans changement, alors il n'y apparaît point de phénomènes vitaux. Les phénomènes vitaux, qui reposent précisément sur des processus chimiques, ne peuvent être liés qu'à la construction ou à la destruction de la molécule correspondante, et ainsi il se trouve parfaitement justifié, à un double point de vue, de donner un autre nom à cette combinaison qui est la base de la vie. D'une part pour distinguer ce corps des matières albuminoïdes mortes, et d'autre part afin d'indiquer sa haute importance dans la réalisation des phénomènes vitaux, il convient, pensons-nous, de remplacer la dénomination d'« albumine vivante » par le terme de « Biogène ». Les expressions « molécule de plasma », « molécule de plasson », « plastidule », etc., qui ont été employées par ELSBERG (1) et HÆCKEL (2), et qui correspondent assez bien à l'expression « molécule de biogène », sont cependant moins bien appropriées, car elles éveillent facilement l'apparence que le *protoplasma* serait simplement une substance chimique, formée de molécules toutes semblables, conception qui doit être soigneusement écartée. Le *protoplasma* n'est qu'une notion morphologique et non chimique (voir p. 91).

Ce que nous savons des Biogènes se réduit à extrêmement peu de chose, et nous ne devons pas nous dissimuler, qu'ici nous nous trouvons

(1) ELSBERG dans : Proceedings of the American Association. Hartford, 1874.

(2) HÆCKEL : *Die Perigenesis der Plastidule oder die Wellenbewegung der Lebenstheilchen*. Berlin, 1876.

déjà sur un terrain encore très obscur de la physiologie. Comme nous ne possédons encore aucune connaissance certaine sur la constitution des corps albuminoïdes eux-mêmes, bien que nous ayons à chaque instant l'occasion de les étudier chimiquement, on comprend que nous n'ayons aussi que bien peu de données sur les biogènes, dont nous ne pouvons d'une façon générale déduire la composition que de leurs produits de destruction. Tout ce que nous pouvons en dire, c'est qu'ils possèdent une extrême instabilité qui leur donne une certaine analogie avec les corps explosibles. Cependant PFLÜGER (1) a su mettre en relief certains faits, pour en tirer de la façon la plus ingénieuse des conclusions sur quelques particularités caractéristiques des biogènes, et en même temps une explication de la grande instabilité de la molécule de biogène, comparativement à la molécule d'albumine morte.

Le point de départ de la théorie de PFLÜGER est dans la comparaison des produits de décomposition qui se forment incessamment dans l'oxydation de l'albumine *vivante*, telle qu'elle a lieu dans la respiration, avec ceux que l'on obtient par oxydation artificielle de l'albumine *morte*. Il en découle ce fait important que les produits dépourvus d'azote concordent essentiellement dans les deux cas, tandis que les produits azotés ne possèdent pas la moindre analogie. « De là, résulte tout d'abord que l'albumine vivante, en ce qui concerne ses radicaux hydrocarbonés, n'est pas essentiellement différente de l'albumine alimentaire. » Mais la différence importante entre les deux se trouve dans l'arrangement des groupes atomiques azotés. Si nous considérons les produits azotés de la décomposition de l'albumine vivante, tels que urée, acide urique, créatine, etc., de même que les bases nucléiniques, adénine, hypoxanthine, guanine et xanthine, nous voyons (contrairement aux produits azotés naissant par oxydation de l'albumine morte), ou bien qu'ils peuvent être obtenus artificiellement aux dépens des combinaisons du cyanogène, ou bien qu'ils contiennent eux-mêmes le cyanogène CAz. *Il est donc extrêmement vraisemblable que dans la molécule de biogène le carbone et l'azote sont combinés en cyanogène, radical qui manque dans l'albumine morte.*

Par là se trouve exprimée une différence absolument fondamentale dans la constitution des biogènes et des matières albuminoïdes mortes, et en même temps s'explique la grande instabilité de la molécule de biogène, car le cyanogène est un radical qui renferme une grande quantité d'énergie intérieure, de telle sorte que les combinaisons cyaniques possèdent toutes une grande tendance à la décomposition. Ce fait nous aide aussi à comprendre le processus de la respiration, car si dans la molécule de biogène deux atomes d'oxygène parviennent dans la sphère d'action du radical cyané très instable, alors, en raison des fortes vibrations intra-moléculaires des atomes de carbone et d'azote

(1) PFLÜGER : *Ueber die physiologische Verbrennung in den lebendigen Organismen*. Dans : Pflüger's Archiv, vol. X, 1875.

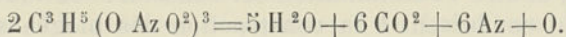
dans le cyanogène, l'atome de carbone se combinera avec ces atomes d'oxygène en une molécule d'acide carbonique très stable. Effectivement le cyanogène brûle aussi très facilement et fournit de l'acide carbonique par sa combustion. Ainsi, pour PFLÜGER, l'absorption incessante d'oxygène et l'excrétion d'acide carbonique de la part de la substance vivante reposeraient sur la présence du radical cyané, et l'oxygène intra-moléculaire serait la condition essentielle de l'instabilité de la matière vivante.

Ces considérations nous fournissent un point d'appui pour comprendre la façon dont se forme une molécule de biogène dans la cellule animale aux dépens de la nourriture ingérée. La molécule d'albumine alimentaire subit dans la cellule, grâce à la coopération des biogènes déjà existants, une transposition de ses atomes s'effectuant de telle sorte qu'un atome d'azote s'unit toujours à un atome de carbone avec élimination d'eau pour former le radical cyané. Les modifications qui de ce fait s'accomplissent nécessairement dans la sphère des autres groupes atomiques de la molécule d'albumine, échappent, il est vrai, encore complètement à notre connaissance, mais elles ne paraissent pas être d'une importance primordiale, autant que nous pouvons en juger d'après la concordance essentielle des produits de destruction non azotés de l'albumine vivante et de l'albumine morte. Par l'introduction intra-moléculaire de l'oxygène absorbé, la molécule de biogène finit par arriver à son point culminant d'instabilité, de telle sorte qu'il suffit d'une très petite impulsion pour déterminer la réunion de l'atome d'oxygène avec l'atome de carbone du cyanogène. Le matériel des groupes atomiques non azotés détachés par la destruction explosive de la molécule de biogène, peut être facilement régénéré par le reste de la molécule de biogène aux dépens des hydrates de carbone et des graisses existant dans la substance vivante, et en fait nous avons vu aussi que ces derniers composés sont employés à la construction des matières albuminoïdes. Tel est vraisemblablement le rôle essentiel de ces « satellites de la molécule d'albumine », ainsi que PFLÜGER a qualifié très justement les hydrates de carbone et les graisses.

Lorsque enfin la substance vivante meurt, le radical cyané, dans lequel l'azote formait une combinaison instable, repasse à l'état de radical ammoniacal, plus stable, par combinaison de l'azote avec l'hydrogène de l'eau. Nous retombons alors dans les composés stables de l'albumine morte, tels qu'ils se trouvent dans les aliments. Telles sont en résumé les étapes essentielles du chemin parcouru par l'albumine alimentaire jusqu'à la construction de la molécule de biogène dans la *cellule animale*. Quant à la voie bien plus longue qui, dans la *cellule végétale*, aboutit à la construction des biogènes en partant de l'absorption des composés inorganiques les plus simples, et en passant par la synthèse des premiers hydrates de carbone, elle est pour le moment entourée d'une obscurité beaucoup plus profonde.

Tout en ne perdant point de vue que les idées que nous venons d'exposer attendent encore en partie leur confirmation expérimentale, et qu'elles renferment encore beaucoup de lacunes importantes qui ne pourront être comblées que lentement, nous voyons du moins qu'elles nous fournissent un premier point de départ pour l'intelligence des processus fondamentaux dont la substance vivante est le siège. Nous trouvons que les échanges de la substance vivante, fondement de toute vie, sont liés à l'existence de certains composés très instables qui tiennent de près aux corps albuminoïdes, et que nous désignons sous le nom de biogènes en raison de leur importance élémentaire dans les manifestations vitales.

Les biogènes se détruisent dans une certaine mesure continuellement d'eux-mêmes, à la façon d'autres corps organiques, par exemple l'acide prussique, qui se décomposent aussi spontanément. Mais cette destruction des biogènes devient notablement plus intense lorsque des excitants extérieurs, même minimes, agissent sur la substance vivante. Nous nous représentons cette destruction à peu près de la manière suivante : par suite des vibrations intra-moléculaires extrêmement actives des atomes, qui déterminent l'état instable de la molécule, certains atomes, soit d'eux-mêmes, soit à la suite d'ébranlements extérieurs, entrent dans la sphère d'action d'autres atomes, pour lesquels ils possèdent une affinité plus grande que pour leurs congénères, de telle sorte qu'il en résulte des groupes atomiques se séparant comme composés autonomes. Nous pouvons sous ce rapport comparer les biogènes aux substances explosives qui présentent également un état d'équilibre très instable de leurs atomes et font explosion à la suite d'un choc, c'est-à-dire font passer leurs atomes sous la forme de composés plus stables, comme par exemple la nitroglycérine employée pour la préparation de la dynamite, qui se décompose sous l'action de chocs mécaniques ou de secousses électriques en eau, acide carbonique, azote et oxygène :



Mais les biogènes se distinguent nettement des autres corps explosibles en ce que cette décomposition ne détruit pas toute leur molécule, mais ne porte que sur certains groupes atomiques se formant par transposition intra-moléculaire, tandis que le reste du biogène se régénère aux dépens des substances se trouvant dans son entourage en une molécule de biogène complète, de même que dans la fabrication de l'acide sulfurique anglais (voir p. 142) l'acide hypoazotique, dérivé de l'acide azotique par départ d'oxygène, se régénère continuellement en acide azotique à l'aide de l'oxygène de l'air. Les substances existant encore à côté des biogènes dans la matière vivante ne sont que les « satellites » de la molécule de biogène, et servent à la construction de cette molécule ou dérivent de ses transformations. Jusqu'ici on ne

connaît aucune substance dans la matière vivante qui n'affecte point un rapport plus ou moins intime avec les biogènes. Toutefois, de la diversité des produits de désassimilation des différentes formes de cellules, nous pouvons conclure avec la plus grande vraisemblance, que la molécule de biogène n'a pas dans toutes les cellules exactement la même composition chimique, mais qu'il existe différentes sortes de biogènes, et même que non seulement les biogènes des diverses cellules, mais aussi ceux des divers produits de différenciation de la même cellule, comme par exemple l'exoplasma, les myoïdes ou filaments contractiles, les fibrilles musculaires, les cils vibratiles, etc., possèdent aussi une constitution différente, bien que leur structure concorde sur les points essentiels. *Les biogènes représentent donc le véritable substratum de la vie. C'est dans leur continuelle décomposition et recomposition que consiste le processus de la vie dont les divers phénomènes vitaux sont l'expression.*

2. — Le Biotonus.

Maintenant que nous avons reconnu dans la construction et la destruction des biogènes l'expression schématique la plus simple du processus vital élémentaire, il nous faut envisager encore d'un peu plus près certaines conséquences qui en résultent, et fixer quelques notions qui ont de l'importance pour la clarté des conceptions qu'on doit se faire des échanges.

On se souvient que nous avons admis dans les échanges de matières deux phases distinctes, l'*assimilation* et la *désassimilation*. Par assimilation nous entendions la propriété que possède la matière vivante d'édifier d'une façon continue sa propre substance aux dépens des matériaux alimentaires, et par désassimilation sa propriété de se décomposer continuellement en ses produits d'excrétion. Mais, d'après nos considérations précédentes, nous pouvons donner à cette notion une forme plus concrète, et dire : l'assimilation est l'ensemble de toutes les transformations qui conduisent à la construction des biogènes, tandis que la désassimilation embrasse toutes les transformations qui, partant de la destruction des biogènes, aboutissent à la formation complète des produits éliminés.

Une telle définition des deux concepts fondamentaux de toute la théorie des échanges est absolument indispensable, car si nous jetons un coup d'œil sur leur histoire, nous voyons qu'ils ont été fréquemment employés dans des acceptions très différentes. Le concept de l'assimilation qui primitivement désignait d'une manière tout à fait générale, la formation de la substance vivante aux dépens des aliments dans l'organisme, a été bientôt employé par les botanistes dans un sens très spécial. La physiologie végétale désigne encore aujourd'hui le plus souvent par assimilation uniquement la synthèse de l'amidon aux dépens de l'eau et de l'acide carbonique dans les corps chlorophylliens des

plantes vertes. Mais cette notion ainsi restreinte a été peu à peu élargie en physiologie animale, et employée non seulement pour la synthèse des premiers produits organiques, mais bien aussi pour la construction des combinaisons complexes de la substance vivante, surtout des corps albuminoïdes particuliers à chaque forme cellulaire.

Par contre, EWALD HERING (1) donna de nouveau à la notion d'assimilation un sens plus restreint et, dans un petit opuscule très substantiel, sépara d'une manière tranchée l'assimilation de l'accroissement, entendant par assimilation uniquement les modifications chimiques qualitatives des particules déjà existantes et l'élévation de ces dernières à leur plus haut degré de complexité, et par accroissement d'autre part, l'augmentation purement quantitative de ces particules. En outre, il créa la notion de désassimilation et lui donna sa place à côté de l'assimilation, en établissant aussi entre la désassimilation et l'atrophie, une différence correspondant à celle qu'il admit entre l'assimilation et l'accroissement : il désigna comme désassimilation exclusivement les modifications qualitatives liées à la séparation de certaines substances des particules déjà existantes, et par contre, comme atrophie, la diminution simplement quantitative de ces particules.

Mais cette distinction tranchée entre l'assimilation et la désassimilation d'une part, l'accroissement et l'atrophie d'autre part, pourrait à peine se soutenir, du moins en tant qu'on supposerait les premières fondées sur des modifications purement qualitatives, et les autres sur des modifications purement quantitatives de la substance vivante.

Nous savons que la formation de la substance vivante ne peut avoir lieu qu'à l'aide d'une substance vivante déjà existante. Il ne peut se former de nouvelles quantités de substance vivante que là où il en existe déjà. Cela est vrai même de la cellule végétale qui, dans une grande mesure constitue sa substance aux dépens de matériaux purement inorganiques. Nous devons en conclure que c'est la molécule de biogène elle-même qui, dans l'accroissement, attire à elle et lie chimiquement les substances élémentaires nécessaires à la formation de la matière vivante, et que par conséquent elle se modifie qualitativement dans l'accroissement.

La tendance à la polymérisation des corps albuminoïdes en général et des groupes atomiques à noyau cyané existant probablement dans la molécule de biogène, nous permet, ainsi que PFLÜGER l'a déjà affirmé, de comprendre cet accroissement tout simplement par combinaison chimique. D'autre part, on ne peut pas non plus concevoir l'atrophie autrement que par une décomposition chimique, c'est-à-dire par une modification qualitative des particules vivantes. Mais, si d'après cela nous pouvons et même devons distinguer la régénération de certaines parties de la molécule de biogène d'avec la néoformation de toute la

(1) E. HERING : *Zur Theorie der Vorgänge in der lebendigen Substanz*. Dans : *Lotos*, vol. IX, Prague, 1888.

molécule, et corrélativement la séparation de quelques groupes atomiques d'avec la destruction totale de la molécule, il nous faut cependant reconnaître que ce sont toujours des modifications chimiques qui interviennent soit dans la construction, soit dans la destruction des molécules de biogènes complètes. *La régénération n'est qu'un processus partiel de la formation d'une nouvelle molécule de biogène, et de même la séparation de certains groupes atomiques n'est qu'un phénomène partiel de la destruction totale.*

Dans une hypothèse sur la nature de l'assimilation, HATSCHEK (1) a aussi admis que la molécule simple d'albumine vivante pour s'accroître, attire continuellement à elle les substances élémentaires des aliments, jusqu'à ce qu'elle soit passée à l'état de molécule polymère, pour retomber ensuite à l'état de molécules simples, qui reconstituent de nouveau peu à peu une molécule polymère par la réunion des atomes et groupes atomiques nécessaires, et ainsi de suite. HATSCHEK voit donc lui aussi dans l'accroissement, un processus chimique qui ne diffère pas essentiellement de la régénération. D'après tout cela, il paraît donc convenable d'attribuer aux concepts de l'assimilation et de la désassimilation le sens le plus général, embrassant aussi la formation des nouvelles molécules et l'atrophie des anciennes, et d'en donner la définition déjà formulée plus haut :

L'assimilation est l'ensemble de toutes les transformations qui conduisent à la construction des biogènes, tandis que la désassimilation embrasse toutes les transformations qui, partant de la destruction des biogènes, aboutissent à la formation complète des produits excrétés.

Mais il est important d'envisager d'un peu plus près les rapports de l'assimilation avec la désassimilation. Nous savons que la substance vivante est impliquée dans un mouvement continu d'assimilation et de désassimilation. Pour HERING, ces processus, qui constituent les échanges de la substance vivante, « ont lieu en même temps dans toutes les plus petites parties de cette dernière ». Mais ici aussi HATSCHEK a déjà exprimé une vue différente, et insisté sur la difficulté qu'il y a à se représenter « que la molécule d'albumine reçoive et rejette en même temps du carbone ». Il est effectivement très difficile de concevoir ce processus, si l'on considère seulement une particule isolée, car la séparation et la régénération de n'importe quels groupes atomiques d'une molécule s'excluent mutuellement dans le même instant, et, bien que momentanées, ne peuvent jamais avoir lieu que l'une après l'autre, si l'on ne veut pas admettre que les mêmes groupes atomiques qui se séparent de la molécule en un point s'établissent de nouveau en un autre, hypothèse que HERING lui-même rejette, en y insistant : « Nous ne devons pas nous laisser aller à concevoir la substance vivante comme une masse en repos à l'intérieur qui serait seulement consommée d'un

(1) B. HATSCHEK : *Hypothese über das Wesen der Assimilation, eine vorläufige Mittheilung.* Dans : *Lotos*, vol. XIV. Prague, 1894.

côté et régénérée de l'autre. » Maintenant, il est vrai, si nous ne pouvons pas nous représenter la désassimilation et l'assimilation comme absolument simultanées dans la plus petite particule isolée ou dans la molécule de biogène, il se peut cependant très bien que dans une grande masse de substance vivante, l'assimilation et la désassimilation se produisent simultanément. Mais dans ce cas, ce sont toujours des molécules différentes qui, dans le même moment, s'édifient ou se détruisent, car ce sont toujours uniquement les restes de biogène existant à un moment donné qui peuvent se régénérer, et inversement, il n'y a que les molécules de biogène complètes qui puissent se détruire.

Si nous nous en tenons à une grande quantité de substance vivante, comme il s'en trouve dans une cellule, et si nous envisageons le rapport quantitatif de l'assimilation à la désassimilation, nous voyons que ce rapport est très variable et que déjà, sans intervention des excitants, il oscille dans de larges limites. Ce rapport de l'assimilation à la désassimilation dans l'unité de temps, que nous pouvons exprimer par la fraction $\frac{A}{D}$ et désigner brièvement sous le nom de *Biotonus*, est d'une importance fondamentale pour les phénomènes les plus divers de la vie. Ce sont les oscillations dans la grandeur de la fraction $\frac{A}{D}$ qui déterminent toutes les variations dans les manifestations vitales de chaque organisme.

En exprimant le biotonus par la fraction $\frac{A}{D}$, nous ne lui donnons, il est vrai, qu'une formule générale. En réalité, l'assimilation et la désassimilation ne sont point des processus simples; mais les processus qui conduisent à l'édification de la molécule de biogène et à la formation de ses produits de destruction, sont au contraire très compliqués et présentent de nombreux degrés étroitement unis les uns aux autres. Si nous voulons exprimer le biotonus par une formule plus spéciale, nous devons donc donner à la fraction la forme $\frac{a + a_1 + a_2 + a_3 + \dots}{d + d_1 + d_2 + d_3 + \dots}$ dans laquelle a, a_1, a_2, a_3 , etc., de même que d, d_1, d_2, d_3 , etc., représentent les processus partiels qui conduisent à la construction de la molécule de biogène et à la formation de chacun des produits de destruction.

Par suite de l'insuffisance de nos connaissances relativement aux transformations spéciales dont la substance vivante est le siège, il nous est pour le moment absolument impossible de nous faire une idée, même approximative, des diverses particularités qui résultent de la modification de chaque membre du quotient biotonique. Nous ne citerons donc ici que quelques-uns des plus importants parmi les cas connus.

Lorsque la somme de tous les termes de la série A est égale à la somme des termes de la série D, c'est-à-dire lorsque l'assimilation et la

désassimilation ont la même grandeur dans l'unité de temps, la fraction $\frac{A}{D} = 1$. Ce cas se présente dans l'état que nous désignons comme équilibre des échanges matériels. Ceci signifie que la somme des substances de toute sorte éliminées dans l'unité de temps est égale à la somme des matériaux incorporés.

Si les termes de la série A deviennent plus grands en conservant leurs rapports respectifs, pendant que les termes de la série D restent invariables ou décroissent, de sorte que dans l'unité de temps, la somme des termes A devienne plus grande que la somme des termes D, le quotient des échanges devient alors $\frac{A}{D} > 1$. Ce cas est réalisé dans la croissance où la néoformation de substance vivante l'emporte sur la destruction.

Inversement, si les termes de la série D s'accroissent proportionnellement entre eux, tandis que ceux de la série A ne varient pas, ou deviennent plus petits, le biotonus devient $\frac{A}{D} < 1$. Cette condition se rencontre dans l'atrophie, et elle aboutit finalement à la mort.

Mais il n'est nullement indispensable que tous les termes de l'une ou de l'autre série se modifient toujours simultanément et proportionnellement entre eux, et il peut arriver que certains termes augmentent ou diminuent indépendamment des autres. Par exemple, dans un organisme, les échanges peuvent être accrus pour le carbone sans subir une augmentation correspondante pour l'azote. C'est ainsi que se forment et s'accumulent les matières de réserve qui sont consommées ultérieurement. C'est sur des modifications semblables de chaque membre des deux séries que reposent tous les phénomènes que présente un organisme dans le cours de son développement. Dans beaucoup de cas, ainsi que le montrent précisément avec le plus de netteté les modifications survenant pendant le développement, il existe donc une certaine indépendance entre les divers termes des échanges. Par contre, il y a de nombreux cas dans lesquels non seulement les divers termes de chaque série, mais encore les deux séries mêmes affectent une telle dépendance réciproque que toute modification d'une des séries entraîne dans l'autre une modification de même sens. S'il y a par exemple, équilibre des échanges, et que le numérateur de la fraction augmente, le dénominateur augmente aussi dans la même mesure. Si le numérateur diminue, le dénominateur en fait de même. En d'autres termes : toute augmentation de l'assimilation a pour conséquence une augmentation correspondante de la désassimilation. De cette façon, le quotient $\frac{A}{D}$ reste toujours = 1, c'est-à-dire que l'équilibre de la nutrition persiste malgré la variation absolue de la grandeur des échanges. HERING désigne très justement cette conservation de l'équilibre sous le

nom d' « autorégulation des échanges de la substance vivante. » Une telle autorégulation des échanges entre certaines limites se réalise par exemple chez l'homme dans la manière dont l'organisme se comporte vis-à-vis de l'azote absorbé. A partir d'une certaine quantité d'albumine ingérée, que Vorr évalue à environ 118 grammes pour un homme qui travaille, l'équilibre d'azote se maintient, c'est-à-dire que plus il est introduit d'azote dans l'économie sous forme d'albumine, plus il en est excrété dans l'urine, ce qui indique que la désassimilation de l'albumine croît dans la même mesure que l'assimilation.

Mais ce dernier exemple nous conduit déjà à l'action des excitants sur le biotonus, qu'il nous faut considérer un peu plus en détail.

B. — Action des excitants sur les échanges des biogènes.

1. — Modifications du Biotonus par excitation totale.

Nous avons vu que les biogènes sont des combinaisons très labiles, renfermant une grande quantité de chaleur intra-moléculaire, en d'autres termes que les atomes de leur molécule se trouvent soumis à de fortes vibrations, grâce auxquelles certains d'entre eux arrivent accidentellement dans la sphère d'attraction d'autres atomes, et, après avoir formé avec ceux-ci une combinaison plus stable, se séparent comme molécule indépendante. C'est donc sur la grande accumulation de chaleur intra-moléculaire que repose la désassimilation spontanée de la molécule de biogène. Mais les affinités chimiques devenues libres par le départ des groupes atomiques séparés, peuvent entrer éventuellement dans de nouvelles combinaisons avec les substances alimentaires absorbées et modifiées de diverses manières, de telle sorte que le reste du biogène se régénère en une molécule de biogène complète. Ainsi s'effectue l'assimilation spontanée de la molécule de biogène, corrélativement à sa désassimilation spontanée.

Puisque la désassimilation des biogènes est causée par les vibrations intra-moléculaires des atomes, il est évident que tous les facteurs qui renforcent ces vibrations, doivent favoriser le processus de désassimilation. On s'explique ainsi que la substance vivante puisse se détruire plus activement sous l'influence d'excitations chimiques, mécaniques, thermiques, lumineuses, galvaniques. Si les influences extérieures sont assez fortes pour faire subir à la molécule une profonde destruction et pour n'en laisser aucun résidu capable de se régénérer, il en résulte une diminution de la matière vivante, et finalement, par hyperexcitation, la mort. Inversement, tous les facteurs qui diminuent les vibrations intra-moléculaires dans la molécule de biogène, paralysent le processus de désassimilation : tel le refroidissement, telle aussi l'action de ces substances qui, par attraction chimique, fixent les atomes dans une position déterminée. Tous ces excitants qui stimulent ou paralysent le

processus de la désassimilation, nous les désignerons sous le nom d'*excitants désassimilateurs*.

Il est clair d'autre part que l'assimilation peut être aussi favorisée par les influences extérieures. Le processus de l'assimilation reposant sur la liaison des affinités chimiques que possède le reste du biogène aussi bien que la molécule de biogène complète, ainsi que cela découle de la tendance de cette dernière à la polymérisation, il en résulte qu'il peut être renforcé par tous les facteurs qui fournissent les matériaux nécessaires pour satisfaire les affinités présentes et qui donnent à ces matériaux la forme appropriée. Avant tout agiront dans ce sens l'augmentation dans l'apport du matériel nutritif et de l'oxygène, en outre pour les cellules vertes des végétaux l'influence des rayons lumineux qui est indispensable pour le dédoublement de l'acide carbonique et l'utilisation du carbone, puis tous les excitants qui stimulent la production des ferments nécessaires pour la dissolution des substances nutritives solides, etc. Mais inversement il y a aussi des facteurs qui paralysent le processus d'assimilation. Ce seront surtout l'insuffisance de la nourriture et de l'oxygène, de la lumière pour les cellules végétales, le défaut de ferments, etc. Tous ces facteurs qui stimulent ou paralysent le processus d'assimilation, nous les désignerons sous le nom d'*excitants assimilateurs*.

Nous pouvons donc distinguer dans les effets des excitations quatre cas principaux. Les excitants peuvent engendrer :

1. Une excitation désassimilatrice,
2. Une paralysie désassimilatrice,
3. Une excitation assimilatrice,
4. Une paralysie assimilatrice.

Mais par-là toutes les possibilités ne sont pas épuisées. Par suite de la corrélation extrêmement étroite qu'affectent entre eux les divers processus dans la substance vivante (corrélation qui, comme nous l'avons vu, détermine dans certains cas une parfaite « autorégulation intérieure des échanges », de telle sorte par exemple que toute modification de l'assimilation a pour conséquence une modification équivalente de la désassimilation), il est possible qu'un excitant puisse provoquer simultanément une excitation désassimilatrice et assimilatrice, ou une paralysie désassimilatrice et assimilatrice. Aux quatre cas ci-dessus nous devons donc ajouter encore :

5. Excitation totale,
6. Paralysie totale,

en remarquant de plus que l'excitation ou la paralysie peut atteindre dans une inégale mesure les différents membres de la chaîne des échanges.

Mais on peut imaginer une complexité encore plus grande. L'« autorégulation interne » des échanges n'existe pas partout, et là où elle existe ce n'est jamais qu'entre certaines limites, car si elle était toujours

et partout agissante, il en résulterait un équilibre éternel des échanges de matières, et aucun accroissement, aucun développement, aucune atrophie ne serait possible. Si donc l'autorégulation des échanges ne se réalise que dans certains cas, on peut penser à d'autres cas dans lesquels un excitant produirait simultanément une excitation assimilatrice et une paralysie désassimilatrice, ou inversement une paralysie assimilatrice et une excitation désassimilatrice. Les derniers cas qu'on peut imaginer sur les effets des excitants sont donc les suivants qu'il faudrait ajouter aux six précédents :

7. Excitation assimilatrice + paralysie désassimilatrice.

8. Paralysie assimilatrice + excitation désassimilatrice.

Ces différentes possibilités que HERING (1) a développées dans son opuscule touchant les processus dont la matière vivante est le siège, nous font déjà entrevoir de quelle manière variée le biotonus peut se modifier sous l'influence des divers excitants. Et pourtant dans la réalité les conditions sont encore beaucoup plus complexes. Si nous nous rappelons que le numérateur de même que le dénominateur de la fraction $\frac{A}{D}$ est représenté par toute une série de termes, qui peuvent dans une certaine mesure se modifier aussi indépendamment les uns des autres, nous arrivons à nous faire à peu près une idée de la diversité vraiment extraordinaire des effets que les excitants peuvent produire sur la substance vivante.

Lorsque nous avons étudié les effets que les excitants produisent sur la matière vivante, nous avons pu, d'après leur apparence extérieure, les diviser en un petit nombre de groupes. Nous avons vu que les modifications des phénomènes vitaux spontanés que provoquent les excitations sont, ou bien de nature qualitative, ou bien de nature quantitative. En ce qui concerne les modifications *quantitatives*, nous les avons caractérisées par le terme « excitation », lorsqu'elles consistaient en un renforcement des phénomènes vitaux, et par celui de « paralysie », lorsqu'elles se manifestaient par un affaiblissement des mêmes phénomènes. Nos considérations précédentes nous permettent maintenant d'entrevoir quelle complexité extrême présentent en réalité les processus que nous avons désignés schématiquement, d'après leur manifestation extérieure, comme excitation et paralysie. Mais là où nous rencontrons le degré le plus élevé de complication, c'est dans les effets d'excitations qui reposent sur les modifications *qualitatives* des processus vitaux normaux. Les processus métamorphotiques de la nécrobiose, comme par exemple la métamorphose amyloïde qui peut nous servir de type, nous montrent nettement qu'ici les divers membres de la série A et D doivent se modifier indépendamment les uns des autres, d'une manière lente et graduelle; autrement il ne pourrait pas se

(1) E. HERING : *Zur Theorie der Vorgänge in der lebendigen Substanz*. Dans : *Lotos*, vol. IX. Prague, 1888.

produire de ces accumulations de substances qui normalement ne se rencontrent jamais dans la cellule. Nous avons dans les processus métamorphotiques un phénomène d'excitation causé par les modifications du biotonus tout à fait analogue aux phénomènes qui se déroulent spontanément dans le développement. Que dans le cours du développement, les cellules dérivées de la cellule primitive, l'ovule, se différencient en cellules glandulaires, cellules musculaires, cellules nerveuses, etc., c'est là un phénomène qui doit également reposer sur les modifications des divers membres des séries A et D, modifications qui sont *indépendantes* les unes des autres; seulement ici, ces modifications sont spontanées et liées au développement, tandis que dans la métamorphose amyloïde et les phénomènes analogues, elles sont occasionnées par des influences extérieures.

En raison de l'extrême insuffisance de nos connaissances relativement aux termes spéciaux des deux séries des échanges, il est évident que nous sommes encore jusqu'ici bien éloignés de pouvoir nous faire une idée, même approximative, des modifications spéciales que le biotonus éprouve dans chaque cas particulier sous l'influence d'un excitant. Il ne nous reste pour le moment rien autre chose à faire que d'analyser peu à peu, pas à pas, la manifestation extérieure de ces modifications que nous désignons schématiquement par les expressions : excitation, paralysie et phénomènes métamorphotiques; et, c'est là un but dont nous nous approcherons d'autant plus que les méthodes de la physiologie cellulaire se développeront davantage.

2. — L'Interférence des actions d'excitation.

Une question qui, eu égard à une série de phénomènes très importants de la physiologie spéciale des animaux vertébrés, mérite un intérêt tout particulier, est celle qui se rapporte aux actions d'interférence de deux excitations différentes. Malheureusement ce problème échappe jusqu'ici à toute analyse méthodique, et pour le moment il faut nous borner à quelques indications sur la connexion qu'il présente avec certains faits appartenant aux domaines les plus divers de la physiologie.

Comme le biotonus peut être influencé d'une manière très différente par les différents excitants, suivant que tels ou tels de ses termes en sont excités ou paralysés, il est clair que la question primordiale à résoudre, dans une recherche méthodique sur les actions d'interférence de deux excitations, est celle de savoir comment agit chacune de celles-ci. Avant toutes choses, pour l'interprétation de chaque action d'interférence, il y a à décider si les deux excitants agissent ou non dans le même sens, c'est-à-dire comme stimulants ou comme paralysants, et sur quels termes du biotonus s'étend leur action, si c'est sur l'assimilation ou sur la désassimilation, etc. Ce n'est que par la réponse à ces

questions qu'on pourra songer à établir des lois générales pour les actions d'interférence.

S'il s'agit de deux excitants de moyenne intensité agissant l'un et l'autre dans le même sens, soit par exemple comme stimulants, et l'un et l'autre sur les mêmes termes du biotonus, soit par exemple sur la phase de désassimilation, nous aurons alors en général une sommation des excitations qui, sans doute, pour ce qui concerne les détails ne saurait être sans difficulté déterminée à l'avance, parce que l'intensité des excitants, la manière différente dont chaque terme de D est influencé, la durée des excitants, le fait de l'autorégulation des échanges, etc., sont autant de facteurs qui, suivant les circonstances, jouent un grand rôle dans la production du résultat final. A cette catégorie appartient par exemple toute la série des phénomènes que nous avons signalés, notamment dans la physiologie des muscles et des nerfs, comme cas d'*augmentation de l'irritabilité*. Sous l'influence d'une action stimulante, soit d'un excitant chimique ou thermique, sur un nerf, l'excitabilité de celui-ci est accrue pour une deuxième excitation, soit pour une excitation galvanique, et celle-ci provoque une plus forte réaction que si elle avait agi seule.

Comme contraste à ces faits, nous avons les phénomènes qui se produisent lorsque deux excitants agissent sur la substance vivante, et tous deux en sens opposé sur les mêmes termes du biotonus, par conséquent, l'un comme paralysant, et l'autre comme stimulant. Ici le résultat est habituellement une *diminution de l'irritabilité*. Si nous faisons agir par exemple un narcotique sur une cellule, ou si nous la paralysons par hyperexcitation, alors toute action stimulante produira un effet d'excitation moindre que si elle avait agi seule, et, suivant les circonstances, la cellule pourra devenir complètement inexcitable.

Mais bien plus intéressants sont les phénomènes qui se produisent lorsque deux excitants agissant dans le même sens, soit comme stimulants, exercent leur influence sur des termes différents, et surtout sur des termes antagonistes du biotonus, par conséquent, l'un d'une manière prépondérante sur la désassimilation et l'autre sur l'assimilation. Ici nous voyons qu'une des excitations enraye, empêche, paralyse l'action de l'autre (1). Un remarquable exemple à l'appui de ce fait nous est fourni par l'action polaire du courant galvanique sur les substances contractiles, soit sur une amibe. Le courant constant produit aux deux pôles deux effets antagonistes sur l'amibe, une contraction à l'anode, une expansion à la cathode. Sur les amibes d'eau douce de quelque grosseur on peut constater ce fait avec une netteté surprenante. Si l'on fait passer un courant constant à travers le corps d'une amibe que l'on a préalablement porté à l'état de contraction sphérique par de

(1) VERWORN : *Erregung und Lähmung*. Vortrag, gehalten auf der 68. Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte zu Frankfurt a. M., 1896. Dans : *Deutsche medicinische Wochenschrift*, 1896, n° 40.

fortes excitations, on voit au moment de la fermeture du courant que la contraction commence à faiblir à la cathode et cède la place à des phénomènes d'expansion, c'est-à-dire qu'on voit se former à cet endroit un puissant pseudopode, tandis qu'au pôle opposé, les phénomènes de contraction deviennent encore plus nets. Il suffit alors de renverser brusquement le sens du courant pour arrêter aussitôt les processus qui se passent aux deux extrémités de l'amibe, et pour remplacer l'expansion par une contraction, la contraction par une expansion. Le muscle nous montre des phénomènes analogues, par la seule permutation des pôles. Nous pouvons par une observation subjective, nous rendre compte des intéressants phénomènes qui se réalisent dans l'œil par l'excitation de processus d'échanges antagonistes. D'après la théorie des couleurs de HERING, la perception des couleurs est l'expression psychique des processus d'échanges dont la substance visuelle est le siège, de telle sorte qu'à deux couleurs complémentaires correspondent des phases antagonistes des échanges. Par conséquent, si nous portons deux couleurs complémentaires sur le disque de la toupie chromatique, par la rotation ces deux couleurs annulent leurs effets, et le disque nous apparaît décoloré, grisâtre. Ces faits montrent donc que deux excitations, s'interférant l'une l'autre, et portant sur des termes antagonistes des échanges, peuvent s'enrayer ou s'annuler réciproquement dans leurs effets extérieurs. *Un phénomène vital peut donc être supprimé ou enrayer de deux manières tout à fait différentes : d'un côté par la paralysie des termes des échanges qui en sont le fondement, mais d'un autre côté aussi par l'excitation des termes antagonistes du biotonus.*

Enfin, on pourrait aussi se représenter une interférence de deux excitants agissant tous deux en sens contraire, c'est-à-dire l'un comme stimulant, l'autre comme paralysant, sur des termes antagonistes du biotonus. La conséquence en serait alors, comme manifestation extérieure, un renforcement des phénomènes vitaux qui correspondent aux termes du biotonus stimulés. Mais on peut se demander si ce cas se réalise effectivement dans la nature.

Des différents cas qui peuvent se présenter par l'interférence de deux excitations, résulte une très grande variété de phénomènes; ceux-ci, pour le moment, n'ont encore été soumis à l'analyse dans aucun cas particulier; mais ils devraient s'éclairer d'un nouveau jour par les considérations précédentes. Il est surtout un groupe de phénomènes se rapportant à la vie du système nerveux central qui devra, de cette façon, devenir un peu plus intelligible; il s'agit des « phénomènes d'arrêt », comme on les nomme, qui comptent parmi les plus obscurs de la physiologie du système nerveux.

Déjà, le simple fait de l'interruption volontaire d'un mouvement, par exemple, l'acte de laisser retomber le bras élevé, a présenté jusqu'ici de sérieuses difficultés d'explication. L'obscurité dans les problèmes des phénomènes d'arrêt doit provenir, pour la plus grande part,

de la délimitation insuffisamment tranchée des concepts qui s'y rattachent. On a souvent confondu les notions d'arrêt et de paralysie en se basant sur des signes purement extérieurs, et pourtant, comme nous l'avons vu, un effet d'arrêt sur la cellule ne se produit pas toujours et nécessairement par paralysie, mais il peut tout aussi bien avoir sa cause dans la stimulation de processus qui agissent en sens contraire des processus excitants. L'arrêt d'un mouvement musculaire ou l'obstacle apporté à son exécution par une cellule nerveuse motrice, peut donc être l'expression de deux processus très différents. Il est généralement admis, comme on sait, que la contraction d'un muscle est causée par une excitation désassimilatrice de ses cellules nerveuses motrices. Une expansion peut donc avoir son point de départ dans la cellule nerveuse et se réaliser par deux procédés différents : d'un côté par la paralysie de la cellule, et d'un autre côté, par une excitation assimilatrice. Tous deux ont à l'égard du muscle, le même résultat. Il est donc indispensable de décider pour chaque cas particulier quels processus se passent dans les cellules nerveuses intéressées. Parmi les divers phénomènes d'arrêt de mouvement, les deux cas se trouvent sans doute représentés. Lorsque chez la grenouille, immédiatement après la section transversale de la moelle épinière, les excitants les plus intenses sont, pour quelque temps, incapables de déterminer aucun mouvement reflexe des membres postérieurs, c'est évidemment que les cellules nerveuses de la moelle ont subi, par hyperexcitation une paralysie passagère; de même aussi dans le « choc chirurgical », le système nerveux est paralysé à la suite d'une opération grave. Mais, pour ce qui est du relâchement d'un muscle contracté, c'est à peine si l'on pourrait le mettre sur le compte d'une paralysie. Ici, il ne peut s'agir que d'un arrêt de la contraction par excitation antagoniste, c'est-à-dire par des processus déterminant l'expansion.

Le fait que la manifestation d'une excitation peut être suspendue par la stimulation de processus d'échanges antagonistes, nous apparaît donc maintenant comme devant jouer un rôle extrêmement important dans la vie des cellules nerveuses, et comme devant nous fournir un élément très précieux pour l'explication de beaucoup de phénomènes dont le système nerveux central est le siège.

On voit en particulier, que les phénomènes du sommeil et de l'hypnose chez les animaux et chez l'homme, pourraient être, quant à leurs points essentiels, ramenés à l'arrêt d'une excitation existante par des processus d'échanges antagonistes. Il suffira de rappeler ici quelques phénomènes connus. L'antique expérience des charmeurs de serpents que déjà depuis plus de trois mille ans MOÏSE et AARON exécutèrent devant le Pharaon égyptien, rentre dans cet ordre de faits. Le Naja (serpent à lunettes) qui se dresse en sifflant, lorsqu'il est irrité, tombe soudain sans mouvement, sous l'influence d'une légère pression exercée dans la région de la nuque, et l'on peut alors manier sans danger l'animal

et le placer dans une position quelconque, sans avoir à craindre sa mortelle atteinte (fig. 245 I). L'expérience bien connue sous le nom d' « Experimentum mirabile de imaginatione gallinæ » du père KIRCHER repose aussi sur les mêmes causes. Si l'on saisit une poule brusquement et d'une main ferme, et qu'on la place alors avec précaution sur le dos,

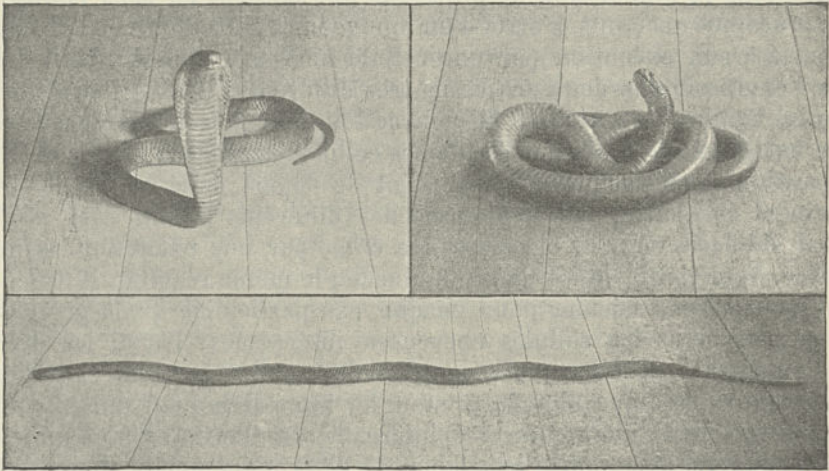
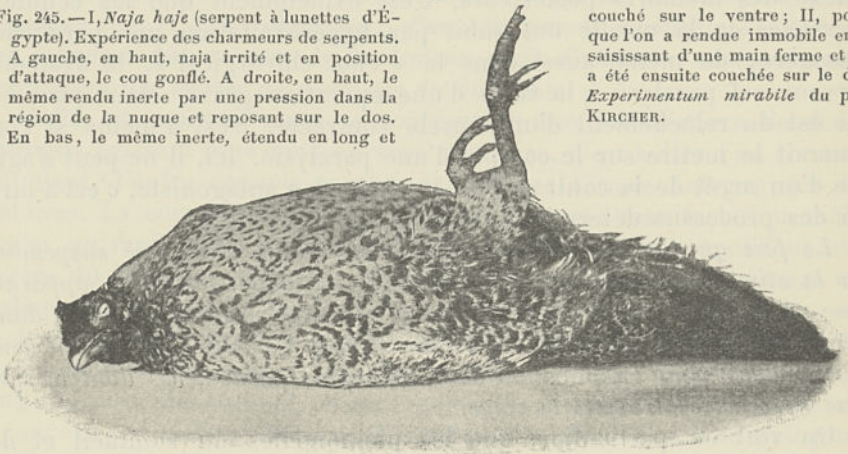


Fig. 245.—I, *Naja haje* (serpent à lunettes d'Égypte). Expérience des charmeurs de serpents. A gauche, en haut, naja irrité et en position d'attaque, le cou gonflé. A droite, en haut, le même rendu inerte par une pression dans la région de la nuque et reposant sur le dos. En bas, le même inerte, étendu en long et

1

couché sur le ventre; II, poule que l'on a rendue immobile en la saisissant d'une main ferme et qui a été ensuite couchée sur le dos. *Experimentum mirabile* du père KIRCHER.



II

l'animal après quelques courts mouvements de défense demeure complètement immobile dans cette position (fig. 245 II), et les cobayes (fig. 151, page 399), lapins, pigeons, grenouilles, lézards, écrevisses et nombre d'autres animaux se comportent de même. L'hypnose chez l'homme repose aussi essentiellement sur l'arrêt de l'activité des cellules nerveuses dans l'écorce cérébrale ou, comme nous disons, sur la suspension de la volonté; et dans le sommeil, l'arrêt de l'activité de tous

les centres supérieurs cérébraux est évident. Dans tous ces cas, il ne saurait s'agir de phénomènes de paralysie; les excitants qui les produisent sont de trop faible intensité. Pour ces cas, comme pour tous les autres phénomènes d'arrêt, il nous faut donc recourir à l'autre interprétation, c'est-à-dire à l'arrêt d'une excitation existante par une excitation des termes antagonistes du biotonus dans les cellules nerveuses intéressées.

Toutefois c'est à l'avenir que revient la tâche d'étudier méthodiquement les actions d'interférence des excitations, et de déterminer leurs rapports avec les intéressants processus dont le système nerveux central est le siège.

3. — Modifications polaires du biotonus et Mécanisme de la position axiale par excitation unilatérale.

Nous n'avons considéré jusqu'ici que les modifications du biotonus qui résultent d'une excitation *générale* de la substance vivante. Mais les modifications qui apparaissent à la suite d'une excitation *locale*, méritent aussi une mention particulière, parce qu'elles donnent lieu dans certains cas, à des manifestations extérieures tout à fait caractéristiques. Ce sont les actions directrices de mouvement produites par les excitants sur les organismes se mouvant en liberté, et que nous avons étudiées sous le nom de chimiotaxie, barotaxie, thermotaxie, phototaxie et galvanotaxie. Ces intéressants phénomènes sont, comme nous l'avons vu, provoqués par une excitation unilatérale ou par une excitation d'intensité inégale en deux endroits, et ils se réalisent par la mise en activité d'éléments contractiles. Dans tous ces cas il s'agit donc de modifications portant sur les termes des séries A et D du biotonus, modifications qui correspondent à la contraction et à l'expansion des éléments contractiles. Ce n'est que dans les cas où il existe des différences dans l'état de contraction ou d'expansion en deux points différents du corps cellulaire, qu'il peut se produire quelque action directrice de mouvement. Puisque, eu égard à l'effet produit, la contraction (*c*) et l'expansion (*e*) sont deux phases antagonistes du phénomène moteur, nous pouvons représenter le rapport de ces deux termes du biotonus, comme nous l'avons fait pour le biotonus lui-même, par une fraction, mais sans exprimer par là à laquelle des deux séries du biotonus appartiennent les termes *c* et *e*. Nous pouvons donc nous représenter de la manière suivante les conditions qui existent dans une cellule au repos en deux points différents de son corps :

$$\frac{c}{e} \qquad \frac{c}{e}$$

où $\frac{c}{e}$ désigne le rapport de la contraction à l'expansion qui règne aux deux pôles opposés d'un organisme unicellulaire.

Dans l'état d'une cellule où c et e seraient de même grandeur, et où il existerait de tous côtés une tendance également forte à la contraction et à l'expansion, il ne pourrait se produire de mouvement d'aucun côté. Mais les conditions changent immédiatement dès qu'il se produit en deux endroits de la surface des différences dans le biotonus, dès que c ou e, sous l'influence d'une excitation unilatérale, devient à l'un des pôles plus grand ou plus petit qu'à l'autre pôle. Dans ce cas, la condition pour la production d'un mouvement à direction unilatérale se trouve réalisée.

Les merveilleux phénomènes de la chimiotaxie, de la barotaxie, de la thermotaxie, de la phototaxie et de la galvanotaxie sont, même aujourd'hui, fréquemment considérés comme des « attractions » et « répulsions » absolument énigmatiques, exercées par les excitants sur les organismes unicellulaires, et dont la production échappe jusqu'ici à toute explication mécanique; il est donc d'un grand intérêt de montrer comment le mécanisme de ces phénomènes particuliers repose sur les différences polaires dans le biotonus, et découle avec une nécessité inéluctable du mode de mouvement spécial à chaque forme cellulaire. Une étude de ce genre présente d'autant plus d'intérêt que beaucoup de ces phénomènes, surtout la chimiotaxie des bactéries et des leucocytes, possèdent en pathologie humaine une importance considérable.

