

Bibliothèque numérique

medic@

**Houssay, Frédéric. Notice sur les
travaux scientifiques**

Paris, Impr. générale Lahure, 1894.

Cote : 110133 t. XXVI n° 9

NOTICE

SUR LES

TRAVAUX SCIENTIFIQUES

DE

M. FRÉDÉRIC HOUSSAY

MAÎTRE DE CONFÉRENCES A L'ÉCOLE NORMALE SUPÉRIEURE

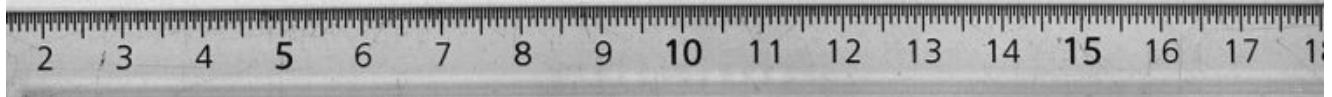


PARIS

IMPRIMERIE GÉNÉRALE LAHURE

9, RUE DE FLEURUS, 9

1894



NOTICE

TRAVAUX SCIENTIFIQUES

M. FREDERIC HOUSSEY

ANNUAIRE DES TRAVAUX SCIENTIFIQUES

AVANT-PROPOS

La mort de G. Pouchet laisse vacante la chaire d'Anatomie Comparée au Muséum d'Histoire Naturelle de Paris, celle où se fit entendre la voix de Cuvier.

Si ce grand souvenir peut éveiller bien des enthousiasmes et faire éclore bien des ambitions, il est un autre motif pour lequel doit être convoitée la parole en cette chaire : c'est la seule de France qui porte le titre unique et spécifié d'Anatomie Comparée, la seule qui possède une collection combinée en vue d'un pareil enseignement. Une nomination à ce poste retentit sur la science française sans contre-poids officiel. N'est-ce pas à dire que c'est une chose grave et pour laquelle le débat mérite d'être élevé jusqu'à la discussion des idées et des doctrines ?

C'est tout au moins ce qui m'a semblé juste, et c'est cette conviction qui me détermine aujourd'hui à présenter ma candidature pour faire valoir des théories et soutenir un programme.

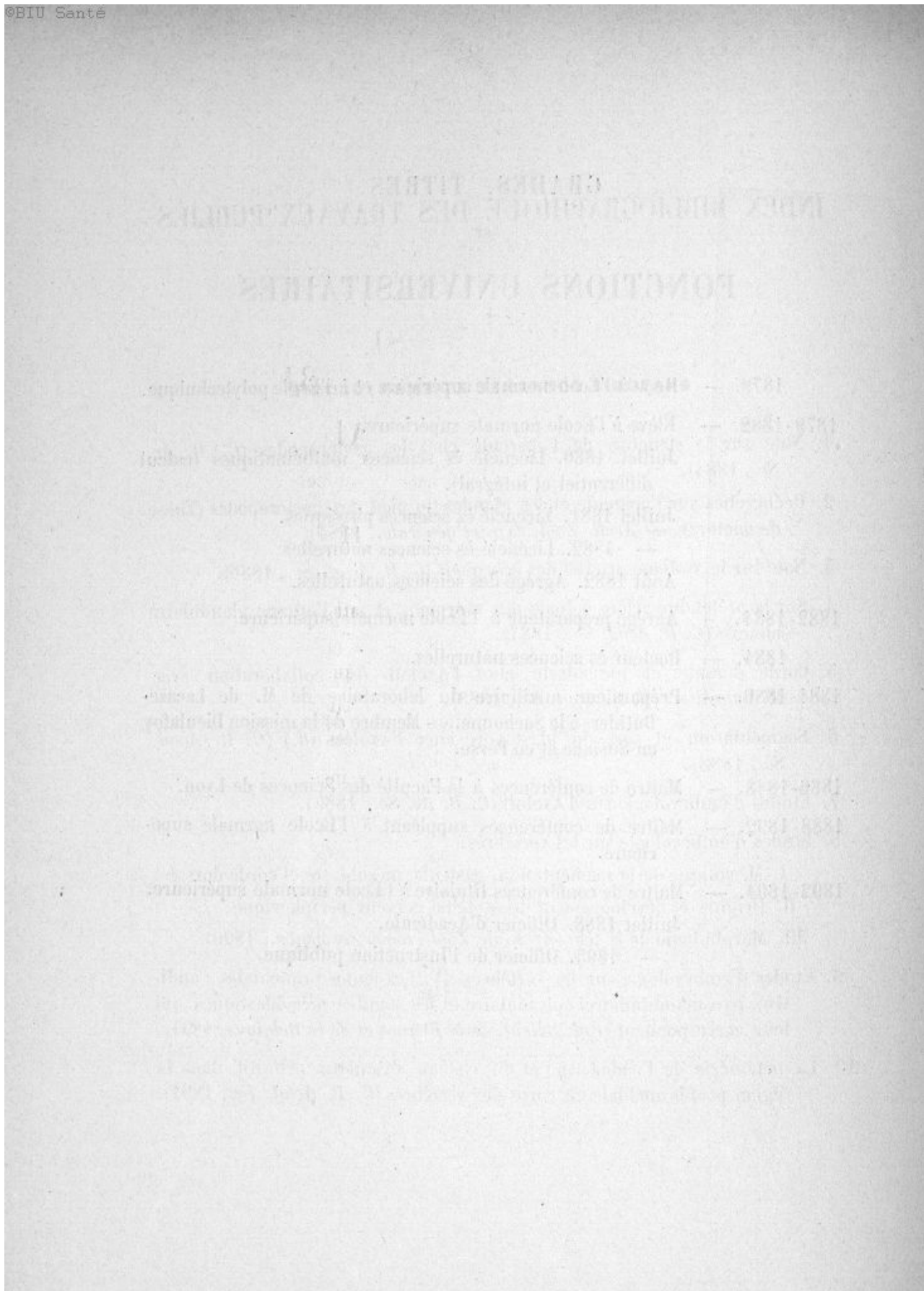
Ces théories et ce programme, je vais, au reste, m'efforcer de les exposer d'assez nette façon pour qu'ils soient jugés, non pas seulement par des spécialistes, mais encore par tous les hommes éclairés qui doivent exprimer un avis.

GRADES, TITRES

ET

FONCTIONS UNIVERSITAIRES

- 1879. — Reçu à l'École normale supérieure et à l'École polytechnique.
- 1879-1882. — Élève à l'École normale supérieure.
 - Juillet 1880. Licencié ès sciences mathématiques (calcul différentiel et intégral).
 - Juillet 1881. Licencié ès sciences physiques.
 - 1882. Licencié ès sciences naturelles.
 - Août 1882. Agrégé des sciences naturelles.
- 1882-1884. — Agrégé préparateur à l'École normale supérieure.
- 1884. — Docteur ès sciences naturelles.
- 1884-1886. — Préparateur auxiliaire du laboratoire de M. de Lacaze-Duthiers à la Sorbonne. — Membre de la mission Dieulafoy en Susiane et en Perse.
- 1886-1888. — Maître de conférences à la Faculté des Sciences de Lyon.
- 1888-1892. — Maître de conférences suppléant à l'École normale supérieure.
- 1892-1894. — Maître de conférences titulaire à l'École normale supérieure.
 - Juillet 1888. Officier d'Académie.
 - 1893. Officier de l'Instruction publique.



INDEX BIBLIOGRAPHIQUE DES TRAVAUX PUBLIÉS

I

ANATOMIE COMPARÉE ET EMBRYOLOGIE

1. Note sur la structure de l'opercule chez les gastéropodes (*C. R. Ac. Sc.*, 1884).
2. Recherches sur l'opercule et les glandes du pied des gastéropodes (Thèse de doctorat. — *Arch. Zool. exp. et générale*, 1884).
3. Note sur le système artériel des scorpions (*C. R. Acad. Sc.*, 1886).
4. Sur la prétendue artère spinale des scorpions et sur l'organe glandulaire annexe (*C. R. Acad. Sc.*, 1887).
5. Corde dorsale et mésoblaste chez l'Axolotl (en collaboration avec M. Bataillon) (*C. R. Acad. Sc.*, 1888).
6. Segmentation et sort du blastopore chez l'Axolotl (*id.*) (*C. R. Acad. Sc.*, 1888).
7. Études d'embryologie sur l'Axolotl (*C. R. Ac. Sc.*, 1889).
8. Études d'embryologie sur les vertébrés.
 - I. Mécanique de la segmentation, gastrula, mésoblaste et corde dorsale.
 - II. Origine et développement du système nerveux périphérique.
 - III. Morphologie de la tête (*Arch. de Zool., expér. et génér.*, 1890).
9. Études d'embryologie sur les vertébrés, IV. Les fentes branchiales : auditive, hyo-mandibulaire, spiraculaire et les somites mésoblastiques qui leur correspondent (*Bul. Scient. de la France et de la Belgique*, 1891).
10. La métamérie de l'endoderme et du système vasculaire primitif, dans la région post-branchiale du corps des vertébrés (*C. R. Acad. Sc.*, 1891).

11. Sur la théorie des feuilletés et le parablaste (*C. R. Acad. Sc.*, 1892).
12. Sur la circulation embryonnaire dans la tête chez l'Axolotl (*C. R. Acad. Sc.*, 1892).
13. Développement et morphologie du parablaste et de l'appareil circulatoire (*Arch. Zool. exp. et génér.*, III^e série, t. I^{er}, 1893).
14. Quelques mots sur le développement de l'appareil circulatoire des vertébrés (*Anatomischer Anzeiger*, t. IX, 1894).
15. Essai de morphogénie générale. — Paris, Reinwald et Cie (en préparation).

II

ZOOLOGIE. — PHILOSOPHIE. — CRITIQUE SCIENTIFIQUE

16. Analyse critique d'un mémoire d'O. Schulze sur la corde dorsale et le mésoblaste (*Arch. de Zool., exp. et génér.*, 1889).
17. Les industries des animaux. Paris, J.-B. Baillière, 1889.
18. Industries of Animals. Édition anglaise, revue et augmentée. London. Walter Scott, 1893.
19. Signification métamérique des organes latéraux. — Analyse et critique des travaux de Mitrophanow (*Arch. de Zool., exp. et génér.*, 1891).
20. Quelques remarques sur les lois de l'Évolution (*Bull. Scientif. de la France et de la Belgique*, 1892).
21. A propos des éléments d'anatomie comparée de M. Rémy Perrier (*Bull. Scientif. de la France et de la Belgique*, 1893).
22. La sociabilité et la morale chez les animaux (*Revue Philosophique*, 1893).

III

GÉOGRAPHIE SCIENTIFIQUE ET VOYAGES

23. L'Arabistan et la montagne des Bakhtyaris (*Revue des Deux Mondes*, 1887).
24. Le littoral du golfe Persique et le Fars (*Revue des Deux Mondes*, 1887).
25. Les races humaines de la Perse (*Bull. Soc. Anthropol. de Lyon*, 1887).
26. Les ressources économiques de la Perse (*Bull. Soc. Écon. politique de Lyon*, 1888).
27. A travers la Perse Méridionale (avec M. Babin) (*Tour du Monde*, 1892).
28. La structure du sol et son influence sur la vie des habitants (*Annales de Géographie*, 1894).