Si l'on envisage les trois facteurs suivants : la nature du mouvement spéciale à chaque organisme (mouvement du protoplasma, des fouets et des cils vibratiles, etc.), puis les modifications de ce mouvement sous l'influence des excitants, et enfin l'endroit du corps où est localisée dans chaque cas l'action de l'excitation unilatérale, le mécanisme de ces phénomènes de mouvement, si remarquables par leur grande régularité, apparaît alors d'une telle simplicité que son analyse s'impose d'elle-même à quiconque s'est habitué à décomposer mentalement les mécanismes de mouvement dans leurs parties élémentaires.

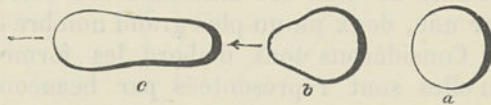
Représentons-nous un organisme unicellulaire différencié suivant un axe longitudinal, qui se mouvrait tranquillement et librement dans n'importe quelle direction à travers le milieu dans lequel il se trouve, et supposons qu'un excitant agisse tout à coup sur lui en un endroit quelconque : pour la réalisation d'un mouvement de rapprochement ou d'éloignement de la source excitante, il sera tout d'abord nécessaire que cet organisme affecte une direction axiale déterminée, de telle sorte qu'il dirige vers la source de l'excitant le pôle antérieur ou postérieur de son axe longitudinal. Or, c'est une règle générale que tous les organismes ainsi différenciés se meuvent dans la direction de leur axe longitudinal. Cette position axiale une fois acquise, le mode ordinaire de locomotion de l'organisme doit produire un mouvement qui le rapproche ou l'éloigne de la source de l'excitant, et l'action ultérieure de l'excitant ne fait qu'empêcher ou corriger les écarts accidentels de cette direction de mouvement, qui peut-être sont causés par des impul-

sions spontanées. La raison principale de toutes les actions directrices de mouvement se trouve donc dans la position axiale du corps cellulaire, et le point essentiel de la mécanique de ce phénomène réside dans l'explication de cette position axiale. Analysons donc d'un peu plus près le mécanisme de la position axiale pour les différents types de cellules à vie libre.

Les conditions les plus simples et les plus faciles à observer se rencontrent, comme toujours, chez les masses protoplasmiques nues, telles qu'*amibes* et *leucocytes* par exemple. Soit donc une amibe de forme sphérique en train de ramper; supposons qu'à la suite d'une excitation unilatérale, il se produise une contraction à un endroit du corps (fig. 246, a) : il en résultera qu'au pôle opposé de la surface de la cellule sphérique l'excitation de contraction sera au minimum. Ici le protoplasma pourra s'étaler sans obstacle, tandis que du côté excité la forte contraction ne permettra aucune expansion du protoplasma.

Le protoplasma de l'amibe émettra donc un pseudopode du côté non excité (fig. 246 b). Ainsi une amibe soumise aux mêmes conditions sur tous les points de sa surface et qui rampe çà et là en émettant des

Fig. 246. — Schéma de la position axiale d'une amibe par excitation de contraction du côté droit. Le trait épais du contour indique l'excitation, les flèches la direction du mouvement de reptation.



pseudopodes de tous côtés, devra prendre une configuration allongée suivant un axe (fig. 246, c), comme c'est le cas chez l'amibe que l'on a désignée, en tant qu'espèce particulière, sous le nom d'*Amœba limax*. Une excitation prolongée du même côté devra dans ces circonstances déterminer un mouvement de progression graduel de l'amibe à partir de la source excitante, ainsi que nous le constatons effectivement dans la chimiotaxie et la thermotaxie négatives des amibes, myxomycètes, leucocytes, etc.

Inversement, représentons-nous que sur une amibe de forme sphérique, un excitant agissant d'un seul côté, provoque un mouvement localisé d'*expansion* : le protoplasma s'étendra plus fortement de ce côté, de telle sorte que, pour une excitation prolongée, l'amibe devra se rapprocher de la source excitante. Ainsi s'explique la chimiotaxie positive des leucocytes, amibes, myxomycètes et autres masses protoplasmiques nues. Si l'excitant produit d'un côté une expansion, de l'autre une contraction chez une amibe, le résultat devra naturellement se manifester dans le même sens, c'est-à-dire que l'amibe devra du côté excité par contraction s'éloigner, et du côté excité par expansion se rapprocher de la source excitante. La galvanotaxie des amibes nous en fournit un exemple très net (voir fig. 232, p. 506).

Le mécanisme de la position axiale est un peu plus compliqué chez les micro-organismes qui ne représentent plus des masses protoplasmiques

de forme changeante, mais possèdent, comme les bactéries et les infusoires, un corps de forme constante, différencié suivant un axe et se déplaçant dans l'eau à l'aide d'organes moteurs particuliers, cils et fouets vibratiles. Par les battements rythmiques des cils et des flagella, le corps de ces organismes est poussé dans l'eau à la manière d'un bateau mû par des rames. L'analogie est complète et la comparaison peut être poursuivie jusque dans les plus petits détails. Ce sont absolument les mêmes moyens qui conduisent et dirigent les mouvements d'un canot à rames et les mouvements d'une cellule vibratile à vie libre, et nous ne pouvons pas mieux nous représenter la façon caractéristique dont les bactéries et les infusoires modifient leur position axiale sous l'influence d'une excitation unilatérale, qu'en pensant au mouvement et aux évolutions d'un bateau sous l'action des rames. Parmi les différentes formes d'organismes au corps allongé qui se meuvent dans l'eau par les battements de cils ou de fouets vibratiles, nous pouvons distinguer trois types principaux : les formes qui se meuvent à l'aide d'un seul flagellum, celles qui possèdent deux flagella et celles dont le corps est recouvert de plusieurs ou d'un très grand nombre de cils; ces différents cas correspondent à un bateau poussé par une, deux ou un plus grand nombre de rames.

Considérons tout d'abord les formes à un seul flagellum, telles qu'elles sont représentées par beaucoup de bactéries et d'infusoires

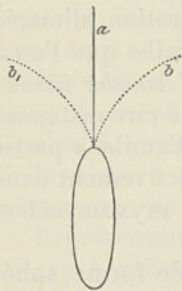


Fig. 247. — Schéma du battement du flagellum chez un infusoire flagellé.

ciliés, et choisissons comme type ces élégants infusoires ciliés de couleur verte, les Euglènes, qui, en été, se meuvent en troupes innombrables dans les eaux stagnantes auxquelles elles donnent une teinte vert foncé. Le flagellum se trouve au pôle antérieur du corps et décrit dans l'eau un mouvement spiroïde. Toutefois, nous pouvons, sans commettre aucune faute, considérer pour plus de simplicité le mouvement du flagellum suivant un seul plan. Nous voyons alors le fouet osciller alternativement par contraction rythmique vers la droite (*b*) et vers la gauche (*b'*) autour d'une position moyenne (*a*), et l'oscillation de la position moyenne (*a*) à une des deux positions extrêmes de battement (*b* ou *b'*) correspond à la phase de contraction, tandis que le retour d'une des positions extrêmes de battement à la position moyenne (*a*) correspond au contraire, à la phase d'expansion du mouvement (fig. 247). Le fouet agit donc comme une rame qui, à l'avant du bateau, se meut alternativement vers la droite et vers la gauche. Il est évident que le corps de l'infusoire doit progresser en droite ligne si, toutes les conditions étant égales autour de lui, les battements de son flagellum sont de même intensité vers la droite comme vers la gauche, c'est-à-dire si la contraction et l'expansion s'effectuent à droite aussi rapidement qu'à gauche. Mais si un excitant de

nature à provoquer une contraction agit soudainement sur un côté du flagellate, et si l'axe longitudinal du corps n'est pas déjà au préalable disposé dans la direction de l'excitation incidente, avec le pôle antérieur tourné du côté de la source excitante, on voit alors cette disposition s'effectuer d'elle-même par quelques battements du flagellum; car, puisque pour toute position oblique ou transversale de l'axe longitudinal, le flagellum est incité à se contracter du côté où tombe l'excitant, plus fortement que du côté opposé, il exécute alors de plus forts battements vers le côté excité, et il en résulte que la partie antérieure du corps s'écarte de la source excitante (fig. 248). Nous sommes ici précisément en face des mêmes conditions que pour le bateau mû par une seule rame; l'avant du bateau se tourne aussi vers le côté opposé, lorsqu'il est poussé plus fortement sur l'un des côtés.

Or l'intensité inégale des battements du flagellum dans les deux

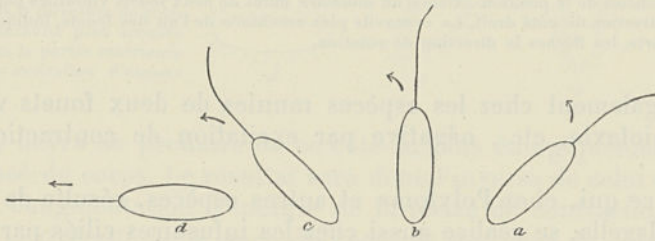


Fig. 248. — Schéma de la position axiale d'un infusoire flagellé pour une excitation de contraction du côté droit. Le côté excité est celui vers lequel est dirigée la concavité du flagellum. Les flèches indiquent la direction de rotation.

directions persiste, et le corps s'écarte de plus en plus de la source excitante, jusqu'à ce que l'axe longitudinal se soit disposé dans la direction de l'excitation incidente (fig. 248, *d*). Alors les deux côtés du flagellum éprouvent des excitations d'égale intensité, et le protiste nage en droite ligne, tant que dure l'excitation. C'est ainsi qu'une chimiotaxie, phototaxie, etc., négatives chez les bactéries et infusoires munis d'un seul fouet vibratile, apparaît comme la conséquence nécessaire d'une excitation de contraction unilatérale du flagellum.

D'après cela, il est très facile de se représenter aussi les conditions de la disposition axiale chez les formes pourvues de deux fouets vibratiles, comme par exemple l'infusoire flagellé *Polytoma* (fig. 249). Une cellule, munie de deux fouets à son extrémité antérieure, est comparable à un bateau qui, à l'avant, serait mû par deux rames. Si les battements des deux rames ont la même intensité, le bateau va tout droit. Tel sera aussi le cas pour les cellules flagellées. Si par contre, une des rames frappe plus fort, le bateau tourne son avant du côté opposé. Le même fait se produira donc pour une cellule bi-flagellée, si une excitation de contraction agissant d'un seul côté, détermine un battement plus fort d'un des fouets (fig. 249, *a*, *b*, *c*). Le pôle antérieur de

la cellule flagellée doit donc s'écarter de la source excitante jusqu'à ce que l'axe longitudinal soit tourné dans la direction de l'excitation incidente. Dans cette position, les deux fouets subissent alors des excitations d'égale intensité (fig. 249, *d*), et le flagellate, par conséquent, nage en droite ligne et en s'éloignant de la source d'excitation. Ainsi se

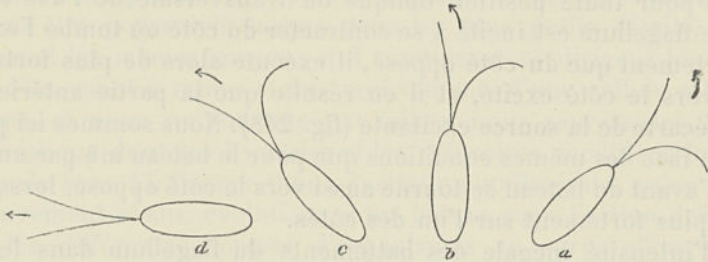


Fig. 249. — Schéma de la position axiale d'un infusoire muni de deux fouets vibratiles pour une excitation de contraction du côté droit. La concavité plus accentuée de l'un des fouets, indique une excitation plus forte, les flèches la direction de rotation.

produit également chez les espèces munies de deux fouets vibratiles, une chimiotaxie, etc., négative par excitation de contraction unilatérale.

Enfin ce qui, chez *Polytoma* et autres espèces, résulte de l'activité de deux flagella, se réalise aussi chez les infusoires ciliés par le battement de nombreux cils vibratiles. Ici, par exemple dans les mouvements de *Paramecium*, nous avons l'analogie des mouvements d'un

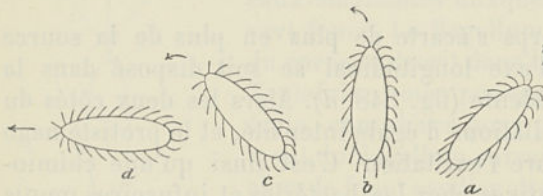


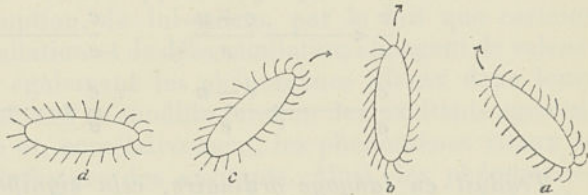
Fig. 250. — Schéma de la position axiale d'un infusoire cilié pour une excitation de contraction du côté droit. La concavité plus accentuée des cils vers la partie postérieure indique une excitation plus forte. Les flèches indiquent la direction de rotation et se trouvent au pôle antérieur du corps.

long bateau muni d'un grand nombre de rames. Si toutes les rames battent des deux côtés absolument avec la même force, le bateau se meut en direction rectiligne; si celles d'un côté frappent plus fort, le bateau tourne du côté opposé. De même, pour le mouvement vibratile chez *Paramecium*: lorsque les cils battent avec la même force des deux côtés, l'infusoire progresse en droite ligne; mais si un excitant de nature à provoquer une contraction, se fait sentir d'un côté, de manière à déterminer sur ce côté du corps un battement des cils plus intense que sur l'autre (fig. 250 *a*), le pôle antérieur de l'infusoire doit alors s'écartier de la source excitante, jusqu'à ce que l'axe longitudinal du corps se soit placé dans la direction de l'excitation incidente. Alors seulement, les cils des points correspondants des deux côtés laté-

raux du corps subiront des excitations d'intensité égale, et la cellule se transportera en ligne droite en s'éloignant de la source excitante. Ainsi se réalise également chez les infusoires ciliés une chimiotaxie, barotaxie, thermotaxie, phototaxie négatives par une excitation de contraction unilatérale.

Tout aussi simple est le mécanisme de la disposition axiale dans la chimiotaxie, thermotaxie, etc., positive des cellules ciliées. Dans ces cas la position de l'axe peut être déterminée, par exemple, par une excitation d'expansion unilatérale. Supposons qu'un excitant détermine d'un côté un mouvement d'expansion : la phase d'expansion du battement vibratile, c'est-à-dire le retour du flagellum ou du cil à la position

Fig. 251. — Schéma de la position axiale d'un infusoire cilié pour une excitation d'expansion du côté droit. Les flèches se trouvent au pôle antérieur du corps et indiquent la direction de rotation. La concavité plus accusée des cils vers la partie antérieure indique une excitation d'expansion.



de repos, devra se produire de ce côté-là, plus énergiquement que du côté opposé du corps. Le résultat sera donc l'inverse de celui que déterminerait l'augmentation d'énergie de la phase de contraction, c'est-à-dire que l'extrémité antérieure du corps se tournera du côté de l'excitation incidente, jusqu'à ce que l'axe longitudinal se soit placé dans la direction de l'excitant. Si l'effet moteur est dirigé de telle sorte que la cellule, dans cette position axiale, se porte vers la source excitante ou en sens inverse, cela dépend donc uniquement de la grandeur relative des phases de contraction et d'expansion des cils. Mais cette disposition axiale doit *toujours* se présenter, que la cellule se meuve par un, deux ou plusieurs cils vibratiles (fig. 251).

Enfin, si un excitant produit sur un infusoire une contraction d'un côté et une expansion de l'autre, il est clair que ces deux excitations doivent agir dans le même sens relativement à la position axiale du corps, c'est-à-dire de telle sorte que le corps se dirige par sa partie antérieure du côté de l'excitant qui détermine l'expansion. Si dans cette position axiale il s'effectue un mouvement dans l'une ou l'autre direction ou même un arrêt sur place, cela dépend donc entièrement de la grandeur et de la direction de l'effet moteur produit par le battement des cils vibratiles aux deux extrémités opposées du corps. Que ces trois possibilités puissent se réaliser, c'est ce que nous montre, d'une manière très élégante, la galvanotaxie; car, suivant l'intensité du courant galvanique, c'est, soit une progression, soit un arrêt sur place, soit une rétrogradation que l'on obtient.

De même, le mécanisme de la position axiale, par paralysie de la contraction et de l'expansion d'un côté du corps, se déduit facilement

des considérations précédentes, car ici aussi il existe aux deux côtés du corps une différence dans l'activité des organoïdes du mouvement, qui, d'après les principes que nous venons d'exposer, doit amener une rotation de l'axe, jusqu'à ce que cette différence se soit égalisée sur les deux côtés de l'axe longitudinal.

Représentons-nous, d'après notre premier schéma d'où nous sommes partis, les différentes positions axiales déterminées par une excitation ou une paralysie de la contraction ou de l'expansion portant sur un des pôles du corps, chez une cellule à différenciation polaire passagère ou persistante, nous pouvons alors formuler les cas suivants où la pointe de la flèche indique la position de l'extrémité antérieure du corps :

$$\begin{array}{cc} \frac{c}{e} \longleftarrow \frac{c+n}{e} & \frac{c}{e} \longrightarrow \frac{c}{e+n} \\ \frac{c}{e} \longrightarrow \frac{c-n}{e} & \frac{c}{e} \longleftarrow \frac{c}{e-n} \end{array}$$

Traduit en langage ordinaire, cela signifie que par excitation de contraction ou paralysie d'expansion d'un côté, le pôle antérieur du corps se détourne de la source excitante; que par paralysie de contraction ou excitation d'expansion d'un côté, le pôle antérieur du corps se tourne vers la source excitante.

Si la cellule, dans cette position axiale, se meut en avant ou en arrière ou s'arrête, cela dépend, dans chaque cas spécial, du rapport d'intensité de la phase de contraction à la phase d'expansion sur la cellule entière.

Ainsi, les phénomènes si intéressants, et d'importance si considérable dans toute la vie organique, que l'on désigne sous les noms de chimiotaxie, barotaxie, thermotaxie, phototaxie et galvanotaxie positives et négatives, apparaissent simplement comme le résultat mécanique nécessaire des différences qui se produisent dans le biotonus aux deux pôles d'une cellule libre, sous l'action des excitants.

* * *

En plaçant, avec PFLÜGER, le point capital des échanges dans la construction et la destruction incessante de certains composés albuminoïdes de constitution très labile, composés que nous avons désignés brièvement sous le nom de biogènes en raison de leur haute importance pour la vie, bien qu'ils soient, jusqu'ici, insuffisamment caractérisés au point de vue chimique, nous avons défini le processus vital même par la simple formule schématique suivante : *Le processus vital est la somme de tous les processus qui sont liés à la construction et à la destruction des biogènes.*

La matière morte qui pénètre du dehors dans la substance vivante subit, dans le protoplasma, des modifications complexes qui la trans-

forment continuellement elle-même en matière vivante; mais cette dernière meurt aussi continuellement et est rejetée par le protoplasma comme matière morte. La vie consiste dans un éternel processus de création et de destruction se déroulant à tout instant et sans interruption dans toute substance vivante.

L'ensemble de tous les processus qui conduisent à la construction de la substance vivante, forme la phase d'assimilation; l'ensemble de tous les processus liés à la destruction de la substance vivante, la phase de désassimilation de la vie. L'assimilation et la désassimilation sont la base de toute vie. Le rapport qu'elles affectent entre elles et que nous avons désigné sous le nom de « biotonus », régit les phénomènes vitaux. Depuis le commencement du développement jusqu'à la mort, le biotonus se modifie sans interruption, de lui-même, par le fait que certains termes des séries d'assimilation et de désassimilation changent de valeur, et par là se modifient également les phénomènes vitaux dans leurs détails. De même, le biotonus se modifie lorsque des excitants agissent sur la substance vivante et, corrélativement, les phénomènes vitaux se modifient aussi sous l'influence des excitants. Ainsi, les phénomènes vitaux sont déterminés par chacun des termes de la longue chaîne des échanges dont l'ensemble forme le processus vital proprement dit.

II. — Mécanique de la vie cellulaire.

Après avoir reconnu que le processus vital élémentaire consiste dans les échanges de matières, la tâche qui nous incombe maintenant est de déduire mécaniquement de ces échanges les phénomènes vitaux que nous devons concevoir comme l'expression du processus vital.

Nous avons vu que toute la substance vivante qui habite actuellement la surface terrestre possède la forme de cellules, et que, par conséquent, la cellule est, à proprement parler, le siège du processus vital. C'est dans la cellule que nous trouvons réunis les phénomènes généraux de la vie dans leur forme élémentaire. Dans une analyse mécanique des phénomènes vitaux, on doit donc, si l'on ne veut pas s'arrêter à mi-chemin, faire de la cellule même l'objet de son investigation. A ce point de vue se pose la question de savoir comment les échanges de la substance vivante, que nous n'avons considérée jusqu'ici que schématiquement comme un substratum uniforme, se modèlent *dans la cellule* selon les différenciations caractéristiques de son contenu, et nous ne pouvons songer à déduire mécaniquement de ses échanges les différents phénomènes vitaux de la cellule, tant que cette question n'a pas reçu de réponse. Si, en raison de l'imperfection de nos connaissances sur les processus chimiques spéciaux qui se passent dans la cellule, nous sommes encore bien loin de pouvoir nous représenter en *détail* les rouages délicats des échanges intracellulaires, cependant les recherches des dix dernières années nous ont fourni un matériel suffisant pour

nous permettre de nous faire une idée des conditions *générales* de ces échanges. Ces recherches nous ont surtout fait connaître un grand nombre de faits, qui nous ont conduits à une conclusion certaine dans la question si discutée de l'importance respective des deux parties constituantes essentielles de la cellule, le noyau et le protoplasma, et de la nature de leurs rapports réciproques.

A. — Rôle du noyau et du protoplasma dans la vie de la cellule.

1. — Théorie de la prépondérance du noyau dans la cellule.

Les classiques recherches des premiers cytologistes, parmi lesquels nous ne nommerons que DUJARDIN et MAX SCHULTZE, tendaient à présenter le protoplasma comme le substratum de toutes les activités vitales. Du noyau, l'ancienne théorie cellulaire ne savait que faire, car, comme on voyait se dérouler dans le protoplasma tous les phénomènes vitaux perceptibles, on considérait le noyau comme accessoire, et on ne s'occupait pas autrement de lui.

C'est un phénomène caractéristique et intéressant au point de vue psychologique dans l'histoire de la pensée humaine, que la connaissance de la vérité oscille d'abord comme un pendule autour d'une position moyenne avant de s'y fixer. Une conception extrême qui, au cours du temps, apparaît comme insoutenable, amène un revirement dans l'extrême opposé, et ce n'est que peu à peu que, par une saine réaction, s'établit un juste milieu. C'est ce qui arriva pour la théorie cellulaire. La conception primitive du rôle prépondérant du protoplasma dans la cellule fut supplantée dans ces derniers temps par la conception inverse de la prédominance du noyau, après qu'on eut trouvé que ce dernier subit de profondes modifications dans la reproduction de la cellule par segmentation et dans la fécondation de l'œuf, tandis que le protoplasma semble rester au repos : en d'autres termes, on admit que le noyau représenterait le substratum essentiel de la vie cellulaire, tandis que le protoplasma ne jouerait qu'un rôle accessoire. Ce que, dans l'ancienne théorie cellulaire, on attribuait exclusivement au protoplasma, on l'attribua, dans la nouvelle théorie, uniquement au noyau, et ce n'est que dans ces dernières années qu'une saine réaction commença à se faire sentir contre ce revirement exagéré.

Il n'est pas possible d'analyser en détail tous les faits qui ont été réunis dans ces derniers temps relativement au rôle du noyau et du protoplasma. Nous nous contenterons de citer quelques-unes des plus importantes observations et expériences qui ont donné lieu aux conclusions les plus intéressantes.

L'idée que le noyau joue dans la cellule un rôle prépondérant a pris à notre époque une assez large extension et a été exprimée sous diffé-

rentes formes. C'est surtout en ce qui concerne les modifications étonnamment complexes et régulières présentées par le noyau dans les phénomènes de la fécondation et de la segmentation de l'ovule, que cette opinion, défendue par d'éminents observateurs tels que WEISMANN, HERTWIG, BOVERI et d'autres, a gagné du terrain; d'après cette manière de voir, *le noyau serait le porteur de la « substance héréditaire » et l'hérédité ne se produirait que par la transmission de certaines substances du noyau aux descendants, tandis que le protoplasma ne contiendrait aucune substance nécessaire à la transmission héréditaire.*

Le fait que dans la fécondation de l'ovule par la cellule séminale, cette dernière ne transmet aux descendants qu'une quantité de protoplasma extraordinairement faible (puisque le spermatozoïde consiste pour la plus grande part en substance nucléaire), ce fait a conduit à négliger complètement cette minime quantité de protoplasma et à attribuer exclusivement au noyau du spermatozoïde la transmission des caractères paternels aux descendants. On y était d'autant plus porté que la faible masse protoplasmique du spermatozoïde, qui est contenue principalement dans le flagellum, ne peut plus, après sa pénétration dans l'ovule, être distinguée du protoplasma de ce dernier, tandis que les modifications caractéristiques et profondes qui sont causées par la fécondation apparaissent uniquement dans le noyau. Cependant des esprits critiques voyaient avec peine la fragilité des arguments sur lesquels s'appuyait la théorie de la prédominance du noyau dans l'hérédité et alors ils cherchèrent à asseoir cette théorie sur des preuves indiscutables.

Le fait fondamental, établi par NUSSBAUM (1) sur des infusoires, que les fragments d'une cellule dépourvus de noyau périssent infailliblement au bout de quelque temps, tandis que les fragments nucléés se régénèrent en cellules complètes et continuent à se reproduire par division, fut confirmé expérimentalement par GRUBER (2) sur d'autres infusoires et invoqué comme preuve directe à l'appui de la théorie de la prépondérance du noyau. GRUBER (3) dit : « Par voie purement empirique, nous sommes ici placés en face de ce fait irréfragable que le noyau est l'élément le plus essentiel de la cellule, celui d'où dépend sa conservation, et que c'est avec raison qu'on lui attribue la plus haute importance dans les processus de la fécondation et de la transmission héréditaire. » Mais GRUBER oublie que pour pouvoir présenter le noyau comme étant le seul élément d'où dépend la conservation de la cellule, il faut encore exécuter l'expérience inverse, c'est-à-dire rechercher aussi ce que devient

(1) NUSSBAUM : *Ueber spontane und künstliche Theilung von Infusorien*. Dans : *Verh. d. naturhist. Ver. d. preuss. Rheinlande*. Bonn, 1884. — Du même : *Ueber die Theilbarkeit der lebendigen Materie. I. Die spontane und künstliche Theilung der Infusorien*. Dans : *Archiv für mikroskopische Anatomie*, vol. XXVI, 1886.

(2) A. GRUBER : *Ueber künstliche Theilung der Infusorien*. Dans : *Biologisches Centralblatt*, vol. IV et V, 1885.

(3) GRUBER : *Beiträge zur Kenntniss der Physiologie und Biologie der Protozoën*. Dans *Berichte der naturforschenden Gesellschaft zu Freiburg i. B.*, vol. I, 1886.

le noyau sans protoplasma. Si le noyau restait alors en vie, s'il régénèrait un nouveau corps protoplasmique et formait ainsi un individu complet, son expérience deviendrait effectivement une « preuve irréfragable » en faveur de l'importance prédominante du noyau. Mais si le noyau privé de protoplasma périt sans régénération de même que le protoplasma privé de noyau, il n'y a plus aucune raison pour attribuer au noyau plus d'importance qu'au protoplasma; on pourrait alors dire tout aussi bien que c'est le protoplasma qui est l'élément tenant sous sa dépendance la conservation de la cellule. Or une expérience de ce genre montre que le noyau dépourvu de protoplasma meurt tout comme le protoplasma privé de noyau. Chez le grand radiolaire *Thalassicola* on peut avec quelque habileté et à l'aide de fins instruments extraire, sans le blesser, du protoplasma de la capsule centrale le noyau qui y est visible à l'œil nu, et l'observer alors complètement isolé. L'expérience montre que le noyau, même lorsqu'il est protégé contre toute influence nuisible, périt toujours au bout de quelque temps, sans laisser voir la moindre trace de phénomènes de régénération (1). On peut constater le même fait chez les infusoires. De la sorte l'argument de GRUBER perd toute sa force.

Une autre expérience qui devait venir à l'appui de la théorie de la prépondérance du noyau, fut instituée par BOVERI (2) sur les œufs d'échinodermes. Partant d'un fait observé par les frères HERTWIG (3) que des fragments d'œufs d'échinodermes privés de noyau peuvent encore être fécondés par les spermatozoïdes, BOVERI trouva que ces fragments fécondés continuent encore à se développer, et cela en donnant une forme larvaire naine qui, indépendamment de sa petitesse, ressemble complètement pour le reste à la larve normale. BOVERI utilisa ce fait pour exécuter des expériences de fécondation croisée de fragments d'œufs sans noyau d'une espèce d'échinoderme avec les spermatozoïdes d'une autre espèce, notamment des fragments d'œufs sans noyau de *Sphærechinus granularis* avec les spermatozoïdes d'*Echinus microtuberculatus*. Il secoua un certain nombre d'œufs de *Sphærechinus* dans une éprouvette, de manière à détacher par ce procédé des fragments de protoplasma dépourvus de noyau, et il féconda le liquide ainsi agité avec du sperme d'*Echinus*. Quand les fragments dépourvus de noyaux sont isolés, on ne réussit pas à les féconder, car il est relativement très rare qu'une fécondation croisée s'opère entre les deux espèces. Parmi les larves obtenues par la fécondation se trouvaient :

- a. Des formes bâtardes, telles qu'il s'en produit toujours par le croisement de deux espèces.

(1) VERWORN : *Die physiologische Bedeutung des Zellkerns*. Dans : Pflüg. Arch., vol. LI, 1891.

(2) BOVERI : *Ein geschlechtlich erzeugter Organismus ohne mütterliche Eigenschaften*. Dans : Sitzungsberichte der Gesellschaft für Morphologie und Physiologie zu München, 1889.

(3) O. et R. HERTWIG : *Untersuchungen über den Vorgang der Befruchtung und Theilung des thierischen Eies unter dem Einfluss äusserer Agentien*. Dans : Jen. Zeitschr. f. Naturw., 1887.

b. Des formes bâtardes naines que BOVERI fait dériver de la fécondation de fragments nucléés.

c. Des formes naines à véritable caractère Echinus que BOVERI attribue à la fécondation de fragments sans noyau.

BOVERI considère maintenant la production de ces dernières formes larvaires comme une preuve directe à l'appui de la théorie de la prépondérance du noyau; car puisque pour une des espèces d'échinodermes la transmission n'a pu porter que sur le protoplasma dépourvu de noyau de la cellule-œuf, et pour l'autre espèce sur le noyau du spermatozoïde, la production de larves de la forme paternelle prouverait que le noyau serait le seul élément porteur de la substance héréditaire. Il résulte cependant d'une considération critique, que cette expérience, qui jusqu'ici a été considérée comme le plus ferme appui de la théorie de la prépondérance du noyau, semble, sous plus d'un rapport, absolument impropre à fournir cette démonstration. Et tout d'abord on peut élever un doute sur la réalité de la descendance des larves naines du type de l'espèce paternelle. Puisque la fécondation des fragments d'œufs dépourvus de noyaux de l'une des espèces avec les spermatozoïdes de l'autre espèce ne réussit pas sur des fragments isolés, il reste toujours à se demander si les larves en question dérivent réellement d'une telle fécondation. Il n'est pas impossible que la fécondation de fragments d'œufs *nucléés* ou d'œufs *entiers* d'une des espèces avec les spermatozoïdes de l'autre puisse donner naissance d'une façon prépondérante à des larves de la forme paternelle; nous voyons en effet très fréquemment les caractères du père ou de la mère se transmettre d'une manière prépondérante aux descendants. Mais les différentes formes larvaires que BOVERI obtint dans son expérience possèdent dans le stade de développement en question des caractères distinctifs encore si peu caractéristiques, que de la présence de ces quelques caractères on ne saurait déduire aucune conclusion certaine relativement à une descendance unilatérale. Mais même dans le cas où l'on accepterait l'interprétation de BOVERI sur la descendance des larves en question, l'expérience serait cependant rien moins que probante. Elle ne le serait que dans le cas où le noyau seul du spermatozoïde, et non le spermatozoïde *entier*, se réunirait au protoplasma de l'œuf dépourvu de noyau. Si alors des larves naissaient avec les caractères du père, il faudrait admettre effectivement que le noyau est seul porteur de la matière héréditaire. Mais puisque le *spermatozoïde est une cellule complète avec noyau et protoplasma*, rien ne prouve que le protoplasma ne prenne pas part à la transmission héréditaire. Que les caractères paternels apparaissent d'une manière prépondérante ou exclusive chez les larves en question, c'est ce qui n'est guère étonnant, puisque du côté paternel c'est une cellule entière qui prend part à la fécondation, tandis que du côté maternel ce n'est qu'un petit morceau de protoplasma lequel est, comme on sait, voué à la mort par la perte de son noyau, et ne peut plus maintenir d'une manière durable ses

propriétés caractéristiques ni par conséquent les transmettre. L'opinion de BOVERI que dans son expérience les caractères maternels auraient dû aussi être transmis, si le protoplasma participait à la transmission de même que le noyau, paraît donc sans consistance en présence du fait fondamental que les masses protoplasmiques dépourvues de noyau périssent infailliblement. D'après tout cela nous sommes obligés de considérer aussi l'expérience de BOVERI comme impuissante à décider si c'est dans le noyau seul que se trouvent les propriétés caractéristiques dominantes de la cellule.

La théorie revêt une autre forme dans l'opinion émise par EIMER (1), HOFER (2) etc., que le noyau régirait, à la manière d'un organe nerveux central, les phénomènes vitaux de la cellule, surtout les mouvements du protoplasma. EIMER s'appuie en cela sur diverses observations morphologiques, qui ne sont pas au-dessus de toute contestation, sur la terminaison de fibres nerveuses dans les noyaux et même dans les nucléoles des cellules. Mais même si ces dispositions devaient être reconnues comme réelles, il n'y aurait cependant encore là aucune raison pour attribuer au seul noyau la régulation des mouvements du protoplasma.

HOFER, d'autre part, s'appuyant sur des expériences instituées sur des amibes, croit pouvoir tirer la conclusion que « le noyau représente un centre régulateur pour le mouvement ». HOFER divise par exemple le corps d'une amibe de grande taille en un fragment nucléé et un fragment sans noyau. Tandis que la portion nucléée se comporte dans la suite absolument comme une amibe intacte, le fragment privé de noyau ne demeure normal que pendant 15 à 20 minutes environ. Ses mouvements deviennent alors irréguliers, avec production de pseudopodes de formes anormales, puis finissent par cesser complètement. De ces faits, HOFER tire la conclusion que le protoplasma possède bien, il est vrai, la faculté de mouvement, mais que le noyau représente un centre qui règle les mouvements du protoplasma.

Mais cette opinion ne saurait se soutenir, ainsi qu'il résulte déjà des remarquables expériences de BALBIANI (3) qui observa que des fragments d'infusoires dépourvus de noyau et placés dans des conditions favorables peuvent demeurer en vie pendant plusieurs jours encore, avec des mouvements parfaitement conservés sans aucune altération. Des expériences étendues à divers Rhizopodes et infusoires, (4) et particulièrement à ces infusoires ciliés qui exécutent des mouvements très

(1) EIMER : *Die Entstehung der Arten auf Grund von Vererben erworbener Eigenschaften nach den Gesetzen organischen Wachstums*. Iéna, 1888.

(2) B. HOFER : *Experimentelle Untersuchungen über den Einfluss des Kerns auf das Protoplasma*. Dans : *Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaften*, 1889.

(3) BALBIANI : *Recherches expérimentales sur la mérotomie des Infusoires ciliés*. Dans : *Recueil zoologique Suisse*, tome V, 1888.

(4) VERWORN : *Psycho-physiologische Protistenstudien. Experimentelle Untersuchungen*. Iéna, 1889.

compliqués et de forme caractéristique, ont été enfin dirigées directement vers le but de savoir si l'on doit considérer le noyau comme un centre de mouvement dans le sens attaché à ce terme pour le système nerveux central. Nous ne saurions mieux faire que d'exposer le résultat d'une expérience de vivisection sur l'infusoire *Lacrymaria*.

La *Lacrymaria olor* est rangée parmi les infusoires ciliés holotriches et se distingue par ses mouvements extrêmement caractéristiques, ce qui en fait un objet précieux pour les expériences relatives à l'influence du noyau sur le mouvement. Ce protiste à l'état de moyenne contraction a la forme d'une bouteille, et on peut y distinguer un corps, un cou et une tête (fig. 252 a et b). Lorsqu'il n'éprouve aucun trouble, il est continuellement en mouvement et chacune des parties du corps cellulaire se montre avec son activité caractéristique. La partie qui forme le corps présente des modifications incessantes de configuration, à caractère péristaltique. Pour ce qui est du cou, tantôt il s'étend en un filament extrêmement long et tenu, qui, par son extrémité antérieure s'allonge,

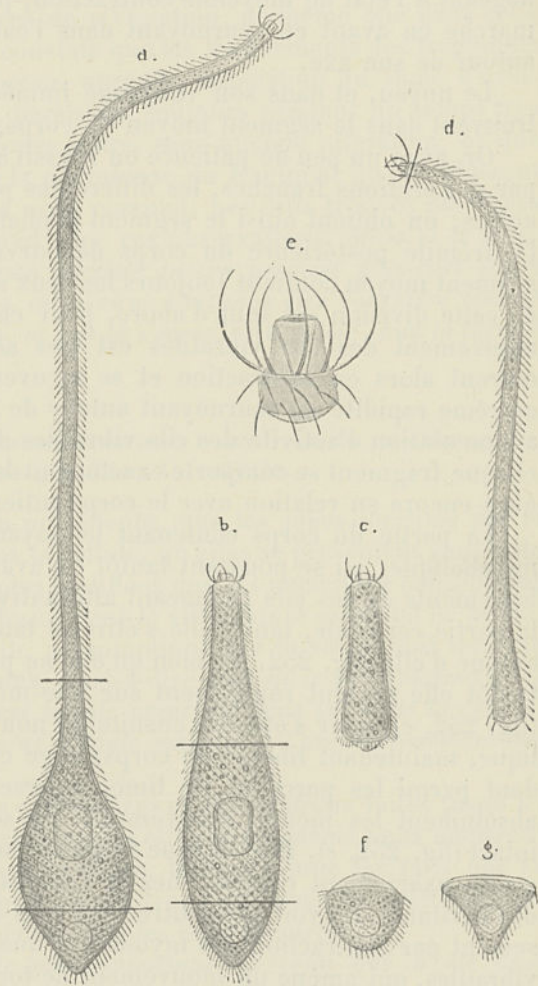


Fig. 252. — Vivisection de la *Lacrymaria olor*. Les traits noirs indiquent les lignes de section.

se raccourcit, s'incurve et tâte çà et là parmi les particules de limon (fig. 252 a), tantôt il se rétracte brusquement comme un fil élastique étiré, pour recommencer un instant après les mêmes mouvements. L'extrémité céphalique enfin, à l'aide des longs cils de sa partie buccale, tâte de tous côtés les objets environnants, en promenant ces cils à leur surface comme de petits pieds. En outre, le protiste tout entier, grâce à la direction alternante du battement de ses cils vibratiles, est animé d'un

mouvement continuuel de progression et de rétrogradation qui n'amène toutefois qu'un faible déplacement, et permet au long cou et à la tête de fouiller de toutes parts avec une ardeur infatigable. Lorsqu'il est excité, il se rétracte brusquement et recule tout d'abord un peu plus loin en nageant à l'état de moyenne contraction, puis il reprend de nouveau sa marche en avant en tournoyant dans l'eau avec une extrême rapidité autour de son axe.

Le noyau, et dans son voisinage immédiat le noyau accessoire, se trouvent dans le segment moyen du corps.

Or, avec un peu de patience on réussit à séparer sous le microscope par des sections franches, les différentes parties du corps les unes des autres; on obtient ainsi le segment céphalique, le segment cervical et l'extrémité postérieure du corps dépourvus de noyau, tandis que le segment moyen contient toujours les deux sortes de noyaux. Le résultat de cette division est tout d'abord, pour chacun des fragments, que le mouvement des cils vibratiles est très accéléré. Tous les fragments entrent alors en contraction et se meuvent à travers l'eau avec une extrême rapidité en tournoyant autour de leur axe. Puis cette énorme augmentation d'activité des cils vibratiles diminue peu à peu, et bientôt chaque fragment se comporte exactement de la même façon que lorsqu'il était encore en relation avec le corps entier du protiste.

La partie du corps contenant le noyau continue ses mouvements métaboliques en se poussant tantôt en avant, tantôt en arrière par les battements de ses cils changeant alternativement de direction; quant à la partie cervicale, tantôt elle s'étire et tâte sans trêve les objets situés autour d'elle (fig. 252, *d*), bien qu'elle ne possède plus ni tête ni corps, tantôt elle revient rapidement sur elle-même comme un fil élastique (fig. 252, *c*), pour s'étendre ensuite de nouveau; enfin la partie céphalique, maintenant libérée du corps, nage comme un individu indépendant parmi les parcelles de limon éparses dans l'eau, en présentant absolument les mêmes mouvements de ses cils que chez le protiste intact (fig. 252, *e*). Bref chaque fragment se comporte dans ses mouvements exactement comme chez la *Lacrymaria* normale. Sous l'action des excitants, on voit apparaître dans tous les fragments un raccourcissement par contraction des myoïdes et une accélération des battements vibratiles, qui amène un mouvement de tourbillon avec rotation autour de l'axe, absolument comme chez le protiste intact soumis à une excitation. Ces mouvements normaux persistent ordinairement dans les fragments dépourvus de noyaux à peu près pendant tout un jour. Alors on voit apparaître la différence entre les fragments sans noyau et les fragments nucléés: les premiers périssent tandis que les autres se sont déjà régénérés en individus complets.

La manière dont se comportent les fragments cellulaires dépourvus de noyaux peut donc être caractérisée par ce fait, qu'après un stade passager d'excitation causé par l'opération, chaque fragment continue à exécuter

les mouvements qui lui sont propres chez le protiste intact, et aussi à réagir aux excitants de la même manière qu'avant l'opération. L'altération des mouvements n'apparaît qu'avec les phénomènes de la nécrobiose conduisant à la mort qui incombent fatalement au protoplasma privé de noyau.

Dans toutes les expériences de vivisection, de même que dans celle qui vient d'être exposée, on constate que les mouvements des fragments de protoplasma privés de noyau, après la disparition du stade d'excitation causé par l'opération, persistent toujours pendant un temps très long, souvent pendant plusieurs jours, sans aucune altération, et que c'est seulement à la suite de la nécrobiose du fragment qu'ils subissent des troubles et finalement un arrêt complet. Les faits trouvés par HOFER concordent aussi complètement avec ces observations. *Mais si le mouvement normal du protoplasma persiste encore pendant plusieurs jours après la séparation du noyau, celui-ci ne peut plus être considéré comme un centre pour ce mouvement, et par là s'écroule du même coup la théorie en question.*

2. — Noyau et protoplasma comme membres de la chaîne des échanges dans la cellule.

Il résulte de la discussion précédente, que les idées récentes sur la prépondérance du noyau dans la cellule, qu'elles se présentent sous telle ou telle forme, ne sont pas plus justifiées que les anciennes conceptions qui voyaient dans le protoplasma seul le substratum essentiel de la vie. Nous en arrivons alors à cette présomption, que la vérité doit tenir le milieu entre les deux opinions, c'est-à-dire que *ni le protoplasma ni le noyau pris isolément ne jouent le rôle principal dans la vie de la cellule, mais que tous deux participent d'égale manière à l'accomplissement des phénomènes vitaux.*

Effectivement, toutes les expériences et observations faites jusqu'ici sur les rapports existant entre le noyau et le protoplasma nous montrent que cette manière de voir est la vraie. Indiquer tous les faits qui se rapportent à ce sujet nous entraînerait trop loin; nous ne prendrons ici en considération que les phénomènes les plus importants.

Le fait primordial et le plus important est celui qui a été déjà mentionné, et qui est établi par toutes les expériences de vivisection instituées jusqu'ici sur les cellules les plus variées, à savoir que les masses protoplasmiques privées de noyau, de même que les noyaux dépouillés de protoplasma, périssent infailliblement au bout d'un temps plus ou moins long. Ce fait nous fournit la preuve indubitable que les phénomènes vitaux de la cellule ne se réalisent que par l'action réciproque et régulière de deux parties de la cellule, le noyau et le protoplasma. Que ces rapports réciproques doivent être des rapports existant dans les échanges de matière, c'est ce qui apparaît d'ores et déjà avec évidence, puisque les phénomènes vitaux ne sont que l'expression des échanges de la

cellule. Mais les phénomènes qui se déroulent dans les masses protoplasmiques privées de noyau jusqu'à leur mort, nous convaincront plus spécialement de cette vérité. Pendant le temps, souvent assez long, qui s'écoule depuis la séparation du noyau jusqu'à la mort des masses protoplasmiques anucléées, on voit notamment se développer peu à peu certains *phénomènes de déficit* dans les échanges, tandis que plusieurs phénomènes vitaux persistent encore jusqu'au dernier moment qui précède la mort. Ces phénomènes de déficit nous montrent directement que par l'exclusion du noyau, les échanges du protoplasma ont subi une perturbation.

Une des séries de ces phénomènes de déficit se rapporte à l'*élaboration des aliments ingérés*, et peut être observée d'une manière particulièrement favorable sur les masses protoplasmiques nues des rhizopodes. Lorsque, sur une *Polystomella*, dont l'élégante carapace calcaire, en forme de coquille d'escargot, est remplie d'un corps protoplasmique ne contenant ordinairement qu'un seul noyau, on a réussi, par une section adroitement faite, à détacher un fragment de la coquille avec une partie de son contenu protoplasmique dépourvue de noyau, le protoplasma forme de nouveau, au bout de quelque temps, des pseudopodes entièrement normaux et se comporte encore, durant des jours entiers, comme une *Polystomella* intacte. Les petits infusoires dont la *Polystomella* fait sa pâture, se prennent encore à la fine sécrétion muqueuse des pseudopodes; ils peuvent même, dans certaines circonstances, être tués par le protoplasma des pseudopodes qui les englobe, mais ils ne subissent plus aucune digestion de la part de ce dernier (1).

On peut aussi très bien faire une observation semblable sur les grands radiolaires qui, comme *Thalassicola*, peuvent être facilement privés de leur capsule centrale contenant le noyau. Le corps protoplasmique, de grande dimension, ainsi anucléé, se comporte tout d'abord, après cette opération, comme la *Thalassicola* intacte. Les pseudopodes retiennent les infusoires qui nagent dans leur voisinage et les entourent de leur protoplasma. Les infusoires peuvent même encore être tués et parfois déformés; mais on n'observe plus leur digestion complète (2). Le même fait fut observé par HOFER (3) chez les amibes, sur des individus de grande taille. Lorsqu'il divisait sous le microscope des amibes qui avaient capté des infusoires, de façon que les deux moitiés du protoplasma, celle qui renfermait le noyau comme celle qui en était privée, continssent de ces infusoires ingérés, ces derniers ne subissaient qu'une faible attaque digestive dans la moitié dépourvue de noyau, puis demeuraient sans aucune modification, tandis qu'ils étaient complètement digé-

(1) VERWORN : *Biologische Protistenstudien. I.* Dans : *Zeitschr. für wissenschaftliche Zoologie*, vol. XLVI, 1888.

(2) VERWORN : *Die physiologische Bedeutung des Zellkerns.* Dans : *Pflüger's Arch.*, vol. LI, 1891.

(3) B. HOFER : *Experimentelle Untersuchungen über den Einfluss des Kerns auf das Protoplasma.* Dans : *Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaften*, vol. XVII, 1889.

rés dans la moitié nucléée, de même que dans l'amibe intacte. Il résulte donc de toutes ces expériences que l'assimilation de la nourriture ingérée cesse de se produire dans le protoplasma après l'exclusion du noyau.

De même que la consommation, la *production de certaines matières* par le protoplasma cesse aussi après la séparation du noyau. Une masse protoplasmique dépourvue de noyau de *Polystomella*, ne sécrète plus de carbonate de chaux pour compléter sa carapace, tandis que le fragment anucléé répare aussitôt sa coquille par le dépôt de nouvelles masses calcaires à l'endroit de la blessure. La sécrétion de mucus par le protoplasma nu des amibes, ne s'observe plus sur les masses dépourvues de noyau, comme l'a montré HOFER, de telle sorte que les fragments anucléés flottent librement dans l'eau sans pouvoir adhérer au fond, tandis que les masses protoplasmiques nucléées se recouvrent de nouveau, bientôt après l'opération, comme les amibes intactes, d'une fine couche de mucus qui leur permet d'adhérer à leurs supports et de continuer à y ramper. Pour les pseudopodes privés de noyau de *Diffugia*, il est vrai, il se produit encore au début une sécrétion de mucus, mais celle-ci ne tarde pas à cesser, et les masses protoplasmiques perdent pareillement, au bout de quelques heures, le pouvoir de se fixer (1). Enfin, un phénomène très caractéristique est la cessation de la production de cellulose pour la formation d'une paroi cellulaire, ainsi que KLEBS (2) l'observa sur les cellules végétales. KLEBS utilisa, pour ses expériences, le fait que des solutions non toxiques de certaines matières avides d'eau déterminent la rétraction du corps protoplasmique des cellules végétales et souvent, de cette manière, sa destruction et sa fragmentation en boules, processus qui a été désigné par les botanistes sous le nom de « plasmolyse ». En plaçant des filaments de *Zygnema* ou de *Spirogyra* dans une solution de sucre de canne à 16 p. 100, il vit, dans beaucoup de cas, le corps protoplasmique des cellules se diviser en deux ou plusieurs fragments arrondis, dont un seul contenait le noyau. Les fragments nucléés, de même que les fragments dépourvus de noyau, demeureraient en vie pendant très longtemps, et même ces derniers, dans beaucoup de cas, jusqu'à six semaines. Mais, dans cet intervalle, les deux sortes de fragments montrèrent une différence saisissante : les morceaux nucléés se revêtirent aussitôt d'une nouvelle membrane de cellulose, tandis que les autres restèrent nus. Il résulte de cette expérience que le noyau, par ses échanges, participe d'une manière essentielle à la formation de la cellulose. Mais cette expérience devient particulièrement intéressante parce que, dans ces derniers temps, elle a été complétée, d'une façon très satisfaisante, par une autre expérience, que DEMOOR (3)

(1) VERWORN : *Biologische Protistenstudien. II.* Dans : *Zeitschr. für wissenschaftliche Zoologie*, vol. L, 1894.