IV

QUESTIONS D'ENSEIGNEMENT

29. La section des Sciences naturelles à l'École normale supérieure (*Revue internationale de l'Enseignement*, 1891).
 30. Les laboratoires maritimes. Naples et Banyuls-sur-mer (*Revue des Deux Mondes*, 1893).
-

III

GÉOGRAPHIE SCIENTIFIQUE ET VOYAGES

25. L'histoire et la géographie des habitants du Nord du Canada. (1887).

26. L'histoire et la géographie des habitants du Nord du Canada. (1887).

27. L'histoire et la géographie des habitants du Nord du Canada. (1887).

28. L'histoire et la géographie des habitants du Nord du Canada. (1887).

29. L'histoire et la géographie des habitants du Nord du Canada. (1887).

30. L'histoire et la géographie des habitants du Nord du Canada. (1887).

31. L'histoire et la géographie des habitants du Nord du Canada. (1887).

32. L'histoire et la géographie des habitants du Nord du Canada. (1887).

33. L'histoire et la géographie des habitants du Nord du Canada. (1887).

34. L'histoire et la géographie des habitants du Nord du Canada. (1887).

35. L'histoire et la géographie des habitants du Nord du Canada. (1887).

36. L'histoire et la géographie des habitants du Nord du Canada. (1887).

37. L'histoire et la géographie des habitants du Nord du Canada. (1887).

38. L'histoire et la géographie des habitants du Nord du Canada. (1887).

39. L'histoire et la géographie des habitants du Nord du Canada. (1887).

40. L'histoire et la géographie des habitants du Nord du Canada. (1887).

41. L'histoire et la géographie des habitants du Nord du Canada. (1887).

42. L'histoire et la géographie des habitants du Nord du Canada. (1887).

43. L'histoire et la géographie des habitants du Nord du Canada. (1887).

44. L'histoire et la géographie des habitants du Nord du Canada. (1887).

45. L'histoire et la géographie des habitants du Nord du Canada. (1887).

46. L'histoire et la géographie des habitants du Nord du Canada. (1887).

47. L'histoire et la géographie des habitants du Nord du Canada. (1887).

48. L'histoire et la géographie des habitants du Nord du Canada. (1887).

49. L'histoire et la géographie des habitants du Nord du Canada. (1887).

50. L'histoire et la géographie des habitants du Nord du Canada. (1887).

DE L'ANATOMIE COMPARÉE

Il nous a paru difficile de briguer l'honneur de professer dans une chaire d'anatomie comparée (d'anatomie philosophique, comme on disait autrefois) sans indiquer brièvement la manière dont nous comprenons ce rôle. A une époque où l'on a pu, sans exagération, prétendre que les sciences biologiques avaient inspiré et rajeuni toute philosophie, il importe évidemment, d'abord, d'exposer des idées générales, pour extraire ensuite, de leur ensemble cohérent, un programme d'enseignement et d'administration.

La science des formes animales, la morphologie, a toujours été, est encore, et doit être envisagée au triple point de vue : *statique*, *cinématique* et *dynamique*.

En morphologie statique on considère l'état d'équilibre des formes. Cet état d'équilibre est supposé permanent dans l'hypothèse de la fixité des espèces, transitoire dans celle de l'évolution, et cela n'importe pas ; car les théories transformistes n'ont pas d'influence sur cette façon d'envisager les phénomènes et ne sont pas influencées par elle. La statique se préoccupe surtout de chercher les caractères qui distinguent et spécifient chaque forme : elle a pour but la découverte et la description des *discontinuités*. L'*anatomie descriptive* aussi bien de l'homme que des animaux est l'expression de cette méthode, et pour beaucoup d'auteurs la *systematique*, ou classification des êtres, est une pure statique. Certains esprits, disciplinés pour l'investigation minutieuse, pour l'analyse approfondie, et d'ailleurs peu propres aux synthèses, ont pu croire que toute la morphologie tenait dans ce cadre : ce n'est évidemment pas le cas ; et si la statique est un aspect nécessaire de la science, ce n'est ni le plus important, ni le plus intéressant. Nous ne pouvons y voir ici qu'un ensemble

d'études préparatoires auquel il ne convient pas de s'arrêter davantage.

L'anatomie comparée, qui doit nous retenir, est en effet essentiellement une *cinématique* des formes. Elle consiste surtout en la recherche des continuités, sans tenir compte des causes qui les produisent. Il importe toutefois de faire dès maintenant remarquer que les progrès de la science lui assignent pour demain un autre rôle; elle devra préparer la *morphologie dynamique*, et tout à l'heure nous aurons à parler de cette orientation nouvelle, infiniment féconde, où l'on entrevoit déjà pour les sciences naturelles un lumineux avenir.

Sous son aspect purement cinématique, l'anatomie comparée consiste à établir avec les formes animales des séries aussi continues que possible et que l'on peut au surplus facilement représenter par des courbes dont le tracé ramifié suggère la métaphore d'arbres généalogiques. Dans la notion de chaque forme tous les organes sont appelés à intervenir; et la plupart d'entre eux n'étant pas superficiels, il faut pour les apprécier disséquer l'animal : d'où l'introduction dans le nom de la science du mot d' « anatomie ». Il implique, on le voit, plutôt *procédé* que *méthode*, et ne doit pas faire illusion : c'est évidemment « comparée » qui importe.

A supposer que l'on ait déjà établi des séries sur l'exactitude desquelles on puisse compter, et nous verrons à quelles conditions on y peut compter, comment découvrir dans ces séries la place qui convient à une forme donnée?

Il faut d'abord comparer chacun des organes dont elle est l'assemblage, à chacun des organes des espèces *supposées* bien placées.

Toute différence entre un organe de la forme à étudier et l'organe correspondant d'une forme placée constitue une *variation*.

La grandeur de cette variation croît ou décroît suivant le choix de la forme provisoirement prise pour étalon, et l'on construit ainsi une courbe de variation pour chaque organe.

Si la grandeur de ces diverses variations croissait ou décroissait suivant la même loi pour tous les organes, le problème serait simple, car toutes ces grandeurs atteindraient ensemble leur minimum qui fixerait dans la série la place cherchée. Mais, ce n'est jamais le cas; les problèmes morphologiques sont autrement complexes, et lorsque la gran-

deur des variations décroît pour certains organes, elle croît pour d'autres. On cherche alors un minimum d'un autre genre : celui de la somme des variations, chacune ayant été au préalable multipliée par un coefficient proportionnel à l'importance de l'organe auquel elle se rapporte. C'est l'application stricte de la subordination des caractères.

Remarquons l'introduction de cette somme et de ces coefficients; sans cette opération l'anatomie comparée serait tout autre chose, — serait justement la chose dont nous aurons à parler plus loin et qui prépare à la morphologie dynamique.

Ceci posé, et sans rien encore préjuger du but vers lequel elle tend, l'anatomie comparée se présente au point de vue de la méthode comme une véritable science, à la condition expresse toutefois de posséder un critérium : 1° pour établir d'abord des séries incontestables auxquelles on puisse tout rapporter; 2° pour fixer la valeur des coefficients dont nous venons de parler, pour fixer, en un mot, l'importance relative des fonctions dans l'organisme.

Un pareil critérium existe-t-il? On peut répondre non, absolument non, si l'on se borne à considérer les formes adultes.

Sur quoi s'appuyer en effet pour établir d'abord, même à grands traits, une série de types? Je sais bien que l'on peut invoquer le principe de la division du travail physiologique, avec la complication organique qui en est le résultat; mais cette intéressante formule, loin de pouvoir servir toujours, est parfois essentiellement trompeuse, en particulier pour tous les êtres parasites ou fixés. L'apparente simplicité de ceux-ci est une simplification; leur allure inférieure, le résultat d'une régression. Et la magnifique erreur de Cuvier, retrouvant le type mollusque dans les cirrhipèdes qui sont des crustacés, me dispensera d'insister plus longuement sur les méprises de même ordre auxquelles conduirait le critérium proposé.

Et maintenant comment fixer la valeur relative de chaque organe dans l'économie? Voilà une question qui peut suggérer des réponses aussi peu objectives les unes que les autres. Est-il plus important pour un animal de digérer ou de sentir? Qui le sait? Cuvier, sans doute, n'a pas d'hésitation à cet égard, et la sensibilité lui paraissant l'essentiel caractère des animaux, l'organe de cette fonction, le système nerveux, lui

semble devoir être mis au tout premier rang. Soit, c'est là une vue de génie; mais comment convaincre de sa justesse ceux qui n'ont point de génie. Personne ne l'a jamais entrepris, ne pouvait l'entreprendre par *la seule considération des formes adultes*, et cette proposition fondamentale était de sa nature un dogme indiscutable — ou n'était pas.

L'anatomie comparée des formes adultes telle que l'a conçue Cuvier repose donc uniquement sur des pétitions de principe. Ces pétitions de principe, on doit les pardonner à l'aventureux esprit qui cherche, qui se hasarde dans l'inexploré sans prendre le temps d'« assurer ses derrières », mais on ne peut les laisser tout un siècle peser sur la science. A moins toutefois qu'on ne veuille faire de celle-ci le rituel désormais fixé pour le culte d'un grand passé et d'une grande tradition.

Au surplus tout ce qu'on a pu faire pour rajeunir cette tradition en conservant intacts ses principes, a été vain; car ce sont ces principes eux-mêmes qui privent l'anatomie comparée d'un véritable fondement objectif, et ne laissent guère pour apprécier la valeur des séries obtenues d'autre guide que le sentiment de la continuité, satisfait par la lente progression des changements dans la forme. Cela explique l'intérêt qui s'est attaché un temps aux espèces dites de « passage » dont l'étude effaçait une discontinuité choquante et ménageait l'harmonie et l'eurythmie des combinaisons. Mais ce sont là presque des lois d'esthétique et l'on doit essayer d'édifier la science avec de plus robustes échafaudages.

On le peut aujourd'hui, grâce aux progrès de l'embryologie. Et je me permets d'insister sur ce point parce que j'y ai trouvé la raison théorique de ma candidature. Si l'on veut bien parcourir l'analyse que je donne plus loin de mes travaux, on y reconnaîtra : 1° que je me suis posé des problèmes d'anatomie comparée; 2° que j'ai essayé de les résoudre par l'embryologie.

L'embryologie, en effet, n'est pas autre chose qu'une cinématique de formes fugitives comme l'anatomie comparée est une cinématique de formes permanentes. Depuis l'œuf jusqu'à l'état adulte, un être donné exprime une série continue, et bien visiblement cette série n'est pas un produit de l'intelligence humaine comme celles dont nous avons parlé. Elle se réalise spontanément sous les yeux, elle est essentiellement objective.

Maintenant, mettons en parallèle deux séries, l'une de formes adultes,

combinée de façon qu'elle satisfasse par son harmonie et sa continuité, l'autre naturellement réalisée par l'embryogénie d'un individu appartenant à l'espèce préjugée le terme de la première série. S'il arrivait que ces deux séries fussent pareilles, ne serait-ce pas là une vérification *démontrant* que la première avait été bien composée? C'est justement ce qui arrive, et toutes les fois que l'on a continuité nette dans une série d'adultes et continuité nette dans une série embryonnaire correspondante, les deux séries peuvent s'exprimer par des courbes de même forme.

C'est le principe de Fritz Müller que l'on énonce ainsi :

« L'ontogénie, ou développement individuel d'un être, reproduit la « phylogénie, c'est-à-dire les phases par lesquelles sa race a passé dans le « temps. »

J'ai essayé, et j'y reviendrai plus loin, de donner la raison dynamique de ce théorème et de le ramener au principe de Lamarck dont il n'est, en vérité, qu'un corollaire.

Envisagée de cette façon, non seulement l'anatomie comparée est une science objective, mais encore elle nous conduit tout droit à la théorie d'une évolution. Pourquoi ces concordances de continuité si elles ne sont pas les traces d'une continuité plus vaste, se poursuivant à travers les âges, et reliant entre eux tous les êtres qui ont vécu en les reliant à une souche commune?

Quelques-uns penseront sans doute qu'une cinématique objective pourrait exister autrement, et, par exemple, si l'on retrouvait dans la série des terrains sédimentés la série des formes adultes qui se sont succédé dans le temps. C'est en effet l'objet de la *Paléontologie*. Mais il faut convenir qu'elle ne peut fournir que des documents fragmentaires, 1° en raison du petit nombre d'êtres qui, par suite de circonstances étonnantes et presque par hasard, ont résisté à la destruction totale; 2° en raison du petit nombre d'organes (os ou coquilles) qui ont pu malgré tout se fossiliser.

Je sais bien qu'avec ces débris d'os ou de coquilles, on peut reconstituer l'être entier, que la dentition nous renseigne sur ses mœurs, etc.... Mais pourquoi le peut-on? Parce que déjà l'anatomie comparée est en possession de ses méthodes et de ses résultats. La paléontologie est une application de l'anatomie comparée, non une base pour elle.

Revenons au but de la cinématique, aux précises méthodes que nous

avons dites ; elle prépare à l'idée d'évolution ; elle dégage cette idée comme une hypothèse non pas sans doute nécessaire, mais suffisante pour expliquer tous les phénomènes. D'ailleurs c'est tout ce que peut donner la morphologie cinématique, et il n'en faut attendre aucun renseignement ni sur les moyens par lesquels l'hypothétique évolution s'est faite, ni sur les phénomènes qui l'ont déterminée.

Le moment est venu pourtant de chercher quelles données peut fournir l'anatomie comparée pour la solution de ces problèmes. Nous avons fait remarquer en passant que dans l'étude d'une espèce par comparaison avec d'autres espèces on était amené à chercher un minimum pour la somme des variations, chacune de celles-ci étant multipliée par un coefficient. Par l'application de cette méthode, l'anatomie comparée a revêtu la forme sous laquelle elle a surtout pénétré la zoologie ; et même, aujourd'hui que les caractères extérieurs des animaux sont réputés insuffisants pour les classer et que l'on a recours non seulement aux organes profonds mais aux caractères embryonnaires, cette région de l'anatomie comparée confine à la systématique. Cela d'ailleurs est tout à fait nécessaire, et personne, j'imagine, ne suppose que les diverses sections des sciences naturelles doivent être sans contacts.

Il faut, au surplus, avoir achevé d'établir les rapports *moyens* de tous les animaux entre eux avant de scruter plus profondément le sujet et de reprendre pour elle-même, et non comme élément perdu dans un complexe, la variation d'un seul organe dans les formes qui se répartissent sur une section déterminée de la courbe d'ensemble — qui se répartissent, si l'on veut, sur des rameaux voisins de l'arbre généalogique. Presque toujours la courbe de variation d'un organe donné sera tout à fait autre que la section considérée de la courbe d'ensemble.

Que signifie la nouvelle série ainsi obtenue ? En elle-même, rien du tout. Quel intérêt, par exemple, présente en soi la collection complète des talons de tous les mammifères ou des becs de tous les oiseaux ? Aucun. Mais un animal n'est pas une entité abstraite et ne doit pas être étudié comme un pur symbole ; il vit dans des conditions parfaitement précises de milieu, il a des habitudes déterminées, des instincts qui ne sont pas seulement curieux ou pittoresques, mais doivent aussi être invoqués pour expliquer la forme ; et pour cette nouvelle partie de sa tâche le morpholo-

giste doit être doublé d'un zoologiste. Il aperçoit alors de remarquables concordances entre les gradations dans la forme d'un organe et l'intensité de certaines coutumes ; aucun esprit ne peut se refuser à connaître cet étroit rapport. Cuvier l'avait pour bien des cas magistralement mis en lumière ; il avait montré comment la morphologie d'un être est congruente avec le genre de vie qu'il mène et comment les organes sont bien modelés *pour* la fonction qu'ils remplissent. Nous dirions aujourd'hui « *par* la fonction ». La divergence de doctrine ainsi révélée n'échappera à personne : aussi nous n'en parlerons pas. Mais il y a plus que cela. La proposition de Cuvier est invérifiable : l'ère de la recherche est close aussitôt le phénomène constaté. L'autre formule, au contraire, ouvre à la science un immense territoire et donne à l'anatomie comparée un nouvel objet.

Je ne puis sans doute, pour ne pas entrer dans le détail des faits, longuement développer cette manière de voir, et je suis contraint de me borner aux indications suivantes :

L'anatomie comparée doit préparer des séries d'organes d'après les variations de leurs qualités, vérifier par l'embryologie que ces séries ont une réalité objective — et chercher alors jusqu'à ce que cela soit trouvé, car il faut le trouver, à quelles habitudes correspondent ces variations, à quel genre de vie ces habitudes, et dans chaque genre de vie quels facteurs simples sont essentiellement actifs.

Dans cette investigation minutieuse, l'anatomie comparée, aidée déjà de la zoologie, doit s'éclairer à chaque pas des résultats de l'expérience. Car non seulement les variations de parties accessoires telles que le pigment, les cornes, le poil, etc., sont accessibles à la recherche expérimentale, mais encore celles de groupes d'organes très importants, comme l'appareil locomoteur : muscles et squelette. Des méthodes dont la précision surprend moins encore que la fécondité ont déjà permis d'aborder ces problèmes. Les résultats nets des expériences réalisées seront classés dans les collections d'anatomie comparée pour aider à comprendre la dynamique des variations. Et, d'autre part, l'anatomie comparée, en établissant les séries d'organes qui varient ensemble et en correspondance avec une habitude donnée, suggérera les expériences à tenter en limitant les conditions de la recherche.

C'est aux confins des sciences, a-t-on dit, que se font les plus belles

découvertes ; et l'on peut comprendre aussi qu'elles sont préparées par les esprits ouverts et cultivés qui, loin de se cantonner dans un domaine étroit, explorent ses frontières pour nouer des relations avec les domaines voisins. Les échanges d'idées font la richesse des sciences, comme les échanges de produits font celles des nations.

Après avoir comparé tous les animaux entre eux, comparé entre eux les organes dans un même phylum, ce qui nous a déjà mis dans la recherche dynamique, on peut aller plus loin et comparer entre eux les individus d'une même espèce. On s'aperçoit sans peine qu'ils présentent des différences. — Pour Darwin ce fait constaté suffit, et il part de là pour édifier une théorie assez célèbre pour qu'il ne soit pas besoin d'y insister. Je me suis à plusieurs reprises inscrit contre elle et j'aurai occasion de le rappeler.

Les variations individuelles appellent aujourd'hui de diverses façons l'attention des chercheurs. En statique on les décrit comme anomalies ; mais à mesure que les observations sur une même espèce s'étendent, l'étude entre dans une voie cinématique, et pour une variation donnée on construit des courbes de grandeurs (courbes de Galton). Pour une même espèce, dans une aire fixée, la courbe de variation présente deux ou trois maxima ; l'espèce, au point de vue du caractère étudié, se répartit en deux ou trois groupes dont les individus sont au reste mélangés sur le territoire habité. Est-ce un effet sans cause ? Évidemment non. La cause en est-elle connaissable ? Pourquoi pas ? Et déjà comme premiers jalons de cette recherche on peut indiquer les modifications graduelles produites dans une espèce sur les individus suivant l'état de développement des parasites dont ils sont infestés. C'est une cause ; mais il y en a probablement bien d'autres et dont l'anatomie comparée doit préparer la découverte.

Mais, dira-t-on, cette dynamique est bien plus riche en problèmes posés qu'en résultats acquis. Certes oui, et nous croyons justement devoir le proclamer. Nous ne sommes pas de ceux qui croient la science achevée, et qui, la jugeant grande et belle, s'assoient tranquillement à son ombre. Nous estimons qu'il faut surtout regarder l'inconnu et marcher résolument vers lui.

Est-il permis de pousser encore plus avant la recherche des causes ? On peut le tenter par l'application de la même méthode. Après avoir comparé

entre eux les individus d'une espèce, comparons entre elles les diverses régions d'un être donné.

On distinguera vite les qualités qui se rapportent au genre de vie actuel de l'animal. Sur celles-là l'expérimentation a prise facile. On peut les faire varier dans un temps fini et même à bref délai.

D'autres qualités, au contraire, sont communes à cet animal et à tous ceux du même phylum, c'est-à-dire à tous ceux qui sont situés dans la même région que lui sur la courbe d'ensemble déjà définie. Ces qualités ont par là un caractère très général et sont parfaitement indépendantes des habitudes *actuelles* de tous ces êtres. Je dis *actuelles*, car, préparés que nous sommes à l'action du milieu ambiant sur la forme, nous allons avoir de suite en l'esprit cette idée que peut-être ces caractères sont le retentissement lointain d'habitudes anciennes, communes à tous les animaux qui les présentent aujourd'hui, sans qu'elles offrent de rapport net avec les milieux d'aujourd'hui. — Nous touchons à la question d'hérédité. J'ai tâché d'en donner une interprétation dynamique, corollaire encore du principe de Lamarck et que j'exposerai dans la suite. Pour l'instant, laissons de côté ce mot, jeté souvent au hasard, afin qu'il ne masque point l'idée que nous suivons. Mettons aussi provisoirement à l'écart cette question de savoir comment un milieu autrefois actif, aujourd'hui supprimé, peut avoir produit un effet qui dure encore.

Revenons à chercher d'abord si vraiment ces qualités communes, générales, héréditaires, anciennes, ont pu à un moment quelconque être déterminées par certaines actions cosmogoniquement et physiologiquement probables ou du moins possibles. C'est une première approximation, à laquelle d'ailleurs nous ne nous attarderons pas.

C'est l'embryologie seule qui permet d'aborder cette étude. Au lieu d'une forme unique dont l'interprétation est moins encore compliquée par des adjonctions successives de parties qu'obscurcie par des suppressions correspondantes effectuées sans qu'il en reste aucune trace, nous avons une série d'êtres d'abord plus simples, mais surtout dont chacun est plus homogène dans son ensemble. Et pour cette intime compréhension de la morphogénie il faut demander à l'évolution d'un être de nous renseigner moins sur ce qui apparaît, se complique et persiste que sur ce qui apparaît pour régresser et disparaître.

Il faut alors fixer dans la pensée chaque être de cette série, le croire vivant tel quel, conservant ce qu'il va perdre et n'acquérant pas ce que l'évolution lui réserve en retour. En raisonnant sur lui par induction, d'après les modifications que de nos jours le milieu apporte à notre su, on découvre quel milieu, quelle condition de vie a nécessités chaque étape de la forme.

Et l'expérience encore peut être appelée à corroborer toutes les inductions, car dans les formes permanentes on retrouve les correspondantes des formes fugitives, on peut essayer sur elles aujourd'hui les actions anciennes supposées, et voir si les effets sont tels qu'ils puissent être une reproduction artificielle des transformations spontanées de l'embryon.

Ces problèmes, on le voit, sont les plus compliqués de la morphologie, ils s'attaquent au sens le plus intime des phénomènes et reviennent en somme à celui-ci :

Étant admis que toutes les formes dérivent les unes des autres, étant même admise la filiation très nette jusqu'à la cellule primitive, la question d'évolution n'est pas résolue pour cela. Car, à des détails près, le nombre réalisé de formes est très faible. Pourquoi ce petit nombre ? Pourquoi ces formes, non d'autres ?

Assurément l'optimisme serein de Darwin répondra que justement ces formes étant les mieux douées pour la lutte de la vie, elles ont seules persisté jusqu'à nous. — Pourquoi les mieux douées ? — Parce qu'elles ont persisté sans doute. Et sans même insister sur l'infranchissable cercle vicieux, je demanderai encore : Pourquoi celles-là, non d'autres ?

Ce sont des problèmes de cette nature auxquels conduisent mes recherches personnelles, et l'exposé qui précède a pour but de les « situer » dans la science ; de plus il représente l'ensemble des idées que je dois développer et documenter dans le *Traité de Morphogénie générale* que je prépare. A ce double titre il doit prendre place auprès de l'analyse de mes travaux.

Et je veux maintenant prétendre que tout cela est dans la vieille et glorieuse tradition du Muséum. C'est le développement nécessaire des principes qu'y a professés Lamarck. Dans deux chaires voisines, deux grands hommes ont pensé et parlé. Cuvier, plus actif, a triomphé de son vivant ; Lamarck, plus pénétrant, plus profond, a semé pour l'avenir.

Ses doctrines ont lentement germé; vivaces, elles ont laissé passer sur elles l'essor violent des idées de Darwin. La France est encore le lieu où elles sont cultivées de préférence, déjà cependant elles font surgir par le monde entier d'importants ouvrages; et nous serons bientôt débordés par leur abondance si nous ne voulons pas accroître chez nous la phalange de ceux qui cherchent dans cette voie.