(2) G. KLEBS : *Ueber den Einfluss des Kerns in der Zelle.* Dans : *Biol. Centralb.*, n° 7, 1887.

(3) JEAN DEMOOR : *Contribution à l'étude de la cellule.* Dans : *Archives de Biologie*, tome XIII. Liège, 1894.

institutua sur les cellules des filaments de *Spirogyra*. Par un procédé analogue à celui qui permet de soustraire le protoplasma à l'influence du noyau, DEMOOR parvint, en faisant intervenir divers agents appropriés, tels que le chloroforme, l'hydrogène, le froid, etc., à arrêter la vie dans le protoplasma, sans atteindre l'activité du noyau, en d'autres termes, à exclure l'activité du protoplasma. Le résultat fut que le noyau demeurait en vie pendant assez longtemps sans aucun trouble, avant de mourir, de même que dans les expériences de vivisection, le protoplasma montre, pendant longtemps encore, ses phénomènes vitaux normaux après la séparation du noyau. L'activité du noyau se manifestait dans les expériences de DEMOOR de la même manière que dans la vie normale de la cellule, principalement par les phénomènes de la division nucléaire. C'est-à-dire que le noyau continuait à se diviser et à présenter les figures earyokinétiques complexes que l'on sait, et qu'il donnait bientôt naissance à deux noyaux qui se séparaient l'un de l'autre. Mais tandis que dans la vie cellulaire normale, à la suite de la séparation des deux noyaux dans le protoplasma, il se forme toujours immédiatement une nouvelle membrane de cellulose qui complète la séparation de la cellule en deux cellules filles, dans les expériences de DEMOOR cette formation d'une membrane cellulosique faisait toujours défaut, bien que le noyau continuât à montrer ses phénomènes vitaux normaux. Si donc, d'une part, les expériences de KLEBS prouvent que le noyau est nécessaire à la formation de la cellulose, les expériences de DEMOOR montrent, d'autre part, que le protoplasma intervient aussi dans cette production. En d'autres termes, la cellulose ne peut se former que par l'action conjointe du noyau et du protoplasma.

A côté de ces résultats expérimentaux, prend place toute une série d'observations morphologiques sur des cellules de la nature la plus variée, observations qui toutes tendent à prouver qu'il se fait un vif échange de matières entre le noyau et le protoplasma. Les rapports de position qu'affecte le noyau avec certaines substances engendrées et absorbées par les cellules, rapports démontrés par HABERLANDT (1) sur des cellules végétales et par KORSCHULT sur des cellules animales, présentent un haut intérêt.

Les recherches d'HABERLANDT concernent les phénomènes d'accroissement de la membrane cellulaire. A l'aide d'un riche matériel d'observations, HABERLANDT a établi que dans les cas où il s'agit d'un accroissement local de la paroi cellulaire, destiné à en parfaire la configuration, comme par exemple dans l'épaississement des cellules épidermiques sur leur face externe ou dans la formation des bourrelets des cellules limitant les stomates, ou dans la disposition des poils radicaux des jeunes racines se formant par pointes d'accroissement, et aussi

(1) HABERLANDT : *Ueber die Beziehungen zwischen Function und Lage des Zellkerns bei den Pflanzen*. léna, 1887. — Du même : *Ueber Einkapselung des Protoplasmas mit Rücksicht auf die Function des Zellkerns*. Dans : *Sitzungsber. d. K. Ak. d. Wiss. in Wien*, vol. XCVIII, 1^{re} sect., 1889.

partout où apparaissent des régénérations de la paroi cellulaire artificiellement lésée, bref que dans tous les cas où se produit un déve-

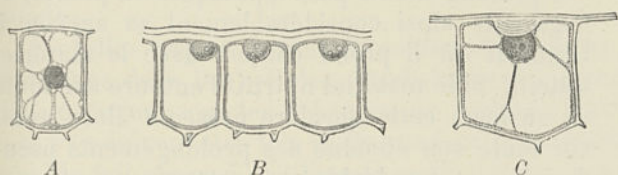


Fig. 253. — A, cellule épidermique d'une foliole de *Luzula maxima*. Le noyau se trouve au milieu de la cellule; B, cellules épidermiques d'une feuille de *Cypripedium insigne*. La paroi supérieure des cellules s'est épaissie, et contre elle se trouvent les

noyaux; C, cellule épidermique d'une feuille d'*Aloë verrucosa*. Contre la cloison supérieure de la cellule s'est formé un bourrelet, et le noyau se trouve en contiguïté avec ce bourrelet. D'après HABERLANDT.

loppement particulier des matériaux de la paroi cellulaire, le noyau se place toujours à l'endroit où sont localisés ces processus d'accroissement (fig. 253 et 254). Par contre avant l'apparition de ces divers phénomènes d'accroissement et après leur cessation, le noyau n'affecte aucune position spécialement déterminée dans la cellule (fig. 253, A).

A côté de ces nombreuses observations d'HABERLANDT, prennent place sur le terrain zoologique les remarquables recherches de KORSCHULT (1). L'étude de KORSCHULT a porté principalement sur les œufs et les cellules glandulaires des insectes. Dans les tubes ovariens du *Dytiscus marginalis*, coléoptère aquatique de grande taille, les œufs se trouvent séparés par deux les uns des autres dans une sorte de compartiment nutritif et se font suite à la manière des perles d'un collier. La case nutritive consiste en cellules qui élaborent et sécrètent les matériaux de nutrition de l'œuf. Or l'attitude et la position du noyau de l'œuf vis-à-vis de ce matériel nutritif, est très caractéristique (fig. 255). De la case nutritive, une masse granuleuse, le matériel nutritif, pénètre dans l'œuf et se dispose de telle façon qu'elle entre directement en contact étroit avec le noyau. Mais le fait le plus intéressant qui rend très frappante l'activité du noyau

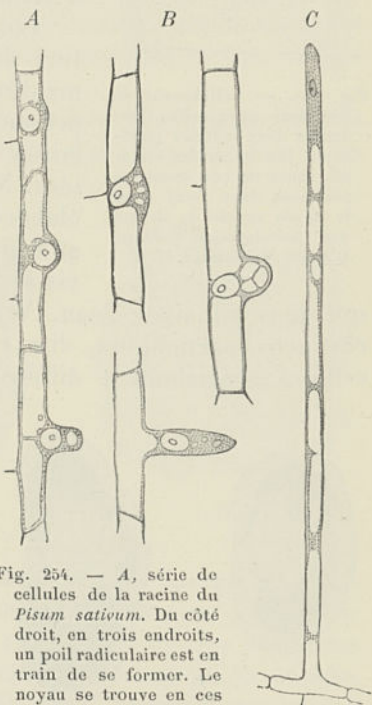


Fig. 254. — A, série de cellules de la racine du *Pisum sativum*. Du côté droit, en trois endroits, un poil radiculaire est en train de se former. Le noyau se trouve en ces endroits; B, trois cellules de la racine de *Cucurbita pepo*. Sur chaque cellule commence à se former un poil radiculaire. Le noyau se trouve à l'endroit où le poil radiculaire fait saillie; C, poil radiculaire de *Cannabis sativa*. Le noyau se trouve à la pointe de la racine où se produit l'accroissement. D'après HABERLANDT.

(1) KORSCHULT : *Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkerns*. Dans : *Zoologisches Jahrbuch von Spengel*, vol. IV, 1889.

vis-à-vis du matériel nutritif, c'est que le noyau envoie dans l'intérieur de la masse granuleuse, et cela uniquement du côté où celle-ci le touche, des prolongements pseudopodiques en pointe, et augmente ainsi considérablement sa surface à l'endroit où il prend contact avec le matériel nutritif. Si le matériel nutritif l'entoure sur toute sa surface, cette dernière présente alors sur toute son étendue des prolongements pseudopodiques. Semblable phénomène, surtout en ce qui concerne la position du noyau, a été décrit par KORSCHULT pour les œufs de toute une série d'Arthropodes et de Cœlentérés.

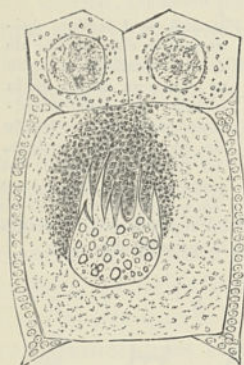


Fig. 255. — Cellule-œuf de *Dytiscus marginalis*, au-dessus deux cellules nutritives. Les matériaux nutritifs venus de ces dernières pénètrent dans l'œuf dont le noyau envoie au devant des pseudopodes pointus. D'après KORSCHULT.

Comme pendant à ces phénomènes d'absorption de matières par le noyau, nous avons à mentionner les intéressantes particularités que présentent les noyaux dans les cellules glandulaires, en ce qui concerne les substances sécrétées. Nous trouvons ici vis-à-vis des substances élaborées par la cellule des rapports tout à fait analogues à ceux qui existent dans les œufs vis-à-vis des substances absorbées. Les œufs de

quelques punaises d'eau, *Nepa* et *Ranatra*, présentent des appendices chitineux particuliers, dits « rayons de l'œuf » qui sont formés de cellules spécialement différenciées dans ce but. Ces cellules qui se

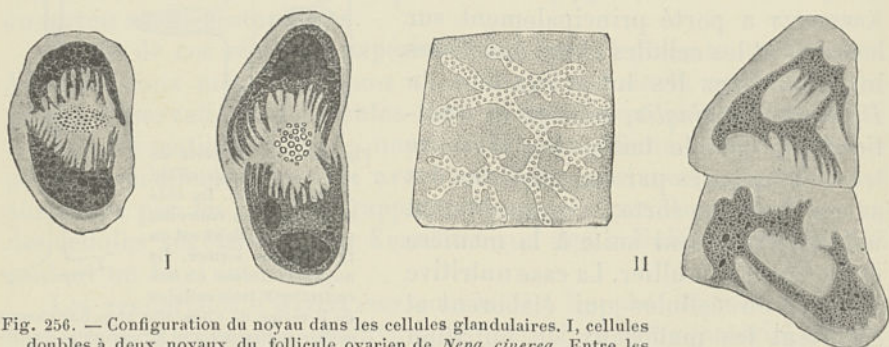


Fig. 256. — Configuration du noyau dans les cellules glandulaires. I, cellules doubles à deux noyaux du follicule ovarien de *Nepa cinerea*. Entre les deux noyaux se trouve sécrétée une masse de chitine pour la formation d'un rayon ovarien, et les deux noyaux ont envoyé de ce côté des pseudopodes, de telle sorte que la masse de chitine (granuleuse) est entourée de tous côtés par ces prolongements nucléaires; II, cellules des glandes filaires de chenilles. D'après KORSCHULT.

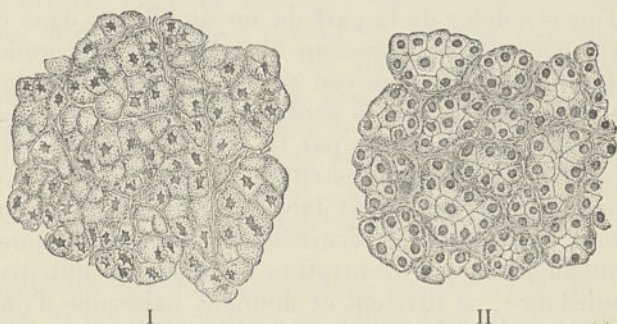
réunissent par deux en une cellule unique, désignée par KORSCHULT sous le nom de « cellule double », atteignent des dimensions considérables, et sécrètent dans l'intérieur même de leur corps la masse chitineuse. Les phénomènes présentés par les deux noyaux dans cette cellule sont très caractéristiques (fig. 256, I). Ils envoient vers le centre où se pro-

duit la sécrétion de chitine, de nombreux prolongements pseudopodiques richement ramifiés, qui augmentent considérablement la surface du noyau, tandis que celle-ci reste lisse sur tout le reste de son étendue.

De telles augmentations de surface des noyaux sont très largement répandues dans les cellules glandulaires des insectes (fig. 256, II), et elles prouvent que les échanges de matières entre le protoplasma et le noyau doivent être très actifs pendant la sécrétion. A cela correspond aussi le fait observé par HEIDENHAIN (1) que les noyaux dans les cellules des glandes salivaires se comportent d'une manière essentiellement différente à l'état de repos et à l'état de forte sécrétion, en ce que notamment, pendant le repos, le noyau envoie des prolongements hérissés de pointes dans le protoplasma environnant, tandis qu'après une excitation prolongée, il possède une forme arrondie et une surface lisse.

En outre, BAUM (2) a trouvé que les noyaux des cellules glandulaires au repos prennent bien plus intensivement les matières colorantes que

Fig. 257. — Cellules des glandes salivaires. I, à l'état de repos. Les noyaux ont une forme étoilée; II, après excitation de la glande. Les noyaux sont arrondis. D'après HEIDENHAIN.



les noyaux de ces mêmes cellules après une sécrétion énergique, signe indiquant que la substance chromatique doit se décomposer pendant la sécrétion. De même LILY HUIE (3) a observé récemment de très profondes modifications du noyau dans les états d'activité intense de la cellule, et cela dans les cellules sécrétantes du *Drosera*, lorsqu'il nourrissait cette plante carnivore avec de l'albumine d'œuf. Chez *Carchesium*, infusoire formant des colonies, GREENWOOD (4) a également vu des modifications du noyau qui se développaient parallèlement à la nutrition

(1) HEIDENHAIN : *Physiologie der Absonderungsvorgänge*. Dans : Hermann's Handbuch der Physiologie, vol. V, 1883.

(2) H. BAUM : *Die morphologisch-histologischen Veränderungen in den ruhenden und thätigen Leberzellen*. Dans : Deutsche Zeitschr. für Thiermedizin und vergleichende Pathologie, vol. XII, 1886.

(3) LILY HUIE : *Changes in the Cell-organs of Drosera rotundifolia, produced by Feeding with Egg-albumen*. Dans : Quarterly Journal of microscopical science, vol. IXL, nouvelle série.

(4) GREENWOOD : *On structural change in the resting nuclei of Protozoa. Part I. The macronucleus of Carchesium polypinum*. Dans : Journal of Physiology, vol. XX, 1896.

de la cellule. Les phénomènes de fatigue que HODGE, LUGARO, MANN, etc. ont décrits dans les cellules nerveuses après un travail forcé et que nous avons déjà signalés antérieurement (voir p. 513), appartiennent à ce groupe de phénomènes, et il en est de même de cette observation de O. HERTWIG (1) que dans les œufs pourvus d'un vitellus abondant, le noyau se porte toujours à l'endroit de la plus grande accumulation du protoplasma. Enfin, dans les cellules d'espèces les plus variées, on peut fréquemment observer pendant la vie une variation remarquable dans la grandeur du noyau (2) qui ne saurait se produire que par cette circonstance, que le noyau tire certaines substances du protoplasma et lui en livre d'autres.

Dans le plus grand nombre des cas, en raison de l'existence d'une membrane nucléaire, les échanges entre le noyau et le protoplasma ne sont possibles que pour les substances fluides. Mais dans beaucoup de cas où, par suite de l'absence ou de la disparition de la membrane nucléaire, un échange de produits figurés devient possible, toute une série d'observateurs, comme FROMMANN, AUERBACH, LEYDIG, BRASS, STUHMANN, etc., ont observé une absorption ou une excrétion de granules et d'amas solides de la part du noyau. Même dans certains stades du développement de beaucoup de cellules, il se produit régulièrement une décomposition du noyau en un grand nombre de petites particules qui sont résorbées par le protoplasma. Qu'on se rappelle par exemple les phénomènes observés par R. HERTWIG (3) sur les noyaux dans la conjugaison des infusoires ciliés, où les masses considérables des macronuclei se décomposent dans le protoplasma en particules distinctes, et sont complètement résorbées, tandis que les micronuclei s'accroissent notablement par absorption de matières nutritives, différencient leur substance, se divisent et donnent naissance d'une part à de nouveaux micronuclei, d'autre part à de nouveaux macronuclei qui subissent dans le protoplasma une augmentation de taille tout à fait remarquable. (Voir p. 227.)

Il est inutile d'allonger encore l'énumération de ces faits. *Les expériences et les observations que nous venons de citer suffisent pour prouver qu'entre le protoplasma et le noyau, il existe un échange réciproque de matières, sans lequel aucun de ces deux éléments cellulaires ne saurait subsister d'une manière durable. En d'autres termes : le noyau et le protoplasma participent tous deux aux échanges de matières de la cellule et sont indispensables à son existence.*

(1) O. HERTWIG : *Welchen Einfluss übt die Schwerkraft auf die Theilung der Zelle?* Iéna, 1884.

(2) E. SCHWARZ : *Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des pflanzlichen Zellkerns nach der Theilung.* Dans : *Beiträge zur Biologie der Pflanzen*, de Ferd. Cohn. Breslau, 1884.

(3) R. HERTWIG : *Ueber die Conjugation der Infusorien.* Dans : *Abhandl. der kön. bayrischen Akademie.* Munich, 1888.

B. — Dérivation des phénomènes vitaux élémentaires des échanges de la cellule.

1. — Mécanique des échanges de matières de la cellule.

a. — Schéma des échanges de la cellule.

Par suite de l'intercalation du noyau et du protoplasma dans le cycle des échanges, le mécanisme de ces échanges dans la cellule atteint une complication extraordinaire. Quoique, en raison de l'insuffisance de nos connaissances des processus chimiques spéciaux dont la substance vivante est le siège, nous ne sachions pas encore pour le moment comment se façonnent les échanges des biogènes dans le schéma de la cellule à noyau et protoplasma différenciés, ni comment les différents termes de ces échanges se partagent entre les deux parties de la cellule, et que nous ignorions même s'il ne faudrait pas admettre dans le noyau et dans le protoplasma, un plus grand nombre de biogènes de nature diverse dont les échanges seraient étroitement intriqués; quoique nous devons laisser à l'avenir la solution de toutes ces questions, nous pouvons, du moins, en nous basant sur les données actuelles, nous faire une idée de la grande complication du mécanisme des échanges, en nous représentant dans un schéma les relations entre le milieu ambiant et la cellule avec son noyau et son protoplasma. Dans ce schéma devront être indiqués les rapports réciproques entre les trois facteurs, le milieu extérieur, le protoplasma et le noyau.

Pour cela il est nécessaire que nous apprenions encore à connaître quelques nouveaux faits. Si les phénomènes de déficit que nous avons pu établir d'une part sur les masses protoplasmiques privées de noyau et d'autre part sur les cellules nucléées dépouillées de leur protoplasma, indiquent une grande dépendance entre le noyau et le protoplasma relativement à beaucoup de processus d'échanges, quelques expériences montrent aussi que, pour beaucoup d'autres phénomènes, il existe une certaine indépendance entre ces deux parties constituantes de la cellule.

Il y a notamment certains processus qui persistent encore longtemps dans le protoplasma après la séparation du noyau. Mais parmi ces processus nous avons à distinguer deux groupes. Les uns, par exemple, ne persistent pendant quelque temps que parce qu'il existe encore dans le protoplasma, après l'exclusion du noyau, une certaine quantité des substances livrées par le noyau, que nous désignons brièvement sous le nom de *substances nucléaires*; car, puisque le noyau fournit continuellement de ces substances au protoplasma, ce dernier doit toujours en contenir une certaine quantité qui ne saurait être

enlevée par l'ablation du noyau. Certains processus pour l'accomplissement desquels les substances nucléaires sont absolument nécessaires, peuvent donc persister encore un certain temps, grâce à ces substances existant déjà dans le protoplasma avant l'énucléation; et ce n'est que la consommation de ces substances qui entraîne la cessation de ces processus. Mais il en est un peu autrement de l'autre groupe des processus d'échanges qui persistent également dans le protoplasma après l'ablation du noyau. Ils ne dépendent pas d'une manière immédiate de la présence des substances nucléaires, c'est-à-dire que les substances fournies au protoplasma par le noyau ne sont pas immédiatement nécessaires à leur réalisation. Que de tels processus existent, c'est ce que nous montrent les observations de KLEBS (1) sur les cellules plasmolysées de *Spirogyra*, observations qui, récemment, ont été pleinement vérifiées par GERASSIMOFF (2).

En déterminant la plasmolyse d'un filament de *Spirogyra* dans une solution de sucre de canne à 16 0/0, KLEBS obtint fréquemment des fragments de protoplasma qui ne possédaient point de noyau, mais bien encore des lambeaux du ruban chlorophyllien de la cellule. De même GERASSIMOFF (3) tout dernièrement, en faisant agir des narcotiques sur des cellules de *Spirogyra* en voie de division, obtint des cellules complètement dépourvues de noyau. Dans les expériences de KLEBS, ces masses protoplasmiques privées de noyau continuaient encore à vivre pendant des semaines, dans des conditions favorables. Comme nous l'avons déjà vu antérieurement, elles avaient perdu, à l'opposé des masses protoplasmiques nucléées, la faculté de former une nouvelle membrane de cellulose. Par contre, ainsi que l'observa KLEBS, certains phénomènes vitaux persistaient encore chez elles sans altération. Par exemple, lorsque ces masses protoplasmiques sans noyau étaient tenues à l'obscurité, elles consommaient entièrement l'amidon qui y était inclus, et dans le cas où elles possédaient encore un fragment de chlorophylle, elles régénéraient encore de l'amidon à la lumière. Cela signifie, en d'autres termes, que la synthèse de l'amidon aux dépens de l'acide carbonique et de l'eau, de même que la consommation ultérieure de cette substance, est, jusqu'à un certain point, indépendante de l'influence du noyau. « Jusqu'à un certain point », car si les autres phénomènes de déficit, causés par la séparation du noyau, atteignent un certain degré, les corps chlorophylliens formateurs d'amidon participent aussi, cela se conçoit, à la souffrance générale; ils subissent eux-mêmes des altérations, ne forment plus d'amidon, et finissent par périr. Mais dans le cas présent, cela n'arrive que rela-

(1) G. KLEBS : *Ueber den Einfluss des Kerns in der Zelle*. Dans : *Biolog. Centralbl.*, n° 7, 1887.

(2) GERASSIMOFF : *Ueber die kernlosen Zellen bei einigen Conjugaten*. Dans : *Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou*, 1892.

(3) GERASSIMOFF : *Ueber ein Verfahren, kernlose Zellen zu erhalten*. Dans : *Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou*, 1897.

tivement tard, et souvent seulement après plusieurs semaines. En tant donc que les troubles des échanges des corps chlorophylliens sont liés aux troubles généraux des échanges causés par l'énucléation, la formation de l'amidon est aussi dans une certaine mesure, mais seulement d'une manière indirecte, dépendante du noyau.

De même que les masses protoplasmiques des cellules végétales dépourvues de noyau dédoublent l'acide carbonique et forment synthé-

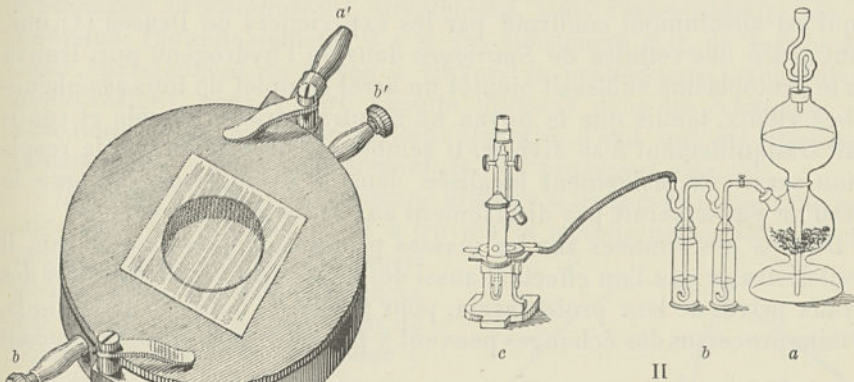


Fig. 258. — I. Chambre à gaz d'ENGELMANN. Une cavité annulaire est fermée en dessous par une plaque de verre et en dessus par un couvercle métallique qui, en son milieu, est muni d'une lamelle de verre pour les recherches en goutte pendante; *a a'* sont des tubes s'ouvrant dans l'espace annulaire lui-même et qui permettent d'y faire circuler un courant d'eau chaude; *b b'* sont des tubes qui s'abouchent dans la

chambre recouverte de la lamelle de verre et qui servent à l'introduction du gaz, de sorte que la goutte pendante à la face inférieure de la lamelle est, avec son contenu vivant, baignée par le gaz qui remplit la chambre; II, disposition expérimentale pour les recherches dans l'hydrogène pur; *a*, appareil de KIPP pour la production de l'hydrogène; *b*, deux flacons laveurs pour la purification du gaz; *c*, microscope sous lequel se trouve la chambre à gaz avec la goutte pendante.

tiquement de l'amidon, dans le cas où elles contiennent encore un fragment de chlorophylle, de même aussi le protoplasma anucléé peut continuer à respirer pendant longtemps encore. L'expérience suivante (1) nous fournit la preuve que, pour les fragments protoplasmiques sans noyau, la respiration persiste encore dans la même mesure que pour les fragments nucléés ou pour la cellule entière. Nous disposons en goutte pendante, dans la chambre à gaz d'ENGELMANN (voir p. 316), un certain nombre de fragments d'infusoires nucléés et sans noyau, en même temps que des individus intacts, et à l'aide d'un appareil de KIPP (fig. 258), nous faisons passer à travers la chambre un courant d'hydrogène qui, en quelques instants, chasse tout l'air qui s'y trouve. Nous voyons alors, ordinairement déjà au bout de 5 à 10 minutes, que les fragments dépourvus de noyau, de même que les

(1) VERWORN : *Die physiologische Bedeutung des Zellkerns*. Dans : Pflüger's Arch., vol. LI, 1891.

nucléés, comme aussi les infusoires intacts, commencent à présenter la décomposition granuleuse. Si alors on chasse rapidement l'hydrogène pour le remplacer par de l'air pur, on réussit souvent à empêcher la destruction complète qui, sans cela, survient infailliblement au bout de peu de temps. Il résulte de là que les masses protoplasmiques sans noyau sont encore le siège de processus d'oxydation, tout aussi bien que les masses nucléées et les cellules intactes. La respiration est donc aussi, dans une certaine mesure, indépendante de l'influence du noyau. C'est ce qui est absolument confirmé par les expériences de DEMOOR (1) qui, ayant placé des cellules de *Spirogyra* dans de l'hydrogène pur, trouva que le protoplasma subissait bientôt un arrêt complet de tous ses phénomènes vitaux, tandis que le noyau ne montrait aucun trouble et continuait tranquillement à se diviser. Il semble résulter de là que la respiration serait exclusivement localisée dans le protoplasma, et que le noyau ne participerait pas directement aux processus d'oxydation.

D'après ces données sur les masses protoplasmiques sans noyau, il serait désirable que l'on effectuât aussi des expériences analogues sur des noyaux privés de leur protoplasma, pour savoir si, dans ces conditions, certains processus des échanges peuvent y persister sans trouble pendant

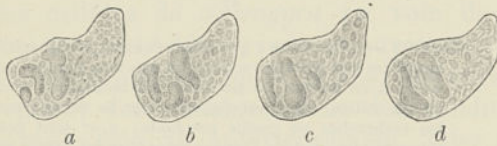


Fig. 259. — Leucocyte de grenouille à un degré de narcose chloroformique où le protoplasma est complètement paralysé, tandis que le noyau présente encore des mouvements amiboïdes. Comparez *a*, *b*, *c* et *d*. D'après DEMOOR.

quelque temps. Mais la solution de cette question se heurte à de grandes difficultés, pour le simple motif qu'il est très malaisé de découvrir sur le noyau un critérium extérieurement appréciable de ses échanges. Cependant, il résulte nettement des expériences de DEMOOR, que le noyau montre, pendant longtemps encore, des phénomènes vitaux, après qu'il a été dépouillé du protoplasma. DEMOOR soumit des cellules de *Spirogyra* à la narcose chloroformique, de manière à paralyser complètement le protoplasma, et il constata que, malgré cela, le noyau parcourait sans trouble ses stades compliqués de division, et montrait les modifications caractéristiques qu'on peut y remarquer dans les cellules intactes lors de leur segmentation. Dans les leucocytes de la grenouille, dont le noyau présente des mouvements amiboïdes, DEMOOR put paralyser le protoplasma par la narcose chloroformique, sans que le noyau suspendit ses mouvements (fig. 259). Ces données permettent de reconnaître que, dans le noyau aussi, quelques processus s'accomplissent dans une certaine mesure indépendamment de l'influence du protoplasma. Toutefois il est impossible, pour le moment, de décider si ces processus ne persistent que parce que le noyau contient encore des substances protoplasmiques

(1) JEAN DEMOOR : *Contribution à l'étude de la cellule*. Dans : *Archives de Biologie*, tome XIII Liège, 1894.

dans son intérieur, après avoir été séparé du protoplasma, substances qui devraient être consommées avant que les processus en question s'arrêtent, ou bien si, en réalité, ces processus ne sont aucunement sous la dépendance immédiate des substances du protoplasma. Il est à présumer qu'ici les deux cas se réalisent, car la dernière possibilité a aussi pour elle beaucoup de vraisemblance, si nous réfléchissons que le noyau présente également avec le milieu extérieur des relations d'échanges s'accomplissant directement, sans l'intermédiaire du protoplasma. Indubitablement, il y a des substances qui, du milieu extérieur, parviennent au noyau à travers le protoplasma sans subir de modifications, pour y être ensuite utilisées dans les échanges. C'est sûrement le cas pour une certaine quantité d'eau qui est absolument indispensable à l'accomplissement de tout processus vital.

L'eau peut même constamment diffuser à travers la membrane cellulaire dans le protoplasma, et à travers la membrane nucléaire dans le noyau. Mais il est possible aussi qu'avec l'eau, maintes substances qui y sont dissoutes pénètrent de l'extérieur dans le noyau, pour y être employées à des transformations chimiques.

Enfin, on peut admettre que le protoplasma ne fait pas subir de transformations à toutes les substances que le noyau rejette au dehors, mais que quelques-unes de ces substances passent à travers le protoplasma sans modifications et sont exécutées comme inutilisables.

Pour arriver à se représenter clairement combien les fonctions du noyau sont étroitement et solidement impliquées dans les échanges de la cellule, et quelles complications résultent de l'intercalation du noyau dans le cycle des échanges, il ne sera pas inutile de réunir les faits acquis par l'expérience en un schéma tel que celui qui est dessiné figure 260 (1). Ce schéma représente une cellule avec noyau, dans laquelle chaque flèche indique la voie suivie par une somme de substances dans le cycle des échanges.

La cellule reçoit du dehors certaines substances dont une partie (a) subit des dédoublements et des synthèses dans le protoplasma par sa rencontre avec les substances qui y existent déjà. Des substances résultant de ces transformations, une partie (b) est aussitôt éliminée

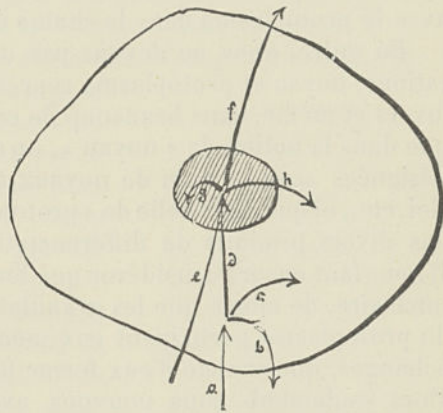


Fig. 260. — Schéma des échanges de la cellule. Les flèches indiquent la direction du cours des matières.

(1) VERWORN : *Psycho-physiologische Protistenstudien*, Iéna, 1889.

comme inutilisable; une autre partie (*c*) reste dans le protoplasma pour y être employée ultérieurement; une troisième partie (*d*) est, par contre, amenée au noyau. En outre, le noyau reçoit encore une partie des substances venues du dehors et qui ont traversé le protoplasma (*e*), sans éprouver de modification. Les matières entrant dans le noyau (*d + e*) subissent de leur côté, à l'intérieur de ce dernier, certaines modifications d'où résultent d'autres substances qui, en partie, sont rejetées au dehors sans avoir été modifiées par le protoplasma (*f*), en partie parviennent dans le protoplasma pour y trouver un emploi ultérieur (*h*), et en partie demeurent dans le noyau lui-même (*g*).

Réfléchissons maintenant que chaque flèche représente toute une somme de substances, que les matières passant du noyau dans le protoplasma entrent dans de nouvelles combinaisons avec celles venues du dehors, et qu'enfin les substances résultant de ces transformations sont, pour une part, de nouveau ramenées au noyau, et nous aurons ainsi une idée approximative de la relation étroite que le noyau présente avec le protoplasma dans la chaîne des échanges.

En outre, nous ne devons pas oublier que dans toutes nos considérations, noyau et protoplasma représentent une grande somme de corps divers et même, dans beaucoup de cas, morphologiquement différenciés; que dans la notion de « noyau », on embrasse aussi toutes les formations désignées sous le nom de noyaux accessoires (*nebenkerne*), micronuclei, etc., et que dans celle de « protoplasma » on comprend toute la somme des divers produits de différenciation, les corps chlorophylliens, etc. Il nous faut encore considérer que tous les différents corps de la substance nucléaire, de même que les granulations, les corps chlorophylliens, etc., du protoplasma participent eux-mêmes, du moins temporairement, aux échanges, que chacun d'eux forme un anneau de la chaîne des échanges; alors seulement nous pouvons avoir une idée approximative de la complication de ce mouvement des matières dans la cellule et des rapports infiniment variés par lesquels le noyau et le protoplasma sont liés l'un à l'autre.

De cet étroit enchaînement des échanges résulte une *corrélation* de grande portée entre les divers éléments de la cellule, spécialement entre le noyau et le protoplasma. L'un est conditionné par l'autre. L'un compte sur les matières que l'autre produit. Ainsi s'expliquent les profondes modifications que subit la vie de la cellule, lorsque quelques anneaux de la grande chaîne des échanges se modifient, que ce soit spontanément dans le cours du développement, que ce soit sous l'influence des excitants extérieurs. Toute modification d'un des termes du biotonus a pour conséquence une modification d'un grand nombre d'autres termes, et si un terme manque complètement pour un motif quelconque, la chaîne des échanges est rompue, et alors commence la nécrobiose, qui finalement aboutit à la mort.

* * *

b. — Mécanisme de l'absorption et de l'excrétion des matières.

Maintenant que nous nous sommes tracé un tableau d'ensemble des voies compliquées des échanges dans la cellule, il nous reste encore à nous demander comment le jeu en est entretenu mécaniquement. Puisque dans les relations d'échanges entre le noyau et le protoplasma, de même qu'entre la cellule entière et le milieu, il s'agit d'une absorption et d'une élimination de matières, la question se résume simplement dans ce problème : *par quel mécanisme s'opèrent l'entrée et la sortie des matières, en ce qui concerne la cellule?*

Il convient pour cela de considérer séparément les cellules qui n'absorbent et ne rejettent que des substances dissoutes, et les cellules qui absorbent et éliminent aussi des matériaux figurés.

Les échanges des substances dissoutes entre la cellule et le milieu ambiant, c'est-à-dire la résorption de même que la sécrétion, ont été considérés pendant longtemps comme des phénomènes résultant simplement des lois de la filtration et de la diffusion. Mais, dans ces derniers temps, l'attention a été attirée sur différents faits qui prouvent que la filtration dans la plupart des cas ne joue absolument aucun rôle dans les processus de la résorption et de la sécrétion, et que la diffusion ou l'osmose ne suffit pas non plus pour expliquer ces phénomènes. Nous savons maintenant, en particulier par les récentes recherches de HEIDENHAIN (1), que le rôle le plus important dans les échanges des substances dissoutes entre la cellule et le milieu, revient au processus vital de la cellule même, car la diffusion à elle seule n'est pas en état d'expliquer la force avec laquelle par exemple les produits de sécrétion sont expulsés de certaines cellules glandulaires, ou l'énergie considérable avec laquelle certaines substances nutritives sont attirées par les cellules épithéliales de l'intestin. *Nous devons donc, pour l'explication du mécanisme de la résorption et de la sécrétion, ne pas perdre de vue ces deux circonstances : la diffusion et le chimisme de la cellule.*

Par *diffusion* ou *osmose* on entend, comme on sait, le fait que deux gaz, ou liquides, de différente nature et miscibles, forment d'eux-mêmes un mélange homogène, lorsqu'ils sont mis en contact l'un avec l'autre. On parle ordinairement de diffusion, lorsque les gaz ou les liquides sont en contact immédiat, d'osmose lorsqu'ils sont séparés l'un de l'autre par une membrane organique. Nous avons déjà décrit antérieurement

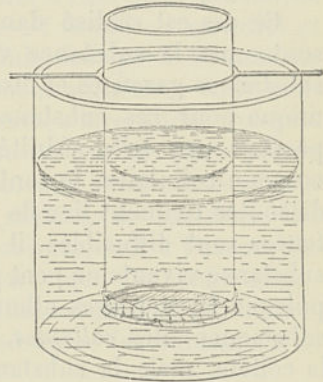


Fig. 261. — Dialyseur.

(1) HEIDENHAIN : *Neue Versuche über die Aufsaugung im Dünndarm*. Dans : Bflüger's Archiv, vol. LVI, 1894.

ce processus. Rappelons-nous l'expérience qui nous a fait comprendre l'osmose (voir page 118) et apportons-y une légère variante; nous pourrons alors en même temps rendre évidente la grande importance que possède la deuxième condition, le chimisme de la cellule, dans la production de la diffusion ou de l'osmose. Si nous avons dans le plus grand vase une solution saline diffusible, dans le cylindre par contre une solution d'une substance qui ne diffuse pas à travers la membrane, une certaine quantité de sel passera de la solution du grand vase dans le liquide du cylindre, tandis que du cylindre aucune substance ne pourra passer dans le grand vase. Mais supposons que la substance contenue dans le cylindre ait de l'affinité pour le sel, ce dernier passant dans le cylindre entrera aussitôt en combinaison chimique. Imaginons maintenant que la combinaison chimique ainsi formée soit continuellement enlevée et remplacée par une nouvelle solution de la nature de celle qui était contenue dans le cylindre, la solution saline dans le grand vase deviendra de plus en plus faible, jusqu'à ce que tout le sel soit passé par diffusion dans le cylindre, et qu'il était été combiné et enlevé, de telle sorte que finalement il ne restera plus dans le grand vase que de l'eau pure.

Ce cas est réalisé dans l'absorption des substances gazeuses et dissoutes par la substance vivante. Celle-ci est en effet miscible avec les substances gazeuses et dissoutes des aliments, car elle a de l'affinité chimique pour ces substances. La membrane cellulaire qui, en général, possède une telle affinité, représente la membrane du cylindre, le contenu cellulaire, le contenu du cylindre, et les matières gazeuses ou dissoutes tiennent lieu de la solution saline du grand vase. Si ces substances sont diffusibles, il doit y avoir alors absorption; par contre, la substance vivante ne peut pas diffuser à travers la membrane cellulaire, puisque les matières albuminoïdes, etc., appartiennent à la classe des substances dites *colloïdes*. Les matières nutritives entreront donc dans la cellule, mais la substance vivante par contre ne pourra sortir. En outre, comme la substance vivante a de l'affinité chimique pour les matières nutritives, celles-ci devront entrer en combinaison avec elle immédiatement après leur entrée dans la cellule. Mais en même temps, la substance vivante se décompose continuellement, rejette des substances au dehors et se reforme de nouveau; par conséquent, les substances nutritives absorbées sont continuellement consommées, de telle sorte qu'il ne peut jamais se produire un équilibre durable entre l'intérieur et l'extérieur, et qu'il doit toujours passer de nouvelles quantités de substances à l'intérieur de la cellule. L'élimination des matières doit se produire d'une façon analogue. Représentons-nous par exemple une cellule entourée d'une membrane et placée dans un milieu contenant des substances nutritives, soit une bactérie dans un milieu de culture; en raison de l'osmose et du chimisme de la cellule, les substances du liquide nutritif qui sont généralement miscibles avec le contenu cellu-

laire et ne possèdent pas de trop grosses molécules, doivent passer à travers la paroi cellulaire dans la substance de la cellule, et inversement les substances cellulaires qui peuvent se mélanger avec le liquide nutritif et traverser la paroi, doivent passer de la cellule dans le liquide, autant du moins qu'elles ne sont pas retenues par d'autres forces de l'un ou de l'autre côté. Ce passage devrait durer jusqu'à ce qu'un équilibre des matières dialysables fût survenu entre le contenu cellulaire et le milieu.

Les échanges de matières devraient alors s'arrêter. Mais cette circonstance ne se présente jamais dans la substance vivante, parce que les composés qui s'y trouvent sont dans un état continuel de décomposition et de reconstitution. Un tel équilibre des matières dialysables entre la cellule vivante et le milieu ne peut jamais se réaliser, parce que d'une part les substances que la cellule a prises au milieu sont toujours immédiatement consommées et transformées en d'autres combinaisons, et que d'autre part les substances que la cellule a livrées au milieu se reforment toujours en nouvelle quantité. Les échanges entre la cellule et le milieu doivent donc persister aussi longtemps que la cellule trouve encore dans le milieu une quantité suffisante de substances nutritives, et que d'autre part elle peut livrer ses produits d'excrétion au milieu dans une mesure suffisante. Si donc le milieu est limité en quantité et en qualité et ne reçoit rien du dehors, la cellule doit périr au bout de quelque temps, soit au moment où les substances nutritives sont totalement consommées, soit lorsque le milieu arrive à être saturé des produits d'excrétion, de sorte que l'élimination de ces derniers par la cellule est diminuée ou complètement arrêtée. Ces deux cas sont très faciles à réaliser expérimentalement dans les cultures de bactéries. Les bactéries succombent soit au manque de nourriture, soit à l'accumulation de leurs propres produits de nutrition, parce que l'échange osmotique entre leurs corps cellulaires et le liquide nourricier finit par cesser, en raison de l'équilibre qui s'établit peu à peu entre les substances de la cellule et celles du milieu.

Mais dans beaucoup de cas, le mécanisme de l'échange des matières entre la cellule et le milieu est encore un peu plus compliqué. Si par exemple les substances nutritives ne se trouvent pas dans le milieu ambiant sous une forme diffusible, c'est-à-dire si elles sont solides ou si elles ont des molécules trop grosses pour pouvoir passer à travers les pores de la paroi cellulaire, elles doivent alors être d'abord dissoutes et rendues diffusibles, avant de pouvoir traverser la couche superficielle de la cellule. C'est ce qui se produit par l'action des ferments que la cellule produit et dans beaucoup de cas excrète au dehors. Au contact de ces ferments, les molécules polymères d'albumine, de gélatine, d'amidon, etc., de même que les masses figurées de ces substances, sont dédoublées et solubilisées, et peuvent alors passer par diffusion dans l'intérieur de la cellule à travers la paroi. Il est facile d'observer directement ce processus chez les bactéries. Si nous portons par exemple des

bactéries sur une lamelle de verre recouverte d'une couche de gélatine nutritive, les cellules commencent à fluidifier peu à peu la gélatine dans leur entourage, c'est-à-dire à dissoudre les substances solides, et de la zone liquide, ainsi formée, les substances nutritives dissoutes peuvent diffuser dans l'intérieur de la cellule. Pour les cellules dépourvues de membrane, dont la surface protoplasmique est nue, une digestion extracellulaire n'est naturellement pas nécessaire, parce qu'ici les substances alimentaires, même lorsqu'elles ne sont pas diffusibles, peuvent entrer immédiatement en relation chimique avec la surface du protoplasma.

Ces considérations nous permettent de comprendre d'une manière générale comment la résorption et la sécrétion peuvent s'effectuer mécaniquement et d'une façon continue dans la cellule vivante. Le haut degré d'énergie que peut atteindre la résorption comme la sécrétion, devient aussi intelligible, si nous avons suffisamment égard au chimisme de la cellule vivante; comme il existe dans une cellule de très fortes affinités chimiques pour les substances alimentaires, et qu'il s'y fait une très active transformation de matières, on conçoit très bien que ce haut degré d'énergie chimique puisse produire dans la résorption aussi bien que dans la sécrétion un travail extrêmement considérable. Toutefois il reste encore un certain nombre de problèmes concernant les cas spéciaux, mais leur solution trouvera sa place à un autre endroit.

Si, selon toute vraisemblance, l'échange des substances *dissoutes* entre la cellule et le milieu s'appuie sur le même principe dans tous les cas, par contre la *mécanique des échanges des substances figurées* repose dans les divers cas sur des bases très différentes. Le seul caractère commun à tous les cas pour ces échanges de substances figurées, c'est qu'ils s'opèrent uniquement par des *mouvements* actifs de la cellule, mais dans les divers cas ces mouvements peuvent être causés d'une manière très différente par l'action des aliments. L'absorption et l'élimination des substances figurées ne sont que peu répandues et se rencontrent seulement d'une part chez les masses protoplasmiques nues, comme rhizopodes, leucocytes, etc., et d'autre part, chez les infusoires, en tant qu'ils possèdent un orifice buccal particulier. Chez beaucoup d'infusoires qui, comme *Stentor*, *Vorticella*, restent fixés à leur support, l'ingestion de la nourriture paraît être exclusivement laissée au hasard, qui éventuellement amène de petites particules nutritives nageant en liberté, telles qu'algues microscopiques, zoospores, bactéries, etc., dans la sphère du tourbillon produit par les battements des cils du péristome. Ce tourbillon est influencé, dans sa direction, d'une manière absolument déterminée par les modifications du battement des cils, et momentanément réglé de façon qu'il conduise directement dans l'orifice buccal du corps cellulaire. Par contre, les infusoires nageant en liberté et la plupart des masses protoplasmiques nues vont spontanément à la recherche des parcelles alimentaires. Dans ce cas ils sont attirés de loin par certaines substances émanant, par diffusion, des masses alimen-

taires et agissant comme excitants chimiques, ou bien l'ingestion est provoquée chez eux par le contact direct avec les parcelles nutritives, c'est-à-dire par excitation mécanique. Dans le premier cas, l'ingestion de la nourriture représente une forme de chimiotaxie positive : la cellule se porte vers la source de l'excitant et son protoplasma entre en relation étroite avec les substances correspondantes. Dans le dernier cas, il s'agit d'une forme de thigmotaxie positive : la cellule cherche à étendre le plus possible son contact avec le corps nutritif et l'entoure de son protoplasma. Il arrive très souvent que ces deux circonstances soient réunies. Mais toujours le bol alimentaire est entouré de tous côtés par le protoplasma, une fois qu'il est entré en contact avec lui, que ce soit à la surface d'un corps protoplasmique nu, que ce soit au fond de l'entonnoir buccal d'un infusoire. Cette ingestion s'explique simplement par l'effet d'expansion que détermine sur le protoplasma l'excitation causée par le bol alimentaire : car la surface du protoplasma se déprimant en capsule tout autour du bol, celui-ci doit finalement être englobé complètement. L'ingestion de parcelles alimentaires figurées trouve donc son explication dans le mécanisme des actions chimiotactiques et thigmotactiques, que nous avons déjà exposées en détail à un autre endroit (voir p. 474).

Pour ce qui est de l'élimination des matériaux figurés, son mécanisme n'a encore été que peu étudié. Elle paraît plus ou moins livrée au hasard. Du moins elle donne cette impression chez les amibes. Les substances figurées se trouvent ordinairement dans des vacuoles, et lorsque la vacuole, déplacée par les mouvements incessants du protoplasma, vient affleurer à la surface du corps, elle crève par rupture de la mince paroi qui la sépare du milieu ambiant, et son contenu devient libre. Mais peut-être aussi certaines excitations venant des produits d'excrétion sont-elles nécessaires pour cet éclatement de la vacuole.

Quant à savoir si l'élimination des excréta par l'orifice anal, telle qu'elle a lieu chez les infusoires, repose également sur une action d'excitation, c'est ce qui doit rester indécié jusqu'à ce que ce processus ait été mieux étudié.

On a souvent considéré comme un phénomène absolument merveilleux et suscitant des difficultés particulières à l'explication mécanique, le fait que certaines cellules ne prennent que des substances de nature parfaitement déterminée parmi toutes celles qui se trouvent à leur disposition, c'est-à-dire opèrent, pour ainsi dire, une *choix* parmi les aliments (voir p. 168). Ainsi BUNGE rappelant que la *Vampyrella Spirogyra* va à la recherche des filaments de *Spirogyra* et que les cellules épithéliales de l'intestin choisissent les gouttelettes de graisse dans le contenu intestinal, dit : « On ne saurait songer à donner une explication chimique de ces phénomènes (1). » Mais pourquoi doit-il en

(1) BUNGE : *Lehrbuch der physiologischen und pathologischen Chemie*. 2^e éd. Leipzig, 1889.

être ainsi, c'est ce qu'on ne voit pas bien clairement. Lorsque de ces phénomènes, isolés en apparence, on extrait le principe sur lequel ils reposent, c'est-à-dire le fait que chaque cellule absorbe certaines substances parfaitement déterminées et non d'autres, on reconnaît, au contraire, qu'il n'y a rien de plus compréhensible. Chaque cellule a une composition caractéristique et des échanges nutritifs qui lui sont absolument spéciaux. Est-il alors incompréhensible qu'elle prenne au milieu et attire dans le cercle de ses échanges uniquement les substances qui ont des relations chimiques avec celles du corps cellulaire, et qui sont nécessaires à la conservation des échanges, et que, par contre, elle n'absorbe ni ne recherche les autres matières qui lui sont indifférentes, qui ne possèdent aucune affinité avec sa propre substance? Évidemment le principe qui est à la base de ce phénomène, n'est autre que celui qui régit, en général, tout le monde des atomes et des molécules, le principe de l'affinité. Qu'un atome de phosphore se combine très facilement avec un atome d'oxygène et nullement, par contre, avec un atome de platine, voilà un fait qui, certes, est aussi étonnant que celui d'une cellule épithéliale de l'intestin absorbant des gouttelettes de graisse, mais jamais des grains de pigment. Et qu'une vampyrelle s'attaque précisément à des filaments de spirogyra et les digère, à l'exclusion d'autres corps, il n'y a là assurément rien de moins compréhensible que lorsqu'une goutte d'huile rance, ainsi que GAD (1) l'a montré, envoie des prolongements amiboïdes dans une solution alcaline et utilise l'alcali pour une formation de savons, tandis qu'elle reste en repos dans une solution acide. Mais la façon dont se comportent la Vampyrelle et la cellule épithéliale de l'intestin n'est point, en réalité, un cas isolé; *toute cellule vivante* présente les mêmes phénomènes. Dans le corps humain, par exemple, chaque cellule de ses tissus ne prend, dans le milieu nutritif commun, le sang, qu'une certaine catégorie de substances et non les autres, ainsi qu'il résulte du fait que les cellules glandulaires, musculaires, cartilagineuses, etc., produisent aussi des substances entièrement différentes et caractéristiques pour chacune d'elles. A ce point de vue, ainsi que l'a déjà avancé HAECKEL (2), la cellule se comporte exactement comme un cristal, par exemple un cristal d'alun, qui, placé dans une solution mère contenant un grand nombre de sels, choisit toujours exclusivement des molécules d'alun pour effectuer sa croissance, ou sa régénération, lorsqu'il a été blessé. Ainsi l'obscurité mystique dont on a cherché à envelopper ce soi-disant choix des aliments, de la part de certaines cellules, n'existe point en réalité. Ce que, par une conception anthropomorphique, on a désigné sous le nom de « choix de la nourriture », de la part de la cellule, n'est pas autre chose qu'une conséquence néces-

(1) J. GAD : *Zur Lehre von der Fettresorption*. Dans : Du Bois-Reymond's Archiv für Physiologie, année 1878.

(2) HAECKEL : *Generelle Morphologie der Organismen*. Vol. I, 1866.

saire de ce fait que pour chaque cellule la substance vivante possède une composition spécifique et des échanges nutritifs spéciaux qui la caractérisent.

Ainsi les phénomènes d'échanges de la cellule peuvent être tous ramenés à des conditions physiques et chimiques, telles qu'elles se rencontrent dans la nature inorganique; et si jusqu'à présent nous ne sommes pas en état de poursuivre jusque dans leurs détails les termes spéciaux des échanges dans chaque cas, cependant nous acquérons la certitude que tous ces échanges de matières se produisent d'une façon purement mécanique, et que nulle part nous ne nous heurtons à des phénomènes qui soient réellement inaccessibles à une explication mécanique. *La conséquence inéluctable, que tout ce qui est matière doit obéir aux lois de la matière, ne peut souffrir nulle part, cela va de soi, aucune exception.*

2. — Mécanique des changements de forme de la cellule.

Bien que nous ne sachions pas, dans l'état actuel de nos connaissances, à quelles opérations spéciales participe chacune des parties constituantes de la cellule dans l'ensemble des échanges, à quels processus chimiques sont mêlés le noyau et le protoplasma ainsi que les produits spéciaux qu'ils renferment, dans l'histoire des biogènes, cependant les données que nous avons acquises jusqu'ici sur les conditions générales des échanges, suffisent pour nous permettre de reconnaître que les phénomènes de changement de formes, c'est-à-dire les phénomènes de l'accroissement et de la reproduction, du développement et de la transmission héréditaire, peuvent être déduits comme une conséquence mécanique de ces conditions d'échanges.

a. — L'accroissement comme phénomène fondamental des changements de forme.

L'accroissement représente le phénomène fondamental des changements de forme des organismes, car l'accroissement de la cellule n'est pas seulement le cas le plus simple du changement de forme en général, mais il contient en même temps les causes intimes des phénomènes complexes de la reproduction et du développement de la cellule, ainsi que cela ressortira immédiatement des considérations suivantes. Il a déjà été question à un autre endroit (voir p. 340 et p. 537) du mode d'accroissement de la substance vivante. Nous savons que la substance vivante possède des molécules qui ont une tendance extraordinairement grande à la polymérisation, c'est-à-dire des molécules qui, dans certaines conditions, tendent à s'agrandir par un dépôt de plus en plus considérable de groupes atomiques de même nature, et à former des chaînes composées d'un grand nombre d'anneaux tous semblables. Nous avons reconnu l'existence de telles molécules polymères de substance vivante dans les corps albuminoïdes natifs, et ainsi il est doré et déjà

vraisemblable que les matières albuminoïdes dites vivantes, que nous avons nommées biogènes, doivent posséder également cette propriété, d'autant plus que nous avons des motifs pour admettre avec PFLÜGER que dans la molécule de biogène se trouve contenu le radical cyané qui, fréquemment, donne lieu à des polymérisations. Mais la polymérisation de la molécule de biogène ne serait-elle pas déjà pour ces motifs plus que vraisemblable, que nous serions forcés de l'admettre par le fait de l'accroissement. L'accroissement de la substance vivante même, c'est-à-dire l'augmentation de cette substance jointe à cette circonstance qu'une nouvelle quantité de substance vivante ne peut se former que là où il en existe déjà, exige comme substratum indispensable une molécule qui s'agrandisse par polymérisation. Nous ne pouvons nous représenter l'accroissement de la substance vivante qu'en nous figurant une molécule de biogène qui, peu à peu, fixerait contre elle des groupes atomiques de même nature empruntés aux substances du milieu ambiant (substances nutritives), groupes atomiques qui, de leur côté, continueraient à attirer à eux certains atomes pris au milieu, et à les fixer de nouveau dans la même situation, etc.

Ce processus que nous supposons ici reposer sur un substratum homogène, se présente sans doute avec une bien plus grande complexité dans la cellule, dont la substance vivante et les échanges sont déjà très hautement différenciés. Dans la cellule, les substances du noyau, comme celles du protoplasma avec toutes leurs différenciations spéciales, participent plus ou moins étroitement à la formation et à l'accroissement des molécules de biogène. Mais en raison de cet étroit engrenement et de cette étroite dépendance qu'affectent entre elles chacune des parties constitutives de la cellule, il est très compréhensible que si, par exemple, certains biogènes du protoplasma croissent par polymérisation, cela ne peut se faire que si, en même temps, d'autres parties élémentaires du protoplasma et du noyau augmentent aussi dans une certaine mesure; en d'autres termes, ce n'est pas seulement une substance unique du protoplasma qui croîtra, mais son accroissement sera accompagné de l'accroissement d'autres substances.

Il importe d'étudier d'un peu plus près les conditions créées par l'accroissement avec cette corrélation étroite des diverses parties de la cellule. Imaginons par exemple une cellule ronde, à vie libre, qui trouve dans le milieu ambiant en quantité suffisante, toutes les substances nécessaires à son entretien, et supposons que cette cellule s'accroisse : le rapport de la surface à la masse va alors se modifier de plus en plus avec la grandeur croissante de la cellule, et, d'après des lois mathématiques connues, la surface vis-à-vis de la masse croîtra dans le rapport du carré au cube. En d'autres termes, *plus la cellule est petite, plus la surface en est grande par rapport à la masse, et plus la cellule s'accroît, moins sa surface augmente par rapport à la masse.*

Or ce simple fait est d'importance fondamentale. Cela se comprend

immédiatement lorsqu'on réfléchit que les diverses parties du corps cellulaire présentent entre elles et avec le monde extérieur des relations d'échanges très intimes. Vis-à-vis des substances nutritives empruntées à l'extérieur, y compris l'oxygène, plus la cellule s'accroît, plus la disproportion entre les couches extérieures et intérieures du corps cellulaire s'accuse; car puisque la surface par laquelle pénètrent les aliments s'accroît dans une moindre mesure que la masse de la cellule, il arrivera un moment où la nourriture ingérée ne suffira plus pour l'entretien de tout le corps cellulaire, et la conséquence de ce fait devra se traduire par une moindre nutrition des couches internes comparativement aux couches externes.

Tandis que dans les couches superficielles de la cellule, la nutrition se fera avec rapidité et abondance, elle deviendra plus lente et plus pauvre dans les couches plus profondes. Il en sera ainsi non seulement pour le protoplasma, mais aussi pour le noyau. Le noyau recevra beaucoup moins de substances du dehors, lorsque la couche de protoplasma qui l'entoure sera plus épaisse. Mais inversement aussi les couches extérieures de la cellule seront beaucoup moins abondamment pourvues de matières nucléaires que les intérieures. *Bref, les échanges de matières doivent, par suite de l'étroite intrication des diverses parties de la cellule, subir de profondes modifications qui s'accusent de plus en plus au fur et à mesure que la cellule s'accroît. Les échanges de la cellule, tant que cette dernière continue à croître, ne sont donc à aucun moment exactement les mêmes que dans l'instant précédent ou dans le suivant.*

Or, cette conséquence forcée du phénomène de l'accroissement renferme le principe de tout développement, c'est-à-dire que le phénomène de l'accroissement, étant données les étroites relations d'échanges qui existent entre les divers éléments de la cellule et le milieu, suffit déjà complètement à lui seul pour mener nécessairement à toutes les modifications que nous désignons sous le nom de « développement ».

Il résulte d'abord de ces relations que la cellule ne peut pas dépasser une certaine grandeur, car lorsque la disproportion entre les couches superficielles et profondes du corps cellulaire a atteint un certain degré, les troubles des échanges qui en résultent ne permettent plus à la cellule de demeurer en vie sous cette forme. Ainsi s'explique très simplement ce fait si remarquable que nous ne connaissons aucune cellule massive, de forme constante, dont la grandeur dépasse quelques millimètres; et nous comprenons alors pourquoi le développement des grands organismes n'est possible que par la disposition de la substance vivante en un agrégat de petites cellules distinctes, et ne saurait se faire par une accumulation en une cellule unique de grande taille, de la grosseur d'un homme par exemple.

Mais en même temps nous concevons aussi que, dans certaines circonstances, des cellules dont la surface s'accroît notablement par rapport

à leur masse, comme pour les feuilles à large surface de *Caulerpa*, ou des cellules dont le protoplasma est entraîné dans un mouvement de circulation continuuel entre la surface et l'intérieur, comme dans les plasmodies de Myxomycètes, puissent atteindre une plus grande taille, notamment si la substance nucléaire présente un volume considérable par suite d'une division fréquemment répétée du noyau. Dans ces cas une différence entre les couches extérieures et intérieures du corps cellulaire ne peut se développer au même degré que dans les cellules compactes. Mais, dans les cas où le corps cellulaire représente une masse compacte, où en outre le contenu ne montre aucun courant actif vers la surface, et où enfin il n'existe qu'un noyau dans le protoplasma, la cellule ne saurait dépasser une certaine grosseur. Par conséquent, pour qu'une telle cellule ne périsse pas par accroissement, il faut qu'à un moment déterminé de la croissance, intervienne une correction à cette disproportion entre la masse et la surface et aux troubles des échanges qui en résultent, et effectivement cette correction apparaît dans la reproduction de la cellule par division.

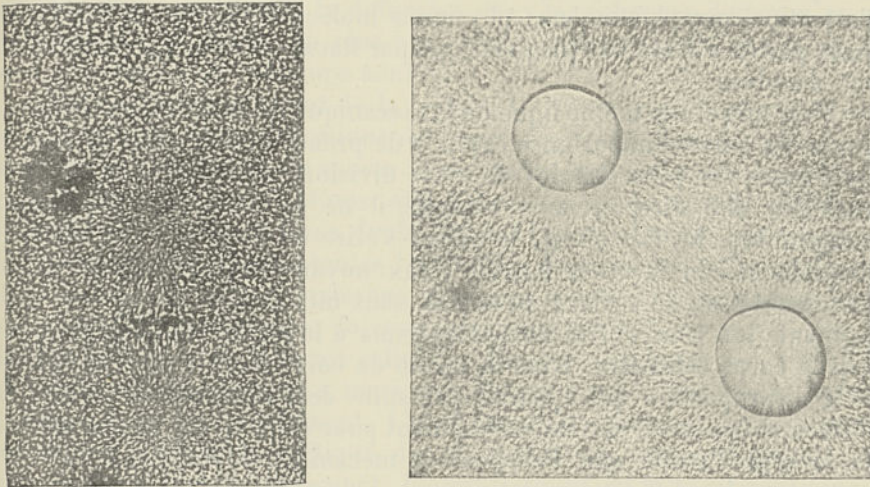
D'après cela, la reproduction de la cellule par division doit être considérée uniquement comme une conséquence de l'accroissement, et c'est avec raison que les morphologistes ont déjà depuis longtemps désigné la reproduction comme une continuation de l'accroissement, comme un « accroissement dépassant la mesure individuelle ».

Malheureusement les données que nous possédons sur la mécanique spéciale du processus de la division cellulaire, sont encore extrêmement minimes. Mais il y a lieu d'espérer que des recherches de physiologie comparée portant sur des faits morphologiques exactement connus, fourniront de très heureux résultats, si elles sont spécialement dirigées sur les conditions mécaniques de ces phénomènes et sur leurs diverses manifestations dans les différentes formes cellulaires. Avant tout, il importe dans cette étude d'avoir toujours sous les yeux les relations d'échanges entre les diverses parties de la cellule, et de les choisir comme point de départ des recherches à entreprendre. Les conséquences mécaniques qui découlent des relations d'échanges entre les diverses parties de la cellule et le milieu, sont propres à jeter quelque lumière sur les processus en partie si étonnamment complexes de la division cellulaire. L'objet le plus important pour l'explication mécanique des figures caractéristiques de la division cellulaire et nucléaire devrait surtout être fourni par les mouvements mécaniques causés par les relations chimiques existant entre les diverses parties de la cellule, et parmi lesquels les processus de diffusion, de même que les modifications de cohésion et de tension superficielle des différents éléments cellulaires, jouent dans tous les cas un rôle prédominant.

Depuis longtemps déjà, BÜTSCHLI (1) a émis l'opinion que la figure

(1) BÜTSCHLI : *Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zelltheilung und die Conjugation der Infusorien*. Dans : *Abhandl. der Senckenberg. naturf. Gesellsch.*, vol. X, 1876.

rayonnée qui se forme autour du centrosome dans le protoplasma lors de la division du noyau, serait le résultat de certains processus de diffusion qui se passeraient entre le centrosome et le protoplasma, et plus tard, ce même observateur (1) a montré que dans la dessiccation et la coagulation d'une mousse de gélatine versée chaude sur une lamelle



II

Fig. 262. — Épreuve photographique des figures radiées. I, figure nucléaire radiée d'un embryon de céphalopode; II, figure radiée autour de deux bulles d'air dans une mousse de gélatine dont on a déterminé la coagulation par l'acide chromique. D'après des photographies de BÜTSCHLI.

de verre, il se produit tout autour des bulles d'air, par l'action attractive de l'air qui se contracte, des formations rayonnées ressemblant absolument aux figures caryokinétiques (fig. 262).

Il y a donc bien lieu de présumer que la figure rayonnée qui se forme autour du centrosome, a pareillement son origine dans des forces d'attraction qui s'exercent entre le centrosome et le protoplasma spumeux, et que ces forces attractives dérivent des relations chimiques et des processus de diffusion qui se développent entre ces deux éléments constituants de la cellule. Mais ce n'est que par une recherche méthodique et une étude comparée de ces processus qu'on pourra apporter la certitude dans ces questions. Les théories mécaniques de la division cellulaire et nucléaire émises dans ces derniers temps par M. HEIDENHAIN (2),

(1) BÜTSCHLI : *Ueber die künstliche Nachahmung der karyokineticischen Figur*. Dans : *Verhandlungen des naturhistorisch-medizinischen Vereins zu Heidelberg*. Nouvelle série, vol. V, 1892.

(2) HEIDENHAIN : *Neue Untersuchungen über die Centralkörper und ihre Beziehungen zum Kern- und Zellenprotoplasma*. Dans : *Archiv für mikroskopische Anatomie*, 1894. — Du même : *Cytomechanische Studien*. Dans : *Archiv für Entwicklungsgeschichte*, 1895. — Du même : *Ein neues Modell zum Spannungsgesetz der centrirten Systeme*. Dans : *Verhandlungen der anatomischen Gesellschaft zu Berlin*, 1896.

DRÜNER (1), RHUMBLER (2) et autres, sont encore si contradictoires, si pleines de lacunes et d'hypothèses, qu'il paraît pour le moment absolument impossible d'avancer quelque chose de certain, même à un point de vue très général, sur la mécanique de ces processus complexes. Avant toutes choses dans l'étude de ces processus, ainsi que FICK (3) l'a très justement fait remarquer, il y a lieu d'accorder beaucoup plus d'attention aux phénomènes physiques moléculaires, ce qui à proprement parler n'a été fait jusqu'ici que par RHUMBLER dans une mesure un peu étendue.

Pour une étude méthodique de la mécanique de la division nucléaire, il sera en outre d'importance capitale de prendre pour point de départ, les formes les plus simples de cette division, c'est-à-dire la division nucléaire dite directe, dans laquelle il ne se forme pas de figures compliquées. Le fait qu'ici, le noyau s'étire en long et se scinde tout simplement, de façon à fournir deux noyaux, est un simple mode d'augmentation de surface du noyau, sans modification de masse, et la segmentation consécutive du protoplasma a la même signification pour tout le corps cellulaire. C'est la forme de correction la plus simple de cette disproportion qui apparaît par suite de l'accroissement entre la surface et la masse, et c'est précisément pour cette forme la plus simple de la reproduction que l'explication mécanique devra, dans l'avenir, rencontrer des difficultés relativement moins considérables.

Par la division de la cellule en deux cellules indépendantes, le rapport de la surface à la masse dans les deux produits de la division devient tout différent de ce qu'il était dans la cellule primitive avant la segmentation. La conséquence en est que les conditions des échanges sont également modifiées, et que la cellule présente de nouveau le même état que celui dans lequel la cellule-mère se trouvait, lorsqu'elle naquit elle-même par division et commença à se développer en individu indépendant. On voit donc se renouveler, d'une division cellulaire à l'autre, le même cycle de modifications qui est causé par l'accroissement du corps cellulaire et par les troubles des échanges qui en résultent. Si ces modifications sont minimes, elles ne se traduiront extérieurement par aucun phénomène particulier, sauf une augmentation de grosseur de la cellule. La plupart des cellules montrent cette succession de phénomènes : elles s'accroissent simplement et, lorsqu'elles ont atteint une certaine grandeur, se divisent et ainsi de suite. Lorsque, par contre, les troubles des échanges causés par l'accroissement deviennent plus importants, ils se traduisent aussi par une modification de la forme

(1) L. DRÜNER : *Zur Morphologie der Centralspindel*. Dans : *Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaften*. Nouvelle série, vol. XXI, 1894.

(2) L. RHUMBLER : *Versuch einer mechanischen Erklärung der indirecten Zell- und Kerntheilung. I. Theil : Die Cytokinese*. Dans : *Archiv für Entwicklungsgeschichte*, 1896. — Du même : *Stemmen die Strahlen der Astrosphäre oder ziehen sie?* Ibid., 1897.

(3) R. FICK : *Bemerkungen zu M. Heidenhain's Spannungsgesetz*. Dans : *Archiv für Anatomie und Physiologie, Anatomische Abtheilung*, 1897.

extérieure du corps cellulaire, et nous assistons alors à un *développement* typique de la cellule. Beaucoup d'organismes unicellulaires à vie libre présentent ce phénomène, et en particulier ceux dont le corps cellulaire ne se segmente pas simplement en deux moitiés, mais bien en un plus grand nombre de parties, ou « spores ». La différence de grosseur entre la spore et l'infusoire adulte est, dans tous les cas, extrêmement considérable. Par conséquent, la différence dans les échanges doit être aussi très notable, et il faut un plus long développement pour que la spore arrive à former un infusoire adulte.

Ainsi le développement de la cellule, le retour périodique d'un seul et même cycle de modifications de forme d'une division cellulaire à une autre, d'une formation de spores à une autre, apparaît comme la simple expression des modifications que l'accroissement apporte dans les échanges de la cellule. Sans doute, durant l'accroissement, en raison de l'étroite corrélation que toutes les parties de la cellule affectent entre elles et avec les facteurs externes, beaucoup d'autres circonstances, tant chimiques que physiques, doivent intervenir pour favoriser et activer les modifications de la forme cellulaire. Mais comme cause fondamentale de toutes ces modifications, nous n'avons pas besoin d'invoquer d'autres facteurs que l'accroissement. L'accroissement suffit à lui seul pour expliquer l'évolution cyclique des modifications morphologiques que nous nommons développement. *L'accroissement est le phénomène fondamental du changement de forme.*

* * *

b. — Mécanique du développement.

Dans ces derniers temps, de vives discussions se sont élevées au sujet d'une question qui concerne le développement de l'organisme pluricellaire par division successive de l'ovule. Cette question est la suivante : Comment peut-il se faire qu'une cellule se divise en deux moitiés inégales, phénomène qui représente la condition fondamentale pour le développement de tout Etat cellulaire différencié? A cette question, qui présente une importance primordiale pour l'intelligence du développement de tous les organismes supérieurs, on a répondu de deux manières très différentes. Toute une série d'observateurs se rangent à la théorie de HIS (1) sur « les circoncriptions du germe, formatrices d'organes » (organbildenden Keimbezirke). ROUX (2) et WEISMANN (3) sont les plus récents défenseurs de cette opinion qui admet que déjà, dans l'ovule, il existe différentes circoncriptions qui, dans le cours de la

(1) W. HIS : *Unsere Körperform und das physiologische Problem ihrer Entstehung. Briefe an einen befreundeten Naturforscher.* 1874.

(2) ROUX : *Gesammelte Abhandlungen über Entwicklungsmechanik der Organismen.* Leipzig, 1895.

(3) WEISMANN : *Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung.* Iéna, 1892.

segmentation, sont transmises aux différents territoires cellulaires, et dont chacune fournit le matériel nécessaire au développement de certains tissus et organes parfaitement déterminés. En d'autres termes, les dispositions des différentes parties du corps de l'organisme adulte sont déjà distinctes, les unes à côté des autres, dans les différentes parties de l'œuf. Cette opinion s'appuie principalement sur les expériences que Roux a instituées sur des œufs de grenouille, expériences dans lesquelles il observa qu'après la destruction artificielle d'une des deux cellules provenant de la première segmentation de l'œuf, il ne se développait tout d'abord aux dépens de l'autre cellule que des demi-embryons, c'est-à-dire des embryons dont une des moitiés du corps faisait complètement défaut, mais qui pouvaient cependant se compléter plus tard, en régénérant la moitié manquante, par « Postgénération », ainsi que s'exprime Roux.

Contrairement à cette opinion, d'autres expérimentateurs, surtout PFLÜGER (1), O. HERTWIG (2) et DRIESCH (3) nient l'existence de ces « circonscriptions du germe » dans l'œuf, et admettent que la différenciation des cellules primordiales en différents territoires cellulaires est exclusivement déterminée par l'influence des facteurs externes sur les diverses substances contenues dans l'œuf. Ainsi par exemple pour les œufs qui, comme l'œuf de grenouille, renferment différentes substances pesantes (dans l'œuf de grenouille se trouve une partie blanche plus riche en vitellus et une partie pigmentée plus riche en protoplasma), la pesanteur agit de manière à y produire une différenciation aux deux pôles, de telle sorte que la substance la plus lourde s'accumule au pôle inférieur et la plus légère au pôle supérieur, et que ces substances reviennent toujours à la même position lorsque l'œuf est retourné. Lors de la première segmentation de l'œuf, cette cellule ainsi différenciée ses pôles se partage par un sillon vertical en deux moitiés dont chacune renferme, en quantités égales, de la substance blanche et de la substance pigmentée. Or PFLÜGER, après avoir placé et maintenu des œufs de grenouille dans une situation anormale, constata que ces œufs, lors de la segmentation, se divisaient fréquemment en deux parties très inégales dont l'une contenait en quantité prépondérante la substance claire, et l'autre la masse foncée, et que malgré cela il en sortait des larves normales. Le contenu de l'œuf n'est donc pas déjà tellement différencié que chacune de ses parties ne puisse donner naissance qu'à certains organes,

(1) PFLÜGER : *Ueber den Einfluss der Schwerkraft auf die Theilung der Zellen*. Dans : Pflüger's Archiv, vol. XXXI, XXXII, XXXIV.

(2) O. HERTWIG : *Die Zelle und die Gewebe*. Iéna, 1892. — Du même : *Ueber den Werth der ersten Furchungszellen für die Organbildung des Embryo. Experimentelle Studien am Frosch- und Tritonei*. Dans : Archiv für mikroskopische Anatomie, vol. XLII, 1893.

(3) DRIESCH : *Entwicklungsmechanische Studien. I. Der Werth der beiden ersten Furchungszellen in der Echinodermentwicklung. Experimentelle Erzeugung von Theil- und Doppelbildungen*. Dans : Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, vol. LIII, 1892. — Du même : *Zur Verlagerung der Blastomeren des Echinideneies*. Dans : Anatomischer Anzeiger, n° 40 et 41, 1893.

et ses diverses circonscriptions doivent plutôt posséder exactement la même valeur pour le développement ultérieur.

En faveur de cette interprétation parlait du reste déjà le fait observé par HERTWIG que même de petits fragments isolés de l'œuf, lorsqu'ils sont capables de se maintenir en vie et qu'ils sont fécondés, se développent en individus complets. En outre, à l'encontre des observations de ROUX, DRIESCH établit, sur des œufs d'échinodermes, que de chacune des deux, des quatre ou des huit premières cellules de segmentation, quand par des secousses il avait réussi à les isoler les unes des autres, il se développait toujours des individus complets qui ne se distinguaient des individus normaux que par leurs moindres dimensions, et ce fait a d'ailleurs été vérifié depuis par beaucoup d'observateurs chez différentes espèces d'animaux, en particulier par O. HERTWIG sur l'objet même qui servit aux expériences de ROUX, l'œuf de grenouille. Que, de plus, les diverses cellules issues de la segmentation de l'œuf ne donnent, en aucune façon, naissance à certaines parties ou organes de l'embryon absolument déterminés d'avance, c'est ce que DRIESCH et HERTWIG purent montrer encore d'une autre façon, en utilisant l'expérience déjà instituée par PFLÜGER. Comme PFLÜGER, ils maintinrent des œufs de grenouille comprimés entre deux plaques de verre, de manière que les cellules issues de la segmentation ne pussent plus se disposer que sur un plan, au lieu de former un amas arrondi, et que par conséquent les premières cellules affectassent entre elles une disposition tout à fait anormale. Malgré cela, ces œufs donnaient des embryons complètement normaux. De ce fait, nous devons nécessairement tirer la conclusion que les diverses cellules nées de la segmentation ne représentent aucune disposition d'organes particulière, et que de même il ne saurait exister dans l'œuf aucune « circonscription du germe formatrice d'organes ».

En récapitulant brièvement les opinions extrêmes qui sont exprimées dans les deux théories adverses, on s'aperçoit que l'hypothèse de WEISMANN et ROUX n'est dans ses traits essentiels rien autre chose que l'ancienne théorie de la préformation, telle qu'elle florissait au temps de HALLER, présentée seulement sous un aspect un peu plus moderne; tandis que l'opinion de PFLÜGER, HERTWIG et DRIESCH représente le point de vue de GASPARD FRÉDÉRIC WOLF dans sa théorie de l'épigenèse, telle qu'elle a été adoptée actuellement en embryogénie, surtout par HAECKEL qui l'a toujours défendue avec une grande conviction.

Ainsi opposées, ces deux théories sont inconciliables. Mais on ne saurait mettre en doute que les faits parlent absolument contre une préformation de circonscriptions du germe formatrices d'organes dans l'œuf, telles que WEISMANN et DE VRIES (1) les ont admises avec de minutieuses subdivisions. Le fait que de petits fragments d'un œuf, que la moitié ou le quart du produit de la segmentation fournissent encore des

(1) DE VRIES : *Intracellulare Pangenesis*. Iéna, 1889.

organismes complets et normaux, quoique de taille relativement inférieure, ce fait joint à cet autre que les modifications dans la position des premières cellules de segmentation n'empêchent point que les organes n'occupent une position complètement normale chez l'animal développé, tout cela prouve que les différentes parties de l'œuf doivent posséder absolument la même valeur pour la formation des cellules, tissus et organes qui en dérivent, et qu'une préformation localisée de certaines dispositions dans l'œuf ne saurait être mise en question; que l'on admette seulement 10.100 ou 1.000 de ces dispositions, comme Roux, ou plusieurs billions, en définitive cela revient au même (1).

De plus, tandis que WEISMANN et ROUX cherchent dans l'œuf lui-même les causes de la formation de cellules-filles différenciées dans la segmentation, PELÜGER et HERTWIG placent ces causes principalement dans les influences exercées par les facteurs extérieurs sur la cellule. Tandis que dans la première de ces opinions, c'est à des causes internes qu'il faut attribuer la segmentation des cellules en produits partiels inégaux, d'après la seconde manière de voir, ce sont essentiellement des circonstances extérieures qui engendrent l'inégalité des cellules dans leurs segmentations successives. Ici sans doute les deux théories ont raison, et c'est le point sur lequel une conciliation serait possible.

D'après ce que nous avons dit plus haut du mécanisme du développement et de la reproduction pour une cellule prise isolément, en nous basant sur les troubles des échanges qui y apparaissent par le fait de l'accroissement, il est évident que les causes internes et externes des modifications morphologiques ne sauraient être séparées les unes des autres. Tout le processus de la production et de la modification des formes est d'après cela un compromis, un échange d'actions entre les facteurs qui se trouvent à l'intérieur et à l'extérieur de la cellule. Du fait que la cellule, par suite des propriétés caractéristiques de sa substance vivante, possède la faculté de s'incorporer certaines substances de l'extérieur et d'en éliminer d'autres de son intérieur, il résulte qu'il

(1) Comme Roux, par contre, se défend d'être préformiste et se plaint d'avoir été considéré comme tel (ce qui n'est pas seulement mon opinion à son égard, mais aussi celle d'un grand nombre, je crois même de la plupart des observateurs adonnés aux mêmes études que lui), je voudrais, pour ne lui faire tort en aucune manière, pouvoir laisser passer cette déclaration sans la relever; mais en me basant sur ses propres travaux, je ne saurais en conscience me résoudre à modifier mon précédent jugement et à accepter sa déclaration. Comme en outre, ainsi que Roux en convient lui-même, « il n'y a actuellement que bien peu d'auteurs qui connaissent exactement ses vues », il ne me reste, pour mettre le lecteur en mesure de se faire une opinion personnelle à ce sujet, rien de mieux à faire que de citer les propres termes par lesquels Roux exprime sa manière de voir. Dans les *Archives de Virchow*, vol. CXIV, 1888, de même que dans les comptes rendus de la Société anatomique de Vienne, 1892, Roux résume les conclusions de ses expériences et de ses spéculations et déclare que « die Furchung den die directe Entwicklung des Individuums vollziehenden Theil des Keimmaterials, insbesondere das Kernmaterial, quantitativ scheidet und mit der dabei stattfindenden Anordnung dieser verschiedenen gesonderten Materialien daher zugleich die Lage der späteren differenzirten Organe des Embryo bestimmt ». « Für sie gilt His' Princip der organbildenden Keimbezirke; für sie wurde nachgewiesen, dass die Gastrulation eine Mosaikarbeit ist. » Le lecteur, familiarisé avec les notions de la Préformation et de l'Épigenèse, pourra facilement apprécier, d'après cette citation, jusqu'à quel point Roux est ou n'est pas préformiste.

existe déjà dans le processus vital élémentaire, dans l'échange même des matières, un compromis entre les conditions internes et externes sans lequel la vie de la cellule ne serait point possible.

Or, lorsque la cellule, toutes les conditions externes restant les mêmes, s'accroît par suite de la composition interne de sa substance vivante, les rapports avec les facteurs externes se trouvent par là de nouveau modifiés, de telle sorte que ces derniers agissent maintenant d'une autre façon qu'auparavant. Ainsi, à chaque instant se trouve conclu entre la cellule et le milieu, entre les facteurs internes et les facteurs externes, un autre compromis qui se traduit par la variation, le développement et finalement la reproduction de la cellule. D'après cela, il est clair que nous ne pouvons dire ni que la variation de la cellule ou la modification de ses produits de division est exclusivement la conséquence de ses propriétés internes, ni qu'elle est uniquement l'effet des facteurs externes. *Nous pouvons dire seulement : Le développement et la reproduction de la cellule sont l'expression des modifications causées par l'accroissement dans les rapports réciproques existant entre la cellule et le milieu.*

La différence fondamentale entre la cellule à vie libre et la cellule-œuf, se développant en un État cellulaire, réside donc uniquement en ceci, que dans le développement de l'œuf les cellules-filles issues du processus de segmentation restent en connexion les unes avec les autres, tandis que celles qui résultent de la segmentation de l'organisme unicellulaire se séparent immédiatement après la division. Dans l'organisme unicellulaire, les rapports réciproques entre la cellule et le milieu parcourent donc constamment le même cycle restreint de modifications; dans la segmentation de l'œuf, au contraire, ces rapports entre la cellule et les facteurs externes se modifient d'une manière toujours absolument nouvelle à chacune des divisions successives et pour ainsi dire innombrables. De là vient que la cellule-œuf doit parcourir jusqu'au développement de l'organisme pluricellulaire une si longue série de transformations, tandis que l'organisme unicellulaire ne présente qu'un développement à peine appréciable, ou bien ne parcourt qu'un cercle restreint de modifications. L'accroissement dans l'organisme pluricellulaire cessant peu à peu, les cellules éprouvent aussi de moins en moins de modifications morphologiques, et maintes cellules de tissu demeurent alors en apparence sans aucun changement, comme par exemple les cellules nerveuses qui ne s'accroissent plus du tout dans l'organisme adulte; elles ne se divisent plus et leur différenciation n'est pas poussée plus loin.

En réalité cependant, comme nous l'avons vu à un autre endroit (voir p. 377), le développement ne cesse jamais tout à fait jusqu'à la mort; les modifications s'effectuent seulement avec une telle lenteur à un moment donné, et deviennent relativement si faibles, que nous ne les remarquons qu'en les comparant à de longs intervalles. Dans cet état

en apparence stationnaire, les cellules des tissus ressemblent davantage à ces organismes unicellulaires qui n'ont encore aucun développement appréciable : dans les deux cas les rapports réciproques entre les facteurs internes et externes ne se modifient que d'une manière imperceptible, parce que dans les cellules de tissus ils sont trop lents, et que chez les organismes unicellulaires ils sont trop faibles et reviennent toujours à leur point de départ. Pour ce motif, nous ne percevons aucun changement morphologique essentiel dans l'un comme dans l'autre cas.

On voit d'après ces considérations à quel point on s'égare, lorsque du fait que la petite cellule représentée par l'œuf se différencie en une construction cellulaire étonnamment complexe, on veut déduire la notion que la substance vivante de l'œuf se distingue par une structure extraordinairement fine et complexe de toute autre cellule (organisme unicellulaire ou cellule de tissu).

Or cette conception, à laquelle on se heurte encore assez souvent, n'est rien autre chose qu'un reste latent de la théorie de la Préformation, et, comme nous l'avons vu, tout aussi inutile que peu justifié; car le développement et la différenciation de l'État cellulaire aux dépens de l'ovule repose exclusivement sur les rapports réciproques entre la substance vivante et les facteurs externes, rapports qui se modifient sans cesse avec l'accroissement continu de la cellule et à chaque division cellulaire. L'accroissement est en somme la cause de tout développement, aussi bien pour la cellule prise isolément que pour l'État cellulaire tout entier, et nous ne saurions mieux exprimer ce fait fondamental qu'en citant les propres paroles de l'ancien maître de l'embryologie, KARL ERNST VON BAER (1) qui exprima, un jour, de la sorte le résultat le plus général de ses études sur le développement des animaux : « *L'histoire du développement de l'individu est sous tous les rapports l'histoire de l'accroissement individuel.* »

Si nous résumons dans un tableau d'ensemble ce que nous venons de dire sur la mécanique du développement, nous arrivons à la conception suivante. La cellule en voie de développement représente, comme toute cellule, une goutte de substance vivante qui est caractérisée par des échanges matériels absolument déterminés. Ces échanges sont l'expression des rapports réciproques qui existent entre le milieu et ses divers facteurs d'une part, et la cellule avec ses multiples différenciations intérieures d'autre part. Pendant que la cellule s'accroît, les relations réciproques entre le milieu et la cellule se modifient nécessairement, parce que le rapport de la surface à la masse de la substance vivante varie de plus en plus. Par suite nous assistons aussi à une modification des échanges.

Nous avons donc dans la cellule en voie d'accroissement une succession continue de différents états de nutrition, à transitions tout à

(1) KARL ERNST VON BAER : *Ueber die Entwicklungsgeschichte der Thiere. Beobachtung und Reflexion.* Première partie. Königsberg, 1828.

fait graduelles, de telle sorte que tout état actuel est la conséquence nécessaire de l'état antérieur. Or comme la forme, pour tous les corps, est une fonction de la matière, il est clair qu'avec les modifications des échanges la forme de la cellule variera également suivant les circonstances, et ainsi nous voyons une succession continue de différents états morphologiques marcher de pair avec la succession de différents états de nutrition, en d'autres termes nous assistons à un développement.

Il résulte de là que le développement de la cellule est une réelle « Épigénèse » dans le sens de GASPARD FRÉDÉRIC WOLFF, c'est-à-dire une succession de stades morphologiques toujours nouveaux, et non une apparition de plus en plus distincte de différenciations structurales de la substance vivante déjà préformées, mais non encore perceptibles. Mais, suivant l'intensité des variations dans les rapports réciproques entre le milieu et la cellule, les modifications morphologiques sont plus ou moins manifestes suivant les cas, et elles sont le plus accentuées dans les cas où les relations entre la cellule et le milieu se modifient d'une manière rapide et durable, lorsque les cellules en voie de division, par suite de leur accroissement, restent en connexion et réagissent mutuellement les unes sur les autres, comme dans le développement de l'État cellulaire des végétaux et des animaux aux dépens de l'ovule.

c. — *Structure et fluidité.*

Nous avons à un autre endroit attiré tout particulièrement l'attention sur ce fait, que la substance vivante possède essentiellement les propriétés d'un liquide. Mais il est une autre condition qui joue un rôle important dans sa constitution morphologique, c'est sa structure. Comme il pourrait paraître au premier abord que structure et fluidité sont deux choses s'excluant mutuellement, il ne sera pas inutile d'entrer dans quelques détails sur cette question (1).

Si par structure nous entendons un certain arrangement les unes par rapport aux autres des plus petites particules dont se compose une substance, la condition fondamentale pour l'existence d'une structure se trouve alors dans l'attraction réciproque et le groupement de parcelles déterminées. Il ne saurait être question d'une structure que là où certaines particules s'attirent réciproquement et se groupent. Or cette condition n'est pas seulement remplie pour les corps solides, mais dans une certaine mesure aussi pour les liquides; car dans les liquides aussi, comme le montre la cohésion, il y a attraction entre les diverses parties.

En réalité, entre la structure des corps solides et celle des liquides, il n'y a qu'une question de degré, et, comme il existe des transitions insensibles entre les substances solides et liquides, la différence de structure dépend entièrement du degré de consistance. Cette différence

(1) VERWORN : *On the relation between the form and the metabolism of the cell.* Dans : *Science Progress.* Nouvelle série, vol. I, n° 3, 1897.

consiste essentiellement en ce que les molécules présentent un mouvement d'autant plus faible que le corps est plus consistant. Le mouvement moléculaire atteint son minimum dans les corps les plus durs, son maximum dans les liquides les plus volatiles; pour ces derniers l'intensité du mouvement arrive déjà presque à égaler le mouvement moléculaire des gaz qui, comme on sait, est si considérable que les molécules se repoussent réciproquement. Entre ces deux extrêmes la solidité de la structure présente tous les degrés, et elle est d'autant plus grande que le corps est plus dur. En fait une simple solution possède déjà une certaine structure moléculaire.

Déposons par exemple dans un vase contenant de l'eau distillée un cristal de sel; celui-ci s'y dissout, et au bout de quelque temps les molécules se distribuent par diffusion en égale quantité dans tout le liquide, de telle sorte que chaque volume du liquide, si petit qu'il soit, possède la même teneur pour cent en molécules de sel. Il se produit donc une attraction entre les molécules du sel et celles du liquide, et chaque molécule de sel groupe autour d'elle un certain nombre de molécules d'eau. La différence dans ce groupement ou cette structure entre le liquide mobile et le corps solide consiste donc seulement en ceci, que par suite du vif mouvement moléculaire dans le liquide, les molécules sont continuellement arrachées de ce groupement et déplacées par d'autres, de telle sorte que la structure se détruit et se reforme sans cesse, tandis que dans le corps solide où le mouvement moléculaire est moins intense, elle persiste longtemps sans altération.

Or cette régénération incessante de la structure dans le liquide a une importance fondamentale pour la substance vivante; car les échanges de matières, sans lesquels on ne saurait concevoir aucune substance vivante, ne peuvent exister que grâce à une entrée et à une sortie incessantes de molécules. Mais ce continuel échange de molécules n'empêche pas qu'il se produise en certains endroits des différenciations morphologiques persistantes basées sur certains groupements moléculaires et atomiques dans la substance vivante. De même qu'un jet d'eau ou une flamme peut avoir une forme constante et parfaitement déterminée, bien que ce ne soient pas les mêmes molécules qui dans les instants successifs déterminent cette forme, de même aussi la substance vivante peut présenter, malgré sa nature fluide, certaines différenciations morphologiques persistantes, qui durent aussi longtemps que les causes restent les mêmes pour le groupement particulier des molécules et des atomes.

Ces considérations sont d'une grande importance, car elles nous permettent de comprendre les phénomènes généraux de la morphogénie de la substance vivante. Le fait que la substance vivante, tout en présentant un remaniement incessant de ses matériaux, peut cependant posséder une forme durable et souvent extraordinairement complexe, s'explique par là tout simplement. Représentons-nous, par exemple, une

cellule avec des différenciations de diverses sortes, soit une cellule qui, comme l'infusoire flagellé *Poteriodendron*, possède outre son noyau un fouet vibratile et un filament myoïdal contractile (fig. 263); ici, dans chacune des diverses différenciations, les particules sont ordonnées d'une façon particulière : dans le noyau autrement qu'à la surface du protoplasma, dans le flagellum autrement que dans le filament myoïdal, etc. Mais pourtant d'une part, de toutes ces différenciations il sort continuellement des atomes et des groupes atomiques dans une direction déterminée, et d'autre part il y pénètre de nouveaux atomes et de nouvelles molécules, de telle sorte que leur structure se détruit et se reforme d'une façon ininterrompue.

Il y a donc là un courant de matières continu et extrêmement compliqué qui se ramifie dans les diverses différenciations et dont les parties ont une composition tout à fait différente. Ce courant de matières est l'expression des rapports d'échanges complexes qui existent entre les diverses parties du corps cellulaire, et c'est lui qui détermine précisément cette forme particulière, absolument déterminée, de la cellule correspondante.

Ce n'est que si certains atomes viennent toujours en temps voulu occuper de nouveau la place nécessaire, que la structure peut se rétablir continuellement et se maintenir d'une façon persistante. Si le courant de matière vient à cesser, les molécules s'écroulent et leur groupement particulier se décompose. Par contre tant que le courant persiste sans interruption, les molécules et les atomes continuent à attirer et à intercaler les particules nécessaires, et la structure se maintient sans altération; mais si le courant de matière se modifie dans la direction et la composition de ses particules, la forme de la cellule et de ses différenciations doit alors aussi se modifier, et nous assistons à un développement.

Comme nous avons déjà eu l'occasion de le constater, la comparaison des phénomènes vitaux avec une flamme est très juste sous beaucoup de rapports. Ici aussi, elle est très propre à faire ressortir d'une manière particulièrement saisissante le rapport qui existe entre la genèse des formes et les échanges de matières. La flamme du gaz d'un bec papillon a une forme très caractéristique et plusieurs parties distinctes. A sa base, immédiatement au-dessus de la fente du bec, règne encore une obscurité complète, au-dessus se trouve une zone bleuâtre qui n'est que faiblement éclairante, et plus haut s'élève des deux côtés la surface claire et brillante étalée à la manière des ailes d'un papillon. Cette forme particulière de la flamme, avec ses différenciations caractéristiques, qui persiste tant que nous ne modifions pas la position du robinet et les conditions du milieu, provient exclusivement de ce qu'aux divers



Fig. 263.
Poteriodendron.
Individu séparé
d'une colonie. Le
corps cellulaire est
fixé par un fila-
ment myoïdal au
fond d'un récep-
tacle en forme de
cloche et est muni
d'un fouet vibra-
tile.

endroits de la flamme les molécules du gaz et de l'oxygène affectent un groupement parfaitement déterminé, bien que les molécules elles-mêmes changent à chaque instant. A la base de la flamme, les molécules de gaz sont encore tellement pressées les unes contre les autres, que l'oxygène nécessaire pour la combustion ne peut pénétrer dans leurs interstices; par suite, cette partie est encore obscure. Dans la zone bleuâtre, quelques molécules d'oxygène se sont déjà réunies aux molécules de gaz : une lumière pâle en est la conséquence. Dans la partie étalée de la flamme, par contre, les molécules de gaz se trouvent précisément dans un tel rapport numérique avec les molécules d'oxygène de l'air, qu'une vive combustion se produit. Or, les échanges matériels de la flamme entre le gaz qui s'échappe et le milieu ambiant sont ainsi réglés que les mêmes molécules se rencontrent constamment en même nombre au même endroit. Par suite, la forme de la flamme se maintient constante avec ses différentes parties. Mais si nous modifions le courant de matière en restreignant l'écoulement du gaz, alors la forme de la flamme se modifie pareillement, parce que maintenant la position réciproque des molécules de gaz et d'oxygène se trouve aussi changée. C'est ainsi que l'analyse de la forme d'une flamme nous donne, jusque dans les détails, exactement les mêmes conditions que nous avons vu s'appliquer à la morphogénie de la cellule.

Un autre groupe intéressant de phénomènes morphologiques reçoit une interprétation toute simple lorsqu'on l'envisage à ce point de vue : il s'agit des phénomènes de *régénération*. Prenons une cellule, plus commodément un infusoire présentant des différenciations de surface caractéristiques, tel que l'élégant *Stentor Roeselii*, et divisons-la en deux fragments, mais de telle sorte que chaque fragment renferme une partie du noyau et possède encore de ce fait la valeur d'une cellule : chacun des deux fragments, ainsi que nous l'avons déjà vu antérieurement (voir fig. 6, p. 70) va régénérer au bout de peu de temps la partie qui lui manque. La surface blessée se cicatrise, et la partie inférieure du *Stentor* dispose immédiatement sa substance de manière à donner naissance à un nouveau péristome, avec la spirale caractéristique des cils vibratiles, et un orifice buccal, tandis que la partie supérieure s'étire en long et développe un nouveau pédicule avec lequel le *Stentor* régénéré se fixe de rechef. Ainsi chaque fragment donne de nouveau naissance au bout de peu de temps à un *Stentor* complet, par un transport de particules de l'intérieur du corps à l'endroit de la blessure (fig. 264). Ce phénomène de régénération est maintenant très facile à comprendre. En effet, les différenciations morphologiques structurées de la cellule attirent et retiennent exclusivement d'autres particules absolument déterminées, et les remplacent immédiatement lorsqu'elles ont été expulsées par le jeu des échanges; par conséquent, les particules qui ont été séparées de leurs voisines par la section, doivent aussitôt attirer et fixer à l'endroit de la blessure de nouvelles particules correspondantes,

quand celles-ci se trouvent à leur disposition. Or, comme les échanges n'ont subi aucune atteinte mortelle par la section, le courant des matières doit fournir après comme avant les particules nécessaires, et

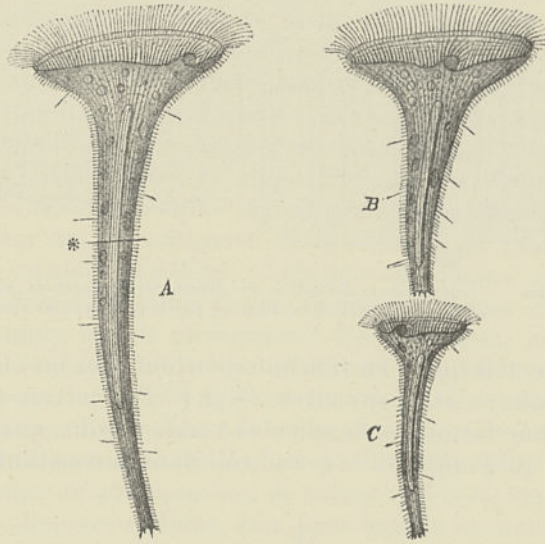


Fig. 264. — *Stentor Roeselii*. A, coupé en travers; B, les deux fragments ont régénéré des individus complets. La masse claire, de forme allongée dans l'intérieur, représente le noyau.

ainsi ces particules peuvent se déposer l'une après l'autre, suivant la nature propre à chacune d'elles. Si, par contre, les échanges ont subi un dommage irréparable par le fait de la section, la régénération n'est plus possible, parce qu'alors les molécules et atomes nécessaires ne sont plus produits ni portés aux endroits convenables. De là vient que nous ren-



Fig. 265. — Aiguilles siliceuses d'éponges. I, formation d'une spicule à quatre rayons entre quatre espaces creux en forme de vésicules, d'après F. E. SCHULTZE; II, différentes formes d'aiguilles siliceuses.

controns partout comme une loi générale, sans aucune exception, ce fait que des fragments d'une cellule dépourvus de noyau, c'est-à-dire des fragments dans lesquels les échanges ont subi un trouble irréparable, ne peuvent plus régénérer les parties perdues, tout en étant capables de demeurer en vie pendant longtemps encore dans certaines circonstances.