Laisserons-nous ces riches théories recevoir autre part l'immense développement qu'elles comportent, attendrons-nous qu'elles nous reviennent de l'étranger plus fortement documentées sans doute, mais déformées peut-être, et dissimulant sous leur masse touffue le rayon du clair génie français?

TRAVAUX PUBLIÉS

SUR

L'ANATOMIE COMPARÉE ET L'EMBRYOLOGIE

Dans cette analyse des travaux que j'ai publiés il sera fait seulement mention de ceux qui se rapportent à des sujets d'embryologie et d'anatomie comparée ; ce sont les seuls dont je puisse me prévaloir pour le but que je vise aujourd'hui. J'ai inscrit les autres dans mon Index bibliographique afin de signaler ceci, que, tout en suivant une voie principale de spécialisation nécessaire, j'ai tâché d'éviter l'excès de culture unilatérale, nuisible même pour l'intelligence complète des problèmes spéciaux à l'examen desquels on se consacre.

Comme mes recherches s'enchaînent toutes depuis environ huit ans, que chaque mémoire n'est qu'une sorte de relai dans une investigation toujours plus profondément poussée, il m'a semblé utile non pas de les exposer en détail un à un, mais de grouper les résultats significatifs trouvés à diverses époques, et qui, aujourd'hui, peuvent étayer ensemble une même idée générale.

Afin toutefois que l'on puisse comparer cette analyse aux textes qu'elle résume, j'indiquerai après chaque fait important, dans une parenthèse, par des chiffres romains le numéro de l'Index bibliographique qui donnera le titre du mémoire et par des chiffres arabes le numéro des pages dans ce mémoire. Je ne renverrai pas aux figures de mes planches que le texte du mémoire indiquerait.

L'ANATOMIE COMPARÉE ET L'EMBRYOLOGIE

Dans cette analyse des travaux que j'ai publiés il sera fait seulement mention de ceux qui se rapportent à des sujets d'embryologie et d'anatomie comparée ; ce sont les seuls dont je puisse me prévaloir pour le but que je vise aujourd'hui. J'ai inscrit les autres dans mon Index bibliographique afin de signaler ceci, que, tout en suivant une voie principale de spécialisation nécessaire, j'ai tâché d'éviter l'exercice de culture unilatérale, nuisible même pour l'intelligence complète des problèmes spéciaux à l'examen desquels on se consacre.

Comme mes recherches s'enchaînent toutes depuis environ huit ans, que chaque mémoire n'est qu'une sorte de relié dans une investigation toujours plus profondément poussée, il m'a semblé utile non pas de les exposer en détail un à un, mais de grouper les résultats significatifs trouvés à diverses époques, et qui, aujourd'hui, peuvent égarer ensemble une même idée générale.

Afin toutefois que l'on puisse comparer cette analyse aux textes qu'elle résume, j'indiquerai après chaque fait important, dans une parenthèse, par des chiffres romains le numéro de l'Index bibliographique qui donne le titre du mémoire et par des chiffres arabes le numéro des pages dans ce mémoire. Je ne renverrai pas aux figures de mes planches que le texte du mémoire indiquerait.

THÉORIE VERTÉBRALE DU CRANE

ET

THÉORIE MÉTAMÉRIQUE DE LA TÊTE ET DU CORPS

I

POSITIONS SUCCESSIVES DE LA QUESTION

Fortement saisi dès le début de mes études par l'ampleur des conceptions de Gœthe et la beauté de ses vues morphologiques sur la nature de la fleur et sur la structure vertébrale du crâne, je m'étais promis de reprendre la seconde de ces questions aussitôt que je serais capable de l'affronter. L'idée de Gœthe venait justement de sombrer sous les critiques de Huxley et de Gegenbaur et je ne pouvais me résoudre à regarder cet effondrement comme définitif.

Depuis un siècle cette question a traversé trois phases successives. Oken, mais surtout Gœthe, d'une façon nette et circonstanciée, énoncent que le crâne doit être composé de vertèbres, puisqu'il enveloppe le cerveau, prolongement de la moelle épinière, comme les vertèbres enveloppent celle-ci. Gœthe détermine les os qui doivent se grouper en les quatre vertèbres crâniennes qu'il croit reconnaître, et Richard Owen donne à la théorie une structure précise et répartit les os de la face en apophyses, côtes, etc... dépendantes des quatre vertèbres supposées.

Toutes ces homologues sont fausses, la cause est entendue. Mais l'idée qui les domine doit-elle aussi être atteinte, ou peut-elle persister quand même pour grouper de nouveaux faits? — Dans ce dernier cas la controverse aurait seulement prouvé la vanité des homologues faites sur les seuls

adultes et montré la nécessité de l'embryologie pour édifier l'anatomie comparée. C'est bien justement cela qui a été établi par la suite.

Les critiques d'Huxley et de Gegenbaur eurent le tort de porter à la fois sur l'exactitude des faits et sur le point fondamental de la doctrine. — Ces critiques, du reste, sont d'inégale valeur et nous ne retenons que les plus pénétrantes.

La nature vertébrale du crâne serait plus difficile à mettre en évidence chez les vertébrés inférieurs (poissons) que chez les plus élevés (mammifères), ce qui est inadmissible — La critique, valable si l'on tient pour exact le nombre de quatre segments, devient nulle si l'on reconnaît ce nombre pour trop faible et devant être porté à dix. Elle atteint la numération des segments, non la nature segmentaire elle-même ; elle détruit le fait, respecte l'idée.

Gœthe et Owen ont mis ensemble, pour former leurs vertèbres crâniennes, des pièces de nature différente ; les unes ossifiées dans les cartilages profonds, les autres beaucoup plus superficielles. Et quand cela serait, il peut demeurer vrai que la partie fondamentale du crâne, sa charpente, soit vertébrale, tout en admettant comme complément de fermeture des plaques ossifiées de la nature des écailles.

La plus redoutable objection était la suivante. Tout le long du tronc, les vertèbres entourent la corde dorsale ; c'est cet axe embryonnaire *qui forme le corps même des vertèbres* : or cette corde *n'existant pas* dans la région antérieure à l'hypophyse, tout ce qui est ossifié en avant de ce point ne peut être vertébral.

La critique était radicale, paraissait péremptoire, et si les faits invoqués étaient exacts, il fallait admettre que le crâne était divisible en deux portions, l'une précordale, l'autre cordale, la seconde pouvant être de nature vertébrale, l'autre non ; et comme la bouche est un repère qui coïncide avec l'arrêt de la corde en avant, on disait aussi tête *préorale*, tête *postorale* (VIII, 143, 144). Nous voici amenés à scruter des faits.

J'ai cru montrer que la corde dorsale existe parfaitement en avant de l'hypophyse (VIII, 218, 219), ce qui concorde avec plusieurs observations d'Albrecht énergiquement affirmées et avec une donnée de van Vijhe que d'ailleurs il n'interprète pas ainsi. La plus puissante critique de Gegenbaur tombe donc du coup sous un fait.

Et s'il faut que sur ce point je me sois trompé, elle tomberait encore pour une autre raison. Car, après tout, la présence de la corde dorsale est nécessaire s'il est vrai qu'elle forme le corps de la vertèbre; sinon, non. — Or, en étudiant le développement du système vasculaire, j'ai montré que la subnotocorde, organe découvert par Götte et qui était resté assez peu remarqué, offre, dans la série du parablaste (XIII, 5, 6) qui donne les vaisseaux sanguins, les mêmes rapports que la corde dans la série du mésoblaste duquel doit provenir le squelette par l'intermédiaire du mésenchyme. Personne n'a jamais eu l'idée de dire que la subnotocorde produit les deux aortes embryonnaires, qui, peu à peu rapprochées sur la ligne médiane et soudées en un seul vaisseau, étouffent la subnotocorde et la font régresser. Pourquoi dire alors que la corde produit le squelette, puisque celui-ci, développé par différenciation du mésenchyme (Hertwig, van Vijhe, Froriep, etc.), gagne vers la corde qui déjà régresse, l'enserme, la respecte encore plus ou moins chez les vertébrés inférieurs, mais chez les plus élevés l'élimine et prend sa place? — Le squelette se substitue à la corde, n'est pas produit par elle (XIII, 56, 57 et passim). Pour qu'il y ait squelette il faut qu'il y ait mésenchyme, pour qu'il y ait mésenchyme il faut qu'il y ait segment de mésoblaste, et cela suffit. — Donc si en avant de l'hypophyse nous trouvons un segment de mésoblaste (VIII, 224; IX, 58, 59), même sans qu'il y ait corde dorsale, il peut y avoir vertèbre; et la critique fondamentale de Gegenbaur tombe quand même.

Le terrain est déblayé: cela veut dire, aucun fait irrésistible ne s'oppose plus à l'idée de Goethe en ce qu'elle a d'essentiel. Elle va servir d'hypothèse de recherche, et même la question est prête à singulièrement s'élargir.

La colonne vertébrale n'est pas la seule partie du corps qui chez les vertébrés soit formée de parties semblables mises bout à bout. Les racines nerveuses se répètent aussi rythmiquement; même chez les poissons, le système musculaire ne se débite-t-il pas en tranches transversales qui correspondent à l'intervalle entre deux vertèbres? — Le système musculaire des poissons est divisible en tranches ou *métamérique*, celui des vertébrés supérieurs ne *l'est pas*; mais ne serait-ce pas à dire qu'il ne *l'est plus*? qu'il a perdu, par la spécialisation des organes résultant de la marche à terre ou du vol, une qualité fondamentale et qui était dans son *plan premier*? L'embryologie nous renseignera sur cela et par l'affirmative.

Cette notion de la métamérie qui peut se perdre en passant d'un animal à un autre n'est-elle pas applicable aux régions d'un même animal? et pour peu qu'un appareil présente une disposition métamérique dans une de ses sections, ne faut-il pas se demander si primitivement, chez des ancêtres disparus sans qu'il en reste trace, ledit appareil n'avait pas tout le long du corps une disposition métamérique?

Exemple : les fentes branchiales n'existent pas chez les mammifères, oiseaux et reptiles adultes; déjà chez tous les jeunes batraciens et chez plusieurs adultes il y en a 5 ou 4, chez les poissons osseux 5, chez les sélaciens 5, 6 ou 7, chez les cyclostomes 7, et bien plus encore chez l'amphioxus. Dans le plan primitif du vertébré, rapidement modifié par ses habitudes de vie, n'y en avait-il pas plus encore? n'y en avait-il pas tout le long du corps? plus petites d'ailleurs en même temps que plus nombreuses? (Mémoires VIII, IX, X).

De même la partie antérieure du système aortique est formée d'une seule crosse chez les mammifères et oiseaux, d'une paire chez les reptiles supérieurs, de 2 paires chez les reptiles inférieurs, de 4 ou 5 paires dites arcs aortiques chez les poissons osseux, de 7 paires, s'il y a 7 poches branchiales. Le système sanguin a donc une métamérie partielle; n'a-t-il pas eu une métamérie totale? (Mémoires X, XII, XIII, XIV).

Il n'est pas un seul système d'organes chez les vertébrés qui ne montre au moins en l'une des sections du corps une métamérie partielle, donc pas un pour lequel la question ne doive être posée de savoir s'il n'a pas été combiné d'abord pour une métamérie totale.

Il s'agit là d'un phénomène essentiel, déjà remarqué, dont l'importance a déjà été saisie, mais dont il s'agit de pousser l'étude à fond. C'est en s'appliquant à comprendre sa signification que l'on peut arriver à connaître comment le vertébré a pris la forme qu'il a, non une autre; c'est la clef de la morphogénie (Mémoires X, XI, XIII).

Et si la méthode est valable pour les vertébrés ne le sera-t-elle pas aussi pour d'autres types de forme? (XIII, p. 86, 89 et XV).

Après avoir indiqué cette direction générale de mes études, je vais m'efforcer de montrer la complexité des problèmes soulevés à chaque pas et qu'il faut résoudre un à un à mesure, sous peine de laisser les théories d'ensemble indéterminées et vagues, c'est-à-dire sans valeur.