Un phénomène qui jusque dans ces derniers temps paraissait encore tout à fait énigmatique, est bien près d'être expliqué par le fait des

structures dans le protoplasma cellulaire. Il s'agit de la formation de squelettes siliceux ou calcaires d'une configuration extrêmement régu-

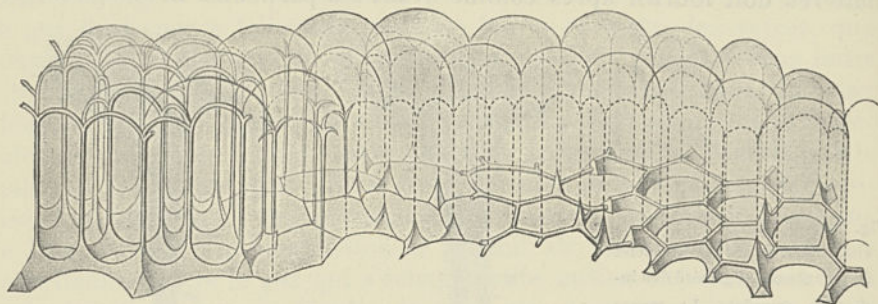


Fig. 266. — Schéma de la formation de différentes productions squelettiques par la sécrétion d'une substance squelettogène dans les parois d'un système vacuolaire, d'après DREYER.

lière, tels qu'on en rencontre surtout chez les élégants Radiolaires, Foraminifères et Spongiaires. Déjà F. E. SCHULTZE (1) avait fait remarquer qu'une formation de spicules à trois rayons, quatre rayons, etc. (fig. 265, II), qui jouent un si grand rôle dans la constitution du squelette siliceux

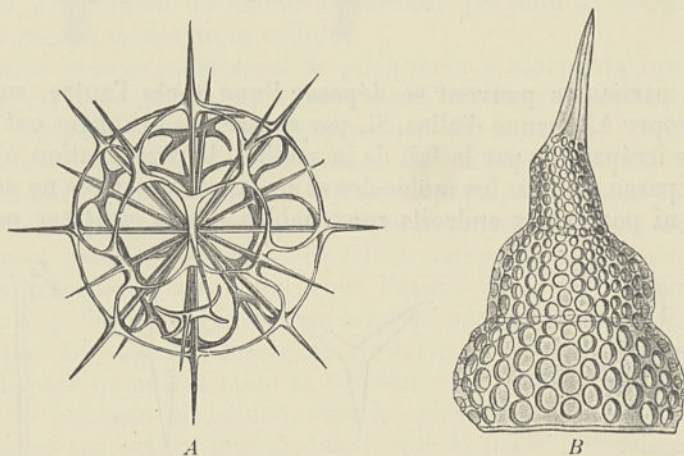


Fig. 267. — Squelettes siliceux de radiolaires, d'après HAECKEL, A, *Dorataspis*; B, *Theconus*.

ou calcaire des éponges, doit s'effectuer lorsque plusieurs corps sphériques situés côte à côte sécrètent dans les fins interstices qui les séparent une substance squelettogène, soit par conséquent du carbonate de chaux ou de l'acide silicique (fig. 265, I). Plus récemment DREYER (2), poursuivant

(1) F. E. SCHULTZE : *Zur Stammesgeschichte der Hexactinelliden*. Dans : *Abhandlungen der königl. preuss. Akademie der Wissenschaften zu Berlin*, 1887.

(2) FR. DREYER : *Die Principien der Gerüstbildung bei Rhizopoden, Spongien und Echinodermen. Ein Versuch zur mechanischen Erklärung organischer Gebilde*. Dans : *Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaften*. Nouvelle série, vol. XIX, 1892.

la même idée et l'appliquant à plusieurs cas spéciaux, a montré comment diverses parties squelettiques souvent extraordinairement complexes, particulièrement chez les radiolaires, peuvent être facilement ramenées à une sécrétion de substances squelettogènes dans les parois protoplasmiques d'une assise de vacuoles. Suivant la forme des vacuoles et l'épaisseur de leurs cloisons, suivant la quantité de la substance squelettogène sécrétée et les endroits où elle se dépose, il doit se produire toute une série de formes squelettiques différentes, et c'est effectivement ce que nous voyons se réaliser pour les squelettes aux formes si riches des radiolaires. Ainsi, le fait autrefois si surprenant que de simples masses protoplasmiques, comme celles des rhizopodes continuellement déformés par la production des pseudopodes et le courant du protoplasma, sont cependant capables d'édifier d'élégants squelettes aux figures étonnamment régulières et compliquées, ce fait s'explique simplement par cette circonstance que le protoplasma des Radiolaires possède dans une certaine zone du corps une structure vacuolaire ou alvéolaire. Suivant la forme, la position, l'étendue de cette couche vacuolaire et de ses vacuoles, les coulées de substance squelettogène entre les vacuoles doivent être aussi extrêmement variées (fig. 267). Et sans doute aussi la structure du protoplasma, de même que la forme et la pression réciproque des diverses cellules, doit jouer dans la formation du squelette d'autres organismes un rôle analogue à celui de la structure vacuolaire du protoplasma chez beaucoup de Radiolaires.

d. — Mécanique de l'hérédité.

Il nous reste enfin à analyser brièvement le mécanisme de la transmission héréditaire. Les conditions les plus simples de l'hérédité se rencontrent chez les organismes unicellulaires les plus inférieurs, par exemple chez les amibes, où, à part une augmentation de la grosseur du corps, on ne constate encore aucun développement appréciable. Ici, la reproduction de l'organisme s'opérant simplement par la division de la cellule en deux moitiés, le processus de la transmission de toutes les propriétés de la cellule mère aux deux cellules filles se comprend sans autre difficulté. La substance vivante de la cellule mère, avec ses échanges caractéristiques et ses phénomènes vitaux particuliers, continue à vivre d'une façon indépendante dans les deux cellules filles : rien d'étonnant donc que les produits de la division, s'ils sont soumis aux mêmes conditions extérieures, possèdent exactement les mêmes propriétés que la cellule primitive. Mais ce cas très simple de l'hérédité nous fournit précisément de la manière la plus nette les circonstances essentielles du phénomène, et il nous montre que d'une façon générale tous les phénomènes vitaux se laissent embrasser et saisir avec plus de clarté, quand ils apparaissent sous leur forme élémentaire, c'est-à-dire dans la cellule la plus simple. Nous voyons ici que la transmission des caractères des parents aux descendants s'effectue par le transfert d'une

substance qui possède les caractères des parents. Or, pour que cette substance puisse posséder tous les caractères des parents, il faut que ce soit une cellule complète avec tous ses éléments essentiels. Les propriétés caractéristiques de la cellule mère sont l'expression de ses échanges matériels. Si donc la cellule mère lègue aux cellules filles ses caractères particuliers, elle doit en même temps leur transmettre tous ses processus d'échanges dans leur ensemble. Mais cela n'est possible que si une certaine quantité des éléments essentiels de la cellule, c'est-à-dire du protoplasma et du noyau, est transmise par la cellule mère aux cellules filles, car autrement les échanges ne pourraient se maintenir d'une façon durable chez la cellule fille et la mort devrait s'ensuire. Et effectivement, nous voyons non seulement chez les organismes unicellulaires, mais bien aussi partout dans la nature organique, de quelque côté que nous jetions nos regards, que la transmission héréditaire des parents aux descendants s'effectue sans exception par l'intermédiaire d'une cellule complète avec noyau et protoplasma.

Si par hérédité nous entendons la transmission des caractères spéciaux des parents aux descendants, et si les caractères spéciaux d'un organisme sont exclusivement l'expression de ses relations d'échanges avec le monde extérieur, la conclusion qui découle de là d'une manière inéluctable, c'est que dans l'hérédité la substance vivante doit être transmise avec les relations d'échanges qui lui sont propres. Or cela ne se peut que si toutes les parties essentielles de la chaîne des échanges sont transmises, aussi bien le protoplasma que la substance nucléaire, en d'autres termes : une cellule entière.

Si logique et si évidente que soit cette simple déduction, et bien qu'elle ait été aussi confirmée par les faits, elle n'a cependant, à proprement parler, jamais été exprimée avec clarté par la morphologie, qui est jusqu'ici à peu près la seule branche de la science où l'on se soit occupé du problème de l'hérédité. Comme nous l'avons vu, l'idée s'est plutôt répandue parmi les morphologistes, particulièrement à la suite des opinions émises par O. HERTWIG, STRASBURGER, WEISMANN, BOVERI, etc., que la transmission des caractères ancestraux aux enfants s'opère uniquement par la substance nucléaire de l'ovule ou du spermatozoïde, et on a considéré spécialement la nucléine du noyau comme la « substance héréditaire ». Il n'y a jusqu'ici, qu'un petit nombre de morphologistes, comme RAUBER, BERGH et HAACKE, qui se soient élevés contre cette conception. Mais comme notre analyse nous l'a déjà montré antérieurement (voir page 559), les raisons sur lesquelles se base cette opinion ne sauraient résister à une sérieuse critique. De plus, pour le physiologiste, cette conception a un caractère un peu trop exclusivement morphologique, car elle ne tient aucun compte de la condition la plus essentielle de la vie, l'échange des matières. L'idée d'une simple « substance héréditaire » qui serait localisée en quelque endroit dans la cellule et transmise par la reproduction, ne pourra

jamais satisfaire entièrement un esprit accoutumé aux raisonnements physiologiques. Une substance propre à transmettre les propriétés d'une cellule à ses descendants, doit avant tout être capable de vivre, c'est-à-dire doit posséder un échange de matières, et c'est ce qui n'est point possible sans une connexion avec les autres substances nécessaires pour cet échange, c'est-à-dire sans l'intégrité de *tous* les éléments essentiels de la cellule. Mais dès lors on n'a plus aucun droit à désigner un *seul* élément de la cellule comme le substratum particulièrement différencié de la transmission; le protoplasma de la cellule possède absolument la même importance que le noyau pour l'hérédité, et il nous faut toujours en revenir à ce fait que l'on ne connaît aucun cas, dans tout le monde des êtres vivants, où la transmission héréditaire ne s'effectue pas constamment par une cellule complète, avec noyau et protoplasma.

Ce qui détermine le caractère de chaque cellule, c'est l'échange de matières (Stoffwechsel) qui lui est propre. Pour que les qualités spéciales d'une cellule soient transmises par hérédité, il faut donc qu'il y ait transmission de cet échange matériel caractéristique, et cela ne peut se concevoir que si la substance nucléaire et le protoplasma sont, avec leurs rapports matériels, transférés aux cellules-filles. Cela s'applique à la reproduction sexuée des animaux supérieurs comme à la reproduction asexuée des organes unicellulaires; seulement dans la reproduction sexuée les échanges matériels des deux cellules, l'œuf et le spermatozoïde, sont, par le processus de la fécondation, fusionnés en une résultante unique: l'échange de matières des descendants qui dérivent de l'œuf fécondé et possèdent, par conséquent, les caractères des deux parents.

3. — Mécanisme des échanges d'énergie de la cellule.

Le troisième aspect, sous lequel se manifestent les modifications d'un corps, consiste, à côté des échanges de matières et des changements de forme, dans les échanges de l'énergie. Ces trois processus sont inséparables, et tout ce qui arrive dans le monde physique est exprimé par eux. Si l'un d'eux était connu jusque dans ses derniers détails, les deux autres seraient déterminés par cela même. Il en est à ce point de vue des corps vivants comme des corps bruts, car ces deux sortes de corps sont des systèmes matériels, et ils doivent obéir aux lois inéluctables de la matière.

a. — Circulation de l'énergie dans le monde organique.

Des échanges de l'énergie dans l'organisme vivant, nous ne connaissons, malheureusement jusqu'ici, que des fragments. Nous en voyons bien les degrés initiaux et terminaux; mais entre les deux se trouvent les voies compliquées que l'énergie parcourt dans son passage à travers la substance vivante, et de ces voies, il n'y a, jusqu'à présent, que de petits tronçons qui aient été découverts. Pourtant, il est clair que les

échanges de l'énergie doivent être dans les cas spéciaux aussi diversifiés que les échanges de matières et les changements de forme, et que chaque forme cellulaire est aussi caractérisée par des échanges d'énergie tout à fait spécifiques, de même qu'elle se distingue par des échanges de matières et des variations de forme qui lui sont propres. Cependant, nous sommes déjà en mesure d'esquisser à grands traits quelques faits fondamentaux de ces échanges d'énergie. La cellule végétale à chlorophylle est la forme de substance vivante qui, dans une certaine mesure, représente la base de toute la vie actuelle à la surface de la terre, en tant qu'elle constitue le laboratoire dans lequel les composés organiques nécessaires à la vie de tous les autres organismes sont fabriqués aux dépens des substances inorganiques; c'est donc sur les plantes vertes, à chlorophylle, que notre attention doit se porter, si nous voulons établir le cycle général de l'énergie dans la Nature vivante; c'est par elles, en effet, que se fait l'entrée de l'énergie dans le monde des êtres vivants.

La forme sous laquelle l'énergie pénètre dans la cellule végétale à chlorophylle est principalement l'énergie de la lumière solaire. Il n'entre presque point d'énergie chimique dans la plante; car les matières, aux dépens desquelles la plante édifie sa substance, c'est-à-dire l'acide carbonique, l'eau et les sels qui y sont dissous, ne contiennent sous cette forme presque point d'énergie chimique potentielle. Ce n'est que grâce à l'apport de lumière, et par l'intermédiaire de la chlorophylle, que ces composés sont dans les plantes vertes transformés en substances contenant de l'énergie chimique à l'état potentiel. Ainsi, c'est seulement lorsque l'acide carbonique et l'oxygène sont dédoublés que les affinités du carbone et de l'oxygène deviennent disponibles. Mais de l'énergie est consommée dans ce dédoublement, et la quantité d'énergie qui est nécessaire à cet effet est fournie uniquement par celle qui est introduite dans la plante par la lumière. On a donc pu dire : *Toute vie dérive directement de la lumière solaire*, et ainsi le culte si plein de poésie que les anciens peuples de l'Asie et de l'Amérique avaient pour la lumière et le soleil, offrirait jusqu'à un certain point un véritable fondement scientifique. Toutefois, en raisonnant froidement, nous sommes obligés d'ajouter encore une clause à la proposition précédente. Que les rayons du soleil représentent le mode d'énergie d'où dérive, en dernière instance, toute l'énergie du monde vivant, c'est là une conception qui, en admettant qu'on puisse l'exprimer sous cette forme générale, ne s'applique en tous cas, qu'aux conditions régnant actuellement à la surface du globe.

Mais reportons-nous au temps où la première substance vivante apparut à la surface de la terre : c'est alors indubitablement à l'énergie chimique que nous devons penser, comme étant la forme d'énergie qui, par la réunion des combinaisons vivantes les plus simples, pénétra tout d'abord dans la substance vivante en voie de formation. Sans doute

notre substance vivante, comme toute substance avec son énergie, a pour origine première le soleil, car notre globe terrestre n'est qu'une partie détachée de la masse solaire; mais c'est à peine si nous oserions considérer la lumière comme étant précisément cette forme d'énergie qui, sur la terre en train de se refroidir, détermina l'apparition de ces composés avec leurs potentiels énergétiques que nous nommons substance vivante.

Même de nos jours, ce n'est pas en réalité la lumière qui détermine directement le dédoublement de l'acide carbonique et la réunion des atomes de carbone, d'hydrogène et d'oxygène pour la formation du premier produit d'assimilation, l'amidon. Cette conception qui pourrait être éveillée par une manière de s'exprimer défectueuse, est absolument fautive. En réalité, c'est uniquement l'énergie chimique de certains composés des corps chlorophylliens, qui, dans les plantes vertes, opère la séparation des atomes de carbone de la molécule d'acide carbonique, et leur réunion avec les atomes d'hydrogène et d'oxygène, sous forme d'amidon. Mais la forme d'énergie des rayons lumineux ne peut jamais dédoubler l'acide carbonique, ni à plus forte raison, accoupler les atomes de carbone aux atomes d'hydrogène et d'oxygène en molécules d'amidon. L'énergie des rayons lumineux est seulement indispensable, en tant qu'elle représente cette forme d'énergie qui, dans certains composés des corps chlorophylliens, favorise la transposition des atomes, de manière que ceux-ci puissent entrer en relation chimique avec les atomes de l'acide carbonique, et qu'ainsi, l'acide carbonique soit dédoublé. L'énergie des rayons lumineux est donc d'abord transformée en énergie chimique, et l'énergie chimique des corps chlorophylliens est celle qui détermine le dédoublement de l'acide carbonique, et par là, provoque la série infinie des processus d'échange d'énergie qui caractérisent la vie, non seulement chez les plantes, mais aussi chez les animaux.

Le rôle de la lumière est analogue à celui de la chaleur qui, chez les végétaux comme chez les animaux, est indispensable à la vie et sert à renforcer les vibrations intra-moléculaires des atomes, de telle sorte que ceux-ci tendent à modifier leurs positions. Mais c'est toujours l'énergie chimique qui détermine ces transpositions des atomes. La plante doit donc aussi posséder déjà de l'énergie chimique dans ses corps chlorophylliens, et celle-ci est seulement renforcée par l'apport et la transformation de l'énergie lumineuse, de manière que ce premier dédoublement de la molécule d'acide carbonique, si important par ses conséquences, puisse s'accomplir. Là où il n'existe pas déjà de substance vivante avec son énergie chimique, l'apport de lumière ne peut non plus créer aucune vie. Ainsi, l'énergie chimique introduite un jour, à une époque immémoriale, dans le monde organique, par la formation de la première substance vivante, continue à agir encore actuellement dans tous les organismes sans avoir jamais subi d'interruption. Et

bien que ce ne soit jamais qu'une très faible quantité d'énergie chimique qui est transmise aux descendants par la cellule microscopique de l'œuf, c'est cependant cette minime quantité d'énergie qui sert de lien de continuité avec l'énergie chimique de la substance vivante d'où elle dérive, de même que la petite quantité de substance vivante est elle-même absolument indispensable pour la propagation des organismes.

Sans une quantité, si petite qu'elle soit, de substance vivante avec son énergie chimique, la vie ne pourrait être transférée d'un organisme à un autre, et si nous voulons comprendre les échanges d'énergie d'un organisme vivant actuellement sur la terre, nous ne devons jamais perdre de vue la petite quantité d'énergie chimique que chaque organisme a reçue de ses parents. Si petite qu'elle soit, c'est pourtant elle seule qui permet à la vie de se propager, elle qui, dans une certaine mesure par une action analogue à celle des ferments, donne l'impulsion aux échanges continuels de quantités d'énergie de plus en plus grandes, et qui, enfin, est la source de ce puissant déploiement de force que présente l'organisme adulte. C'est le capital initial, à l'aide duquel l'organisme en voie de développement commence à fonctionner, et qui est indispensable à son existence. En ce sens, nous pouvons dire : *Le mode d'énergie duquel dérivent en dernière analyse toutes les fonctions du monde organique, est l'énergie chimique. L'apport de lumière et de chaleur agit uniquement pour rendre l'énergie chimique disponible.*

Il est clair que cette proposition s'applique dans la même mesure au monde animal comme au monde végétal. Non seulement l'énergie chimique originelle, disponible chez les végétaux, fait face aux diverses dépenses occasionnées par le fonctionnement vital, mais encore elle s'accumule telle quelle en quantité prédominante dans les composés organiques du corps de la plante. Or ces composés organiques complexes fournissent à l'herbivore son alimentation, et la chair des herbivores sert à son tour d'aliment aux carnivores.

Ainsi donc, l'énergie passe dans le règne animal sous forme d'énergie chimique avec la nourriture végétale, et fournit le potentiel énergétique duquel dérive le fonctionnement du corps de l'animal qui diffère d'une manière si caractéristique de celui de la plante par son puissant déploiement de force. Effectivement, si nous faisons abstraction de la minime quantité de chaleur qui, venue du dehors, agit sur tous les organismes, nous voyons que l'énergie chimique introduite avec les aliments, représente l'unique source d'énergie du corps animal.

La preuve à l'appui de cette proposition a été fournie de la manière la plus satisfaisante par les recherches calorimétriques de ces derniers temps, en particulier par des travaux très précis de RUBNER (1). Si, en se basant sur les combustions calorimétriques, on exprime la quantité

(1) RUBNER : *Die Quelle der thierischen Wärme*. Dans : *Zeitschrift für Biologie*, vol. XII, 1894.

d'énergie chimique des aliments en unités de chaleur, on obtient autant de calories que le corps en fournirait si toute sa production d'énergie se manifestait exclusivement en dégagement de chaleur. Les différences entre la quantité de chaleur qui est fournie par la combustion des aliments jusqu'aux substances dépourvues d'énergie chimique, et la quantité de chaleur que l'animal produit à l'état de repos pour une égale quantité de nourriture, sont tellement faibles dans les minutieuses expériences de RUBNER, qu'elles entrent complètement dans la limite des erreurs de technique inévitables; et s'il était encore nécessaire à notre époque de démontrer que la loi de la conservation de l'énergie s'applique aussi à la nature vivante, la meilleure preuve en serait donnée par les nouvelles recherches calorimétriques de ce physiologiste.

Le dégagement de chaleur ou la production de travail mécanique par l'animal est la dernière étape de l'énergie à travers le monde organique. L'organisme animal ne livre pas à l'extérieur de l'énergie chimique qui serait ultérieurement disponible, sauf la quantité inhérente à l'ovule dans la reproduction. Toutes les substances qu'il élimine, comme eau, acide carbonique, etc., sont des composés qui, sous cette forme, ne possèdent plus aucune énergie chimique potentielle, et il n'est besoin que d'un nouvel apport de lumière dans la cellule végétale à chlorophylle pour que cette dernière puisse créer, aux dépens de ces substances, de l'énergie chimique disponible. Ainsi se trouve fermé le cercle des échanges d'énergie entre la matière vivante et la matière brute. La lumière rend l'énergie chimique disponible dans la cellule végétale. De cette énergie chimique, dérivent par une descendance complexe toutes les fonctions chimiques, mécaniques, thermiques des plantes. L'herbivore s'empare avec ses aliments de l'énergie chimique mise en réserve dans les composés organiques des plantes, et fournit à son tour au carnivore, avec les substances de son propre corps, la source indispensable d'énergie chimique, de laquelle dérive toute l'énergie thermique et mécanique, dans certains cas aussi lumineuse et électrique, que l'organisme animal abandonne à l'extérieur, sous forme de chaleur, de mouvement musculaire ou encore de lumière et d'électricité. Mais aux dépens des substances pauvres en énergie mécanique, l'acide carbonique et l'eau, éliminées par l'organisme animal, la cellule végétale crée de nouveau de l'énergie chimique, sous l'influence des rayons lumineux, et ainsi recommence la circulation éternelle de la matière.

b. — Principe des Échanges d'énergie chimique dans la cellule.

Pour si clair que nous apparaisse, dans ses grandes lignes, le tableau des échanges d'énergie des organismes, les détails n'en sont pas moins très obscurs. Cela ne tient pas seulement à l'insuffisance de nos connaissances relatives aux échanges de matières dans la substance vivante, mais aussi en grande partie au peu de développement qu'a pris

jusqu'à présent la théorie générale de l'énergie en physique et en chimie. Des processus que nous connaissons parfaitement jusque dans leurs plus petits détails, quand il s'agit du côté matériel de leurs manifestations, sont encore fréquemment entourés d'obscurité en ce qui concerne leurs échanges d'énergie.

Ainsi, par exemple, pour la production de travail que nous observons dans beaucoup de cas, à la suite de transformations chimiques, nous ignorons encore absolument si l'énergie mécanique, ainsi mise en liberté, dérive directement de l'énergie chimique ou n'apparaît seulement qu'après avoir passé par d'autres formes d'énergie, telles que chaleur, électricité, etc. En somme la transformation directe de l'énergie chimique en énergie mécanique n'a presque jamais été étudiée jusqu'à présent, si précises et si approfondies qu'aient été les recherches entreprises sur la transformation de ce mode d'énergie en chaleur et électricité.

Cette circonstance fait même qu'on a été souvent conduit à se figurer que l'énergie chimique ne peut jamais se transformer directement en énergie mécanique, mais bien seulement grâce à un intermédiaire, la chaleur par exemple, conception qui est dépourvue de tout fondement. A cela vient s'ajouter, pour augmenter encore les difficultés, que les notions rattachées aux différentes formes d'énergie ne sont pas absolument fixées, de sorte, par exemple, que les expressions : énergie moléculaire, énergie mécanique, etc., sont employées dans des acceptions très différentes, ce qui tient à l'obscurité qui enveloppe encore les rapports existant entre les diverses formes d'énergie. Et cependant il nous faut admettre que de tels rapports existent et qu'ils témoignent même d'une parenté très étroite. Il résulte de là forcément que l'énergétique de la matière vivante représente pour le moment encore un des domaines les plus obscurs de la physiologie. Ce que nous en savons jusqu'ici ne consiste qu'en faits épars et sans lien.

Comme fait général et bien établi, nous avons tout d'abord à considérer que tout le travail fourni par l'organisme dérive en dernière analyse de l'énergie chimique. Ce n'est pas à dire cependant que tout travail, au moment de sa production, dérive *immédiatement* de l'énergie chimique. Il y a de nombreuses actions mécaniques qui ne proviennent de l'énergie chimique que par des voies détournées. Pour le règne végétal ce fait a été particulièrement mis en lumière par PFEFFER (1) dans ces derniers temps. Ainsi, par exemple, il arrive très fréquemment que, dans les échanges de matières, l'énergie chimique passe tout d'abord à l'état d'énergie mécanique potentielle et s'accumule comme force de tension, pour être ensuite transformée à un moment donné en énergie cinétique, en travail mécanique. Nous en avons des exemples dans les fruits et les graines de certaines plantes qui sont projetées

(1) W. PFEFFER : *Studien zur Energetik der Pflanzen*. Dans : *Abhandlungen der mathem.-phys. Classe der königl. sächsischen Gesellschaft der Wissenschaften*, vol. XVIII. Leipzig, 1892.

par l'éclatement de leur enveloppe. Ici l'énergie chimique de l'accroissement est d'abord accumulée sous forme de force mécanique de tension, puis celle-ci, à la suite d'un simple contact du fruit avec un corps étranger, passe à l'état de force vive; le fruit éclate et lance avec une grande force les graines qu'il renferme. On rencontre fréquemment, tant dans le règne animal que dans le règne végétal, des cas analogues d'une production de travail dérivant par voie indirecte de l'énergie chimique. Mais toutefois la plupart des manifestations fonctionnelles de l'organisme dérivent immédiatement de la transformation de l'énergie chimique.

Les manifestations fonctionnelles les plus importantes par lesquelles se traduit la production d'énergie de la cellule, apparaissent sous forme d'énergie mécanique et de dégagement de chaleur. La production de lumière et d'électricité est beaucoup plus limitée. Or la masse principale de toutes ces formes d'énergie dérive, autant que nous le sachions jusqu'à présent, directement d'une transformation de l'énergie chimique, quoique aussi les transformations spéciales qui y sont impliquées demeurent, pour le moment encore, absolument inconnues. Si nous voulons nous faire une idée du jeu de l'énergie dans la cellule, nous devons tout d'abord nous rappeler la loi fondamentale qui régit les échanges énergétiques dans les transformations chimiques, et que nous trouvons exprimée dans la proposition suivante : si, dans un processus chimique, les affinités liées l'emportent sur les affinités séparées, de l'énergie devient disponible pour les activités fonctionnelles; dans le cas contraire, le processus s'accomplit avec consommation d'énergie (voir page 243). Ce n'est qu'en ayant toujours ce fait présent à l'esprit que nous pouvons espérer approfondir peu à peu le mécanisme des échanges de l'énergie dans les organismes.

Le principe fondamental général sur lequel reposent les échanges organiques de l'énergie, en quelque sorte l'idée de ce principe, découle déjà très clairement des phénomènes que nous connaissons relativement aux échanges de matières de la substance vivante. Nous avons dans la substance vivante certains composés possédant de fortes affinités chimiques. De plus, de nouvelles affinités chimiques sont continuellement introduites dans la matière vivante avec les aliments et l'oxygène. Nous savons en outre que les substances simples ainsi introduites sont employées à la construction de composés complexes, et même extraordinairement complexes, que nous avons désignés sous le nom d'albumines vivantes ou biogènes. De la sorte, l'énergie chimique qui est introduite dans la substance vivante passe, sous forme d'énergie potentielle, dans ces combinaisons complexes et contribue à en relâcher la texture. Ainsi nous savons par exemple que, par l'introduction de l'oxygène, la molécule de biogène acquiert une constitution extraordinairement instable, c'est-à-dire que sa chaleur intra-moléculaire devient très grande.

Par suite, la molécule de biogène a une forte tendance à se décomposer, et elle fait explosion en partie déjà spontanément, en partie sous l'influence des plus faibles excitations extérieures. Cette décomposition repose sur une transposition des atomes consistant en ce que, dans le système des divers groupes atomiques de la grande molécule de biogène, de même que dans tout corps explosible, les affinités se lient plus fortement qu'elles ne l'étaient auparavant dans la molécule instable. La somme de tous les processus de désassimilation pris en bloc devra donc être accompagnée d'une notable production d'énergie.

Enfin, nous savons que les composés provenant de cette destruction des biogènes, lorsqu'ils abandonnent l'économie, comme l'acide carbonique, l'eau, etc., ne contiennent plus qu'une quantité insignifiante d'énergie chimique potentielle, tandis que les composés restant dans le corps, les résidus de biogènes, possèdent encore de l'affinité chimique pour les substances alimentaires et l'oxygène, ce qui leur permet de les fixer. La quantité d'énergie rendue par là disponible est de nouveau employée à redonner une texture lâche à la molécule de biogène, et ainsi se trouve ici fermée la chaîne des échanges de l'énergie dans la substance vivante.

Le principe qui leur sert de base apparaît de la sorte clairement : c'est un continuel emmagasinement d'énergie chimique potentielle et un passage incessant de cette dernière en d'autres formes d'énergie ; la source de l'énergie chimique est dans les aliments et l'oxygène, le capital de mise en train dans l'énergie chimique que toute parcelle de substance vivante a reçue de ses ancêtres ; et les manifestations énergétiques de la matière vivante en sont le résultat.

Les phénomènes énergétiques qui apparaissent dans la substance vivante sous l'influence des excitants, sont aisément compréhensibles dans leurs traits essentiels, si l'on prend pour base ces phénomènes mêmes. C'est dans les cas où nous avons affaire à une excitation désassimilatrice que les choses se passent le plus simplement. Comme nous l'avons vu à un autre endroit, il ne s'agit là que d'un renforcement de phénomènes vitaux s'accomplissant déjà spontanément. L'énergie potentielle qui est accumulée dans la molécule instable des biogènes, se transforme déjà spontanément, dans une certaine mesure, en énergie actuelle, c'est-à-dire que dans la décomposition explosive de cette molécule, les atomes modifient leur position respective et se lient entre eux par de plus fortes affinités. Que certains excitants, par les ébranlements qu'ils produisent, renforcent les mouvements intra-moléculaires des atomes dans la molécule de biogène et accentuent de la sorte la tendance de cette dernière à la décomposition, c'est ce qui se comprend facilement, et le renforcement des processus vitaux qui en résulte n'a besoin d'aucune autre explication.

De même les cas où il s'agit d'une paralysie de la désassimilation sous l'influence des excitants, n'ont guère besoin d'un plus ample examen,

car toutes les excitations qui atténuent le mouvement intra-moléculaire des atomes dans la molécule de biogène ou qui entravent, d'une façon quelconque, la transposition ou la réunion de certains atomes, comme par exemple le froid ou les narcotiques, doivent aussi, cela va de soi, diminuer l'intensité des processus vitaux normaux de la cellule.

Mais toutes les manifestations vitales de la substance vivante ne sont pas liées à la phase de désassimilation des échanges. Maints phénomènes vitaux importants coïncident précisément avec la construction assimilatrice des biogènes. Ainsi, les excitants qui stimulent la phase assimilatrice de la nutrition, comme l'augmentation dans l'apport de nourriture, etc., renforcent les phénomènes de même nature, en favorisant la formation de nouvelles masses de biogènes, et inversement les excitants qui paralysent l'assimilation exercent une action contraire. Précisément, les phénomènes qui se rattachent à la phase d'assimilation des échanges et qui sont renforcés par les excitants stimulant l'assimilation, méritent qu'on s'y intéresse à l'avenir d'une façon toute particulière, après avoir été pendant si longtemps négligés pour les processus beaucoup plus frappants liés à la désassimilation.

Cette conception de l'action des excitants n'implique pas toutefois que la modification du jeu de l'énergie qui se manifeste, à la suite d'une excitation, par certains phénomènes, dérive toujours directement et uniquement de l'excitation ou de la paralysie de tel ou tel membre de la chaîne des échanges. Ainsi, par exemple, d'après notre manière de voir, la destruction explosive de la molécule de biogène est toujours suivie immédiatement de la recombinaison des affinités devenues libres dans le résidu du biogène, c'est-à-dire de la régénération de la molécule. Nous devons donc prendre garde que, dans certaines circonstances, le résultat de l'excitation ne renferme pas seulement la quantité d'énergie mise en liberté par la décomposition des combinaisons complexes, mais aussi les quantités d'énergie qui deviennent actuelles dans les processus immédiatement consécutifs à cette décomposition, et il en va de même des autres cas d'excitation.

Les rouages de l'énergie dans la cellule présentent, dans toutes leurs parties, un enchaînement extraordinairement étroit. Cela découle nécessairement des faits précédemment exposés sur les échanges de matières. Il doit donc y avoir évidemment des difficultés considérables à poursuivre jusque dans leurs détails les fines transformations de l'énergie qui accompagnent une manifestation vitale quelconque, soit spontanée, soit consécutive à une excitation, et il est pour le moment absolument impossible, vu le peu de données que nous possédons jusqu'ici sur ce sujet, d'établir avec quelque certitude l'énergétique de la cellule, même pour ses manifestations vitales les plus évidentes, comme sa production de lumière, sa production d'électricité, son déploiement d'énergie mécanique dans les différentes formes de mouvement. Une analyse plus pénétrante des processus si intéressants des

échanges d'énergie qui se déroulent dans les diverses manifestations vitales internes et externes de la cellule, est donc réservée à l'avenir comme un des problèmes les plus attrayants de la physiologie.

c. — *La Source de la Force musculaire.*

S'il est vrai que jusqu'ici il n'a été fait que peu de recherches sur le mécanisme du jeu de l'Énergie considéré en général dans la substance vivante, cependant cette remarque ne s'applique pas à un des domaines de la physiologie concernant certains phénomènes de transformation de forces. Il s'agit des *mouvements de contraction et d'expansion*. La sagacité des physiologistes s'est surtout exercée sur la mécanique de la contraction musculaire qui se manifeste par un déploiement d'énergie extrêmement remarquable et d'une puissance vraiment étonnante, et le nombre des théories qui ont été proposées sur le mécanisme du mouvement musculaire n'est guère moins grand que celui des chercheurs qui se sont occupés de ce problème. C'est une partie intéressante de l'histoire du développement de la pensée humaine qui se refléchit dans ces théories, depuis l'époque de GALIEN jusqu'à nos jours, et l'on éprouve un véritable plaisir à suivre ces théories depuis leurs naîfs commencements. Si l'on s'intéresse à ce chapitre de la physiologie, on trouvera résumées dans HALLER (1) les anciennes théories, depuis l'époque la plus reculée jusqu'au siècle précédent. Les nouvelles théories de la contraction musculaire ont été indiquées dans leurs points essentiels par HERMANN (2) dans son *Manuel de physiologie*, et les conceptions les plus récentes, autant qu'elles présentent quelque intérêt, ont été réunies et soumises à la critique dans un travail tout nouvellement paru, qui aborde les anciens problèmes en s'appuyant sur la physiologie cellulaire comparée (3).

Le travail musculaire est sans aucun doute, pour tout le monde organique, le processus vital dans lequel se produit, dans le temps le plus court, la plus grande transformation d'énergie. Les quantités d'énergie qui sont mises en liberté dans l'activité musculaire, atteignent comme on sait des valeurs tout à fait surprenantes. La question se pose donc tout d'abord de savoir aux dépens de quels potentiels énergétiques introduits dans l'économie se forment les quantités d'énergie dégagées par la contraction musculaire, en d'autres termes où se trouve la source de la force musculaire.

Ce ne peut être évidemment que dans l'énergie chimique potentielle, car c'est exclusivement dans l'énergie chimique que l'organisme animal puise son activité. Mais il s'agit de savoir quelle est parmi les substances nutritives introduites dans l'économie, celle qui par ses transformations

(1) HALLER : *Elementa physiologie corporis humani*. Tomus IV. Lausanne, 1763.

(2) HERMANN : *Handbuch der Physiologie*. Vol. I. Leipzig, 1879.

(3) VERWORN : *Die Bewegung der lebendigen Substanz. Eine vergleichend-physiologische Untersuchung der Contractionserscheinungen*. Iéna, 1892.

fournit l'énergie chimique nécessaire à l'activité musculaire. Sont-ce les corps albuminoïdes, ou bien les hydrates de carbone et les graisses dont les transformations dans l'organisme représentent la source de la force musculaire?

Cette question a été l'objet de vives controverses, et dans ces derniers temps la lutte s'est de nouveau rallumée. La première théorie en date est celle de LIEBIG (1) qui exprimait clairement que l'albumine étant la partie constituante principale du muscle, devait être aussi la source de l'activité musculaire; elle fut combattue déjà durant la vie de son auteur, et pendant une dizaine d'années on crut avoir trouvé la véritable solution du problème. Il est assez intéressant de voir par quelle argumentation on est parvenu à la conception qui a prévalu jusque dans ces derniers temps. On a fait le raisonnement suivant. Si la source de la force musculaire est dans la destruction des albuminoïdes, celle-ci doit alors s'accroître avec l'augmentation de l'activité du muscle. »

Or, comme on croyait posséder dans l'excrétion de l'azote par l'urine une mesure absolue permettant d'évaluer l'étendue de la destruction de l'albumine dans le corps, la question parut devoir être tranchée par la comparaison de la teneur en azote de l'urine à l'état de repos et après un travail musculaire forcé. Si l'excrétion de l'azote était notablement accrue par le travail, cela ne pouvait provenir que d'une augmentation de la destruction de l'albumine; si elle restait la même, la source de la force musculaire ne devait pas être cherchée dans l'albumine, mais bien dans les matériaux alimentaires non azotés. Le problème était ainsi posé de la manière la plus nette, et la solution ne devait guère se faire attendre. FICK et WISLIGENUS (2) sur eux-mêmes, VOIT (3) sur des chiens, montrèrent que l'excrétion de l'azote dans l'urine n'était pas augmentée d'une manière notable par les plus grands efforts musculaires.

La question parut alors résolue de la manière la plus exacte. On conclut que la décomposition de l'albumine ne pouvait être la source exclusive de la force musculaire. Parmi les substances nutritives non azotées, ce sont surtout les hydrates de carbone et accessoirement aussi les graisses qui viennent en considération, et on sait effectivement qu'à la suite d'un travail exagéré, la réserve de glycogène disparaît du muscle pour se reconstituer ensuite par le repos. *En s'appuyant sur cette argumentation en apparence inattaquable, on admet en général que la source de la force musculaire se trouve principalement dans la décomposition des hydrates de carbone.*

(1) LIEBIG : *Chemische Briefe*. 1857. — Du même : *Ueber Gährung, über Quelle der Muskelkraft und Ernährung*. Leipzig et Heidelberg, 1870.

(2) FICK et WISLIGENUS : *Ueber die Entstehung der Muskelkraft*. Dans : *Vierteljahrsschrift der Züricher naturforschenden Gesellschaft*, vol. X, 1865.

(3) VOIT : *Ueber die Entwicklung der Lehre der Quelle der Muskelkraft und einiger Theile der Ernährung seit 25 Jahren*. Dans : *Zeitschrift für Biologie*, vol. VI, 1870. — Du même : *Physiologie des allgemeinen Stoffwechsels und der Ernährung*. Dans : *Hermann's Handb. d. Phys.*, vol. VI, 1881.

Mais cette conception que dans le travail forcé de la cellule musculaire l'albumine ne serait pas intéressée en première ligne, devait paraître tout à fait paradoxale à quiconque était un peu familiarisé avec les propriétés générales de la substance vivante. L'albumine est le corps à la formation et à la destruction duquel la vie est inséparablement liée, et il devait sembler surprenant qu'à la suite d'une activité vitale renforcée, telle que la représente un travail musculaire intense, la transformation de l'albumine fût la même qu'au repos. Aussi PFLÜGER ne put-il jamais se résoudre à adopter cette opinion. Dans une série de remarquables travaux étayés sur des expériences inattaquables, il s'éleva récemment contre les idées généralement admises jusqu'ici, et entreprit une campagne pour tâcher de faire prévaloir que la destruction de l'albumine est la source principale de la force musculaire.

Le fait que les chiens peuvent se maintenir en vie avec une nourriture exclusive de viande était déjà connu de VOIT. PFLÜGER (1) nourrit donc un chien pendant plusieurs mois exclusivement avec de la viande maigre, débarrassée le plus possible de sa graisse, et lui fit accomplir chaque jour et pendant plusieurs semaines un travail très pénible. Malgré cela, l'animal conserva constamment « une force tout à fait extraordinaire et une élasticité parfaite de tous les mouvements ».

Comme les minimes traces d'hydrates de carbone et de graisses contenues dans la viande ne pouvaient absolument pas entrer en ligne de compte dans l'alimentation, *il était démontré que toute l'énergie produite dans le travail accompli par l'animal dérivait de la transformation de l'albumine*. Mais pour rechercher si l'albumine, en l'absence des hydrates de carbone et des graisses dans la nourriture, ne servirait point peut-être d'aliment de remplacement pour la production du travail musculaire, PFLÜGER (2) institua une série d'expériences avec une nourriture mixte, et il arriva à cet important résultat, que pour une alimentation mixte d'albumine, d'hydrates de carbone et de graisse, les quantités d'hydrates de carbone et de graisses qui sont détruites dans les échanges, dépendent uniquement de la quantité plus ou moins grande d'albumine fournie. « En général, la quantité d'hydrates de carbone et de graisse qui se détruit est d'autant plus petite que la quantité d'albumine offerte est plus considérable. » Les hydrates de carbone et les graisses qui ne sont pas détruits se transforment en graisse et s'accablent dans l'organisme sous forme de réserves, tandis que l'albumine, comme on sait, quelle qu'en soit la quantité introduite dans l'économie, se décompose totalement jusqu'à un reste insignifiant. On peut donc dire : « *Le besoin d'aliments est satisfait en première ligne par l'albumine. L'albumine est « l'aliment primordial » ; les hydrates de carbone et les graisses ne représentent que des « aliments de remplacement », en l'absence de l'albumine.* »

(1) PFLÜGER : *Die Quelle der Muskelkraft. Vorläufiger Abriss*. Dans : Pflüg. Arch., vol. L, 1891.

(2) PFLÜGER : *Ueber Fleisch- und Fettmästung*. Dans : Pflüger's Archiv, vol. LII, 1892.

S'il est établi par là sans aucun doute que le travail musculaire dérive en première ligne de la décomposition de l'albumine, on doit éprouver tout d'abord quelque surprise en face de ce fait tout aussi incontestable que l'excrétion de l'azote à la suite d'un travail musculaire exagéré ne paraît pas s'élever dans une mesure correspondante. Sous ce rapport, une autre expérience de PFLÜGER mérite l'attention. PFLÜGER trouva que pour une alimentation exclusive d'albumine donnée en égale quantité pendant le repos et pendant le travail, l'excrétion de l'azote n'était augmentée que d'une manière insignifiante par l'activité musculaire, et dans certaines circonstances point du tout. Et cependant, tout le travail produit devait dériver exclusivement de la destruction de l'albumine, puisqu'il n'avait été donné ni hydrates de carbone, ni graisses. Ce phénomène remarquable se comprendrait sans plus de façon par un excès d'albumine alimentaire, si nous réfléchissons que déjà à l'état de repos *toute* l'albumine introduite dans le corps est consommée. Si donc, comme nous l'avons vu, l'énergie du travail musculaire doit néanmoins dériver de l'albumine détruite, on pourrait en conclure que l'albumine qui est consommée dans l'état d'activité aurait été économisée en d'autres points, et cela serait d'autant plus compréhensible que nous savons que toute l'albumine ingérée au delà d'une certaine limite représente en quelque sorte une consommation de luxe, et est utilisée à chaque instant au fur et à mesure des besoins. Mais lorsque nous voyons que même chez un chien à l'état de jeûne, et travaillant à faire tourner une roue, l'excrétion de l'azote n'est que peu ou point augmentée, ainsi que l'a montré VOIT (1), nous ne pouvons plus tirer cette conclusion et l'explication ci-dessus devient insuffisante.

Il ne nous reste plus alors qu'une possibilité à envisager, possibilité que PFLÜGER n'a fait qu'effleurer : c'est l'hypothèse que pendant le travail, la consommation de l'albumine se produise dans le muscle sans que l'azote qui en dérive apparaisse dans l'urine.

En fait, cette hypothèse, à laquelle nous sommes poussés par les résultats expérimentaux, bien qu'elle soit en contradiction directe avec un des vieux dogmes de la physiologie, n'est pas tout à fait aussi paradoxale qu'elle le paraît au premier abord. Ce dogme, qui n'a pas peu contribué à enrayer les progrès de la connaissance des processus vitaux, et qui ne put prendre naissance que parce qu'on se préoccupa exclusivement jusqu'ici des phénomènes vitaux présentés par les animaux supérieurs, ce dogme est formulé dans cette proposition, que l'excrétion de l'azote dans l'urine donne la mesure exacte de la destruction de l'albumine dans l'économie. Mais une telle supposition, du moins sous cette forme, *manque absolument de toute base* (voir page 199). Sans doute nous sommes bien autorisés à dire que l'azote excrété dans l'urine dérive de la décomposition de l'albumine; mais nous n'avons pas le moindre

(1) VOIT : *Untersuchungen über den Einfluss des Kochsalzes, des Kaffees und der Muskelbewegungen auf den Stoffwechsel*. Munich, 1860. Aussi dans : *Zeitschrift für Biologie*, vol. II, 1866.

droit à affirmer inversement que tout l'azote de l'albumine consommée dans l'organisme apparaît dans l'urine; car le fait que toute l'albumine alimentaire ingérée au delà d'une certaine proportion se transforme en certains groupes atomiques dont l'azote est éliminé par les reins, ne permet aucune généralisation et surtout ne nous autorise pas à transporter la même notion à la destruction de l'*albumine organisée, du biogène*.

Comme nous le savons, il se forme dans la décomposition de la molécule de biogène des groupes atomiques azotés et non azotés. Ces derniers, comme acide carbonique, eau, acide lactique, abandonnent bientôt l'organisme. Mais rien ne nous force à admettre qu'il en soit aussi de même pour tous les groupes atomiques azotés. Nous pouvons nous représenter que la partie azotée du biogène qui demeure en reste lors de la décomposition de la molécule albuminoïde après le départ de l'acide carbonique, de l'eau, etc., régénère, dans certaines circonstances, une molécule de biogène complète aux dépens des substances alimentaires et de l'oxygène ou, dans l'état de jeûne, aux dépens des matières de réserve. Nous aurions alors une décomposition des biogènes n'amenant aucune excrétion d'azote dans l'urine. *Or, il n'y a pas un seul fait empêchant d'admettre que dans l'activité musculaire la molécule de biogène se détruit et qu'en général, son résidu azoté régénère constamment aux dépens des aliments les groupes atomiques non azotés disparus. Une telle épargne d'une substance d'aussi grand prix que l'azote serait au contraire tout à fait en rapport avec l'économie organique.*

Cette hypothèse, qui nous apparaît ici comme une simple possibilité suggérée par l'observation des phénomènes, acquiert, lorsqu'on l'envisage de plus près, une très grande vraisemblance.

Et d'abord, elle s'accorde parfaitement avec nos conceptions de physiologie générale sur la nature du processus vital, et est conforme aux idées que nous devons nous faire des phénomènes présentés par la substance vivante, en nous basant sur d'innombrables observations. Comme nous le savons, les corps albuminoïdes ne forment pas seulement la masse principale des substances dont se compose la matière vivante, mais ce sont aussi les seuls, parmi les composés organiques, dont la transformation puisse entretenir d'une manière durable l'ensemble des activités vitales de l'organisme. A cela s'ajoute, ainsi que nous l'avons vu antérieurement, que toutes les autres substances qui se trouvent encore dans la cellule, ou bien servent à la construction des corps albuminoïdes et des biogènes, ou bien naissent de la transformation de ces derniers. Il ne peut donc subsister aucun doute que la vie ne soit liée, de la manière la plus étroite, à la construction et à la destruction de certains corps albuminoïdes très complexes que nous avons déjà, pour ce motif, désignés sous le terme de biogènes. Ceci admis, il serait vraiment bien paradoxal qu'un renforcement du processus vital, et un renforcement aussi considérable que celui qui se manifeste dans une

activité musculaire intense, ne s'accompagnât pas nécessairement aussi d'un renforcement de la transformation des biogènes dans l'organisme. C'est pourquoi LIEBIG, l'ancien maître de la chimie physiologique, crut devoir, jusqu'à la fin de sa vie, défendre infatigablement cette opinion, que les corps albuminoïdes qui forment la plus grande partie des matières organiques du muscle, qui jouent le rôle principal dans tout processus vital, représentent aussi les substances dont la décomposition est la source de la force musculaire; et c'est pour ce motif aussi que PFLÜGER, un des esprits les plus larges parmi les physiologistes, s'élève de nouveau contre l'idée que l'activité musculaire pourrait se produire sans une décomposition des albuminoïdes.

Mais si la décomposition des biogènes est accrue par le travail musculaire et si, malgré cela, il n'est pas excrété davantage d'azote qu'à l'état de repos, il ne nous reste plus qu'à admettre que le résidu azoté des biogènes se régénère de nouveau en molécules complètes. En fait, sans cette régénération des molécules de biogène, on ne saurait comprendre les phénomènes les plus élémentaires et les plus généraux de la vie. Comment, par exemple, les phénomènes de l'accroissement, le fait qu'une substance vivante ne se forme jamais qu'aux dépens d'une autre substance vivante, pourrait-il se comprendre autrement que par la faculté que possède la molécule de biogène d'attirer peu à peu à elle certains atomes et groupes atomiques pour s'accroître en une molécule polymère. Dans cette polymérisation de la molécule de biogène, un nouvel anneau ne peut s'ajouter à la chaîne polymère que par une intercalation successive de chacun de ses groupes atomiques, car les anneaux de la chaîne ne doivent pas être formés d'avance et se tenir tout prêts à être utilisés. En outre, toute régénération repose sur le même principe, comme toute néoformation. De même, le fait du complet rétablissement de l'irritabilité après une extrême fatigue, et maint autre phénomène élémentaire de la matière vivante, supposent, sans réserve, la faculté de régénération de la molécule de biogène.

Mais ce qui est particulièrement important, c'est que l'hypothèse que nous venons de développer concilie les deux théories adverses sur l'origine de la force musculaire. Les albuminoïdes, comme aussi les hydrates de carbone de la nourriture peuvent, d'après cette manière de voir, servir à la contraction musculaire. Si le pivot de l'activité musculaire est dans la décomposition et la reconstitution de la molécule de biogène, et si, dans cette décomposition, ce ne sont que les groupes atomiques dépourvus d'azote qui abandonnent la molécule, on comprend facilement que, dans la régénération, il ne soit employé que des groupes atomiques non azotés, et les faits prouvent que les albuminoïdes, comme les hydrates de carbone, peuvent concourir à ce but bien que, comme l'a montré PFLÜGER, pour un régime mixte et suffisamment riche en albuminoïdes, l'albumine ait la préférence. Ainsi ce fait indiscutable que dans le travail musculaire les aliments albuminoïdes peuvent être,

jusqu'à un certain point, remplacés par les hydrates de carbone, est aisément compréhensible, et on est tout aussi autorisé à dire : les hydrates de carbone sont la source de la force musculaire, qu'à soutenir que les matières albuminoïdes servent à cet usage. Les deux sortes de substances peuvent jouer le même rôle, mais uniquement parce qu'elles fournissent au résidu du biogène les groupes atomiques nécessaires à sa régénération. *Le processus vital du muscle réside toujours dans les échanges des biogènes, et il demeure le même, qu'il tire ses matériaux de l'albumine ou des hydrates de carbone et des graisses alimentaires.*

La conception que nous discutons ici, d'après laquelle le déploiement d'énergie dans la contraction musculaire dérive de la décomposition et de la reconstitution des biogènes du muscle, présente le plus haut degré de vraisemblance que peut avoir une explication scientifique. Elle découle des données de la physiologie générale, est capable d'expliquer tous les phénomènes qui s'y rapportent, et ne se trouve en contradiction avec aucun fait.

C'est ce qui apparaîtra nettement, si nous envisageons d'un peu plus près le problème du mécanisme spécial des échanges d'énergie dans le mouvement des substances contractiles.

d. — *Théorie des Mouvements de contraction et d'expansion.*

Sans entrer dans le détail des théories presque innombrables qui ont été proposées pour expliquer le mécanisme de la contraction musculaire, nous pouvons parmi les opinions qui ont cours actuellement distinguer deux groupes essentiellement différents. Que la force musculaire ait sa source dans l'énergie chimique, là-dessus tout le monde est d'accord, et les idées que nous nous formons du processus vital ne peuvent nous laisser aucun doute sur ce point. Mais tandis que dans l'opinion de quelques physiologistes, l'énergie mécanique du travail musculaire dérive directement de l'énergie chimique, d'après d'autres, l'énergie chimique passerait d'abord à l'état de chaleur dans la contraction avant de se transformer en énergie mécanique. La première opinion est défendue par PFLÜGER (1), FICK (2) et d'autres (3), la seconde particulièrement par ENGELMANN (4). Une théorie du philosophe de Göttingen, ELIAS MÜLLER (5), pour qui l'énergie mécanique de la contraction musculaire dériverait de l'énergie chimique, en passant d'abord

(1) PFLÜGER : *Ueber die physiologische Verbrennung in den lebendigen Organismen*. Dans : Pflüger's Archiv, vol. X, 1873.

(2) FICK : *Mechanische Arbeit und Wärmeentwicklung bei der Muskelthätigkeit*. Dans : Internationale wissenschaftliche Bibliothek, vol. LI. Leipzig, 1881. — Du même : *Einige Bemerkungen zu Engelmann's Abhandlung über den Ursprung der Muskelkraft*. Dans : Pflüg. Arch., vol. LIII, 1893.

(3) VERWORN : *Die Bewegung der lebendigen Substanz. Eine vergleichend-physiologische Untersuchung der Contractionserscheinungen*. Iéna, 1892.

(4) ENGELMANN : *Ueber den Ursprung der Muskelkraft*. Leipzig, 1893.

(5) G. E. MÜLLER : *Theorie der Muskelcontraction*. 1^{re} partie. Leipzig, 1891.

sous la forme de chaleur puis de pyroélectricité, ne repose pas encore sur une base parfaite.

Nous pouvons prendre comme point de départ de notre étude, la théorie thermodynamique d'ENGELMANN. ENGELMANN voit dans la circonstance suivante une difficulté à faire dériver directement le travail musculaire de l'énergie chimique. Si l'on calcule quelle est la quantité de substance nécessaire pour le travail du muscle dans une contraction, d'après la quantité d'énergie produite par le muscle, en admettant que celle-ci soit fournie par la combustion des hydrates de carbone (et que la chaleur de combustion soit de 4.000 calories par gramme d'hydrate de carbone), on trouve que cette quantité de substance est extraordinairement minime par rapport à la masse du muscle. ENGELMANN trouve qu'il ne peut entrer en ligne de compte qu'environ un quatre millièmième de la masse totale comme source de l'énergie fournie par une contraction. Etant donnée d'autre part la teneur élevée en eau du muscle, qu'il estime à environ 70-80 0/0, il considère comme incompréhensible, qu'une masse passive si considérable puisse être mise en mouvement par l'action directe et localisée de l'énergie chimique développée par une si minime quantité de substance active. Pour lui ce phénomène n'est possible que si l'énergie chimique est d'abord transformée en chaleur, laquelle peut se répandre partout et qui par conséquent n'est pas limitée dans ses effets à son lieu de production.

La transformation d'une partie de la chaleur en énergie mécanique aurait lieu, d'après les idées d'ENGELMANN, par un raccourcissement de certains éléments susceptibles de se gonfler sous l'influence de leur échauffement. Il appuie sa manière de voir d'une part, sur le fait que toutes les substances à double réfraction positive suivant un axe, lorsqu'elles ont la propriété de se gonfler, se raccourcissent lors de leur gonflement dans la direction de l'axe optique, et d'autre part sur cette circonstance, que tous les corps dilatables se renflent plus fortement sous l'action de la chaleur. Or, d'après les recherches d'ENGELMANN, le muscle présente dans la substance anisotrope des éléments à double réfraction positive suivant un axe, et, comme l'a montré également le même observateur, au moment de la contraction une substance liquide passe de la couche isotrope à consistance fluide du segment musculaire dans la masse plus consistante de la couche anisotrope, de telle sorte que celle-ci augmente de volume. ENGELMANN suppose donc que les éléments de la substance musculaire anisotrope qu'il désigne sous le nom « d'inotagmes », gonflent et se raccourcissent au moment de l'excitation du muscle, sous l'influence de la chaleur provenant de l'énergie chimique, ce qui se traduit par la contraction du muscle.

ENGELMANN cherche à rendre son hypothèse plus saisissante au moyen d'une expérience dans laquelle la contraction musculaire est imitée, suivant le principe thermo-dynamique, par le gonflement et le raccourcissement d'une corde à boyau sous l'influence de la chaleur. Une corde

de violon entourée d'un fil métallique en spirale est tendue et reliée à un levier inscripteur, puis plongée dans un vase plein d'eau. La spirale métallique peut être échauffée par le passage d'un courant, de manière que la chaleur se communique à la corde à boyau. Le résultat en est que la corde se raccourcit en se gonflant et exécute un certain travail par le soulèvement d'un poids. A l'ouverture du courant la spirale métallique se refroidit, et la corde subit de nouveau un allongement. Par son ingénieuse simplicité cette expérience donne à la manière de voir d'ENGELMANN un caractère très frappant, et on ne saurait nier qu'elle semble au premier abord venir à l'appui de la théorie thermo-dynamique. Cependant plusieurs considérations parlent contre cette théorie et, en fait, de graves objections ont été élevées de différents côtés, surtout par FICK (1), contre la conception d'ENGELMANN.

Il ne nous est pas possible, malheureusement, d'examiner ici les diverses difficultés qui s'opposent à ce qu'on accepte la théorie d'ENGELMANN. Nous nous contenterons de faire ressortir en quelques mots une de ces difficultés, parce que sa prise en considération nous conduit à une autre conception qui se rattache aux théories chimiques de la contraction musculaire et est fondée sur l'observation des phénomènes microscopiques. Nous devons exiger d'une théorie de la contraction musculaire que son principe puisse servir non seulement à l'explication du mouvement du muscle, mais aussi à l'explication de toutes les autres formes de phénomènes contractiles, c'est-à-dire du mouvement protoplasmique et du mouvement vibratile. « Puisque ceux-ci sont liés entre eux et avec le mouvement musculaire par toute une série de transitions, le même principe d'explication doit pouvoir convenir à tous. » Or cette première condition, posée par ENGELMANN lui-même, ne correspond pas complètement à la théorie ci-dessus. Par exemple, celle-ci n'est pas en état d'expliquer les phénomènes de mouvement des masses protoplasmiques amiboïdes. Et précisément pour cette forme la plus simple de tous les phénomènes contractiles, la conception d'ENGELMANN rencontre des difficultés insurmontables. Pour faire rentrer dans sa théorie les phénomènes du mouvement amiboïde, ENGELMANN (2) est obligé d'émettre la supposition que les éléments contractiles ont aussi dans le protoplasma amiboïde une forme allongée et sont susceptibles de se gonfler de manière à prendre la forme sphérique. Mais d'une part cette hypothèse faite pour les besoins de la cause ne s'appuie sur aucun fondement, et d'autre part elle n'est pas non plus en état d'expliquer réellement les phénomènes.

Malgré les recherches les plus minutieuses, ENGELMANN n'est pas par-

(1) FICK : *Einige Bemerkungen zu ENGELMANN'S Abhandlung über den Ursprung der Muskelkraft*. Dans : Pflüger's Archiv, vol. LIII, 1893. — Du même : *Noch einige Bemerkungen zu ENGELMANN'S Schrift über den Ursprung der Muskelkraft*. Dans : Pflüger's Archiv, vol. LIV, 1893.

(2) ENGELMANN : *Physiologie der Protoplasma- und Flimmerbewegung*. Dans : Hermann's Handbuch der Physiologie, vol. I, 1879.

venu à trouver dans le protoplasma amiboïde des éléments à double réfraction analogues à ceux des formes différenciées en fibrilles de la substance contractile. On ne saurait faire valoir que chez *l'actinosphærium*, les pseudopodes ont un cordon axial à double réfraction, parce que le rayon axial des pseudopodes d'*actinosphærium* n'a absolument rien à voir avec la contraction, mais représente seulement une voie conductrice, sur laquelle peut glisser le courant protoplasmique et qui est analogue aux rayons squelettiques des radiolaires, formations très répandues particulièrement dans le groupe des Acanthomérides. Mais même si le protoplasma contractile des Rhizopodes, etc., consistait simplement en éléments allongés devenant sphériques par gonflement, il serait encore tout à fait impossible de comprendre à l'aide de cette hypothèse, l'extension de ces pseudopodes filiformes d'une longueur et d'une ténuité si extraordinaires, tels que ceux qui caractérisent la plupart des Foraminifères et des Radiolaires et d'innombrables formes de Rhizopodes d'eau douce. Et cependant la formation de ces sortes de pseudopodes ne diffère en rien de l'extension des prolongements plus courts, mousses ou déchiquetés, d'une *amibe* ou d'un *leucocyte*. Mais la formation de ces pseudopodes ne peut même pas s'expliquer dans la théorie d'ENGELMANN. Comment pourrait-on se représenter la production d'une modification morphologique tant soit peu remarquable du corps d'une amibe par le simple allongement d'innombrables éléments d'une dimension bien inférieure à celle des objets perceptibles, éléments qui, ainsi que l'admet ENGELMANN lui-même, seraient entassés pêle-mêle, et suivant toutes les directions. Ces difficultés sont insurmontables.

Mais ici nous sommes justement arrivés au point où le problème des mouvements de contraction peut pour la première fois être attaqué avec chance de succès. Les cellules amiboïdes représentent la forme la plus primitive de la substance contractile; ici, les conditions se trouvent incontestablement beaucoup plus simples que dans les formations fibrillaires, dont la substance présente des différenciations complexes. A cela, vient s'ajouter que les masses protoplasmiques à vie libre, et à taille relativement considérable des cellules amiboïdes nous permettent d'étudier expérimentalement les phénomènes vitaux avec une facilité incomparablement plus grande, que nous ne pouvons le faire pour de très petits éléments, comme ceux du muscle qui, séparés de leurs voisins, périssent infailliblement au bout de très peu de temps.

Partons donc du mouvement amiboïde des masses protoplasmiques nues (1). Ce qui est commun à tous les phénomènes de contraction, c'est, comme nous l'avons vu précédemment (voir pages 262 et 282), l'alternance de deux phases opposées, une phase de contraction, dans laquelle la surface diminue par rapport à la masse, et une phase d'expansion dans laquelle la surface s'agrandit de nouveau. Dans le

(1) VERWORN : *Die Bewegung der lebendigen Substanz. Eine vergleichend-physiologische Untersuchung der Contractionserscheinungen.* Iéna, 1892.

mouvement amiboïde, la phase d'expansion se manifeste par l'extension des pseudopodes, et la phase de contraction par le retrait de ces prolongements et la tendance à la forme sphérique (fig. 268). L'alternance de ces deux phases constitue le phénomène général du mouvement amiboïde. Représentons-nous donc tout d'abord une goutte protoplasmique nue, soit une amibe; comme nous le savons, cette masse protoplasmique présente les caractères physiques d'un liquide. Par conséquent,

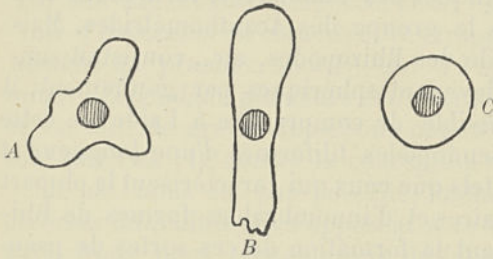


Fig. 268. — Contours d'une amibe. Dans l'intérieur se trouve le noyau. A, pseudopodes étendus en différentes directions; B, rampant dans une direction; C, contractée en boule.

et c'est là une déduction qui a été surtout tirée par BERTHOLD (1) pour de nombreux cas spéciaux, ses mouvements doivent obéir aux lois générales des liquides. Mais, considéré au point de vue physique, tout mouvement d'une goutte liquide est l'expression des modifications de sa tension superficielle, c'est-à-dire de l'énergie de cohésion avec laquelle dans une goutte supposée libre de tout contact, les diverses particules s'attirent entre elles. Si la tension superficielle est égale en tous les points de sa surface, la goutte revêt la forme sphérique. Si pour une cause quelconque, elle diminue en un point, il se produit à cet endroit, en raison de la pression exercée par les autres côtés, une saillie de la goutte, qui s'accroît jusqu'à ce qu'il se soit établi un nouvel état d'équilibre. Si la tension superficielle devient de nouveau plus grande à l'endroit proéminent, la protubérance diminue dans la mesure correspondante. D'après cela, la forme sphérique d'une amibe est l'expression d'une tension superficielle égale sur toute sa surface, et l'extension des pseudopodes en divers points de la surface indique une diminution de la tension superficielle en ces points. *Le problème du mouvement amiboïde, précisé de cette manière, se réduit donc à cette question : sur quelles causes reposent d'une part la diminution de la tension superficielle (extension des pseudopodes), et, d'autre part, l'augmentation de cette tension superficielle (retrait des pseudopodes et tendance à la forme sphérique) ?*

Les expériences de KÜHNE (2), déjà mentionnées antérieurement, sur les amibes et les myxomycètes, nous éclairent sur la façon dont s'opère la diminution de la tension superficielle. Lorsque KÜHNE transportait une goutte contenant des amibes dans un milieu dépourvu d'oxygène, indifférent d'ailleurs, comme une atmosphère d'hydrogène, le mouvement amiboïde cessait peu à peu, et les amibes se fixaient précisément dans la forme qu'elles avaient prise en rampant. Mais maintenant,

(1) BERTHOLD : *Studien über Protoplasmaechnik*. Leipzig, 1886.

(2) W. KÜHNE : *Untersuchungen über das Protoplasma und die Contractilität*. Leipzig, 1864.

lorsqu'il permettait à l'oxygène de pénétrer dans le milieu, les mouvements reprenaient, il se formait de nouveaux pseudopodes, et les amibes recommençaient à ramper. Les expériences de KÜHNE sur les plasmodies de Myxomycètes ne sont pas moins nettes. Cet expérimentateur transporta un fragment d'un plasmodium desséché de *Dydimium* dans un petit ballon plein d'eau désoxygénée. Dans ces conditions, la plasmodie demeura tout un jour sans émettre aucun pseudopode. Mais après l'introduction de quelques petites bulles d'air dans l'eau, les pseudopodes commencèrent aussitôt à s'étendre, et au bout de cinq heures, le grumeau protoplasmique s'était étalé sur la surface interne du ballon en un réseau richement ramifié. *D'après cela, il est clair que ce doit être l'affinité de certaines parties du protoplasma pour l'oxygène qui abaisse la tension superficielle en certains points et conduit ainsi à la formation des pseudopodes. Par une action unilatérale de l'oxygène, ce principe doit conduire à une chimiotaxie positive, telle qu'elle a été démontrée effectivement par STAHL (1) pour les masses protoplasmiques nues.* Quant à savoir comment l'affinité des particules protoplasmiques pour l'oxygène du milieu peut diminuer la tension superficielle d'une goutte de protoplasma, il y a tout lieu de penser que l'introduction des atomes d'oxygène dans la molécule de biogène diminue la cohésion que les diverses molécules affectent entre elles.

Que l'affinité chimique de certains éléments constitutants d'une goutte liquide pour les substances du milieu ambiant puisse déterminer des modifications de forme amiboïdales et des mouvements de la goutte, c'est ce que nous rencontrons d'ailleurs aussi dans la nature inanimée qui nous offre à ce sujet des analogies très frappantes. Un exemple nous en est fourni par les intéressantes expériences de GAD (2), sur la manière dont se comportent des gouttes d'huile dans un milieu alcalin, expériences qui ont été plus tard répétées par QUINCKE (3). On n'ignore pas que les graisses et huiles rances contiennent des molécules d'acides gras entre les molécules de graisse neutre. Les acides gras, au contact des alcalis, se combinent avec ces derniers et forment des savons solubles. Lors donc qu'on laisse tomber une goutte d'huile rance dans un liquide faiblement alcalin, il se produit au contact des deux substances une continue formation de savon. Il en résulte que la tension superficielle diminue localement, tantôt en un point, tantôt en un autre, et que la goutte d'huile présente une véritable formation de pseudopodes. En

(1) STAHL : *Zur Biologie der Myxomyceten*. Dans : *Botanische Zeitung*, 1884. Voy. pag. 476.

(2) J. GAD : *Zur Lehre von der Fettsorption*. Dans : *Du Bois-Reymond's Archiv für Physiologie*, 1878. — Dans mon travail sur *Die Bewegung der lebendigen Substanz*, l'expérience de GAD est par erreur datée de 1888 au lieu de 1878, de sorte qu'on pourrait croire d'après le texte que le travail de QUINCKE paru seulement 10 ans plus tard (*Ueber periodische Ausbreitung von Flüssigkeits-Oberflächen etc.*), était déjà publié avant le travail de GAD. Je ne voudrais donc pas manquer de rectifier ici ma méprise.

(3) G. QUINCKE : *Ueber periodische Ausbreitung von Flüssigkeits-Oberflächen und dadurch hervorgerufene Bewegungserscheinungen*. Dans : *Sitzungsberichte der königl. preussischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin*, vol. XXXIV, 1888.

graduant l'alcalinité du milieu et la teneur de la goutte d'huile en acides gras, on peut provoquer des expansions de formes les plus variées, parmi lesquelles beaucoup présentent la plus extraordinaire ressemblance avec les formes pseudopodiques de certains rhizopodes (fig. 269).

Si la tension superficielle d'une goutte diminue du fait de l'affinité chimique de certaines de ses particules pour les substances du milieu

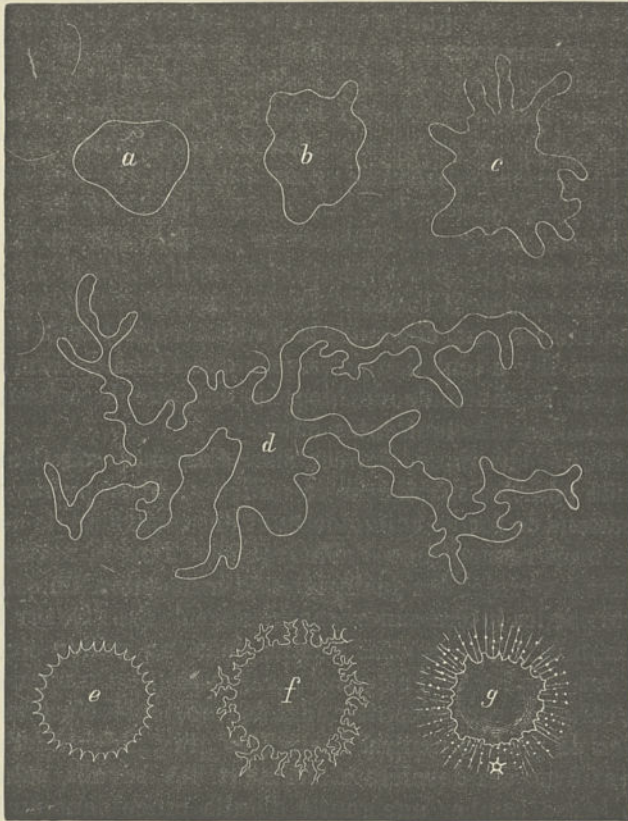


Fig. 269. — Différentes formes d'étalement prises par une goutte d'huile dans un liquide alcalin.

ambiant, inversement elle devra subir une augmentation si l'attraction s'accroît entre les particules de la goutte. Un tel renforcement de la cohésion entre les molécules de biogène, même entre celles-ci et les autres substances du corps cellulaire, est aisément compréhensible, lorsqu'on réfléchit que la force de l'attraction moléculaire est influencée par des modifications de la constitution chimique des molécules. Nous avons vu plus haut que la cohésion est diminuée par l'oxydation de la molécule de biogène. Si maintenant la molécule de biogène se détruit, il est bien vraisemblable que cette profonde modification de sa constitution chimique est liée à une augmentation de la cohésion.

En nous basant sur ces notions, nous pourrions nous faire à peu près l'idée suivante du mécanisme du mouvement amiboïde : par l'introduction de l'oxygène dans la molécule de biogène, la tension superficielle serait abaissée localement en un endroit quelconque de la périphérie, le protoplasma ferait saillie en cet endroit, et comme de nouvelles molécules de biogène viendraient sans cesse en contact avec l'oxygène du milieu ambiant, il devrait se former, selon la nature particulière du protoplasma, un pseudopode plus ou moins long. Tel serait le mécanisme de la phase d'expansion. Par l'introduction de l'oxygène, la constitution des molécules de biogène aurait alors atteint son plus haut degré d'instabilité. Ces molécules se décomposeraient déjà spontanément dans une certaine mesure, mais d'une façon encore plus

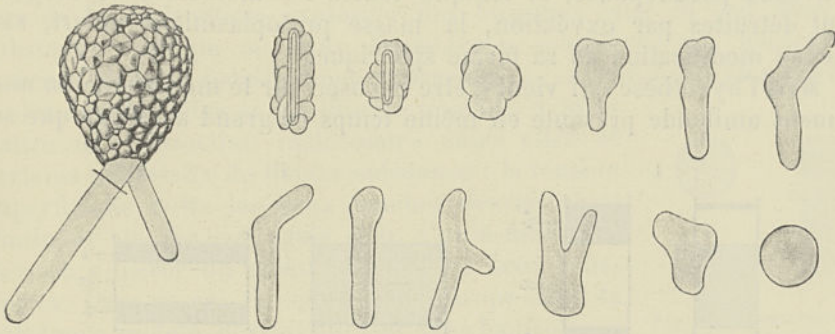


Fig. 270. — *Diffugia lobostoma* avec deux pseudopodes sortant de son enveloppe, et dont le plus gros est sectionné à sa base. A côté, de gauche à droite et de haut en bas, série des modifications que présente la masse protoplasmique excisée dans l'espace de quelques heures. Tout d'abord mouvements normaux avec formation de pseudopodes, finalement mort dans la forme sphérique.

intensive sous l'influence des excitants qui stimulent la désassimilation. Cette décomposition élèverait de nouveau la tension superficielle, et ainsi, le protoplasma irrité devrait refluer en direction centripète, de telle sorte que le pseudopode se retirerait, phénomène qui peut être provoqué d'une façon si caractéristique par les excitants les plus divers. Tel serait le mécanisme de la phase de contraction. Après leur réintégration dans le corps cellulaire central, les molécules de biogène trouveraient à se régénérer de nouveau, à l'aide des substances produites par le protoplasma et le noyau, et qui sont absolument nécessaires à la vie normale de la cellule, puis recommenceraient leur pérégination après l'introduction de l'oxygène.

Cette hypothèse nous permet, en outre, de comprendre tous les phénomènes spéciaux qui se montrent dans le mouvement des masses protoplasmiques amiboïdes. Avant tout s'expliquent par là sans difficulté les phénomènes de la nécrobiose des masses protoplasmiques nues, tels que ceux que l'on peut très bien suivre dans les pseudopodes hyalins des *Diffugies* après leur section et leur séparation du noyau

(fig. 270) : la persistance des mouvements amiboïdes dans les premiers instants, la cessation graduelle de la formation des pseudopodes, et enfin la mort dans l'état de contraction sphérique (voir page 366). Au début, immédiatement après la section, une certaine quantité de substances nucléaires et protoplasmiques, dont les molécules de biogènes ont besoin pour leur régénération, se trouvent encore à la disposition du protoplasma. L'extension et la fusion des pseudopodes continue donc à s'opérer sans trouble dans les premiers instants, comme avant la section. Mais peu à peu ces substances sont consommées, les molécules de biogène se détruisent par oxydation, les pseudopodes se rétractent, la régénération des biogènes devient impossible, et leurs résidus inachevés deviennent incapables de s'oxyder. Il ne se forme donc plus de nouveaux pseudopodes, et lorsque toutes les molécules de biogènes sont détruites par oxydation, la masse protoplasmique meurt, sans aucune modification de sa forme sphérique.

Mais l'hypothèse qui vient d'être exposée sur le mécanisme du mouvement amiboïde présente en même temps ce grand avantage que son

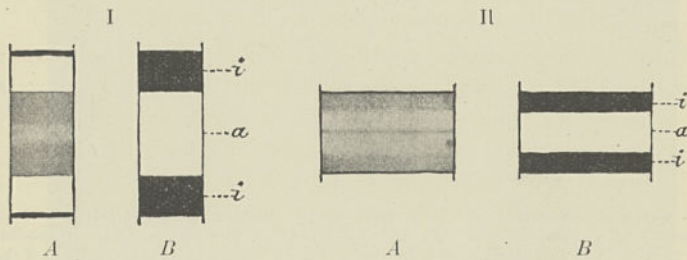


Fig. 271. — Segments musculaires au repos et en contraction. I, au repos; II, en contraction; A, à la lumière ordinaire; B, à la lumière polarisée; a, couche anisotrope; i, couche isotrope.

principe, réserve faite sur les conditions particulières à chaque cas, peut s'appliquer à tous les autres phénomènes de contraction, aux phénomènes du courant protoplasmique dans les cellules végétales, aussi bien qu'à ceux du mouvement vibratile, et même du mouvement musculaire. Nous nous en tiendrons ici au cas le plus complexe, la contraction du muscle strié. Il nous suffira de considérer un segment musculaire pris isolément, car le processus de la contraction est le même dans chacun des segments. Comme nous l'avons déjà vu antérieurement (page 273), le segment musculaire se compose de deux substances différentes, la substance anisotrope plus consistante, occupant sa partie moyenne, et la substance isotrope située aux deux extrémités de la précédente (fig. 271).

Les phénomènes microscopiques de la contraction et de l'expansion, tels qu'ils ont été minutieusement décrits par ENGELMANN et d'autres auteurs, consistent essentiellement en ce que, dans une contraction consécutive à une excitation, la substance isotrope s'écoule des deux

côtés dans l'anisotrope, de manière que celle-ci augmente de volume, tandis que le segment entier diminue de hauteur dans une mesure correspondante. Ce que nous observons comme phénomène fondamental dans la contraction musculaire, c'est donc un mélange de deux substances qui, à l'état de repos sont situées côte à côte et nettement distinctes l'une de l'autre, et le mélange s'opère par une pénétration de matière de la couche isotrope, substance mobile, dans la couche anisotrope, substance fixe. Il y a, en outre, un fait très digne d'attention, et qui a été découvert par A. SCHÄFER (1), c'est que la substance anisotrope dont la position ne se modifie pas, présente la plus grande surface possible à l'afflux des substances isotropes, grâce au système de canalicules déjà décrit antérieurement, de manière que le mélange puisse s'opérer très rapidement (voir page 275). Supposons maintenant que lors de la destruction explosive des biogènes (que ce soit dans la substance isotrope ou dans l'anisotrope considérée par ENGELMANN, comme l'élément spécialement contractile), la constitution chimique des molécules détruites se modifie de manière à faire naître une attraction moléculaire entre elles et certains matériaux de l'autre substance : la tension superficielle entre les deux couches devrait alors diminuer ou devenir égale à 0, c'est-à-dire qu'il devrait s'opérer un mélange entre les deux substances. Dans ce cas, la substance isotrope étant la substance mobile, devrait diffuser dans l'anisotrope qui est fixe, c'est-à-dire que le segment musculaire devrait diminuer de hauteur et augmenter d'épaisseur. Nous aurions donc ici en principe le même processus que dans le gonflement, avec ceci de particulier cependant qu'il ne s'agirait pas, comme ENGELMANN l'admet, d'une simple absorption d'eau, mais bien d'un gonflement chimique, dans lequel avec l'eau passeraient d'autres substances chimiques, surtout celles qui sont nécessaires à la régénération des molécules de biogène détruites. Mais à mesure que les molécules de biogène se régénéreraient pour atteindre finalement leur plus haut degré d'instabilité, les causes de la modification des rapports intra-moléculaires se trouveraient de nouveau rétablies, et nous pourrions nous représenter que maintenant, à l'inverse du processus précédent, il se produirait une séparation entre les deux substances qui redonnerait au segment musculaire sa configuration antérieure. Que maintenant les processus, qui

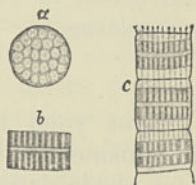


Fig. 272. — Segments musculaires de la guêpe avec les canalicules de la substance anisotrope; a, couche anisotrope vue d'en haut; b, de côté; c, trois segments musculaires, d'après SCHÄFER.

(1) E. A. SCHÄFER : *On the minute structure of the muscle-columns or sarcostyles which form the wing-muscles of insects. Preliminary note.* Dans : *Proceedings of the Royal Society*, vol. XLIX, 1891. — Du même : *On the structure of cross-striated muscle.* Dans : *Monthly International Journal of Anatomy and Physiology*, vol. VIII, 1891. — Du même : *On the structure of amoeboid protoplasm, with a comparison between the nature of the contractile process in amoeboid cells and in muscular tissue, and a suggestion regarding the mechanism of ciliary Motion.* Dans : *Proceedings of the Royal Society*, vol. XLIX, 1891.

pour le moment échappent encore complètement à notre investigation, puissent en réalité se passer d'une manière tout à fait différente, il n'en reste pas moins en tous cas que le principe de la variation de l'attraction moléculaire sous l'influence des modifications de la constitution chimique des molécules, principe qui explique le mouvement amiboïde, paraît être aussi en état d'apporter à l'avenir quelques éclaircissements dans ce phénomène encore si obscur de la contraction musculaire. *Mais alors ce seraient des rapports directs entre l'énergie chimique et l'énergie mécanique qui régiraient les mouvements de contraction dans leurs points les plus essentiels, sans intermédiaire d'une autre forme d'énergie, comme par exemple la chaleur ou l'électricité.*

Mais ici nos considérations sur le mécanisme des mouvements de contraction se confondent avec notre hypothèse sur les échanges de l'énergie dans l'activité musculaire, et nous retrouvons de nouveau la même conception à laquelle nous sommes déjà parvenus par une voie tout à fait différente, à savoir que l'activité du muscle repose sur une destruction et une régénération alternantes des particules vivantes du protoplasma.

* * *

Nous voici maintenant arrivés au terme de notre étude sur le mécanisme de la vie cellulaire. Partant de l'idée que le processus vital réside dans les échanges de matières, nous devons chercher à ramener les phénomènes vitaux élémentaires de la cellule à la chaîne des échanges par laquelle les diverses parties de la cellule sont reliées entre elles et avec le monde extérieur; et précisément, nos dernières considérations sur les phénomènes de mouvement dans la cellule, nous fournissent le meilleur exemple à l'appui de ce fait que les phénomènes de changement de forme et d'échanges d'énergie sont inséparables des processus d'échanges de matières, que tous trois forment en réalité un seul tout, envisagé sous des aspects différents. Nous nous sommes efforcés de poursuivre notre tâche aussi loin que le permettent les données actuelles de la science. Sans doute mainte supposition, mainte hypothèse a dû venir remplir les larges intervalles existant entre nos connaissances acquises, et malgré tout, il reste encore bien des lacunes à combler. Mais la physiologie cellulaire vient à peine de naître, et comme elle doit nécessairement se développer et qu'elle est très féconde en résultats, on est en droit de fonder sur elle les plus hautes espérances.

III. — Conditions d'organisation de l'État cellulaire.

Jusqu'ici dans toutes nos investigations et expériences, discussions et théories, c'est toujours la cellule prise isolément qui s'est trouvée au premier plan, comme organisme élémentaire indépendant. Mais, maintenant que nous voici parvenus au terme de la longue étape que nous

avons parcourue en poursuivant le problème de la physiologie, il nous reste encore à analyser le mécanisme qui résulte de la connexion des cellules en État cellulaire. La vie de l'organisme pluricellulaire n'est pas seulement un simple phénomène de sommation de la vie de chacune des cellules qui le composent; mais il y a encore toutes sortes de conditions particulières, qui résultent de la vie d'ensemble des diverses cellules et qui se manifestent également dans les phénomènes vitaux de l'organisme pluricellulaire.

A. — Indépendance et Dépendance des cellules.

Nous avons déjà vu précédemment que la grandeur de la cellule est, et ne peut être que très limitée (voir p. 90 et 587). De ce fait résulte une conséquence importante. Un organisme de grande taille ne peut jamais être formé d'une seule cellule, et doit toujours nécessairement être construit par la juxtaposition d'un grand nombre de cellules isolées. Effectivement, nous savons que tous les organismes de grandes dimensions sont des États cellulaires. Mais cette réunion des cellules avec leurs semblables fait apparaître des conditions qui influencent notablement la vie de chaque cellule, de sorte que les phénomènes vitaux présentés par l'un de ces éléments prennent une autre forme que dans une cellule à vie libre. Comme toute constitution de société, la formation de l'État cellulaire suppose un compromis entre chacun des individus. Le compromis consiste en ceci, que chaque cellule abandonne une partie de son indépendance pour le profit qu'elle retire de la vie en commun avec d'autres cellules. Mais la forme spéciale de ce compromis entre les contractants varie énormément, suivant les cas. Nous voyons se réaliser dans les États cellulaires de la série des organismes des formes d'organisation encore plus variées que celles que nous montrent les sociétés humaines, et ce serait un travail extrêmement intéressant si l'on venait un jour à traiter de la sociologie moderne en tenant compte des formes d'organisation que présentent effectivement les divers États cellulaires. Sans doute, maintes propositions de réformes sociales apparaîtraient sous un jour tout à fait différent que celui sous lequel on nous les propose quelquefois.

Il est clair qu'un État cellulaire ne peut vivre qu'autant que ses divers éléments constituants possèdent une vie propre, car la vie du tout n'est que l'expression de la vie des diverses cellules. En dehors des cellules, il n'y a rien de vivant dans l'État cellulaire. L'activité vitale indépendante de chacune des cellules est donc forcément une condition préalable pour la vie d'un organisme composé. Mais pour ce qui concerne la partie d'indépendance cédée par la cellule du fait de sa réunion à d'autres cellules, on rencontre sur ce point d'innombrables variétés. Il est clair qu'elle doit toujours céder *quelque chose*, si l'on réfléchit que par l'association des différentes cellules, les conditions vitales extrinsèques

se trouvent modifiées à un haut degré pour chacune des cellules prises isolément. Ainsi les cellules qui ont échangé les conditions de la vie libre pour celles de la vie en État cellulaire, comme les cellules tissulaires des plantes et des animaux supérieurs, périssent le plus souvent au bout d'un temps fort court, lorsqu'elles ont été séparées de leurs congénères.

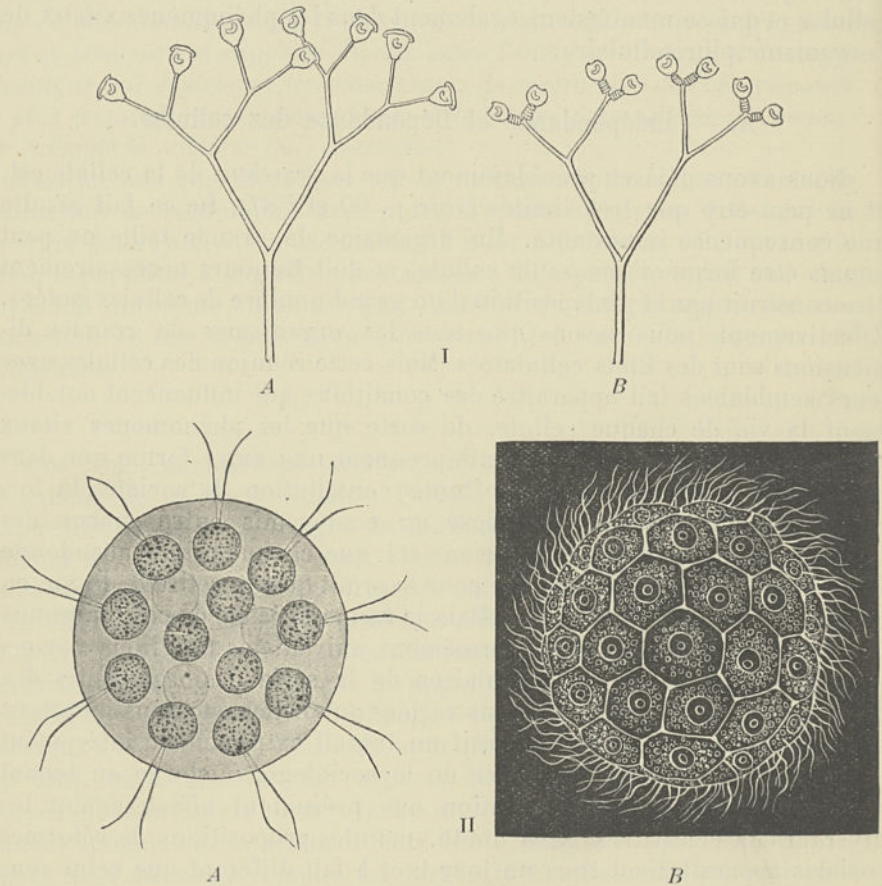


Fig. 273. — I, *Carchesium polypinum*, colonie d'infusoires ciliés; A, extension des individus au bout de leurs tiges; B, en état de contraction à la suite d'une secousse; II, A, *Eudorina elegans*, colonie de flagellates; B, *Magosphaera planula*, colonie de ciliés, d'après HÆCKEL.

Dans l'État cellulaire, la cellule de tissu se trouve pour ses conditions vitales extrinsèques sous la dépendance directe des autres cellules.

Cette dépendance des cellules, les unes par rapport aux autres, dans l'État cellulaire, est d'autant plus faible, et l'indépendance de chaque cellule d'autant plus grande, que nous descendons plus bas dans l'échelle des organismes, et que les diverses cellules composant l'État cellulaire se ressemblent davantage.

C'est dans le règne des protistes que nous rencontrons les conditions les plus simples. Là, nous trouvons encore des États cellulaires avec le type primitif d'une organisation en véritable république, états cellulaires dans lesquels chaque cellule est exactement semblable à sa voisine et possède la faculté de pouvoir vivre isolément, indépendamment des autres. Un rameau de *Carchesium* (fig. 273 I), une colonie d'*Eudorina* ou de *Magosphæra* (fig. 273 II), par exemple, sont de véritables républiques. Il arrive parfois que les divers membres de ces états se séparent les uns des autres, et continuent à vivre d'une vie indépendante. Mais tant qu'ils sont réunis les uns aux autres, ils présentent encore une certaine dépendance, même dans ces associations en républiques, et malgré le haut degré d'indépendance de chaque cellule en particulier. Chaque *Carchesium* est influencé par ses voisins, et, lorsqu'un de ces derniers se contracte soudain, l'ébranlement ainsi produit détermine aussi sa contraction. Chacune des cellules d'*Eudorina* ou de *Magosphæra* est pareillement soumise à l'influence des autres pour ses mouvements. Le battement de ses cils ne la pousse pas dans la direction où elle nagerait si elle était libre, mais ce battement n'est qu'une des nombreuses composantes d'où résulte le mouvement de la colonie tout entière.

Mais dans les États cellulaires des plantes et des Cœlentérés les plus inférieurs (qui, sous le rapport social, se trouvent au même rang qu'elles) la dépendance des cellules est déjà beaucoup plus grande que dans ces véritables républiques du règne des protistes. On a considéré l'organisation des plantes comme représentant encore une république, en opposition avec la constitution en quelque sorte plus monarchique des animaux. Cette conception est juste; mais la constitution de l'État cellulaire des végétaux, éponges, hydropolypes n'est plus la forme primitive de la république telle que nous l'avons vue dans les colonies de protistes. Ici, la cellule n'a déjà plus la faculté de vivre d'une façon indépendante, lorsqu'elle est séparée de la communauté. Sa dépendance des autres cellules est déjà devenue trop grande. Par contre, de petits groupes de cellules peuvent encore continuer à vivre isolément. On peut, par exemple, ainsi que l'a montré VÖCHTING (1), hacher les feuilles de certaines plantes en très petits morceaux, et de la bouillie ainsi faite obtenir encore des plantes entières, et de même, chaque fragment d'une hydre coupée en morceaux, comme nous l'avons vu, continue à vivre d'une manière indépendante (fig. 2, page 66).

Pour beaucoup de tissus des animaux supérieurs, la dépendance qu'affectent les cellules les unes par rapport aux autres, est encore plus étroite que chez les végétaux et les cœlentérés les plus inférieurs. Ici règne déjà un despotisme prononcé. Un intéressant exemple nous en est fourni par la constitution des épithéliums à cils vibratiles. On sait qu'un épithélium vibratile est formé par des séries contiguës de cellules

(1) VÖCHTING : *Ueber die Regeneration der Marchantien*. Dans : Pringsheim's Jahrbuch für wissenschaftliche Botanik, vol. XVI, 1885.

rangées côte à côte et dont chacune possède un grand nombre de cils (fig. 274, I). Les cils de ces cellules sont animés d'un mouvement d'oscillation rapide et rythmique. Or, on observe que le mouvement vibratile de chacune des cellules d'une rangée ne se produit pas sans règle, et indépendamment de celui des autres cellules, mais qu'il existe un métachronisme dans le battement vibratile (voir page 278), de telle sorte que les cils de toutes les cellules, à partir de la cellule supérieure de la rangée, battent les uns à la suite des autres, en une succession régulière. Ce phénomène peut d'ailleurs être observé dans les palettes natatoires des côtes des cténophores, beaucoup plus facilement que dans

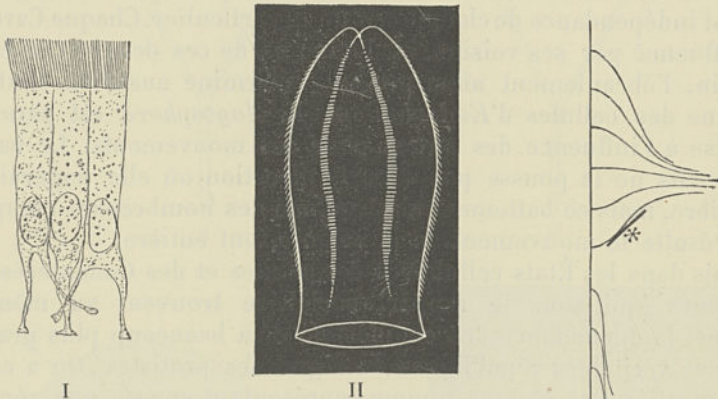


Fig. 274. — Épithéliums vibratiles. I, trois cellules à cils vibratiles de l'épididyme, d'après SCHIEFFERDECKER; II, *Beroë ovata* avec ses quatre séries de palettes natatoires d'un seul côté; III, palette natatoire d'un béroë vue de profil. En * la palette natatoire est fixée à l'aide d'une fine lancette et repliée en arrière, de manière qu'elle ne puisse plus battre. Par suite, les ondes vibratiles, venues de la partie supérieure, s'arrêtent à cette palette, tandis que les palettes situées au-dessous deviennent immobiles.

les épithéliums vibratiles microscopiques des vertébrés (fig. 274, II). Ici, les palettes natatoires étant nettement visibles à l'œil nu, et leur mouvement, souvent très lent, on peut remarquer, sans aucune difficulté, que chaque palette ne bat que lorsque la précédente a exécuté son battement, puis revient à la position de repos, jusqu'à ce qu'une nouvelle onde vibratile parte de la première palette.

Si l'on excise sur un *Beroë* une des côtes avec le tissu sous-jacent, on obtient une rangée d'éléments vibratiles sous une forme des plus caractéristiques. Le mouvement commence par la palette la plus élevée et se propage à toutes les suivantes. Si la palette supérieure est au repos, toutes les autres le sont aussi; jamais une palette ne bat au milieu de la série quand les précédentes sont au repos. Si l'on immobilise une palette au milieu d'une rangée, l'onde vibratile venue de la partie supérieure arrive jusqu'à cet endroit, mais s'arrête là, et toutes les palettes situées au-dessous dans la série demeurent immobiles

(fig. 274, III). Ainsi, chaque palette est sous la dépendance étroite de celle qui est située immédiatement au-dessus d'elle, et ne peut jamais se mouvoir d'elle-même. Et de cette manière, le mouvement de toutes les palettes est commandé par la première palette de la série (fig. 275, A).