Je me suis toujours expressément attaché à reconnaître ce qui était dû à mes devanciers, ou à ceux qui travaillaient en même temps que moi ces sujets. Il me suffira de rappeler ici les noms de Balfour, de Marshall, de van Vijhe, de Beard, de Froriep, de Dohrn surtout, qui pendant plus de vingt ans s'y est appliqué. Tous, sauf Marshall, ont pris pour objet de recherches les sélaciens, j'ai préféré l'axolotl pour diverses raisons ; et le choix d'un seul type ne porte aucune atteinte à la généralité des résultats, ainsi que la plus légère érudition suffit à le constater.

II

DIFFICULTÉS POUR DÉFINIR LA TÊTE

Par suite de la faible valeur reconnue au squelette pour la morphologie générale en raison de son apparition tardive chez l'embryon, de son manque de généralité dans le groupe des vertébrés, la théorie vertébrale du crâne s'est transformée en théorie métamérique de la tête, et l'on ne cherche plus seulement des vertèbres composantes ; mais on essaie de compter les métamères ou segments par les éléments musculaires, nerveux, sanguins et branchiaux.

A moins de supposer le problème résolu et de tenir le crâne pour différent des vertèbres et le cerveau pour différent de la moelle, ce que justement nous cherchons à savoir, il est impossible de définir la tête (VIII, 209, 211).

Nous rejetons sans discuter la définition physiologique suivante : « C'est la partie du corps qui porte les organes des sens », puisque sur le corps sont répartis le sens du toucher et chez les poissons celui de la ligne latérale.

Dirons-nous simplement : c'est la région antérieure du corps ? Soit. Où fixer la limite postérieure de cette région ?

A la première branchie ? Alors il n'y a aucune différence fondamentale

(et chez les vertébrés supérieurs il n'y en a point du tout) entre la terminaison de la tête et le commencement du tronc.

A la dernière branchie? Le nombre de ces organes étant variable chez les divers vertébrés, la tête sera plus ou moins étendue en arrière suivant le cas. Le mot n'aura donc qu'un sens tout approximatif.

Admettant dès maintenant la notion de métamérie, nous pouvons dire si la *quantité* des métamères qui constituent la tête est indéterminée, du moins leur *qualité* l'est-elle? Nous allons montrer, pour répondre à cette question :

1° Que tous les éléments composants des métamères diffèrent par quelque propriété entre la tête et le tronc;

2° Que toutes ces différences de propriétés tiennent à la présence des fentes branchiales;

3° Enfin, que les fentes branchiales ne constituent pas un *caractère* fondamental (X, XII), que par suite le mot de « tête » ne représente que diverses adaptations actuelles et qu'il n'est point à retenir dans la notion du vertébré primitif, homonome et sans régions distinctes.

III

PROGRESSION DE LA MÉTAMÉRIE DANS LA TÊTE. — DIFFICULTÉS POUR DÉNOMBRER LES SEGMENTS

J'ai cru démontrer l'identité du rythme de la segmentation dans la tête pour tous les éléments suivants : système nerveux central et périphérique (VIII, 224-237), évaginations branchiales (VIII, 224-237, IX, 67-75), masses musculaires primitives ou myotomes (VIII, 224-237) et troncs primitifs du système circulatoire (XIII, 43-50, XII et XIV). Le métamère est donc une entité bien réelle et bien établie en fait.

Et maintenant, pour en faire le compte, il convient d'observer que leur nombre est variable aux divers moments de l'évolution d'un être : 1° parce qu'ils apparaissent non pas simultanément, mais successivement ; 2° parce

que quelques-uns disparaissent partiellement ou complètement dans certaines régions, en raison des rôles spéciaux que prennent ces régions.

Je suis arrivé à établir pour l'ordre d'apparition des métamères de la tête le tableau suivant :

I.	1.	1.	↑
II.	2.	2.	↓
III.	11.	3'.	↓
IV.	10.	2'.	↓
V.	6.	1'.	↓
VI.	5.	1".	↑
VII.	4.	2".	↓
VIII.	5.	3".	↓
IX.	7.	4".	↓
X.	8.	5".	↓
1 ^{er} du tronc. . .	9.	6".	↓

La première colonne indique la place des segments, la deuxième colonne donne les numéros d'ordre d'apparition dans le temps de ces divers segments; elle ne révèle aucune loi simple (VIII, 190, IX, 58); la troisième colonne distribue les nombres en trois séries, faites chacune d'une section prise dans la précédente colonne et choisie de façon que les nombres croissent ou décroissent sans discontinuité. Nous apprenons ainsi qu'il y a deux centres où se forment les métamères nouveaux; l'un au niveau de la bouche qui produit des segments dans les deux sens, l'autre derrière la région branchiale qui donne des segments en avant seulement (IX, 58, 60).

Ce résultat très important révèle une similitude dans la progression de la métamérie entre les vertébrés et les annélides, sans d'ailleurs que cette similitude doive impliquer descendance.

L'hétérochronie des segments montre d'abord qu'il faut se garder de refuser *a priori* la valeur segmentaire à des éléments tels que, par exemple, les racines nerveuses, sous le seul prétexte qu'ils apparaissent tardivement; et j'avais à ce propos réclamé des preuves plus formelles que les arguments classiques pour ranger hors des racines nerveuses dorsales le moteur oculaire externe, le moteur oculaire commun et le pathétique (VIII, 211, 212). Dohrn, depuis, a fourni la preuve pour deux de ces nerfs.

Il résulte aussi de là, qu'il ne s'agit pas de compter les métamères à un moment quelconque de l'évolution embryonnaire, à plus forte raison qu'il

ne suffit pas de les compter sur l'adulte, à supposer que cela soit possible ; mais qu'il faut compter tout ce qui apparaît, jusqu'au moment où il n'apparaît plus rien et où il ne se produit plus que des phénomènes de différenciation, puis tenir compte dans le total de ce qui a pu régresser pendant la suite de l'évolution ontogénique.

IV

LES FENTES BRANCHIALES

J'ai dit que les fentes branchiales constituent le véritable caractère de la tête *actuelle* ; car dans le plan primitif du vertébré la tête n'est pas prévue, ou, pour m'expliquer mieux, elle y est une *possibilité* dont les circonstances extérieures à l'animal peuvent seules faire une *réalité*. Je reviendrai plus loin sur la seconde de ces propositions, et quant à la première, elle sera prouvée à mesure. Tenons-nous d'abord à ceci : qu'est-ce qu'une fente branchiale ? Combien y en a-t-il ?

Une fente branchiale commence toujours par être une poche branchiale ; la paroi de l'intestin, après avoir fourni le mésoblaste (XIII, 5, 6), puis le parablaste (XIII, 4, 11), subit dans la région antérieure du corps une série de replis transversaux. Ceux-ci s'avancent vers l'extérieur, chacun entre deux myotomes, et finissent par venir toucher la peau le long d'une ligne qui se renfle, formant ainsi un bourrelet le long duquel l'évagination endodermique première prend contact avec l'extérieur ; plus tard, sur ce contact s'ouvre une fente qui conduit de l'intérieur du pharynx au dehors. Donc trois étapes : évagination endodermique, bourrelet ectodermique, ouverture.

Si maintenant nous voyons la paroi du tube digestif, l'endoderme définitif, donner un diverticule latéral qui s'enfonce entre deux myotomes, vient vers l'épiblaste, le touche, *mais ne s'ouvre pas*, nous dirons : voilà une fente branchiale qui a débuté, qui a été presque à terme et n'a pas abouti (IX, 67, 72). Que signifie cet effort perdu ?

Si maintenant il arrive qu'une évagination de l'endoderme commence à se glisser entre deux myotomes, puis n'arrive pas même à l'ectoderme, le cas précédent nous prépare à dire encore : c'était une fente branchiale qui devait se faire là, son développement *typique* n'est plus possible aujourd'hui. Et si la position *spéciale* du lieu où cet avortement se produit nous indique un motif spécial pour l'impossibilité actuelle d'une fente branchiale, nous serons plus encore confirmés dans notre idée.

Donc il y a des branchies qui ont existé autrefois et n'existent plus aujourd'hui, une circonstance ou une autre les empêche de se manifester chez l'adulte. Au surplus, qu'y a-t-il là de surprenant, puisque chez les vertébrés adultes leur nombre varie de 0 chez les mammifères à 7 chez les cyclostomes, pour devenir très grand chez l'amphioxus ?

Parmi les branchies qui disparaissent ainsi au cours de l'évolution chez tous les vertébrés crâniotes actuels, et qui rappellent un stade que l'on pourrait appeler *prévertébré*, il y en a quelques-unes qui ont spécialement fixé mon attention. Ce sont celles indiquées en italiques dans la liste ci-dessous, qui comprend toutes les branchies : *nez*, *cristallo-hypophysaire*, *bouche*, hyomandibulaire, hyoïde, *oreille*, première, deuxième, troisième, quatrième branchies vraies.

A la place du nez ou de la fossette qui le représente il y a place pour une branchie, mais comme cette place est indiquée surtout par le système nerveux (VIII, 221, 222 ; IX, 60), je n'y insiste pas ici.

La branchie que j'ai appelée *cristallo-hypophysaire* a disparu pour faire place à l'œil. Il a semblé paradoxal à beaucoup de morphologistes qu'un organe aussi important, on pourrait dire aussi essentiel, que l'œil, ne fût pas à une place spécialement disposée pour lui. En vérité il n'est pas à sa place première, il est à une place seconde à laquelle il s'est adapté.

Il est classique que les yeux des vertébrés se développent comme des évaginations latérales du tube nerveux encéphalique. Ces évaginations, dont l'extrémité se creuse en coupe, s'avancent vers la peau. Le creux de la coupe, qui sera la rétine, se moule sur une saillie intérieure de l'ectoderme, et celle-ci deviendra le cristallin. Mais juste à la place vers laquelle s'avance l'œil, et avant qu'il n'y arrive, une évagination du pharynx passant entre deux myotomes s'approchait de l'ectoderme, un épaississement de celui-ci indiquait le prochain contact. Il y avait donc fente bran-

chiale en préparation (VIII, 222, 229). L'œil arrête le développement ultérieur de cette poche, l'environne en arrivant par la partie supérieure, la respecte quelque temps, d'où arrêt de croissance pour la sphère oculaire sur un de ses méridiens, et formation de la *fente choroïdienne* dont la présence défie toute autre explication. La poche qui se préparait à devenir branchiale finit par régresser tout à fait, la partie que l'œil a définitivement enclose y formera le *peigne* également tout à fait inexplicable sans cela. La partie qui reste hors de l'œil et qui tient encore au pharynx se sépare de celui-ci, subit une dégénérescence glandulaire (*glande pituitaire*) et, finalement refoulée sous l'infundibulum du cerveau, elle constitue là l'*hypophyse*.

Le fait que nous avons trouvé démontre une hypothèse à laquelle Dohrn est arrivé par une autre voie. Le cristallin d'ailleurs n'est qu'une hypertrophie de l'ancien contact de la branchie avec l'extérieur.

Pourquoi maintenant l'œil est venu se substituer à un autre organe? Je n'ai pas à le dire ici, puisque pour remonter plus haut je me rallie simplement à une hypothèse de Balfour et de Dohrn, très simple, tout à fait calquée sur l'ontogénie, et qui explique enfin cette dernière anomalie que, dans l'œil du vertébré, les bâtonnets et les cônes soient sur la face de la rétine qui n'est pas tournée vers la lumière. Exception qui ne se relie à rien d'autre, puisque chez les mêmes vertébrés la rétine de l'œil pinéal a, comme toutes les rétines, ses bâtonnets tournés vers la lumière.

La région auriculaire a retenu assez longtemps mon attention. Diverses circonstances suggéraient l'idée que là une branchie avait aussi dû exister, puis disparaître; et je ne parle pas de l'oreille moyenne, qui est un simple diverticule de la bouche, produit beaucoup plus tard, et qui du reste n'existe pas chez les vertébrés inférieurs.

J'ai, une première fois, indiqué les faits signalant la branchie (VIII, 255-256) et je les ai ensuite exposés avec détails (IX).