Cependant, chaque palette possède encore en puissance une certaine indépendance. Si l'on sectionne transversalement la rangée, la palette qui devient de la sorte la première de sa rangée, prend la tête du mouvement, et commande le battement et le repos de toutes les palettes situées au-dessous d'elle dans la série, de telle sorte que les deux moitiés de la rangée ainsi divisée battent maintenant suivant un rythme particulier (fig. 273, B). Même chaque palette détachée de la rangée, si elle conserve encore ses relations avec le corps cellulaire correspondant, continue à battre d'une manière indépendante, et rythmiquement. Nous sommes ici en présence d'un cas intéressant de subordination parfaite. Chaque cellule d'un épithélium vibratile possède isolément, tant qu'elle

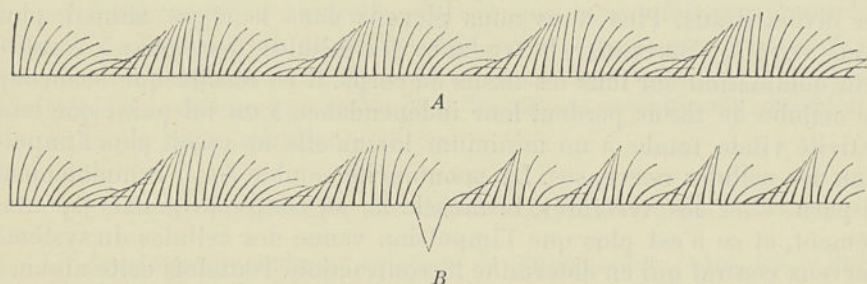


Fig. 275. — A, série de cils vibratiles présentant un métachronisme régulier de leurs battements. Le cil le plus élevé (à gauche) commande le mouvement et les autres suivent avec le même rythme; B, série de cils vibratiles sectionnés à sa partie moyenne. Chaque moitié bat avec un rythme propre.

demeure en vie, une complète autonomie, et par contre, lorsqu'elle est en connexion avec ses semblables, elle abandonne complètement l'indépendance de ses mouvements. C'est là une condition nécessaire pour qu'il se produise un battement ciliaire métachrone, mode de mouvement qui offre des avantages essentiels pour la locomotion.

C'est pour ce motif que nous voyons cette même condition réalisée non seulement pour chaque cellule d'un épithélium vibratile, mais aussi déjà pour chaque cil d'une cellule. Dans une longue série de cils vibratiles, comme par exemple chez les infusoires ciliés, on observe nettement ce métachronisme du mouvement vibratile. Aucun cil ne bat avant que le précédent n'ait battu. Si le plus élevé est au repos, toute la série est alors immobile. Et cependant, ici aussi, chaque cil séparé de sa connexion avec les autres montre une complète indépendance de mouvement. Si, par exemple, chez un *Spirostomum* on pratique une incision sur la longue rangée des cils qui garnissent le péristome, les deux moitiés peuvent alors se mettre à battre indépendamment l'une de

l'autre (1). Même si l'on sépare un des cils vibratiles en conservant sa connexion avec une gouttelette de protoplasma du corps cellulaire, il continue à battre rythmiquement d'une manière indépendante, jusqu'à sa mort. Il nous faut donc admettre que l'étroite dépendance dans laquelle se trouve chaque cil, de même que chaque cellule vibratile, vis-à-vis du cil ou de la cellule immédiatement supérieur, reconnaît pour cause un mécanisme quelconque siégeant dans le protoplasma basal, lequel empêche tout mouvement indépendant et transmet seulement les impulsions venues de la partie supérieure (2). Or, cela n'est possible que si le protoplasma basal ne présente aucune interruption de sa continuité dans toute la série des cellules épithéliales vibratiles. En fait, nous savons aussi que les connexions protoplasmiques entre les diverses cellules sont très répandues dans les États cellulaires, chez les végétaux comme chez les animaux.

Enfin le despotisme le plus étendu se rencontre chez les animaux supérieurs dans la domination que les cellules nerveuses exercent sur les divers tissus. Plus nous nous élevons dans le règne animal, plus nous voyons s'accroître la tendance des cellules nerveuses à étendre leur domination sur tous les tissus du corps. Il en résulte que beaucoup de cellules de tissus perdent leur indépendance à un tel point que leur activité vitale tombe à un minimum lorsqu'elle ne reçoit plus l'impulsion des cellules nerveuses. La spontanéité semble avoir complètement disparu. Chez les vertébrés, le muscle ne se contracte jamais spontanément, et ce n'est plus que l'impulsion venue des cellules du système nerveux central qui en détermine la contraction. Toutefois cette absence de contraction spontanée dans le muscle ne doit pas nous amener à croire que les processus d'échanges de matières qui caractérisent l'activité musculaire, cessent complètement pendant le repos. Il n'y a là qu'une apparence. Comme nous l'apprend la comparaison du sang artériel arrivant au muscle avec le sang veineux qui en part, le tissu musculaire est le siège des mêmes processus d'échanges pendant le repos comme pendant l'état d'activité, seulement ces échanges s'opèrent dans une mesure si faible et si uniforme qu'il ne se produit aucune contraction. Mais s'ils subissent un renforcement soudain sous l'influence du système nerveux, une contraction prend naissance. Beaucoup d'autres cellules de tissus se trouvent dans des conditions de dépendance tout à fait analogues à celles des cellules musculaires, par exemple les cellules glandulaires vis-à-vis du système nerveux central, et même les rapports qu'affectent entre elles les cellules nerveuses rentrent pour une part dans la même catégorie.

Le principe fondamental qui nous explique la formation de l'État cellulaire et en même temps la production d'une dépendance plus ou

(1) VERWORN : *Psycho-physiologische Protistenstudien*. Iéna, 1889.

(2) VERWORN : *Studien zur Physiologie der Flimmerbewegung*. Dans : *Pflüger's Archiv*, vol. XLVIII, 1890.

moins étroite entre les diverses cellules qui le composent, est le même principe qui d'une façon générale régit tout développement. C'est le principe de l'utilité. La persistance des connexions cellulaires après la segmentation et la formation d'un État, composé tout d'abord d'éléments tous semblables, comme dans le règne des protistes, présente déjà l'avantage d'une meilleure protection pour chacune des cellules. Mais le simple fait de demeurer réunies, entraîne déjà pour les cellules un certain degré de dépendance. Si cette dépendance devient d'autant plus étroite que l'on remonte plus haut dans la série des organismes, cela repose encore uniquement sur le principe d'utilité : car plus il y a d'unité dans l'organisation de l'État cellulaire, plus le fonctionnement de l'ensemble tend à la perfection, et plus sont grands aussi les avantages que les cellules retirent de la vie en commun. Or l'unité d'organisation de l'État cellulaire est principalement déterminé par les conditions de dépendance dans lesquelles chaque cellule se trouve vis-à-vis des autres. Comment enfin de telles dispositions utilitaires peuvent se développer d'une manière naturelle, c'est ce que nous a fait comprendre la théorie de la sélection de DARWIN qui, d'une façon générale, contient l'explication de toute « conformité au but » dans le monde organique. Toutefois il reste encore à rechercher les causes mécaniques immédiates dans chaque cas particulier.

B. — Différenciation des cellules et Division du travail.

Le développement d'une relation de dépendance entre les cellules dans la formation de l'État cellulaire, ne représente qu'une des conséquences qui résultent pour les cellules de la vie en commun. Et effectivement, c'est bien la seule conséquence, tant que l'État cellulaire ne dépasse pas certaines dimensions. Mais lorsque celui-ci s'agrandit suivant toutes les dimensions, lorsqu'il se développe en une masse compacte, on voit apparaître une autre conséquence mécanique nécessaire de la vie en commun : c'est la différenciation et la division du travail des cellules.

La différenciation des cellules consiste, comme on sait, en ceci, que ces éléments revêtent différents caractères de manière à constituer un État cellulaire composé non plus de cellules de la même espèce, mais bien de cellules et de groupes cellulaires de différente nature. De la sorte apparaissent des différences non seulement morphologiques, mais bien aussi physiologiques entre les diverses cellules, c'est-à-dire que les fonctions de chaque cellule ou groupe cellulaire deviennent différentes, et qu'il se produit entre ces éléments une division du travail. Différenciation et division du travail sont inséparables l'une de l'autre.

Les causes mécaniques de la différenciation cellulaire apparaissent assez clairement. Nous savons que toutes les propriétés d'un organisme, propriétés morphologiques aussi bien que physiologiques, sont l'expression de l'action réciproque de deux facteurs, c'est-à-dire des relations

entre ses conditions vitales intrinsèques et extrinsèques (voir page 330). La modification d'un de ces deux facteurs entraîne du même coup une modification des propriétés de l'organisme. Représentons-nous donc une cellule qui par segmentation successive a donné naissance à des descendants parfaitement égaux entre eux, et supposons que tous ces descendants demeurent réunis et constituent un État cellulaire : tous les éléments constitutifs de cet État qui dérivent de la segmentation, resteront alors toujours semblables entre eux tant que les conditions extérieures auxquelles est soumise une cellule donnée seront les mêmes que pour chacune des autres.

Nous avons déjà vu que de tels États cellulaires se rencontrent dans le règne des Protistes. Mais ces conditions ne sont possibles que si les



Fig. 276.

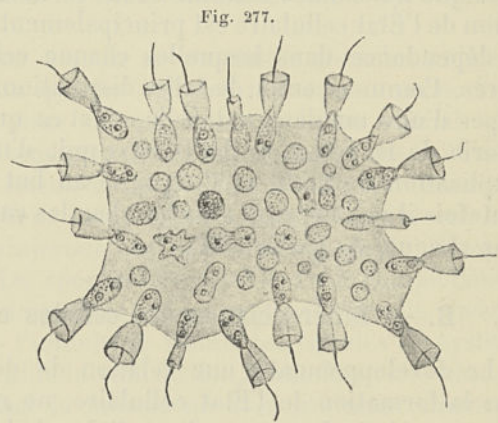


Fig. 277.

Fig. 276. — *Spirogyra*, algue pluricellulaire d'eau douce. A, fragment d'un filament pluricellulaire; B, cellule séparée. Les corps chlorophylliens forment dans chaque cellule un ruban spécial le long de la paroi interne.

Fig. 277. — *Protospongia Hacckelii*, d'après LANG.

cellules se disposent toutes en file ou en surface les unes à côté des autres. Et c'est effectivement le cas ici. Parmi les États cellulaires composés de cellules toutes semblables, les plus grands que nous connaissons chez les protistes, et qui déjà nous amènent dans le règne végétal, les Algues, sont ou bien des filaments, comme les Conferves, (fig. 276) ou bien des formations foliacées, comme les Ulvacées aux dimensions considérables, chez lesquelles les cellules sont rangées côte à côte dans un seul plan, de telle sorte que la partie de leur surface qui reste libre et celle qui les limite des voisines est la même dans chaque cellule. Ainsi chaque cellule se trouve soumise aux mêmes conditions vitales extérieures.

Mais supposons que les cellules dérivées de la segmentation d'une autre cellule ne restent pas toutes soumises aux mêmes conditions extérieures, il devra alors y apparaître avec le temps certaines diffé-

rences, à supposer que les cellules ne succombent point. Ce cas est réalisé dans la formation de tout État cellulaire dont les cellules ne se disposent point en surface, mais se distribuent suivant toutes les dimensions de l'espace pour former un solide de figure plus complexe. Ici les cellules qui se trouvent à l'intérieur de la masse sont soumises à des conditions vitales tout à fait différentes de celles que subissent les cellules occupant la surface. Par suite elles doivent se distinguer de ces dernières, tant au point de vue morphologique que physiologique, et ainsi se produit une différenciation et une division du travail. L'exemple le plus simple de ce fait nous est encore fourni par certaines espèces de Protistes qui forment ainsi une transition extrêmement intéressante entre cette classe d'organismes et les États cellulaires des végétaux et des animaux. C'est par exemple le *Protospongia Haeckelii* (fig. 277), colonie d'infusoires ciliés qui, pour la structure histologique, présente une certaine ressemblance avec les éponges les plus inférieures. A la surface d'une masse gélatineuse se trouvent un grand nombre de cellules flagellées à collerette, et dans l'intérieur de la masse par contre de nombreuses cellules amiboïdes sans flagellum. Ici nous avons donc une différenciation des cellules vivant à l'intérieur et à la surface, différenciation qui est déjà extrêmement frappante et dont la cause se comprend sans plus d'explications. Mais ce qu'il y a de particulièrement intéressant dans cette forme d'organisme, c'est que la différenciation n'existe qu'autant qu'en subsistent les causes déterminantes. Ainsi les cellules amiboïdes de l'intérieur de la masse ont la faculté de pouvoir émigrer à la surface et dans ce cas elles se développent pareillement en cellules flagellées à collerette. A ce degré le plus inférieur de l'État cellulaire différencié, chaque cellule possède donc encore au plus haut point la faculté de pouvoir revêtir une autre forme.

Ce qui se trouve à l'état d'ébauche dans le règne des Protistes, la différenciation des cellules par adaptation à diverses conditions extérieures, devient pour la construction de l'État cellulaire végétal et animal, un principe fondamental que l'on trouve appliqué avec la plus large extension et jusque dans les plus petits détails, et qui aboutit à la construction d'un organisme aussi compliqué que le corps humain. Tout le développement de l'organisme animal le plus complexe avec toutes ses différenciations, repose uniquement sur ce principe que les cellules et amas cellulaires dérivés de la segmentation continue de l'ovule doivent présenter des rapports réciproques d'autant plus variés, et être soumis à des conditions vitales extérieures d'autant plus variées, que la multiplication cellulaire se poursuit plus loin; de telle sorte que, par adaptation aux conditions externes se modifiant de plus en plus, ils divergent et se différencient enfin de plus en plus dans toutes leurs propriétés. La mécanique du développement ontogénétique, comme nous le savons par la loi biogénétique fondamentale, passe ici essentiellement par les mêmes étapes qu'à parcourues le développement des

organismes dans la série phylogénétique, autant du moins que des adaptations plus spéciales n'entrent pas en jeu.

Les causes mécaniques de la différenciation des cellules dans la formation de l'Etat cellulaire sont manifestement les mêmes, sur les points essentiels, pour l'ontogénie comme pour la phylogénie de chaque organisme. Toutefois il est encore réservé aux études embryologiques à venir d'en découvrir les diverses conditions spéciales qui sont aussi variées que les formes organiques mêmes.

Si les causes mécaniques de la différenciation des cellules, pour l'Etat cellulaire complexe, doivent être cherchées dans la modification de leurs rapports réciproques avec l'entourage, modification qui, pour chaque cellule et chaque génération de cellules, est déterminée par la continuation de la division cellulaire, la raison de la division du travail doit aussi découler tout naturellement du même fait (voir p. 595). Le fonctionnement de tout organisme pluricellulaire est l'expression de l'activité de ses diverses cellules. Si les cellules sont différentes, elles contribuent aussi d'une façon différente au fonctionnement de l'ensemble. Que ce travail d'ensemble doive tendre vers l'unité et être adapté à un but, c'est ce qui résulte du principe de la sélection qui régit tout développement organique, l'évolution phylogénétique de la même manière que l'évolution ontogénétique. Ne demeurent en vie que les Etats cellulaires dans lesquels les générations de cellules, dérivées de la segmentation prolongée de l'ovule, correspondent d'une manière appropriée aux conditions spéciales qu'elles subissent. Toutes celles où il n'en serait pas ainsi, devraient succomber par sélection dans la lutte pour l'existence. Mais la conformité au but la plus parfaite se rencontre dans les cas où les fonctions des différentes cellules se pénètrent réciproquement, de telle sorte que, bien que chaque cellule ou groupe cellulaire se soit spécialisé dans une fonction, cependant cette fonction présente un avantage pour toutes les autres cellules et leur est même indispensable. Ainsi on comprend, d'après ces principes, que la différenciation et la division du travail puissent être poussées extrêmement loin pour les diverses cellules et les différents tissus dans les Etats cellulaires.

Par suite de cette division du travail, chaque sorte de cellule, chaque tissu, chaque organe dans un organisme complexe assume une tâche tout à fait spéciale, et cette tâche, la physiologie l'a depuis longtemps désignée du nom de « fonction physiologique » du complexe cellulaire correspondant. Tous les phénomènes vitaux élémentaires, qui chez les organismes les plus inférieurs se passent dans chaque cellule considérée isolément, se développent chez les organismes pluricellulaires en fonctions spéciales dévolues dans une certaine mesure à des groupes cellulaires particuliers, et s'adaptent de la manière la plus étendue à un but spécial.

C'est ainsi que le mouvement, par une spécialisation de la propriété de contractilité, devient une fonction particulière des cellules muscu-

lares chez les animaux supérieurs; que la faculté de percevoir les excitations acquiert un haut développement dans les organes des sens, que la faculté de conduction se développe d'une façon étonnante dans les nerfs; que le phénomène de la sécrétion atteint sa plus haute expression dans la fonction des cellules glandulaires, etc. Malgré cela, chaque espèce de cellule conserve tous les phénomènes vitaux élémentaires, et sa spécialisation provient seulement de ce qu'un de ces phénomènes se trouve porté à un degré de développement particulièrement élevé. Mais plus la spécialisation des cellules et groupes cellulaires se montre avantageuse pour les autres cellules, plus on voit se développer un Etat cellulaire dont le mécanisme, malgré son extraordinaire complication, présente cependant dans toutes ses parties une action d'ensemble tendant à l'unité, ainsi qu'on peut le constater surtout pour le corps des animaux les plus élevés en organisation.

C. — Centralisation des fonctions.

Si nous considérons d'un peu plus près ce dernier point, le développement de l'unité dans l'action d'ensemble des cellules et tissus de l'Etat cellulaire, nous voyons sous ce rapport qu'en dehors du principe de la dépendance et de la différenciation des cellules, nous devons encore tenir compte d'un troisième principe : le principe de la centralisation des fonctions. Mais ce principe est lié aux deux autres de la manière la plus étroite; considéré au point de vue de la sélection naturelle, il représente dans une certaine mesure une conséquence nécessaire des deux premières conditions, et il intervient d'autant plus que ces dernières s'accroissent davantage.

Plus la différenciation des cellules s'accroît, plus sont étroits leurs rapports de dépendance, plus aussi s'impose la nécessité pour les cellules, tissus et organes de l'Etat cellulaire, d'entrer en relation les uns avec les autres, afin qu'il en résulte une action commune, unitaire; et c'est là une condition qui doit se développer par sélection d'une façon d'autant plus accusée que la constitution de l'Etat cellulaire devient plus complexe. Ainsi s'explique la tendance au développement d'une centralisation dans l'Etat cellulaire.

Le premier pas dans la voie de la centralisation est, à proprement parler, déjà fait par la division du travail, en ce que certains groupes cellulaires ou organes se chargent d'une fonction déterminée pour tout l'ensemble de l'Etat cellulaire. Ainsi cette fonction se trouve centralisée en un endroit particulier pour tout le corps, et il se forme autant de centres qu'il y a d'organes différenciés pour les fonctions spéciales. Ce premier pas dans la voie d'une centralisation administrative, nous le trouvons déjà dans l'Etat cellulaire des végétaux. Ici la synthèse de l'amidon d'où dépend la nutrition de toute la plante est déjà centralisée dans les cellules vertes des feuilles. Ici nous voyons l'absorption de

l'eau, fonction sans laquelle aucune vie ne saurait subsister, se localiser exclusivement dans les racines, etc. Dans l'Etat cellulaire animal on rencontre des localisations tout à fait analogues. Ainsi la nutrition et la respiration des éléments cellulaires est centralisée chez les animaux supérieurs dans l'activité du cœur qui envoie à tous les tissus et organes le sang chargé de l'oxygène et des matériaux nutritifs.

Mais dans les Etats cellulaires des animaux, nous voyons apparaître un second degré de centralisation des plus importants : la réunion des divers centres fonctionnels ou organes entre eux par l'intermédiaire d'un système nerveux central avec toutes ses voies de conduction. C'est ce principe qui, par son extension de plus en plus large dans la série animale, aboutit à cette centralisation étendue que nous constatons dans les Etats cellulaires complexes des vertébrés, et en particulier chez l'homme. Dans le système nerveux central, nous avons un organe central qui possède seul la fonction de relier entre eux les organes, tissus et cellules du corps, de façon à en fusionner les propriétés vitales dans une action d'ensemble adaptée à un but; et plus nous nous élevons dans la série animale, plus nous voyons s'affirmer cette tendance du système nerveux central à étendre sa domination sur toutes les cellules de l'organisme dans le sens d'une administration unitaire.

Pour nous familiariser avec le principe qui sert de base au mécanisme du système nerveux central, nous ne saurions mieux faire que d'envisager la forme la plus simple de la fonction nerveuse : *le mécanisme de l'action réflexe*.

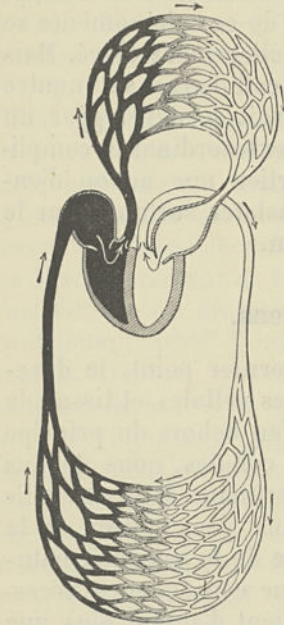
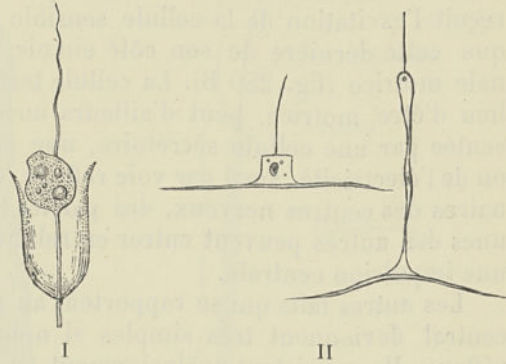


Fig. 278. — Schéma de la circulation chez l'homme. Centralisation de la nutrition pour toutes les cellules dans le courant sanguin. Système veineux en noir, système artériel en clair. Les deux sont reliés entre eux par le réseau capillaire des poumons (en haut) et celui des tissus (en bas). Dans les capillaires le courant sanguin baigne tous les tissus; les cellules lui empruntent leurs matériaux de nutrition et lui cèdent leurs produits de déchet. D'après RANKE.

La nature du réflexe consiste en ceci, qu'un élément sensible aux excitations et un élément réagissant aux excitations sont reliés l'un à l'autre par une pièce intermédiaire centrale, de telle sorte que toute excitation agissant sur l'élément sensible est conduite au centre, et de là à l'autre élément pour en provoquer la réaction. Cette disposition fonctionnelle dans laquelle tout excitant agissant sur l'extrémité sensible provoque une réaction à l'autre extrémité avec une précision mécanique, est un *arc réflexe*. Nous rencontrons déjà la forme la plus primitive de l'arc réflexe chez les organismes unicellulaires dont

le corps possède d'un côté un élément sensible, d'un autre côté un élément moteur, et fonctionne même comme pièce intermédiaire centrale. Un individu isolé de *Poteriodendron* nous offre un exemple d'un tel arc réflexe (fig. 279 I). Le corps cellulaire, fixé par un filament myoïdal au fond d'une élégante enveloppe caliciforme, possède un flagellum doué d'une extraordinaire sensibilité. La moindre excitation agissant sur ce flagellum est conduite en direction centripète au corps

Fig. 279. — Arc réflexe primitif dans une cellule isolée. I, *Poteriodendron*, cellule flagellée fixée par un filament myoïdal au fond d'une enveloppe caliciforme; II, cellule neuromusculaire d'une actinie. II, d'après HERTWIG.



cellulaire, et de là en direction centrifuge au filament myoïdal, de sorte que la contraction de ce dernier suit de très près et avec une extrême promptitude l'action de l'excitant sur le flagellum. La Vorticelle se comporte aussi d'une façon entièrement analogue; seulement ici les éléments sensibles sont plus nombreux et représentés par les cils vibratiles de la couronne péristomique. Nous trouvons en outre les mêmes conditions réalisées dans les cellules dites neuromusculaires des Cœlentérés (fig. 279 II). Ici il s'agit aussi d'une cellule possédant d'un côté un élément sensible et de l'autre une fibre contractile qui se contracte aussitôt que l'organoïde terminal sensible est excité.

Mais tandis que dans tous ces cas la différenciation porte sur une

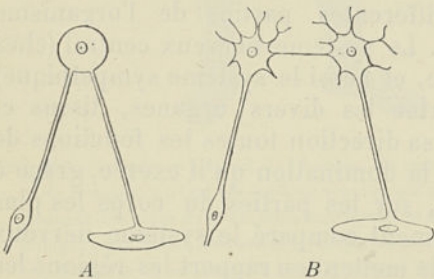


Fig. 280. — Schéma d'un arc réflexe. A, schéma de l'arc réflexe le plus simple. A gauche, en bas, cellule sensible; au milieu, en haut, cellule nerveuse centrale; à droite, en bas, cellule musculaire; B, schéma d'un arc réflexe chez un vertébré. A gauche, en bas, cellule périphérique sensible; à gauche, en haut, cellule nerveuse sensible; à droite, en haut, cellule nerveuse motrice; à droite, en bas, cellule musculaire. D'après GEGENBAUR.

cellule unique, elle s'étend à un plus grand nombre de cellules dans le système nerveux des animaux. Ici nous avons, dans le cas le plus simple, trois cellules différentes. L'une d'elles, la cellule sensible, reçoit

l'excitation; il en part un conducteur nerveux centripète qui se rend à une cellule centrale, la cellule nerveuse; et un conducteur centrifuge émanant de celle-ci aboutit à une cellule qui exécute la réaction, la cellule terminale motrice (fig. 280 A). Mais cette forme de l'arc réflexe n'est peut-être réalisée que chez les animaux invertébrés. Chez les vertébrés, autant que nous le sachions jusqu'ici, il y a au moins quatre cellules intercalées dans l'arc réflexe, c'est-à-dire qu'au lieu d'une seule cellule nerveuse centrale, il y en a au moins deux dont l'une reçoit l'excitation de la cellule sensible et la transmet à l'autre, tandis que cette dernière de son côté envoie l'impulsion à la cellule terminale motrice (fig. 280 B). La cellule terminale de la voie centrifuge, au lieu d'être motrice, peut d'ailleurs aussi dans certains cas être représentée par une cellule sécrétoire, une cellule produisant de la lumière ou de l'électricité. Ainsi par voie réflexe, au moyen des cellules ganglionnaires des centres nerveux, des parties très différentes et éloignées les unes des autres peuvent entrer en relation et être mises en activité par une impulsion centrale.

Les autres faits qui se rapportent au mécanisme du système nerveux central deviennent très simples si nous partons du schéma de l'arc réflexe. Ils consistent exclusivement en ceci, que d'une part, entre les organes terminaux sensible et moteur se trouvent intercalées une ou plusieurs cellules aux fonctions différentes, et que d'autre part, certaines cellules nerveuses sont influencées non seulement par une seule cellule et d'un seul côté, mais bien par plusieurs et dans certaines circonstances par de nombreuses autres cellules. Ainsi s'effectuent, par l'intermédiaire des fibres nerveuses, des connexions extrêmement complexes entre les cellules nerveuses, et à un autre degré entre les divers systèmes ganglionnaires qui ne sont pas autre chose que les centres de certains processus vitaux; et en même temps la multitude des impulsions qui en partent se trouvent reliées entre elles. De la sorte, les cellules nerveuses et leurs fibres commissurales forment un réseau en apparence inextricable, mais qui en réalité remplit un rôle parfaitement déterminé, et assure le fonctionnement synergique des différentes parties de l'organisme qu'elles relient les unes aux autres. Le système nerveux central (chez les vertébrés le cerveau et la moelle, et aussi le système sympathique) en innervant d'une façon appropriée les divers organes, tissus et cellules de l'organisme, tient sous sa direction toutes les fonctions de l'Etat cellulaire et les centralise par la domination qu'il exerce, grâce à ses longues voies de transmission, sur les parties du corps les plus éloignées (fig. 281). On a très justement comparé le système nerveux à un réseau télégraphique dont les fils mettent en rapport les régions les plus éloignées d'un pays avec un poste central. En fait, la comparaison du système nerveux central avec une station télégraphique et des fibres nerveuses avec les fils de transmission, est très heureuse si l'on se place au point de vue du principe de la centralisation qui est appliqué

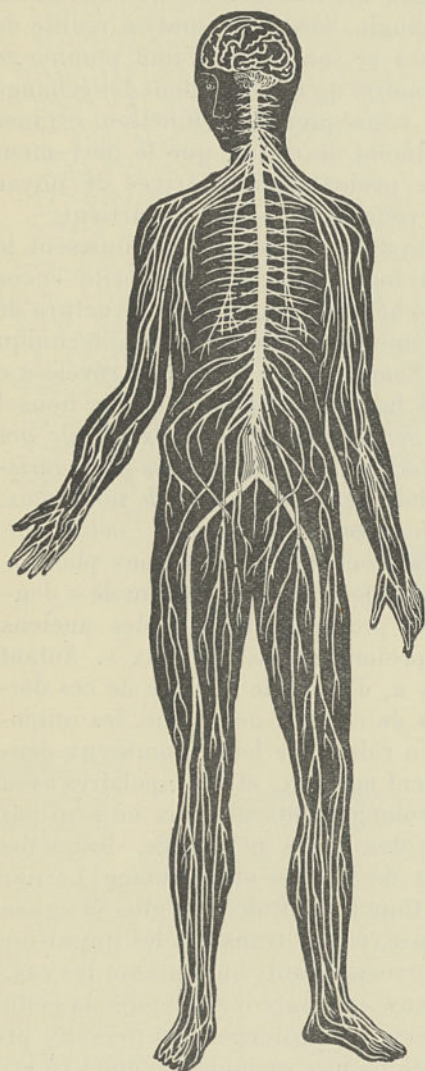


Fig. 281. — Système nerveux de l'homme. Du cerveau et de la moelle partent les cordons nerveux qui contiennent des voies de conduction centripètes et centrifuges pour toutes les parties du corps, et mettent ces dernières en relation, de façon à assurer l'unité du tout. D'après RANKE.

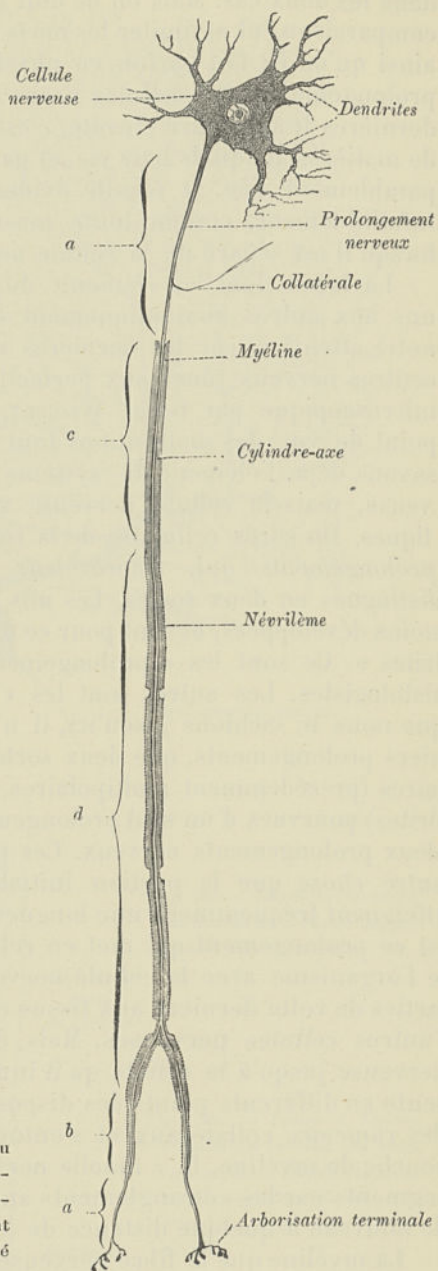


Fig. 282.

Fig. 282. — Schéma d'un neurone; *a*, cylindre-axe libre; *b*, cylindre-axe entouré seulement du névrilème; *c*, cylindre-axe entouré seulement de myéline; *d*, cylindre-axe entouré de myéline et de névrilème et divisé en segments par les étranglements de RANVIER. D'après STÖHR.

dans les deux cas. Mais on ne doit cependant pas pousser trop loin cette comparaison, et assimiler les nerfs aux fils conducteurs de l'électricité, ainsi qu'on l'a fait parfois en physiologie. Les nerfs sont en réalité des prolongements des cellules nerveuses et sont formés tout comme ces dernières de substance vivante, c'est-à-dire qu'ils présentent des échanges de matières auxquels leur vie, et par conséquent leur fonction, est inséparablement liée. Il résulte évidemment de ce fait que le nerf meurt infailliblement, comme toute masse protoplasmique privée de noyau, lorsqu'il est séparé de la cellule nerveuse à laquelle il appartient.

La façon dont les éléments du système nerveux se réunissent les uns aux autres anatomiquement et fonctionnellement, mérite encore notre attention, car les dernières recherches sur la fine structure des centres nerveux, dues aux perfectionnements apportés à la technique microscopique par GOLGI, WEIGERT, EHRLICH, etc., nous ont révélé à ce point de vue des dispositions tout à fait particulières. Comme nous le savons déjà, l'élément du système nerveux central est la cellule nerveuse, mais la cellule nerveuse avec ses différenciations caractéristiques. Du corps cellulaire de la cellule nerveuse partent de nombreux prolongements qui, d'après leur fonction, peuvent être nettement distingués en deux sortes. Les uns forment des arborisations plus ou moins développées, et sont pour ce motif désignés sous le nom de « dendrites ». Ce sont les « prolongements protoplasmiques » des anciens histologistes. Les autres sont les « prolongements nerveux ». Autant que nous le sachions jusqu'ici, il n'y a, d'après le nombre de ces derniers prolongements, que deux sortes de cellules nerveuses, les unipolaires (précédemment multipolaires en raison de leurs nombreux dendrites) pourvues d'un seul prolongement nerveux, et les bipolaires avec deux prolongements nerveux. Ces prolongements nerveux ne sont pas autre chose que la portion initiale des fibres nerveuses, lesquelles atteignent fréquemment une longueur de 1 mètre et davantage. Le nerf est ce prolongement qui met en relation les cellules les plus éloignées de l'organisme avec la cellule nerveuse, et qui transmet les impulsions parties de cette dernière aux tissus correspondants ou, suivant les cas, à d'autres cellules nerveuses. Mais, dans son parcours depuis la cellule nerveuse jusqu'à la cellule qu'il innerve, le prolongement nerveux présente en différents points des dispositions très variables. Il émet çà et là des rameaux collatéraux et s'entoure bientôt après son origine d'une couche de myéline, la « moelle nerveuse », qui est divisée en plusieurs segments par les « étranglements annulaires » de RANVIER, et qui disparaît de nouveau à quelque distance de la cellule que le nerf pourvoit.

La myéline que la fibre nerveuse traverse de bout en bout comme un cordon axial, le « cylindre-axe », est elle-même entourée d'une enveloppe membraneuse, le « névrilème » (ou gaine de SCHWANN). Les terminaisons des nerfs présentent, d'après la nature des cellules qu'ils innervent, des différenciations très caractéristiques. Tout cet ensemble,

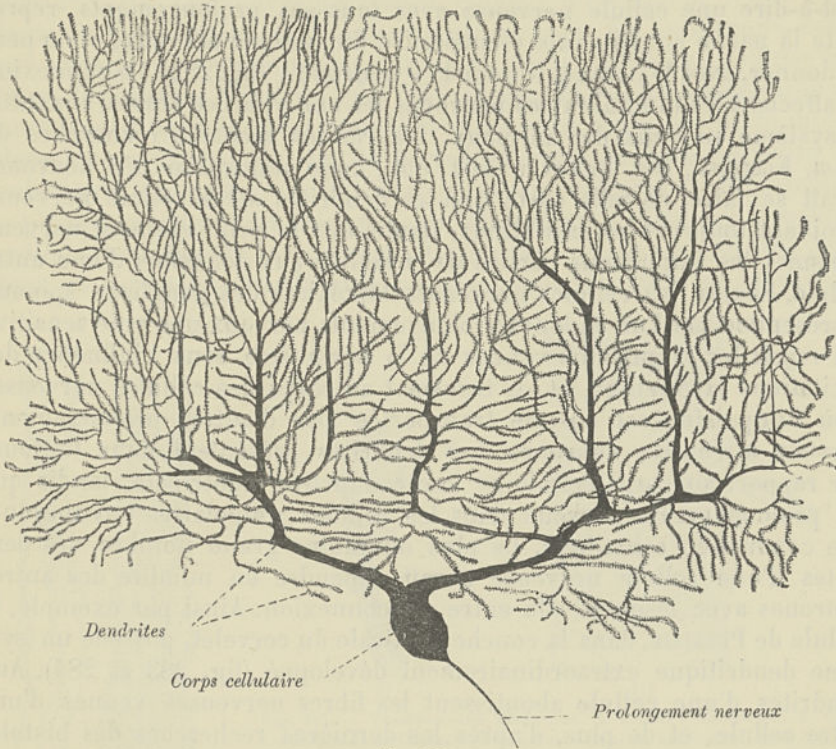


Fig. 283.

Fig. 283. — Cellule de PURKINJE, de la couche corticale du cervelet, d'après STÖHR.

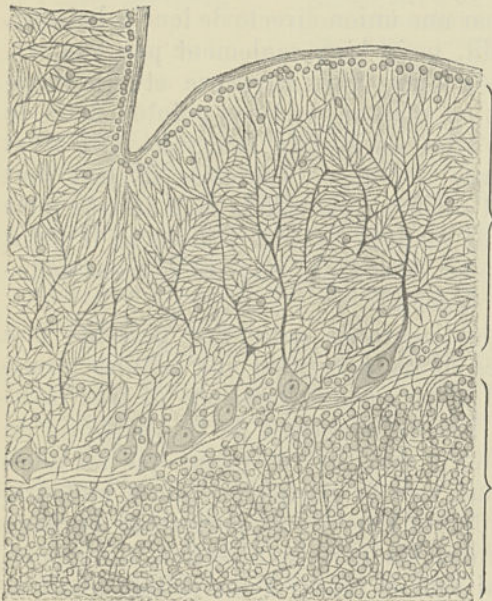


Fig. 284.

Substance
grise
de l'écorce

Substance
blanche
de la moelle

Fig. 284. — Coupe à travers l'écorce du cervelet du veau. Les grosses cellules ramifiées sont les cellules nerveuses de PURKINJE. D'après SCHIEFFER-DECKER.

c'est-à-dire une cellule nerveuse avec tous ses prolongements, représente la partie constituante élémentaire du système nerveux, et on peut lui donner, avec WALDEYER, le nom de « neurone » (fig. 282). La connexion qu'affectent les innombrables neurones les uns avec les autres, constitue le système nerveux des animaux. D'après les récentes recherches de GOLGI, KÖLLIKER, HIS, RAMON Y CAJAL, etc., cette connexion des neurones paraît se faire de telle sorte que les dendrites de la cellule nerveuse reçoivent toujours les excitations, tandis que le prolongement nerveux transmet les impulsions parties de la cellule aux dendrites d'une autre cellule. Seules, les cellules nerveuses bipolaires des ganglions spinaux représentent par l'un de leurs prolongements nerveux une voie sensitive qui reçoit les impulsions venues de la périphérie sous l'influence des excitations extérieures, et les transmet au corps des cellules nerveuses d'où l'impulsion est ensuite transportée par d'autres prolongements nerveux à d'autres neurones. Les dendrites présentent donc toujours par rapport au corps cellulaire une conduction centripète, tandis que les prolongements nerveux dans les cellules unipolaires ont toujours une conduction centrifuge. Le plus ou moins grand nombre des dendrites d'une cellule nerveuse paraît dépendre du nombre des autres neurones avec lesquels elle entre en connexion. Ainsi par exemple, la cellule de PURKINJE, dans la couche corticale du cervelet, possède un système dendritique extraordinairement développé (fig. 283 et 284). Aux dendrites d'une cellule aboutissent les fibres nerveuses venues d'une autre cellule, et de plus, d'après les dernières recherches des histologistes, il est remarquable que la connexion entre les deux ordres de prolongements ne s'effectue pas par une union directe de leur substance, « par continuité », comme on dit, mais bien seulement par contact, « par contiguité ». Les extrémités d'une fibre nerveuse et des ramifications dendritiques se mettent en rapport par leurs pointes, mais de manière à laisser encore entre elles un certain intervalle qui n'est point comblé par de la substance nerveuse. Toutefois il nous faut admettre que cet intervalle, qui d'ailleurs n'est visible qu'à de très forts grossissements, est formé aussi de matière vivante, autrement il serait difficilement compréhensible que les excitations pussent se transmettre des prolongements nerveux aux dendrites.

Si le mode de connexion des neurones entre eux présente une grande uniformité, le passage des fibres nerveuses aux cellules terminales qu'elles innervent ou dont elles partent, présente de très nombreuses variétés de disposition. Les nerfs partant de la périphérie du corps, à conduction centripète (nerfs sensitifs), de même que les nerfs conduisant en direction centrifuge vers la périphérie (nerfs moteurs, sécrétoires, électriques, etc.), diffèrent sous ce rapport selon l'organe dans lequel ils se terminent. Parmi les nerfs à direction centripète, c'est-à-dire sensitifs, il y en a qui sans se réunir à une cellule sensible, se terminent librement dans la peau sous forme d'une petite massue

(fig. 285, II). Les autres paraissent émaner directement d'une cellule sensible développée spécialement pour recevoir les excitations, comme par exemple les cônes et les bâtonnets de la rétine, les cellules auditives, les cellules olfactives (fig. 285, I), etc. Parmi les terminaisons des nerfs centrifuges, les plus caractéristiques sont celles des nerfs moteurs dans les muscles striés. Ici, la transition entre la fibre nerveuse et la substance musculaire se fait par un organe particulier différencié, la « plaque motrice » formée par un étalement à plat ou ramifié du cylindre-axe dans le sarcoplasma. Ce dernier, en cet endroit très granuleux et caractérisé par la présence d'un grand nombre de noyaux, est

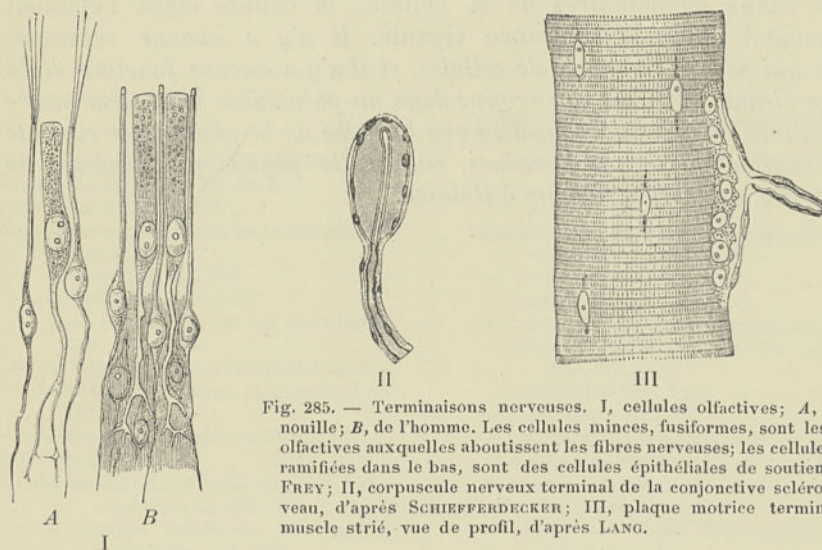


Fig. 285. — Terminaisons nerveuses. I, cellules olfactives; A, de grenouille; B, de l'homme. Les cellules minces, fusiformes, sont les cellules olfactives auxquelles aboutissent les fibres nerveuses; les cellules larges, ramifiées dans le bas, sont des cellules épithéliales de soutien, d'après FREY; II, corpuscule nerveux terminal de la conjonctive scléroticale du veau, d'après SCHIEFFERDECKER; III, plaque motrice terminale d'un muscle strié, vue de profil, d'après LANG.

recouvert par le sarcolemme de la fibre musculaire se continuant directement avec la gaine de SCHWANN de la fibre nerveuse (fig. 285, III). Le mode de terminaison des nerfs centrifuges dans d'autres organes, comme les fibres musculaires lisses, les cellules glandulaires, les cellules des organes lumineux, etc., paraît être beaucoup moins complexe, mais ces dispositions ont encore besoin d'être étudiées d'une manière plus approfondie.

C'est seulement par la centralisation de toutes les fonctions dans le système nerveux, que l'État cellulaire peut présenter des différenciations si étendues chez les animaux. Ce n'est que si tel ou tel organe entre en activité ou au repos au moment opportun et réagit d'une façon appropriée aux excitations parties de tel ou tel point du corps, s'il règne, en un mot, la plus délicate harmonie entre les divers organes, tissus et cellules, ce n'est qu'à cette condition que l'on peut voir se développer un mécanisme aussi compliqué que celui que nous présente l'État cellulaire d'un vertébré, et avant tout de l'homme.

* * *

Ici, la physiologie générale fait place à la physiologie spéciale de l'Etat cellulaire animal et végétal et de ses diverses formes de développement. C'est à la physiologie spéciale que revient la tâche d'explorer dans ses détails les mécanismes particuliers qui résultent de la vie en commun des cellules dans l'Etat cellulaire, et d'en étudier l'action d'ensemble. Le domaine de la physiologie générale s'arrête là, car il n'embrasse que les phénomènes vitaux communs à *tous* les organismes. L'objet de la physiologie générale doit en effet se borner aux phénomènes vitaux élémentaires de la cellule, la cellule étant l'élément fondamental de *toute* substance vivante. *Il n'y a aucune substance vivante qui ne soit composée de cellules, et il n'y a aucune fonction de la matière vivante qui n'ait son origine dans un phénomène vital élémentaire de la cellule. Si donc on considère que la tâche de la physiologie consiste dans l'explication des phénomènes vitaux, la physiologie générale ne saurait être qu'une physiologie cellulaire.*

INDEX

A

- Abeilles, production de chaleur des, 288.
Acanthocystis, myopodes de, 282.
Accoutumance, 209, 398.
Accroissement, influence de la température sur l', 434.
— mouvement par, 261.
— mécanique de l', 585.
— paralysie de l', par les narcotiques, 414.
— relation de l' avec l'assimilation, 214.
— relation de l' avec la reproduction, 213.
Achromatique, substance nucléaire, 103.
Acides gras, 128.
Actinosphaerium Eichhornii, adaptation aux excitants de, 398.
— — double réfraction des rayons axiaux de, 112, 623.
— — destruction granuleuse de, 522.
— — excitation chimique de, 408.
— — excitation galvanique de, 462, 522.
— — excitation mécanique de, 421.
— — fatigue de, 509.
— — téтанos mécanique de, 428.
Adaptation aux excitants, 398.
— comme cause de modifications morphologiques, 207, 353.
— individuelle, 208.
— phylétique, 211.
Adénine, 124, 184.
Æthaliium septicum, chimiotaxie de, 476.
— — phototaxie de, 497.
— — plasmodie de, 85.
— — rhéotaxie de, 492.
— — thermotaxie de, 500.
Agaric, production de CO² pendant la phosphorescence de l', 285.
Albumine circulante, 183.
— comme source de la force musculaire, 616.
Albumine, dissociation de l'-vivante, 339, 533.
— propriétés de l', 529.
— produits de destruction de l' vivante et morte, 339.
— vivante et morte, 338.
Albuminoïdes, caractères chimiques des, 121.
— coagulation des, 120.
— combinaisons des, 122.
— composition des, 117.
— comme nourriture des animaux, 161.
— comme caractéristique des organismes, 345, 529.
— cristallisables, 119.
— digestion des, 172.
— formules quantitatives des, 117.
— grandeur de la molécule des, 118.
— incapacité des — de diffuser à travers les membranes, 118.
— molécule simple fondamentale des, 120.
— molécules polymères des, 120.
— position dominante des — dans la cellule, 530.
— produits de destruction des, 124, 184.
— produits de la métamorphose régressive des, 124, 184.
— réactions chimiques des, 121.
— répartition chimique des, 121.
Albumoses, 172.
Alchimie, au Moyen Age, 64.
Aleurone, grains d' dans les graines en germination, 95, 119.
Algues, 351.
Aliment, définition de l', 157, 305.
— primordial, albumine comme —, 161.
Aloë verrucosa, participation du noyau à l'épaississement des parois cellulaires de l', 569.
Amblystoma, excitation galvanique de, 463.
Amibes, absorption de la nourriture par les, 164.
— avec grains de sable dans le protoplasma, 96.

- Amibes, comme organismes sans organes, 135.
 — dans la narcose, 417.
 — dans un milieu privé d'oxygène, 316, 624.
 — division artificielle des, 329, 562.
 — excitation chimique des, 407.
 — excitation galvanique des, 464, 545.
 — excitation mécanique des, 428.
 — excitation thermique des, 435.
 — excrétion des résidus alimentaires par les, 193, 583.
 — forme des — en différents milieux, 210.
 — hérédité chez les, 603.
 — modification des formes des — dans la reptation, 86, 624.
 — mouvements des, 263, 624.
 — mouvements protoplasmiques des, 106.
 — mort des — en état sphérique, 365.
 — mort par réfrigération, 322.
 — mort par élévation de la température, 324.
 — pouvoir digestif des fragments privés de noyau, 566.
 — reproduction des, 136.
 — rigidité par le froid des, 438.
 — rigidité de chaleur des, 439, 521.
 — sécrétion muqueuse des, 567.
 — substances alimentaires comme excitants pour les, 391.
 — thermotaxie des, 501.
 — vacuoles digestives des, 164, 192.
 — vacuoles pulsatiles des, 189.
- Amidon, assimilation de l', 181.
 — dans le protoplasma des cellules, 94.
 — dans les corps chlorophylliens, 180.
 — dans les cellules végétales, 94, 127.
 — digestion de l', 176.
 — grains d' — dans les cellules végétales, 94, 127.
 — grains d' — de la pomme de terre, du maïs, des pois, 94.
- Amoeba diffluens, galvanotaxie de, 506.
 — limax, 210, 439.
 — — galvanotaxie de, 506.
 — — thermotaxie de, 501.
 — polypodia, reproduction par division de, 218.
 — proteus, 210, 465.
 — — galvanotaxie de, 506.
 — radiosa, 210.
 — verrucosa, galvanotaxie de, 506.
- Amphimixie, 352.
- Amphistegina lessonii, excitation galvanique de, 463.
 — — narcose de, 420.
- Amyloïde, dégénérescence, 371.
 — substance, 371.
- Anabiose des organismes desséchés, 147.
- Anaérobies, 320.
- Anastatica, mouvements par turgescence de, 251.
- Anatomie comparée (comme appui à la théorie de la descendance), 349.
- Anesthésiques, action des, 413, 518.
- Anguillules desséchées, 147.
- Animaux à sang chaud, 246.
 — à sang froid, 246.
 — nutrition des, 159.
- Animisme de Stahl, 17.
- Anode, 449.
- Anophrys, chimiotaxie de, 484.
- Apposition, croissance par, 138, 191.
- Arbre généalogique des organismes, 351.
- Arcella, poids spécifique de, 111, 258.
- Archæopteryx macrurus, 350.
- Archée, théorie de Van Helmont, 15.
- Aroïdées, production de chaleur dans le spadice des, 290.
- Arrêt, phénomènes d', 546.
- Artemia Milhauseni, 209.
 — salina, 209.
- Articulés, animaux, 351.
- Ascaris megaloccephala (centrosome dans les cellules séminales de), 81.
 — — fécondation de l'œuf de, 228.
- Asphyxie, 315.
- Assimilation, concept de l', 171, 179, 537.
- Atavisme, 204.
- Atome, conception de l', 36, 112, 230.
- Atrophie, 357.
 — grandeur du biotonus dans l', 538.
 — d'inactivité, 359, 392.
 — sénile, 358, 376.
- Autorégulation des échanges de la matière vivante, 541.
- Axiale, position — des organismes à vie libre par excitation unilatérale, 550.
- Ayur Veda de Susrutas, 8.
- Azote, bactéries de l', 160.
 — excrétion de l' — dans l'urine, 198.
 — équilibre de l', 307, 540.

B

- Bacillus butyricus, 127, 313.
 — formation des spores de, 313.
- Bactéries ferrugineuses, 311.
 — sulfureuses, 310.
 — anaérobies, 320.
 — chimiotaxie des, 479.
 — desséchées, 147.
 — différenciation nucléaire des, 78.
 — paralysie de l'accroissement par excitation mécanique, 431.
 — rhéotaxie des, 493.
- Bacterium chlorinum, phototaxie de, 497.
 — lacticum, 127.
 — linolea, 78.
 — photometricum, excitation par la lumière de, 444.
 — — phototaxie de, 497.
 — termo, 408.
- Balsamine, mouvement de fronde des fruits de la, 262.

Barotaxie, 487.
 Bell, loi de, 21.
 Bétyles des Phéniciens, 8.
 Beroë ovata, palettes nataoires de, 279, 634.
 Bioblastes d'Altmann, 73.
 Biogène, conception du, 527.
 — croissance par polymérisation des molécules de, 537.
 — destruction du, 535.
 — formation du, 534.
 Biomyxa vagans, 87.
 Biotonus, concept du, 536.
 — modification du — par excitation totale, 541.
 — modification par excitation unilatérale, 549.
 Bobine d'induction à chariot, 457.
 Botrydium granulatum, phototaxie des zoospores de, 497.
 Bourgeons, formation de, 216.
 Branchipus stagnalis, 209.

C

Calcaires, aiguilles — des échinodermes et des éponges 192.
 Calcification des cellules, 372.
 Calorie, 239.
 Calorimètre, 292.
 Calorimétrie, 292.
 Cannabis sativa, participation du noyau à l'accroissement des poils radicaux de, 569.
 Carbonique (acide), comme produit de dédoublement des albuminoïdes, 124, 187.
 — — comme produit de dédoublement des hydrates de carbone, 126, 128.
 — — comme produit d'excrétion gazeux, 197.
 — — dédoublement de l'— dans les cellules vertes des plantes, 180, 319.
 Carchesium polypinum, excitation mécanique de, 427.
 — — digestion chez, 175.
 — — manière dont se comporte le noyau dans la digestion chez, 175.
 Carica papaya, ferment peptonisant de, 194.
 Carnivores, 159.
 Cartilagineuses (cellules), 83.
 Caséine, 123.
 Catalytique, action — des métaux, 177.
 Cathode, 449.
 Caulerpa, comme cellule polynucléée, 84.
 Causalité, besoin de, 6, 38.
 Cellulaire (état), dépendance et indépendance des cellules dans l'—, 631.
 — (théorie), 29, 74.
 — (contenu), nature fluide du, 106.
 Cellules, 75.
 — amiboïdes, 88.
 — artificielles, 191.

Cellules, comme organismes élémentaires, 74.
 — comme objets de la physiologie, 55.
 — construction des organismes par des, 29, 65.
 — croissance des, 585.
 — définition de la cellule, 75.
 — développement des, 230, 585.
 — hépatiques (granules dans les), 73.
 — noyau et protoplasma dans les échanges de la, 565.
 — poids spécifique des, 110, 257.
 — polynucléées, 82.
 — reproduction des, 588.
 — schéma des échanges de matières des, 577.
 — turgor des, 253.
 — vibratiles, flagellées, 89, 277.
 Cellules nerveuses, 646.
 — — calcification des, 372.
 — — comme partie du neurone, 646.
 — — de la moelle épinière de l'homme, 88.
 — — de Purkinje, 647.
 — — dans la narcose par la morphine, 419.
 — — excitation des, 546.
 — — fatigue des, 513.
 — — inhibition des, 546.
 — — noyaux des — après activité exagérée, 513, 572.
 — — paralysie des, 546.
 — — structure du noyau des, 105.
 Cellule-œuf avec centrosomes, 80.
 — d'une éponge calcaire, 87, 224.
 — d'un oursin, 87, 224.
 — de la grenouille, 221.
 — de l'étoile de mer, 221.
 — de l'ascaride, 223.
 — de Fabricia, 221.
 — des insectes, 222, 223.
 — des céphalopodes, 222.
 — position du noyau dans la, 572.
 Cellulose, dans la membrane des cellules végétales, 128, 196.
 — participation du noyau et du protoplasma à la formation de la, 568.
 Cénogénie, 233.
 Central (système nerveux), 642.
 Centralisation dans l'état cellulaire, 641.
 Centrosome, 79.
 — dans la division cellulaire, 220.
 — dans le protoplasma, 80.
 — dans le noyau, 81.
 Centrotaxie, 494.
 Cerveau, 644.
 Chaetomorpha, phototaxie des zoospores de, 497.
 Chaleur, absorption et dégagement de, 241.
 — équivalent mécanique de la, 239.
 — production de chaleur, 287.
 — régulation de la, 433.

- Chaleur rigidité de, 439.
 — unité de chaleur (voyez Calorie).
 Champignons, nutrition des, 160. 306.
 — situation des — dans l'arbre généalogique, 351.
 Chambre à gaz d'Engelmann, 316.
 Charbon (bacilles du), résistance à la chaleur des spores du, 325.
 Chat, fatigue des cellules nerveuses chez le, 513.
 Chilomonas paramæcium, phototaxie des zoospores de, 497.
 Chimiotaxie, 475, 583, 625.
 Chimiotropisme, 475.
 Chitine, 197.
 Chlorophylliens (corps), dans le protoplasma, 94.
 — — dédoublement de CO² dans les, 245.
 Choix des aliments de la part des cellules, 168.
 — des aliments, mécanisme du, 583.
 Choléra, bactéries du —; leur besoin d'oxygène, 320.
 Cholestérine, 124.
 Chondrine, 197.
 Chondrioderma difforme, développement des plasmodesmes de, 85.
 Chromatique, substance nucléaire, 103.
 Ciliées (cellules), 277.
 Circonscriptions du germe (théorie des), 591.
 Circulation du protoplasma dans les cellules végétales, 268.
 — du sang (découverte de la), 14.
 — du sang (schéma de la), 642.
 Clematis, paroi cellulaire des cellules médullaires de, 191.
 Clepsidrina blattarum, grégarine, 92.
 Closterium, mouvement moléculaire dans les vacuoles de, 249.
 — mouvement par sécrétion de, 261.
 — phototaxie de, 498.
 Coagulation des albuminoïdes, 120.
 — de l'acide silicique, 121.
 — nécrose de, 361.
 Cobaye, excitation tonique du, 399.
 Cœur, excitation galvanique du, 467.
 — fatigue du, 510.
 — métamorphose graisseuse, 368.
 — travail du, 276.
 Coleps hirtus, absorption des aliments par, 167.
 Collagène, 123.
 Colliquation, 361.
 Colloïdes (substances), 119.
 Colonie (définition de la), 68.
 Colpidium colpoda, dans l'état de jeûne, 308.
 Colpoda cucullus, enkystement de, 231.
 — — développement de, 231.
 Colpodella, choix de la nourriture chez, 168.
 Comète, spectre de la lumière propre des têtes de, 335.
- Conchioline, 123.
 Condensation chimique (concept de la), 50.
 Conformité au but (origine de la — dans la nature vivante), 211.
 Congélation d'animaux, 323.
 Conjonctive (substance), 197.
 Conjugaison des Difflogies, 226.
 — des infusoires, 227.
 Connaissance (concept de la), 34.
 Conscience, origine de la, 37.
 Contact, actions de, 177.
 Contractilité, 263.
 Contraction, 262.
 — mouvements par —; importance des cellules amiboïdes pour l'étude des, 264.
 — — théorie d'Engelmann des, 621.
 — — mécanique des, 620.
 — — différentes formes des, 264.
 Cornéine, 123.
 Corrélation des parties dans l'organisme, 206.
 — des parties dans la cellule, 578, 586.
 Cosmologie des philosophes ioniens, 9.
 Cosmozoaires, théorie des, 334, 342.
 Couleurs (théorie des — de Hering), 546.
 Courant galvanique, 449.
 — granulaire dans les pseudopodes des rhizopodes, 248.
 Créatine, 124, 184.
 — formation de — dans le muscle, 186.
 Créatinine, 124, 186.
 Cristalloïde (corps), 119.
 Cténophores, rangées de cils vibratiles des, 279.
 Cucurbita pepo, participation du noyau à la formation des poils radicaux de, 569.
 Cyanogène, dans l'albumine vivante, 340.
 — (combinaisons du —), origine des, 341.
 Cyanique (acide), comparaison avec l'albumine vivante, 341.
 Cyphoderia, thigmotaxie de, 489.
 Cypripedium insigne, participation du noyau à l'épaississement des parois cellulaires de, 569.
 Cytodes, concept des, 79.
- D**
- Déficit, phénomènes de — après les opérations de vivisection de la cellule, 562.
 Dégagement de force vive, 394.
 Dégénérescence cirreuse, 361.
 — graisseuse, 368.
 Dendrites des cellules nerveuses dans la narcose, 419.
 Desassimilation, concept de la, 171, 537.
 — processus de la 184.
 Descendance, théories de la, 30, 347.
 — théorie d'Anaximandre et d'Empédocle, 9.
 — — de Lamarck, 30.
 Desmidiacées, mouvements des, 260
 Destruction granuleuse, 362.

- Développement de la cellule, 586.
 — ontogénétique, 213.
 — phylogénétique, 202.
 — mécanique du, 591.
- Diabète sucré, formation du sucre aux dépens de l'albumine dans le, 187.
- Dialyseur, 118, 579.
- Diastase, 176.
- Diatomées, mouvements des, 261.
 — excitation par la lumière des, 446.
 — paralysie des — par excitation mécanique, 431.
 — phototaxie des, 497.
- Didymium, action de l'oxygène sur, 411, 625.
- Différenciation des cellules dans l'État cellulaire, 637.
- Différence, théorie de la, 298.
- Diffugies, conjugaison des, 226.
 — conduction des excitations chez les, 404.
 — construction de la caparace des, 170.
 — excitation mécanique des, 424.
 — nécrobiose des masses protoplasmiques privées de noyau des, 627.
 — poids spécifique des, 111, 258.
 — sécrétion muqueuse des fragments privés de noyau de, 567.
- Digestion extra-cellulaire et intra-cellulaire, 172.
- Diphthérie, bacilles de la, 200.
- Direction (corpuscules de), 221.
- Disaccharides, formule chimique des, 126.
- Disque coloré, 546.
- Division cellulaire, mécanique de la, 588.
 — — différentes formes de la, 216.
 — du travail des cellules dans l'État cellulaire, 637.
- Döbereiner, briquet de, 49.
- Dorataspis, radiolaire, 196, 602.
- Drosera, ferment peptonisant de, 194.
 — modifications du noyau par l'activité des cellules sécrétantes de, 571.
- Dualisme du corps et de l'âme, 8, 15, 18, 43.
- Dytiscus marginalis, manière de se comporter des noyaux dans les œufs de, 569.

E

- Eau, comme condition vitale générale, 311.
 — excrétion de l'— 190, 198.
 — teneur de la matière vivante en, 129.
- Echanges de matières, comme caractéristique de l'organisme vivant, 142, 156, 148.
 — de matières, comme processus vital, 529.
 — de matières, dans la fabrication de l'acide sulfurique anglais, 156.
 — de matières, équilibre des, 307, 540.
 — de matières, schéma des — dans la cellule, 577.
 — d'énergie, actions des excitants sur les, 612.
- Échange d'énergie dans les processus chimiques, 240.
 — d'énergie de la substance vivante, 235.
- Echinodermes, 351.
- Echinus microtuberculatus, fécondation bâtarde par sphaerechinus, 560.
- Elastine, 123.
- Elatères, 252.
- Electricité, animale, 293.
 — comme cause de mort, 374.
 — importance thérapeutique de l'—, 392.
 — production de l'—, 295.
- Électriques (organes), 299.
- Électrodes impolarisables, 299, 451, 504.
- Electrotonus, 459.
- Éléments galvaniques, 295, 449.
 — organiques, 112.
 — — présence des — dans la nature inanimée, 114.
 — système des — chimiques, 113.
 — thermo-électriques, 291.
- Embryologie (voyez ontogénie).
- Embryons de poissons, galvanotaxie des, 503.
- Embryon (développement de l'—), 213, 235.
- Emulsion, le protoplasma comme, 109.
- Emulsions huileuses, 99.
- Énergie, cinétique (actuelle), 28, 238.
 — circulation de l'—, 605.
 — différentes formes de l'—, 235.
 — loi de la conservation de l'—, 28, 238.
 — modifications de l'—, 238.
 — notion de l'—, 236.
 — potentielle, 29, 238.
 — théorie de l'— spécifique des organes des sens, 23, 524.
- Engraissement, 307.
- Enkystement de Colpoda cucullus, 231.
- Enzymes, 124, 178.
- Ephémères, durée de la vie des, 377.
- Épidermiques (cellules), de la grenouille, 87.
 — — structure alvéolaire des — du ver de terre, 99.
- Épigenèse, 19, 597.
- Épithéliales (cellules) à plusieurs noyaux, 84.
- Epuisement, 508.
- Équilibre dynamique, 140.
 — stable, 140.
- Equisétacées, élatères des spores des, 252.
 — photaxie des spores des, 495.
- Ergographe de Mosso, 510.
- Erodium cicutarium, mouvement par gonflement des graines de, 252.
- État cellulaire, indépendance et dépendance des cellules dans l'—, 631.
- État, définition morphologique de l'—, 68.
- Euastrum, desmidiacée, 88.
- Eucorallium rubrum, 68.
- Eudorina elegans, 70.
- Euglena viridis, infusoire flagellé, 89.
 — — position axiale par excitation unilatérale, 552.

- Excitabilité, 393.
 — renforcement de l'-, 545.
 — affaiblissement de l'-, 545.
- Excitants, assimilateurs, 542.
 — désassimilateurs, 542.
 — définition des, 387.
 — intensité des, 389.
 — interférence des, 544.
 — qualités des, 387.
 — trophiques, 391.
- Excitation, 387, 518.
 — seuil de l'-, 391.
 — (conduction de l'-), vitesse de, 402.
- Excrétion, notion de l', 189.
 — produits de, 197.
- Expansion, 262.
- Experimentum mirabile de imaginatione gallinæ, 548.
- F**
- Fakirs, enterrés vivants, 143.
- Fatigantes (substances), 516.
- Fatigue 508.
 — courbe de la — du muscle, 511.
- Fécondation, processus de la, 223.
- Ferments, 124, 176.
 — action des, 177.
 — caractères chimiques des, 177.
 — sécrétion des, 194.
 — théorie de Van Helmont des, 15.
- Fermentation alcoolique, 126.
 — butyrique, 127.
 — lactique, 127.
- Fermeture (contraction de), 458.
- Fibrine, 122.
- Fibrinogène, 122.
- Fièvre de fatigue, 516.
- Filaires (cellules des glandes, noyaux des — des chenilles, 102.
- Flamme, forme de la flamme d'un gaz, 599.
- Foin (bacilles du), spores des — soumises à l'action de la chaleur, 325.
- Fonction, notion de la — physiologique, 640,
 — changement de — chez *Raja clavata*, 300.
- Force, concept de la, 235.
 — hypermécanique, 20.
- Formule du monde (fiction de Du Bois-Reymond), 35.
- Fougère, 351.
- Froid, rigidité par le, 439.
- Fucoïdées, 351.
- Fuseau nucléaire, 219.
- G**
- Galvanique, courant, 295.
 — élément, 295, 449.
- Galvanisme, 294.
- Galvanomètre, 289.
- Galvanotaxie, 503.
- Gangrène, 360.
- Gastréades, 351.
- Gastrula, comme forme originelle des Métazoaires, 352.
- Gélatine, figures rayonnées dans une mousse de, 589.
- Génération spontanée, à l'époque actuelle et aux époques antérieures, 333.
 — — des poissons, des insectes et des vers, 332.
 — — des infusoires et des bactéries, 332.
 — — objections contre la théorie de la, 336.
 — — théorie de la, 331.
- Gentianes, phototaxie des, 495.
- Géotaxie, 493.
- Globulines, propriétés des, 121.
- Glutine, 197.
- Glycérine, 128.
- Glycogène, comme produit de la destruction des albuminoïdes, 125, 187.
 — dans les cellules hépatiques, 95, 127.
 — sa formation aux dépens du glycose, 183.
- Glycoprotéïdes, 123.
- Glycose, comme produit de la décomposition des albuminoïdes, 125, 187.
 — composition du, 125.
- Gonflement des parois cellulaires végétales, 251.
- Goutte d'huile, mouvements d'expansion d'une, 626.
- Graines végétales, influence de la température sur la germination des, 434.
 — — faculté de germination des — desséchées, 147.
 — — suspension des échanges dans les — desséchées, 149.
 — — narcose des, 414.
- Graisses, comme moyen de protection, 195.
 — composition des, 128.
 — dans le protoplasma des cellules, 95.
 — dans les cellules de la glande mammaire, 368.
 — digestion des, 176.
 — disparition des — dans le jeûne, 309.
 — formation des — aux dépens de l'albumine, 125, 186.
 — synthèse des — dans l'organisme animal, 183.
- Graisseuse, infiltration, 367.
 — métamorphose, 367.
- Granules, dans le protoplasma, 95.
- Granulaire (hypothèse) de Altmann, 73.
- Graphique (méthode), 25.
- Grégaires, mouvement des, 261.
- Grenouille, cristaux calcaires de la colonne vertébrale de la, 5, 249.
 — (larves de —) galvanotaxie des, 503.
 — — histolyse de la queue des, 358.
 — tonus réflexe général chez la, 400.
- Gromia Dujardinii (voy. *Hyalopus*).
- Guanine, 124, 184.

Guanine, cristaux dans les cellules pigmentaires, 124, 200.
Gymnote, 300.

H

Hæmatococcus, phototaxie des zoospores de, 497.
Halteria, galvanotaxie de, 507.
Héliotropisme, 495.
Hémiembryons de grenouille, 592.
Hémoglobine, comme composé albuminoïde contenant du fer, 122.
— cristaux d', 119.
— dans le muscle, 319.
Herbivores, 159.
Hérédité (voy. transmission).
Hexamitus (inflatus), infusoire flagellé, 278.
Hibernal (sommeil), 145.
Hippurique (acide), 124.
— — formation d' dans le corps des herbivores, 185.
Histolyse, 357.
Holothuria Poli, métamorphose muqueuse chez, 370.
Homéothermes (animaux), voy. animaux à sang chaud.
Homunculus, problème de la fabrication de l' au Moyen Age, 64.
Hyalopus Dujardinii, destruction granuleuse du protoplasma de, 364.
Hydrates de carbone, comme produits de dédoublement des albuminoïdes, 125, 187.
— — — comme source de la force musculaire, 615.
— — — division des, 125.
— — — nature chimique des, 125.
Hydre, division artificielle et régénération de l', 66, 633.
Hydrotaxie, 476.
Hyperexcitation, 508.
Hypnose, 547.
Hypoxanthine (sarcine), 124, 184.

I

Iatrochimique (école), 16.
Iatromécanique (école), 16.
Ignorabimus de Du Bois-Reymond, 38.
Immortalité corporelle, 378.
Immunité, 401.
Inactivité, atrophie d', 392.
Inanition (voyez jeûne).
Individu, notion de l' organique, 67.
— réel et virtuel, 72.
Induction (courant d'); sa formation, 455.
Infiltration graisseuse, 367.
Infusoires, conjugaison des, 227.
— desséchés, 147.
— découverte des, 17, 332.
Interférence des actions d'excitation, 544.
Intervention du sucre de canne, 127.

Intestin (cellules épithéliales de l'), 165.
— (cellules épithéliales de l'), résorption par le-, 165.
— (cellules épithéliales de l'-), de la douve du foie, 165.
— (cellules épithéliales de l'-), des vertébrés, 165.

Intussusception, accroissement par, 138, 191.

Invertine, 178.

Irritabilité, comme caractéristique de l'organisme, 140.

— théorie de l', 19.

J

Jeûne, phénomènes présentés par l'organisme dans le, 307.

K

Kératine, 123.

— comme aliment de la teigne, 161.

Kymographion de Ludwig, 26.

L

Lab ferment, 194.

Lactique (acide), comme produit de destruction des albuminoïdes, 124, 185.

— — comme produit de destruction des hydrates de carbone, 128.

— — dans la synthèse de l'acide urique, 185.

Lacrymaria, mouvements des fragments privés de noyau de, 563.

Lait (sucre de), 127.

— (formation du), 368.

Laplace (esprit à la), 35.

Larves de grenouille, galvanotaxie des, 503.

— de grenouille, histolyse dans la queue des, 357.

Lécithine, 124.

Leucocytes, 88, 94.

— absorption des aliments par les, 165.

— action de la quinine sur les mouvements des, 418.

— centrosomes dans les, 80.

— chimiotaxie des, 477.

— de grenouille avec bactéries ingérées, 94.

— d'écrevisse, 87.

— dégénération des — dans la leucémie, 360.

— métamorphose muqueuse des, 371.

— mode de se comporter des noyaux des — dans la narcose, 576.

— mort des — en état sphérique, 365.

— mouvements amiboïdes des, 264.

— participation des — à l'histolyse, 358.

Levier-clef pour courant galvanique, 450.

Lévulose, 125.

Levûre (cellules de), 178.

— (cellules de), excitation des échanges des — par la chaleur, 432.

- Levûre (cellules de), narcose des, 413.
 — (cellules de), production de chaleur des, 290.
 Lieberkühnia, absorption et digestion des aliments chez la, 173.
 Loi de Ohm, 452.
 — de l'excitation polaire par le courant galvanique, 460.
 — de la conservation de l'énergie, 238.
 — biogénétique fondamentale, 233, 350, 639.
 — fondamentale des échanges d'énergie dans les processus chimiques, 243.
 Lumière, action de la — sur les cellules vertes des plantes, 245, 443.
 — chez les animaux et les plantes, 283, 443, 606.
 — production de — dans les processus chimiques, 286.
 Lutte pour la vie, de Darwin, 211, 353.
 — pour la vie, d'après Héraclite et Empédocle, 9.
 Luzula maxima, cellules épidermiques de, 569.
- M**
- Machine à vapeur, comparaison avec l'organisme, 140.
 Macrobiotus Hufelandi, anabiose de, 147.
 Macronucleus des infusoires, 104.
 Magnétisme animal, 388.
 Magosphæra planula, 234.
 Marteau de Neef ou de Wagner, 456.
 Masse (action de), notion chimique des, 50.
 Matière, loi de la conservation de la, 28.
 — nature de la, 36.
 — vivante, 63.
 Maturation de l'œuf, 225.
 Maximum de l'excitation, 389, 521.
 — des actions d'excitation, 389.
 — de la température, 324, 439.
 Médecine, développement de la — dans l'antiquité, 9.
 Membrane cellulaire, 76.
 — — accroissement de la, 191.
 — de précipitation, 191.
 — nucléaire, 104.
 Mesembryanthemum crystallinum, réserve d'eau du, 312.
 Métachronie du mouvement vibratile, 278.
 Métamorphose amyloïde, 371.
 — grasseuse, 367.
 — muqueuse, 369.
 — processus nécrobiotiques de la, 360.
 Métaphysique, ses rapports avec les sciences de la Nature, 45.
 Météorites, 335.
 Micronucleus des infusoires, 104.
 Microscope, découverte du, 17.
 Miliola, structure du protoplasma des pseudopodes de, 99.
 Mimosa pudica, excitation galvanique de, 472.
 — — mouvement de, 256.
 — — narcose de, 410.
 Minimum des actions d'excitation, 389.
 — de l'excitation, 389, 521.
 — de température, 328, 439.
 Moelle épinière, 644.
 Moineau, fatigue des cellules nerveuses chez le, 513.
 Molécule, notion de la, 230.
 Moléculaire (mouvement) chez closterium, 249.
 — — des cristaux calcaires de la grenouille, 5, 250.
 — — dans les corpuscules salivaires, 249.
 Mollusques, 351.
 Momies (blé de), 147.
 Monde extérieur, ses rapports avec le monde intérieur, 41.
 — — rapport du — avec l'âme, 38.
 Monères de Haeckel, 77, 351.
 — génération spontanée des, 334.
 Monisme, 47.
 Monosaccharides, formule chimique des, 125.
 Mort apparente, 145.
 Mort, causes de la, 373, 520.
 — comme phénomène d'adaptation, 379.
 — développement de la, 152.
 — moment de la, 151.
 — naturelle, 375.
 Mouche à viande, histolyse des tissus chez la, 359.
 — à viande, production de graisse aux dépens de l'albumine chez la, 187.
 Mousses, 351.
 Mouvement amiboïde, 264.
 — automatique des cils vibratiles, 277.
 — comme caractéristique de la vie, 4, 8, 139.
 — ciliaire, 276.
 — — dans un milieu privé d'oxygène, 318.
 — — excitation par les excitants galvaniques, 465.
 — — excitation par les agents mécaniques, 425.
 — — excitation par les agents chimiques, 409.
 — — excitation par les agents thermiques, 437.
 — — force du, 281.
 — — métachronie du, 278, 634.
 — — paralysie du — par les excitants galvaniques, 474.
 Mouvement, division des différentes sortes de, 247.
 — du sang, 248.
 — musculaire, 269.
 Mucigène, 370.

- Mucine, 123, 128, 195, 370.
 Mucor, adaptation à des solutions salines concentrées, 210.
 Multiplicateur, 289.
 Muqueuse (cellules), 193.
 — métamorphose, 369.
 — sécrétion, 193.
 Musca vomitoria, fatigue des muscles de l'aile de, 512.
 Muscle, courant galvanique du, 298.
 — excitation chimique du, 411.
 — — galvanique du, 458.
 — — mécanique du, 427.
 — échanges du — pendant l'activité, 430.
 — fatigue du, 510.
 — hémoglobine du, 319.
 — influence de la chaleur sur le, 437.
 — manière de se comporter des — dans la narcose, 418.
 — mouvement du — dans un milieu privé d'oxygène, 318.
 — restauration du — fatigué, 514.
 — rigidité cadavérique du, 151.
 Musculaire (fibre), excitation par la lumière de la, 446.
 — — forme de la, 272.
 — — histolyse de la, 358.
 — — irritabilité de la, 19.
 — — lisse et striée, 271, 272.
 — — longueur de la, 273.
 — — propriétés optiques de la, 273.
 — — structure de la, 273.
 — (force), source de la, 614.
 — (segment), modification du — pendant la contraction, 274, 628.
 — — structure du, 273.
 Myographe, 403, 470.
 Myosine, 122.
 Myriarida, reproduction par division de, 216.
 Myxomycètes, 84.
 — action de l'oxygène sur les, 411.
 — chimiotaxie des, 476.
 — développement des, 85.
 — grandeur des plasmodies de, 588.
 — mouvement des — dans un milieu privé d'oxygène, 316, 625.
 — phototaxie des, 497.
 — rhéotaxie des, 492.
 — thermotaxie des, 500.

N

- Naja Haje, serpent à lunettes d'Égypte, 548.
 Narcose, 413.
 Narcotiques (voy. anesthésiques).
 Nature (connaissance de la), définition de Du Bois Reymond, 34.
 — (connaissance de la), limites à la, 34.
 — (investigation de la), rapport avec la métaphysique, 45.
 — — but de la, 1.
 — (philosophie de la), 22.

- Nécrobiose, définition de la, 153, 355.
 Nécrose, définition de la, 355.
 — par coagulation, 360.
 — par action des rayons lumineux, 441.
 Neoscopelus macrolepidotus, poisson des grands fonds, 327.
 Neovitalisme, 51.
 Nepa, noyau dans les cellules des rayons de l'œuf de, 570.
 Nerfs centripètes et centrifuges, 644.
 — fatigue des, 509.
 — paralysie des — par compression, 431.
 Nerveuses (cellules), 646.
 — (terminaisons) sensibles et motrices, 649.
 Neuro-musculaires (cellules), 643.
 Neurone, 646.
 Nisus formativus, 20.
 Nitella, influence de la chaleur sur le courant protoplasmique de, 436.
 Nitroglycérine, destruction explosive de la, 141.
 Nitromonas, 160.
 Noctiluca miliaris, en état de narcose, 418.
 — — excitation chimique de, 412.
 — — excitation galvanique, 473.
 — — excitation mécanique, 427.
 — — phosphorescence de, 283.
 Noyau, au repos, 219.
 — découverte du, 76.
 — division du, 216.
 — des spermatomères de l'ascaride, 103.
 — éléments constituants du, 102.
 — formes du, 100.
 — membrane du, 104.
 — mode de se comporter du — dans la fatigue de la cellule, 513.
 — participation du — à l'activité de la cellule, 565.
 — structure du, 105.
 — théorie de la prépondérance du, 558.
 Nucléaire (division), 216.
 — — directe, 217.
 — — figures de la, 219.
 — — indirecte ou mitotique, 218.
 — — mécanique de la, 590.
 Nucléine, composition chimique de la, 122.
 — localisation de la — dans la cellule, 104, 131.
 — mode dont se comporte la — dans les glandes pendant la sécrétion, 571.
 Nucléiniques (bases), 122, 184.
 Nucléique (acide), 122.
 Nucléoalbumine, 123.
 Nucléole, 103.
 Nutrition des animaux et des plantes, 157, 160.

O

- Œufs, comme cellules sexuelles femelles, 216.
 — fécondation des fragments d'— dépourvus de noyau, 560.

- Œufs formation des — chez l'oursin, 216.
 Opalina, infusoire de l'intestin de la grenouille, 84.
 — multiplication des noyaux chez, 214.
 Optimum des actions d'excitation, 389.
 Orbitolites, courant protoplasmique dans les pseudopodes de, 266.
 — conduction de l'excitation chez, 405.
 — excitation mécanique de, 429.
 — formation de gouttes et de boules dans le protoplasma chez, 108.
 — nécrobiose des masses protoplasmiques de — privées de noyau, 152, 366.
 — thigmotaxie de, 488.
 Organe, définition de l', 69.
 Organes, physiologie des, 56, 127.
 Organisation de la matière vivante, 106, 135.
 Organismes, arbre généalogique des, 351.
 — comparés avec les corps inorganiques, 134.
 Organisme élémentaire (la cellule comme), 70.
 Organismes ferments, 178.
 Oscillariées, mouvements des, 261.
 — paralysie du mouvement des — par excitation mécanique, 431.
 — phototaxie des, 498.
 Osiose, 254, 579.
 Osseuses (cellules), 492.
 Oursin, fécondation de l'œuf de l', 229.
 Ovalbumine, 122.
 Oviogenèse chez les insectes, 216.
 — chez l'oursin, 216.
 Oxalique (acide), 124.
 Oxalate de chaux dans les cellules végétales, 95.
 Oxytriche, thigmotaxie de, 490.
 Oxygène, absorption de l'— par les organismes, 163, 198.
 — comme condition vitale, 314.
 — découverte de l', 21.
 — excrétion par les plantes vertes, 197.
 — pression partielle de l', 314.
 — teneur pour cent de l'atmosphère en, 314.

P

- Pœonia, formation de graisse aux dépens de l'amidon dans les graines de, 182, 530.
 Paléontologie, à l'appui de la théorie de la descendance, 348.
 Palettes natatoires des Cténophores, 279.
 Palingénie, 233.
 Paracelse, système théosophique de, 13.
 Paralysie, 396, 518.
 Paramœcium aurelia, comme cellule ciliée, 93, 278.
 — — chimiotaxie de, 485.
 — — conjugaison de, 227.
 — — excitation galvanique de, 466.
 — — excitation mécanique de, 425.

- Paramœcium aurelia, galvanotaxie de- 505.
 — — géotaxie de, 493.
 — — multiplication de, 408.
 — — poids spécifique de, 110.
 — — position axiale de — par excitation unilatérale, 554.
 — — thermotaxie de, 501.
 — — thigmotaxie de, 491.
 — — vacuoles pulsatiles de, 93, 190.
 — bursaria, infusoire avec algues parasites, 96.
 — caudatum, conjugaison de, 227.
 Parenté, définition de la — naturelle, 203.
 Parthénogenèse, 215.
 Pathologie cellulaire, fondation de la — par Virchow, 27.
 Pelomyxa pallida, 77, 101.
 — — palustris, fatigue de, 509.
 — — excitation galvanique de, 464.
 — — destruction granuleuse de, 363, 521.
 — — action de la lumière sur, 443.
 Pepsine, 124, 176, 194.
 Peptone, 172, 120.
 — retransformation de la — en albumine native, 182.
 Peranema, infusoire flagellé, 278.
 — excitation galvanique de, 469.
 — excitation mécanique de, 425.
 Perfectionnement dans le développement, 354.
 Periplaneta orientalis, thigmotaxie des spermatozoïdes de, 490.
 Perpétuel (problème du mouvement), 43.
 Personne, définition de la, 72.
 Phagocytes, 163, 358.
 Philosophie monistique de Bacon, 15.
 — de Descartes, 15.
 Phlyctènes, colliquation dans les, 362.
 Pholade, séparation de la substance lumineuse, 285.
 Phosphore, façon de se comporter du — dans l'oxygène pur, 315.
 — (empoisonnement par le —), formation de graisse aux dépens de l'albumine dans l', 186, 369.
 — excrétion de l'urée dans l'empoisonnement par, 369.
 Photométrie, 499.
 Phototaxie, 495.
 Physiologie cellulaire, 53.
 — comparée, 23, 58.
 — définition du mot, 3.
 — direction chimique de la, 25.
 — direction physique de la, 25.
 — direction psychologique de la, 27.
 — état de la — moderne, 53.
 — générale, 27.
 — manuel de — de J. Müller, 24.
 — rapport de la — avec la psychologie, 34.
 — tâche de la, 3.
 Phytogenèse, théorie de la — de Schleiden, 76.

- Pigment (grains de), 95.
 Pigmentaires (cellules), mouvement des —
 de la larve de grenouille, 87, 265.
 — (cellules), du brochet avec centrosome,
 80.
Pisum sativum, participation du noyau à la
 formation des poils radicaux de, 569.
 Plancton, 283, 427.
 Plantes, carnivores, 194.
 — galvanotaxie des radicelles des, 504.
 — gymnospermes et angiospermes, 351.
 — nutrition des, 157, 319.
 — révisiscentes, 251.
 Plasmodium de myxomycètes, 85.
 Plasmolyse, 254, 567.
 Platine chauffante, 435.
Pleuronema chrysalis, galvanotaxie de, 507.
 — — excitation par la lumière de, 445.
 — — excitation mécanique de, 425.
Pleurotaenium, phototaxie de, 498.
 Pneuma (théorie du), 9.
 Poids spécifique des cellules, 110, 257.
 Pois, échauffement des — dans la germina-
 tion, 288.
 Poisons, 374.
 Poïkilothermes (animaux). (Voir animaux à
 sang froid.)
 Polaires (globules) formation des, 221.
 Polarisation, courant de, 450.
 Polymérie de la molécule de biogène, 537,
 586.
 — de la molécule d'albumine, 120.
 — de la molécule d'acide silicique, 120.
 Polysaccharides, formule chimique des, 127.
Polystomella, absorption de la nourriture par
 les fragments dépourvus de noyau
 de, 566.
 — régénération de la coquille de, 567.
Polytoma uvella, galvanotaxie de, 507.
 — uvella, mécanisme de la position axiale
 de — par excitation unilatérale, 553.
 Postgénération, 592.
Poteriodendron, comme cellule neuro-mus-
 culaire, 643.
 — différenciation du corps cellulaire de,
 599.
 Poulet, experimentum mirabile du P. Kircher
 chez le, 548.
 Préformation (théorie de la), 18, 596.
 Pression (comme condition vitale), 325.
Principium nervosum de Boerhaave, 17.
 Protection (moyens de) chimiques des ani-
 maux et des plantes, 195.
 Protéïdes, 122.
 Protéïnes. (Voir albuminoïdes.)
Proteus anguineus, à l'état d'inanition, 309.
 — — son excitabilité par la lumière,
 441.
 Protistes, comme objets de recherches
 physiologiques, 58.
 — comme formes originelles des orga-
 nismes, 351.
Protococcus, algue unicellulaire, 201.
 Protophytes, 351.
 Protoplasma, comme émulsion, 109.
 — consistance fluide du, 106.
 — contenu du, 91.
 — définition du, 75, 91.
 — découverte du — par Mohl, 30, 75.
 — formation de gouttes et de boules dans
 le, 107, 108.
 — hyalin, 97.
 — poids spécifique du, 110.
 — structure alvéolaire du, 98.
 — — réticulée du, 97.
 — théorie du — de M. Schultze, 76.
 Protoplasmique (courant) dans les cellules
 végétales, 107, 268.
 — (courant) dans les cellules des rhizo-
 poles, 107, 248, 268.
Protospongia Haeckelii, 638.
 Protozoaires, 351.
 Pseudopodes, 88, 265.
 Psychologie, rapports de la — avec la
 physiologie, 34.
 Psychomonisme, 43.
 Ptomaines, 199.
 Ptyaline, 194, 124.
 Φύσις, définition du mot, 3.
Pyrophorus noctilucus, spectre de la lumière
 du, 284.
- Q
- Quadrature du cercle (problème de la), 43.
 Quadrille des centres, 229.
- R
- Raja clavata*, 301.
Ranatra, noyaux dans les cellules des rayons
 de l'œuf de, 570.
 Réflexe, définition du, 642.
 — arc, 642.
 Régénération des cristaux, 584.
 — mécanique de la, 600.
 — processus de la, 538.
 Remplacement (aliments de); hydrates de
 carbone et graisses comme, 161, 616.
 Rénales (cellules) activité excrétoire des, 198.
 Reproduction des cellules, 214.
 — — par division, 215.
 — — par formation de bourgeons, 216.
 — — par œufs, 215.
 — — sexuelle, 215.
 — — ses rapports avec l'accroissement,
 213.
 Réserve, albumine de, 183, 196.
 — substances de — de la cellule, 196, 307.
 Résorption, définition de la, 162.
 — mécanique de la, 579.
 Respiration, comme phénomène vital général,
 161.
 — découverte de Girtanner de la — de
 l'oxygène, 21.
 — théorie de Mayow de la, 16, 21, 314.

- Restauration du muscle fatigué, 514.
 Rhéocorde, 454.
 Rhéotaxie, 492.
 Rhizoplasma Kaiseri, influence de la température sur le mouvement protoplasmique du, 436.
 — — en milieu dépourvu d'oxygène, 317.
 Rigidité cadavérique, 151.
 Rose de Jéricho, 251.
 Rotateurs desséchés, 146.
 Rotation du protoplasma dans les cellules végétales, 269.
 Rythme du mouvement vibratile, 277.
- S**
- Saccharomyces (voy. levûre).
 Salivaires, corpuscules, 249.
 — cellules des glandes, 571.
 Sang, circulation du — dans les capillaires, 248.
 Sarcine (voy. hypoxanthine).
 Sarcode, définition du, 75.
 Sarcolemme, 272.
 Sarcoplasma, 272.
 Saumon, état des muscles du — dans le jeûne, 310.
 Savons, 129.
 Secousse, courbe de la s.- du muscle, 469.
 Sécrétions, définition des, 189.
 — mécanique des, 579.
 — produits de, 194.
 Segmentation cellulaire, 220.
 Sels inorganiques de la substance vivante, 130.
 Selaginella lepidophylla, mouvements par gonflement de la, 251.
 Sélection artificielle, 211.
 — naturelle, 211, 353.
 — théorie de la — de Darwin, 30, 352, 637.
 — — d'Empédocle, 9, 30.
 Sensibilité des nerfs, 19.
 Septicémie (bactéries de la —) vie anaérobie des, 320.
 Serpents (poison des —), 200.
 — (charmeurs de —), expérience des, 548.
 Serumalbumine, 122.
 Silicique (acide), coagulation de l', 121.
 — — comme sécrétion formatrice du squelette, 196.
 — — molécule polymère de l', 121.
 Solution nutritive pour les plantes, 158.
 Spécialisation de la recherche, défaut de la, 2.
 Spécifique (énergie) théorie de l' - de J. Müller, 23, 524.
 — (po ds) de la matière vivante, 110.
 Spermatozoïdes, comme cellules sexuelles mâles, 225.
 — chimiotaxie des, 482.
 — découverte des, 17, 224.
 — de l'homme, 278.
 Spermatozoïdes de salamandre, 90.
 — différentes formes des, 225.
 — rhéotaxie des, 493.
 — tête et queue des, 225.
 Sphaerechinus granularis, fécondation tardive avec Echinus microtuberculatus, 560.
 Spirillum undula, 78, 498.
 — — chimiotaxie de, 484.
 Spiritus animalis (théorie du), 115.
 Spirochaete, 480.
 Spirogyra, arrangement des cellules de, 638.
 — formation d'amidon dans les masses protoplasmiques de, 574.
 — mode de se comporter du noyau dans la narcose des cellules de, 568.
 — narcose de, 414, 568.
 — respiration du protoplasma de, 576.
 — sort des fragments dépourvus de noyau du, 567.
 Spirostomum ambiguum, destruction granuleuse, de 363.
 — — galvanotaxie de, 507.
 — — métachronie du mouvement ciliaire péristomique de, 635.
 — — narcose du, 520.
 Spongine, 123.
 Spores des bactéries, 313.
 — du bacille du foin sous l'action de la chaleur, 325.
 — du bacille du charbon, 325.
 — de colpoda cucullus, 231.
 — des équisétacées, 252, 496.
 — des myxomycètes, 85.
 — (formation de), 223.
 — — du bacillus butyricus, 313.
 — — de colpoda cucullus, 231.
 Staphylococcus pyogenes albus, 477.
 Stéapsine, 176.
 Stentor, noyau du, 102.
 Stentor cœruleus, absorption de la nourriture par, 582.
 — — excitation mécanique du, 426.
 — — mouvements de contraction du, 270.
 — — narcose du, 417.
 — — polymorphus, reproduction par division de, 215.
 — — Roeselii, division par section du, 70.
 — — régénération chez, 70, 329.
 Stephalia corona, anatomie de, 69.
 Stichopus, métamorphose muqueuse de, 370.
 Structure, définition de la, 597.
 Stylonychia, infusoire cilié, 89.
 Suc nucléaire, 103.
 Sucre de canne, 127.
 Sulfureuses (bactéries), échanges de matières des, 310.
 Sulfurique (acide), fabrication de l' - anglais, 142, 179, 535.
 Syncytium, définition du, 82.
 Système mécanico-dynamique de Hoffmann, 17.

T

- Tardigrades desséchés, 146.
 Télologie dans les Sciences de la Nature, 207, 354.
 Température, maximum de, 324.
 — minimum de, 321.
 Tension (force de), 29, 238, 395.
 Tétanos galvanique, 470.
 — mécanique, 428.
 — parfait et imparfait, 471.
 Tétanos (bactéries du), vie anaérobies des 320.
 Thalassicola nucleata, radiolaire, 93.
 — — absorption de la nourriture par le protoplasma de — privé de noyau, 566.
 — — élévation et abaissement de, 258.
 — — excitation mécanique de, 421.
 — — formation de spores chez, 382.
 — — isolement du noyau de, 560.
 — — production de lumière de, 412.
 — — structure spumeuse du protoplasma intracapsulaire, 99.
 Thecoconus, radiolaire, 196, 602.
 Theoria generationis de Gaspard Frédéric Wolf, 19.
 Théorie cellulaire, 30, 76.
 Thermotaxie, 500.
 Thigmotaxie, 488.
 Tissu, définition du, 71.
 Tonus, 399.
 Torpille, 300.
 Toxalbumines, 200.
 Toxalbumoses, 200.
 Toxines, 199.
 Tradescantia, courant protoplasmique dans les cellules des poils staminaux du, 93, 107, 268.
 — excitation galvanique de, 468.
 — vacuoles dans les cellules des poils staminaux de, 93.
 Transmission héréditaire, comme facteur de la conservation des formes, 204.
 — — des caractères acquis, 205, 353.
 — — mécanique de la, 603.
 — — noyau comme substratum prétendu de la, 560.
 — — relation de la — avec les échanges de la cellule, 603.
 Transpiration des plantes, 198.
 Trophotaxie, 477.
 Trypsine, 124, 176, 194.
 Tuberculine, 200.
 Tuberculose (bacilles de la —) influence de la température sur les, 434.
 Tuniciers, 351.
 Turgor de la cellule, 253.

U

- Ulothrix, phototaxie des zoospores de, 496.
 Ulva, phototaxie des zoospores de, 497.

- Urée, comme produit de la métamorphose régressive des albuminoïdes, 124, 184, 198, 533.
 — excrétion de l'urée dans l'empoisonnement par le phosphore, 369.
 — formation aux dépens du carbonate d'ammoniaque dans le foie, 185.
 — synthèse artificielle de l'—, 49.
 Urique (acide), comme produit de la métamorphose régressive de l'albumine, 124, 184, 198, 533.
 Urique (acide), formation dans le corps des animaux, 185.
 Urostyla grandis, mouvement ciliaire de, 281.

V

- Vacuoles digestives, 164.
 — du protoplasma, 94.
 — pulsatiles ou contractiles, 94, 108.
 Vampyrella Spirogyrae, choix de la nourriture par, 168.
 Variabilité individuelle, 352.
 Vaucheria, formation en boule du protoplasma de, 107.
 Végétale (albumine), 122.
 — (globuline), gluten, 122.
 Végétales (cellules) avec corps chlorophylliens, 93.
 — — avec grains d'amidon, 94.
 — — courant protoplasmique des, 268.
 — — suc cellulaire des, 268.
 — — utricule primordiale des, 254.
 Vers, 351.
 Vertébrés (animaux), 351.
 Vie, 3.
 — actuelle, 150.
 — contenu de la notion de, 3.
 — éternité de la, 337.
 — latente, 150.
 — origine de la, 330, 338.
 — potentielle, 150.
 — théorie de la continuité de la, 137, 336.
 Vieillesse, 375.
 Vital (processus) échange de matières comme, 148.
 Vitales (conditions) définition des, 304.
 — — extrinsèques, 305.
 — — générales et spéciales, 305.
 — — intrinsèques, 328.
 Vitale (force), 20, 47.
 Vitalisme, 20, 47.
 — mécanique, 51.
 — psychique, 51.
 Vitaux (phénomènes) comme expression des échanges de matières, 148.
 Vitelline, 122.
 Vivisection, introduction de la — dans la physiologie par Galien, 11.
 — de la cellule, 152, 330, 562.
 Vorticelle, absorption des aliments par la, 166, 582.

- Vorticelle comme cellule neuro-musculaire,
271, 643.
— excitation chimique de la, 410.
— — mécanique de la, 430.
— myoïdes de la, 271.
— noyau de la, 102.
Vorticellines, 426.
Vrilles, thigmotaxie des — des plantes, 489.
- Xanthine, 184, 124. **X**
Z
Zoochlorelles, 96.
Zoospores, chimiotaxie, 480.
— phototaxie, 496.
Zooxanthelles, 96.
Zygnema, fragments privés de noyau de, 567.