L'embryon, pendant un temps assez long, paraît avoir quatre poches branchiales en contact avec l'extérieur et sur le point de s'ouvrir, mais tous les embryons avec quatre poches entodermiques branchiales ne sont pas au même point. Les uns présentent les fentes : hyoïde, auriculaire, première et deuxième branchiales vraies; les autres les fentes : hyoïde, première, deuxième et troisième branchiales vraies. Dans ce temps assez long de l'évo-

lution, je le répète, une fente se prépare à la partie postérieure, une autre disparaît.

Celle qui régresse correspond justement au métamère auriculaire. Le nom d'une poche branchiale ne peut être connu que par celui du ganglion nerveux qui envoie vers elle un rameau. Or, chez les batraciens où les productions ectodermiques sont des épaissements et non des invaginations comme chez les élasmobranches, il est très difficile de distinguer les rameaux nerveux qui suivent les épaissements ectodermiques branchiaux. Cette cause d'erreur est si considérable, que je ne me serais pas résolu à publier cette étude si je n'avais trouvé dans le même temps une confirmation par le système circulatoire (XIII, 49).

V

LES MYOTOMES

Les segments de mésoblaste situés dans la tête, entre les poches branchiales, présentent deux particularités qui les différencient complètement de ceux du tronc. L'épimère, ou myotome, se développe de moins en moins à mesure qu'on s'avance de la dernière branchie vers l'oreille, et en avant de cette région il devient si faible qu'on a peine à le suivre et qu'il ne peut plus fournir que quelques muscles superficiels. L'hypomère, ou somite, qui dans le tronc donne seulement la cavité générale, donne dans la tête, en plus du péricarde, une partie qui se différencie en muscles destinés à faire mouvoir les branchies.

Cette distinction est capitale pour l'étude des muscles de la tête, et de la région du cou chez les vertébrés supérieurs; je l'ai utilisée dans une recherche non encore complète aujourd'hui et je n'en dis rien de plus, me contentant de rattacher la myologie de cette région à la présence des poches branchiales.

VI

SYSTÈME NERVEUX CENTRAL ET PÉRIPHÉRIQUE

Le développement du système nerveux périphérique est de la plus haute importance pour connaître les phénomènes segmentaires, aussi j'y suis revenu à diverses reprises, perfectionnant à mesure les résultats acquis (VIII, 178; IX, 59, 66; XIII, 47, 48).

Les points essentiels que j'ai traités peuvent se répartir sous les titres suivants : 1. Histoire de l'épiblaste. — 2. Phénomènes communs aux nerfs crâniens et spinaux. — 3. Nerfs spinaux et leur segmentation. — 4. Nerfs et ganglions crâniens. — 5. Développement secondaire des nerfs crâniens. — 6. Comparaison des nerfs crâniens et spinaux. Signification de la ligne latérale.

Très peu de temps avant moi, Beard avait exécuté les mêmes recherches chez les élasmobranches et chez les oiseaux; l'accord avec lui sur les points essentiels prouve l'exactitude et la généralité des résultats, et quant aux conclusions différentes que j'ai retirées des faits, j'y ai été conduit pour établir des concordances avec les idées suggérées par l'étude d'autres systèmes d'organes.

En premier lieu, j'ai établi la dérivation ectodermique des racines nerveuses dorsales, celles qui seront sensibles chez l'adulte, et qui chez l'embryon sont d'abord et assez longtemps seules; les racines ventrales constituent un perfectionnement qui apparaît beaucoup plus tard. On admettait auparavant que les nerfs étaient formés par des différenciations particulières du mésoblaste. Le fait véritable, trouvé par suite des perfectionnements de la technique, est bien mieux d'accord avec la notion philosophique de système nerveux. Celui-ci, au début, se montre comme un groupe spécialisé de cellules extérieures qui, par leur contact immédiat avec le milieu ambiant, reçoivent une excitation qu'elles peuvent transmettre aux cellules associées, plus profondes ou moins irritables aux actions externes. Ce

groupe spécialisé de cellules déjà nerveuses s'accroît, fait saillie dans l'intérieur du corps (bourrelet ou invagination), se sépare enfin de l'épiblaste, — mais il ne peut pas s'en détacher partout sans perdre totalement sa raison d'être, qui est de recevoir des excitations par le milieu ambiant; aussi cette masse en s'enfonçant dans la profondeur reste attachée à l'extérieur par une série de points, — chacun de ces points de contact est un organe des sens de premier ordre (organes des sens branchiaux, ganglions et cordons latéraux) (XIII, 84, 85). Et si ces régions de contact, se développant beaucoup à leur tour, viennent aussi à s'enfoncer dans la profondeur, pour devenir les ganglions crâniens et le nerf latéral, elles ne peuvent le faire qu'en restant attachées par des filets à l'extérieur et les points où ces filets rencontrent l'épiderme sont les organes des sens de second ordre, qui évoluent suivant les régions, en gardant la même structure fondamentale, en organes de l'odorat, de l'ouïe, du goût et en organes de la ligne latérale (sixième sens des poissons). J'ai dit déjà ce que l'œil avait de spécial, je le rappelle pour expliquer son exclusion de cette série sensorielle. Tous les phénomènes se passent précisément ainsi.

Comme on le sait, le système nerveux central est d'abord une gouttière épidermique qui, s'approfondissant de plus en plus, finit par se suturer et produire un tube qui se détache de l'ectoderme. L'étude de cette suture est très importante (VIII, 183-184). Dans cette région neurale l'ectoderme possède plusieurs couches de cellules en épaisseur; quand la gouttière se ferme, la couche la plus superficielle forme une surface continue qui passe au-dessus de la suture. Le tube nerveux décollé de la surface emporte avec lui des deux côtés de sa génératrice dorsale, où la suture est visible encore, une lame des cellules profondes de l'ectoderme. Cette lame, qui va subir ultérieurement la segmentation transversale, est le début des racines nerveuses dorsales. J'ai appelé ces ébauches *racines primaires*. Elles existent sans différence dans la tête et dans le tronc.

Mais l'ectoderme a été réduit en épaisseur le long de la zone dorsale par le départ de cette lame. Cette moindre épaisseur, regardée de l'intérieur de l'animal, forme une dépression bordée par deux *talus* longitudinaux, qui sont les restes du neuro-épithélium demeuré superficiel. Je les ai appelés *cordons latéraux*. Ils sont d'abord insegmentés et se poursuivent depuis l'extrémité la plus antérieure, qui sera le nez, jusque sur

le tronc, où ils sont moins marqués au début, mais bien visibles un peu plus tard.

Ces cordons, d'abord insegmentés partout, se segmenteront dans la tête, non dans le tronc; nous reverrons ce point. Mais de plus, dans la région céphalique provisoirement limitée en arrière à la dernière branchie, les racines primaires reviendront prendre contact avec l'épiderme sur le cordon ganglionnaire, non dans le tronc. Ce contact spécial aux racines primaires céphaliques n'est pas une particularité essentielle; car les nerfs crâniens possèdent aussi une branche profonde qui passe entre la corde et le myotome et représente absolument dans la tête la partie du nerf que l'on peut appeler *spinale*. Sur cette branche profonde se trouve un ganglion homologue au ganglion spinal, et qui donne naissance au sympathique de la tête (VIII, 201). Kupfer, chez les Cyclostomes, a découvert des faits complètement analogues; ce qui en montre l'exactitude, la généralité et l'importance. La première conséquence à en tirer déjà, c'est que, contrairement à l'avis de la plupart des morphologistes, les ganglions crâniens qui vont dériver du cordon latéral n'ont aucun rapport avec les ganglions spinaux nés dans le tronc sur la branche profonde, et d'ailleurs représentés dans la tête d'une autre façon par les petits ganglions dont je viens de signaler l'existence. Je montrerai de plus que les ganglions crâniens ont leurs homologues dans le tronc; il y a là deux séries, l'une plus forte dans la tête, moins dans le tronc, l'autre au contraire plus développée dans le tronc, moins dans la tête.

Le cordon latéral, qui dans la tête représente la reprise de contact avec l'extérieur du système nerveux devenu profond, va subir successivement deux séries de phénomènes : 1^o il se segmente (VIII, 190-195); 2^o chaque masse isolée va à son tour se détacher de l'épiblaste et s'enfoncer dans l'intérieur pour y former un ganglion crânien (VIII, 200).

Suivons d'abord la segmentation; elle va produire 10 masses ganglionnaires, mais pas d'un seul coup, et les progrès du phénomène sont des plus intéressants, on peut distinguer plusieurs étapes successives (VIII, IX).

1^{er} Stade, une coupure, et deux masses ganglionnaires, en avant ganglions olfactif et ciliaire indivis, en arrière tout le reste.

2^e Stade, 3 masses ganglionnaires : 1^o olfactif et ciliaire, 2^o trijumeau, 3^o le reste.

3° Stade, 4 masses : 1° olfactif et ciliaire, 2° trijumeau, 3° facial acoustique et glossopharyngien, 4° vague.

Puis, en négligeant des intermédiaires que j'ai notés :

4° Stade, 7 masses : 1° olfactif, 2° ciliaire, 3° trijumeau, 4° facial, 5° auditif, 6° glossopharyngien, 7° vague.

5° Stade, 7 masses (qui ne sont pas les mêmes) : 1° olfactif, 2° ciliaire et trijumeau, 3° facial, 4° auditif, 5° glossopharyngien, 6°, 7° vague subdivisé.

Enfin, pour terminer en passant des intermédiaires encore :

6° Stade, 9 masses apparentes, en réalité 10, en tenant compte de la fusion secondaire du trijumeau et du ciliaire consécutive à une séparation.

1° olfactif, 2° ciliaire et trijumeau, 3° et 4° facial dédoublé, 5° auditif, 6° glossopharyngien, 7°, 8°, 9° vague divisé en trois.

Cette progression de la métamérie demande une recherche extrêmement minutieuse ; elle est très intéressante en montrant un accord remarquable avec la segmentation des autres parties de la tête : myotomes, fentes branchiales, et vaisseaux sanguins. Il est aussi tout à fait intéressant de signaler sa concordance avec la segmentation du système nerveux central ; du moins je l'ai rigoureusement suivie jusqu'au stade 7, après lequel elle m'a échappé, mais je n'ai pas renoncé à en démontrer l'évidence. Au stade de 2 masses ganglionnaires correspondent 2 vésicules cérébrales ; 3 vésicules, cerveau antérieur, moyen, postérieur, correspondent à la segmentation du cordon latéral en 3 masses ; et ainsi de suite. Signalons les repères importants.

L'état de division du cerveau en 6 vésicules, dénommées par Huxley protencéphale, thalamencéphale, mésencéphale, métencéphale, myélencéphale (antérieur et postérieur), correspond à la division du cordon ganglionnaire en 6 tronçons.

Cette subdivision du cerveau en vésicules n'indique donc pas un mode de complication *sui generis* pour cet organe : c'est la subdivision en métamères dont le nombre va progressivement en croissant. Les vésicules cérébrales ont une valeur segmentaire et d'ailleurs elles se reproduisent dans la complication de la moelle, qui à un moment présente cette structure vésiculaire, et se compose d'une série de renflements que j'ai nommés *neurotomes* (VIII, 195, 196).

Le cordon latéral qui a donné les ganglions crâniens se poursuit dans le tronc : là il se détache de l'ectoderme et s'enfonce, d'ailleurs peu, vers l'intérieur ; mais il ne se segmente pas et il n'est pas réuni dans chaque segment avec la racine nerveuse dorsale. Voilà deux différences entre les nerfs périphériques du tronc et ceux de la tête ; elles tiennent toutes deux à la présence des branchies dans la région antérieure. La liaison avec la racine nerveuse est en rapport évident avec l'innervation de la branchie.

Quant à la segmentation, elle n'existe pas dans le tronc, pas de branchies ; elle existe dans la tête, où il y a des branchies ; plus que cela, dans les régions de la tête où les branchies ont avorté comme nous l'avons dit, le cordon ganglionnaire n'est pas segmenté (XIII, 47, 48). Dans la tête se trouvent des nerfs que Beard a appelés suprabranchiaux et qui partent des ganglions crâniens. Ces nerfs suprabranchiaux n'existent pas partout, j'ai même remarqué qu'ils existent seulement sur les ganglions *devant lesquels a disparu une branchie* : glossopharyngien (derrière l'oreille), facial *antérieur* (derrière la région buccale), trijumeau et ciliaire (derrière la région oculaire et nasale). Ces filets qui doivent évoluer en rameaux nerveux sont d'abord des restes du cordon latéral allant de ganglion à ganglion ; ils répètent dans les régions abranchede la tête l'état du nerf latéral dans le tronc abranche. Plus que cela encore, comme ce nerf latéral ils sont en relation avec des séries d'organites sensoriels distribués le long d'eux sur la peau.

L'arrivée secondaire de l'œil à la périphérie latérale a obligé le cordon ganglionnaire à se diviser en deux, donnant un rameau supra-orbitaire et un rameau infra-orbitaire dont la nature est ainsi précisément établie. Le remarquable rapport de ce système nerveux latéral avec un vaisseau sanguin qui s'étend sans discontinuité de la tête au tronc nous confirme plus encore dans cette façon d'envisager les phénomènes, entièrement originale et qui, d'une part, suit les faits de la façon la plus étroite, et, d'autre part, nous conduit à une conception théorique du vertébré, conception extrêmement simple et que j'exposerai plus loin.

Pour retenir seulement la conclusion ultime de cet exposé, nous dirons que les différences entre le système nerveux de la tête et celui du tronc au point de vue des racines dorsales, différences que pour notre part nous avons contribué à établir et à préciser, se résolvent encore en la question

de la présence ou de l'absence des fentes branchiales. Toutes les questions successivement étudiées se ramènent en fin de compte à celle-là.

Et l'appareil circulatoire va nous apporter une nouvelle confirmation et enfin nous fournir l'explication.

VII

VAISSEaux SANGUINS

L'apparition du système circulatoire étant la partie la plus difficile et la plus controversée de l'embryologie des vertébrés, j'y ai consacré plusieurs années de travail et j'ai consigné les résultats obtenus dans divers mémoires (X, XI, XII, XIII, XIV). Voici la série des questions traitées.

I. *Partie descriptive.* — 1. Apparition métamérique du parablaste. Historique du parablaste et définition de ce terme. — 2. Stade des parblastomères détachés. Leurs contacts épiblastiques. Ébauches des angiotomes. — 3. Différenciation du parablaste en vaisseaux et globules. Apparition des veines cardinales. — 4. Identité des angiotomes dans la tête et dans le tronc. — 5. De l'endodermérie. — 6. Localisation de la fonction respiratoire. Apparition du cœur. — 7. Description de l'appareil circulatoire avant l'apparition du mésonéphros. — 8. Concordances avec les observations antérieures.

II. *Partie théorique.* — 1. Phylogénie de l'appareil circulaire primitif. — 2. Théorie mécanique de la formation des feuilletts. Théorie entérocoelique de la métamérie. — 3. Extension de la théorie entérocoelique.

Les premiers rudiments de ce qui sera l'appareil circulatoire consistent en cordons cellulaires pleins, détachés métamériquement sur le côté extérieur de l'épaisse paroi endodermique, qui garde encore son caractère vitellin. Nous ne considérons ces premiers rudiments comme déterminés ni dans le but de faire un appareil circulatoire, ni par le besoin d'un appareil circulatoire, car ce sont deux vues finalistes extra-scientifiques; nous indiquerons plus loin les raisons qui nous semblent avoir déterminé

ces productions. Ici, tenons-les pour produites, et suivons leur devenir. Chaque cordon métamérique constitue, aussitôt détaché de la paroi endodermique, un tout autonome sans rapport avec ses voisins ; je l'appelle un *angiotome*. Il se compose de deux moitiés, une droite et une gauche qui évoluent d'abord séparément, et d'une partie médiane, la subnotocorde, qui doit régresser. N'étudions d'abord qu'une moitié du corps.

Au bout de quelque temps, chaque angiotome se creuse d'une lumière d'une façon dont j'ai suivi le détail, fort intéressant au point de vue de la production et de la signification des globules sanguins. Nous avons alors dans chaque métamère un angiotome dont les régions dorsale et ventrale plus renflées sont reliées par un tube transversal. De plus, entre deux myotomes chaque angiotome envoie une file de cellules jusqu'à l'épiblaste. Cette file deviendra un petit vaisseau intermétamérique et la ligne des contacts successifs donnera plus tard un canal longitudinal, le vaisseau latéral. Le tableau suivant indique brièvement les parties ainsi que leurs rapports avec le mésoblaste.

Épimère. . .	Myotome . . .	Ébauche de l'aorte et de la veine cardinale.
Mésomère. . .	Néphrotome. . .	Ébauche du canal intermétamérique et du canal latéral.
Hypomère. . .	Cœlotome. . .	Ébauche du vaisseau de P. Mayer et de la veine sous-intestinale.

Les ébauches métamériques de la veine sous-intestinale, doubles tout le long du corps, possèdent à peu près partout le même calibre, même dans la région où elles doivent beaucoup s'élargir plus tard et constituer le cœur.

Bientôt on voit tous ces angiotomes, d'abord indépendants, se souder par les parties dorsales et ventrales de leurs ébauches en même temps que le vaisseau latéral résulte de la soudure au-dessous de la peau de tous les contacts des vaisseaux intermétamériques avec celle-ci. Cette ligne de contact, réunion des points successifs de contact, se creuse et devient un canal.

Jusqu'à ce moment tout était rigoureusement semblable dans la tête et dans le tronc. En même temps que ces fusions se produisent, les différences apparaissent. Ainsi nous avons dans chaque moitié du corps trois vaisseaux longitudinaux, l'un dorsal (aorte et veine cardinales confondues), l'autre ventral (veine sous-intestinale); ils sont réunis entre eux dans chaque métamère par un vaisseau transversal, et le tout au

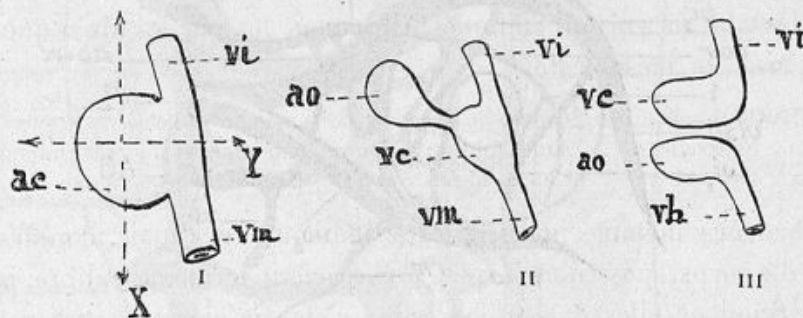
niveau du vaisseau dorsal est réuni entre les métamères au troisième vaisseau ou vaisseau latéral.

Un quatrième vaisseau va se montrer : c'est la *veine cardinale*, dont personne encore n'avait soupçonné la genèse et dont j'ai suivi le développement complet. — Hoffmann a retrouvé chez les sélaciens les points principaux que j'avais découverts et sans avoir connaissance de mes recherches, ce qui est très important comme contrôle.

Phénomène général. — La veine cardinale est un *dédoublement* de l'aorte primitive de chaque moitié du corps.

Phénomènes spéciaux. — Le dédoublement ne se fait pas de la même manière dans la tête postorale et dans le tronc; et dans la tête préorale il ne se fait pas du tout.

Le croquis ci-joint m'évitera une longue description. Il représente dans



État *primitif* commun à la tête et au tronc : *ac*, ébauche commune à l'aorte et à la veine cardinale; *vi*, départ du vaisseau intermétamérique; *vm*, départ du vaisseau transversal ou de P. Mayer; *X*, plan de séparation de l'aorte et de la cardinale dans le tronc; *Y*, dans la tête.

II. Rapports secondaires des diverses parties dans le tronc.

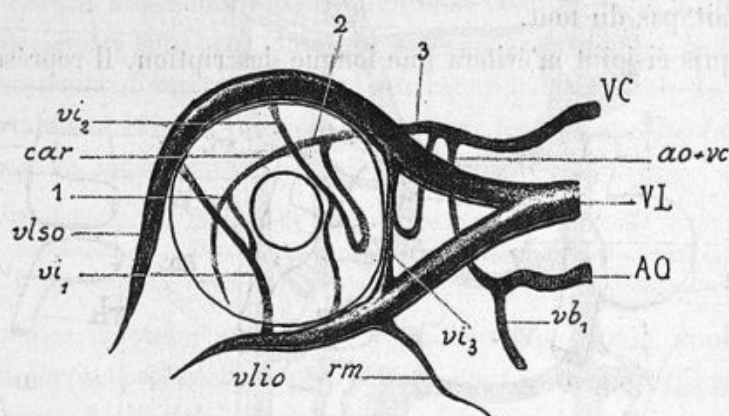
III. Rapports secondaires des diverses parties dans la tête.

chaque moitié du corps la région dorsale d'un angiotome. Ainsi : 1° les deux plans de séparation sont perpendiculaires entre eux; 2° la séparation est plus complète dans la tête que dans le tronc, où l'aorte et la cardinale restent métamériquement reliées par de petits canaux que j'ai appelés *vaisseaux réunissants*; 3° la séparation est beaucoup plus précoce dans la tête que dans le tronc; 4° enfin la séparation dans le tronc se produit progressivement d'avant en arrière. — La théorie morphogénique du vertébré que j'ai conçue va jusqu'à expliquer toutes ces particularités; et à plus forte raison la circonstance beaucoup plus importante qui fait vraiment différer la tête et le tronc au point de vue vasculaire comme déjà ils

différent à tant d'autres. Cette circonstance est la suivante. — Dans la tête, après le dédoublement, le vaisseau intermétamérique est resté greffé sur la partie qui deviendra veine cardinale; le vaisseau transversal (ici vaisseau branchial) reste attaché à l'aorte; dans le tronc la veine cardinale garde le départ de ces deux vaisseaux.

A ces différences près — et que nous résoudrons — la tête et le tronc se présentent encore comme deux variantes d'un même thème. L'élément vasculaire, l'angiotome, identique d'abord, finit par présenter deux combinaisons des mêmes éléments.

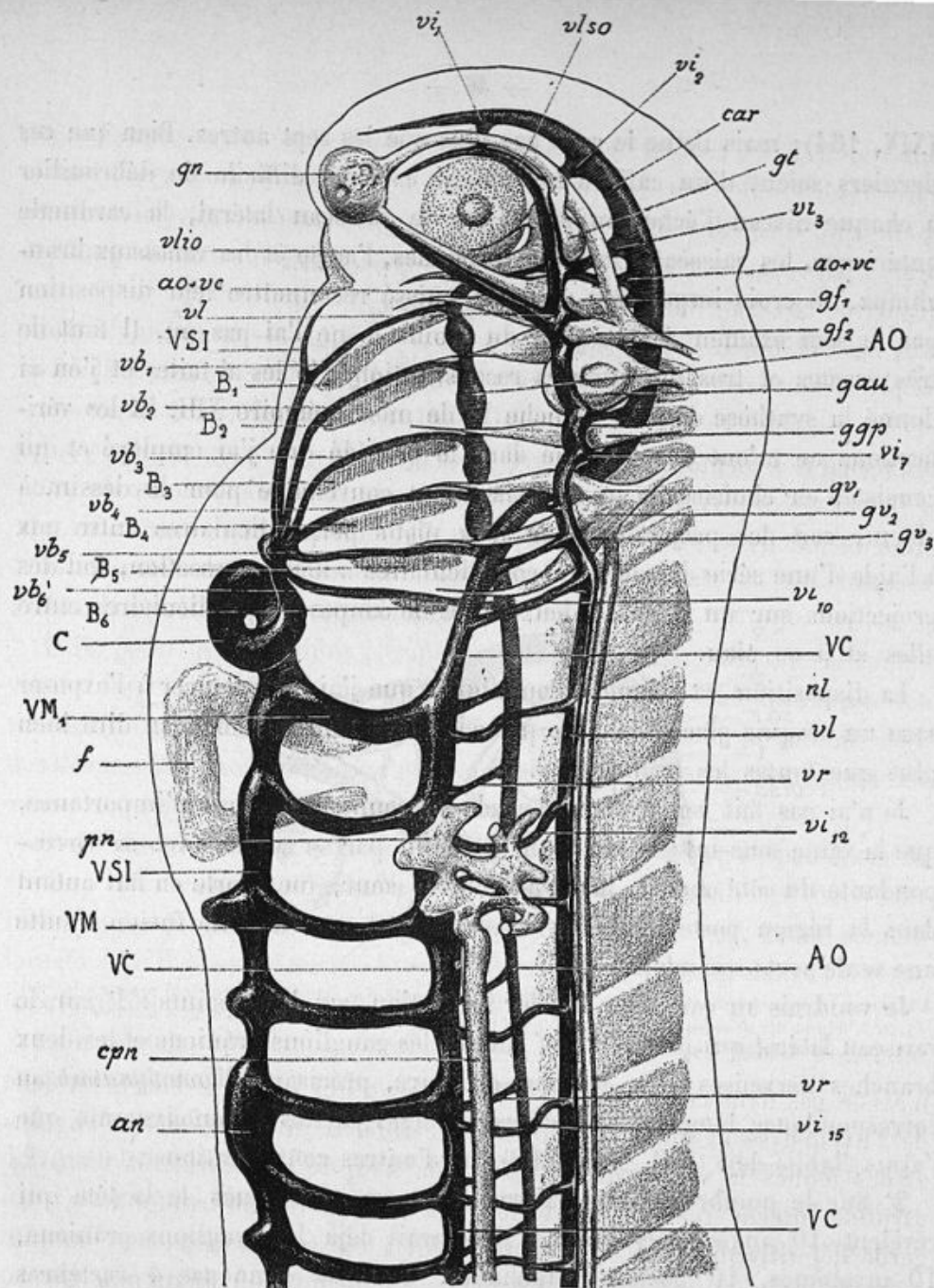
Dans la tête préorale, en avant de la partie la plus antérieure du ganglion facial, il ne s'est pas produit de dédoublement; la veine cardinale



AO, aorte; VC, veine cardinale; *ao + vc*, vaisseau qui les réunit; *car*, carotide interne qui prolonge le tout; 1, 2, 3, départ des vaisseaux intermétamériques; *vi₁*, *vi₂*, *vi₃*, leur arrivée bifurquée dans le vaisseau latéral VL, lui-même bifurqué *vlso*, *vllo*.

n'existe pas dans cette région. — Le vaisseau qui prolonge l'aorte au delà de l'hypophyse et qui s'appelle *carotide interne* prolonge aussi dans les stades jeunes la veine cardinale; et cela s'explique encore très bien. La carotide interne représente l'aorte et la veine cardinale confondues, elle garde définitivement un état primitif qui a été transitoirement commun à la tête et au tronc. Cette circonstance jette un jour inattendu sur la véritable nature des trois vaisseaux de l'œil, qui s'accusent comme vaisseaux intermétamériques et portent à 10 pour la tête entière le nombre de ces vaisseaux.

Ces trois vaisseaux, dont le croquis ci-dessus représente la disposition compliquée, sont très difficiles à suivre à cause de leur petitesse



VSI, veine sous-intestinale; C, sa partie spécialisée en cœur; $vb_1 - vb_6$, vaisseaux branchiaux; VM_1 , ductus Cuvieri; VM, vaisseau de P. Mayer ou vaisseau transversal.

Ao, aorte; VC, veine cardinale; $ao + vc$, réunion de l'aorte avec la cardinale pour donner en avant la carotide; *car*, carotide interne; *vr*, vaisseau réunissant.

vi, vaisseau latéral; *vls0*, branche supraorbitaire de ce vaisseau; *vlio*, sa branche infraorbitaire; $vi_1 - vi_{10}$, les dix vaisseaux intermétamériques de la tête; vi_{12} , un vaisseau intermétamérique du tronc.

pn, pronéphros; *cpn*, canal du pronéphros.

gn, ganglion olfactif; *gt*, ganglion du trijumeau; gf_1, gf_2 , les ganglions du facial; *gau*, ganglion auditif; *ggp*, ganglion glosso-pharyngien; gv_1, gv_2, gv_3 , les trois ganglions du vague.

Sur tout le côté dorsal, indication des myotomes ou masses musculaires primitives. *f*, foie.

(XIV, 164); mais ils ne le sont pas plus que les sept autres. Bien que ces derniers soient d'un calibre notable, il est très difficile de débrouiller à chaque niveau l'écheveau formé par le vaisseau latéral, la cardinale antérieure, les vaisseaux intermétamériques, l'aorte et les vaisseaux branchiaux. Je crois impossible que l'on puisse reconnaître leur disposition par le seul examen des coupes; du moins je ne l'ai pas pu. Il faut de très exactes et très minutieuses reconstitutions; je les ai faites et j'en ai donné la synthèse dans la planche IV de mon mémoire XIII. Et les vérifications ne m'ont pas manqué dans le procédé que j'ai employé et qui consiste, en choisissant un grossissement convenable pour le dessin, à obtenir soit des projections sur deux plans perpendiculaires entre eux à l'aide d'une série de coupes perpendiculaires à leur intersection, soit des projections sur un plan de deux séries de coupes perpendiculaires entre elles et à ce plan.

La disposition est même si compliquée que j'ai dû renoncer à l'exposer sans un croquis placé à la page précédente et dont l'examen en dira bien plus que toutes les explications.

Je n'ai pas fait remarquer, car cela est connu et n'a pas d'importance, que la veine sous-intestinale d'un côté finit par se souder avec sa correspondante du côté opposé, jusqu'au delà du cœur, que l'aorte en fait autant dans la région postérieure aux branchies, et que de cette fusion résulte une seule aorte secondaire.

Je voudrais au contraire appeler l'attention sur deux points : 1° sur le vaisseau latéral qui longe le nerf latéral, les ganglions crâniens et les deux branches nerveuses infra et supra-orbitaire, précisant l'*homodynamie* ou correspondance longitudinale de ces diverses parties : *homodynamie* que j'avais établie déjà (VIII, 205, 206) par d'autres considérations ;

2° Sur le nombre 10 des vaisseaux intermétamériques de la tête qui révèlent 10 angiotomes comme il y avait déjà 10 ganglions crâniens, 10 myotomes, 10 poches branchiales. Ce n'est donc pas 4 vertèbres comme le pensait Gœthe, mais 10 vertèbres que nous retrouverons bientôt dans le crâne.

ANATOMIE COMPARÉE

DU SYSTÈME CIRCULATOIRE CHEZ LES VERTÉBRÉS ADULTES

Transportés dans l'anatomie comparée, les résultats de ces longues recherches présentent le double intérêt :

1° De poser des questions : Que deviennent les vaisseaux intermétamériques dont nous n'avons pas constaté la persistance ? Que deviennent les vaisseaux de P. Mayer ? Sur l'évolution de ces derniers, je possède déjà des documents assez nombreux pour prévoir qu'ils se transforment en les veines mésarraïques et leurs ramifications ;

2° De donner déjà certaines homologies remarquables. Je passe sur la section des veines cardinales postérieure au cœur, ses divers états sont bien connus jusqu'à la réduction en azygos et hémi-azygos. Il me semble toutefois qu'il y aurait encore bien à reprendre sur ce sujet dans la littérature contemporaine.

La cardinale antérieure s'approche du cœur sous les noms de *veine jugulaire interne* et *veine cave supérieure*.

Le vaisseau latéral est partagé en deux tronçons qui jouent des rôles d'importance inégale. L'un, antérieur au *ductus Cuvieri*, devient la *jugulaire externe* qui se réunit à la veine cave supérieure par un vaisseau intermétamérique persistant. Le tronçon postérieur devient un vaisseau peaussier du tronc ; tantôt il reste veineux et conserve ainsi un caractère primitif (*Siredon pisciformis*) ; tantôt, par son anastomose avec l'artère sous-clavière qui le croise, il tombe dans l'arbre artériel et devient une artère peaussière (*Triton cristatus*).

La veine sous-intestinale persiste, subissant le long de son parcours diverses désignations, comme une rue qui changerait de nom à tous les

carrefours. Ces noms divers en anatomie descriptive, et même en anatomie comparée, sont successivement en se rapprochant du cœur :

Veine épigastrique ou abdominale (coccygeo-mésentérique des oiseaux),
veine porte, réseau du foie, veine sus-hépatique et veine cave inférieure,
du point d'arrivée de la veine sus-hépatique jusqu'au cœur.

Chez les mammifères même on peut la retrouver encore, chez les plus inférieurs au moins, et par exemple chez l'Échidné (Beddard).

THÉORIE RÉGIONALE DU CORPS DES VERTÉBRÉS

Nous avons déjà montré que les deux régions, tête et tronc, étaient deux combinaisons différentes des mêmes éléments. Pourquoi ces différences de combinaisons? pourquoi une tête? pourquoi un tronc? Cette question résolue, les subdivisions en régions secondaires sont très simples.

Nous avons indiqué que la plupart des particularités céphaliques tiennent à la présence des branchies; en expliquant cette présence nous résolvons le problème et faisons en même temps comprendre les différences au point de vue vasculaire.

I

DE L'ENDODERMÉRIE

Je rappelle qu'une fente branchiale débute par une saillie endodermique, ou plissement intestinal, qui se glisse entre deux somites mésoblastiques pour gagner l'extérieur. Inversement, si nous trouvions entre deux somites une saillie endodermique latérale, nous dirions voilà une poche branchiale qui se prépare. Si cette saillie n'allait pas jusqu'à l'extérieur, mais entrerait en régression, nous dirions : la poche branchiale qui se disposait précédemment n'est pas arrivée à terme.

Ce raisonnement que nous avons tenu pour certaines régions de la tête, nous allons le tenir maintenant pour le tronc. Car, en arrière des poches que tous les auteurs appellent branchiales, on rencontre (X et XIII, 53, 58) ainsi de chaque côté du plan médian une série de diverticules intestinaux qui pénètrent entre les segments mésoblastiques.

Leur développement maximum coïncide avec le temps où les poches antérieures (vraiment branchiales) n'ont pas encore commencé à compliquer et accroître leur surface.

Ces diverticules latéraux sont visibles jusqu'au delà de l'anus. Préparés, en voyant croître le nombre des fentes branchiales actuelles depuis les vertébrés supérieurs jusqu'aux inférieurs, à admettre la possibilité de fentes plus nombreuses encore chez des ancêtres disparus, nous avons là un fait nouveau qui s'accorde parfaitement avec cette conjecture. Naturellement les branchies plus nombreuses étaient plus simples et plus petites; aussi c'est juste dans le temps où les diverticules de l'intestin du tronc ont atteint leur maximum et régressent que les fentes antérieures se compliquent pour accomplir le travail respiratoire qui à ce moment, mais à ce moment seulement, apparaît comme devant tout leur incomber.

Tenons-nous au stade où non seulement ces poches antérieures ne sont pas plus compliquées; mais même pas plus grandes que les postérieures. Les poches égales s'ouvrent toutes également à l'extérieur entre les segments du mésoblaste; alternes avec elles se tiennent les angiotomes isolés dont nous avons décrit l'existence et qui vivent indépendants et égaux dans des conditions égales.

Comment cet ensemble homogène est-il devenu hétérogène?

II

DÉTERMINISME DE LA CÉPHALISATION. — APPARITION DU CŒUR

Nous sommes arrivés à la notion de l'égalité primordiale entre tous les métamères du corps; les segments primitifs sont, comme on dit, homonomes. Dohrn, qui a consacré vingt ans de sa vie à ces questions délicates, avait signalé, si je puis dire, le nœud du problème en demandant pour quelles raisons un organe contractile, aussi volumineux et physiologiquement aussi important que le cœur, s'était développé à une place plutôt qu'à une autre, apportant ainsi, à lui tout seul, un élément considérable qui

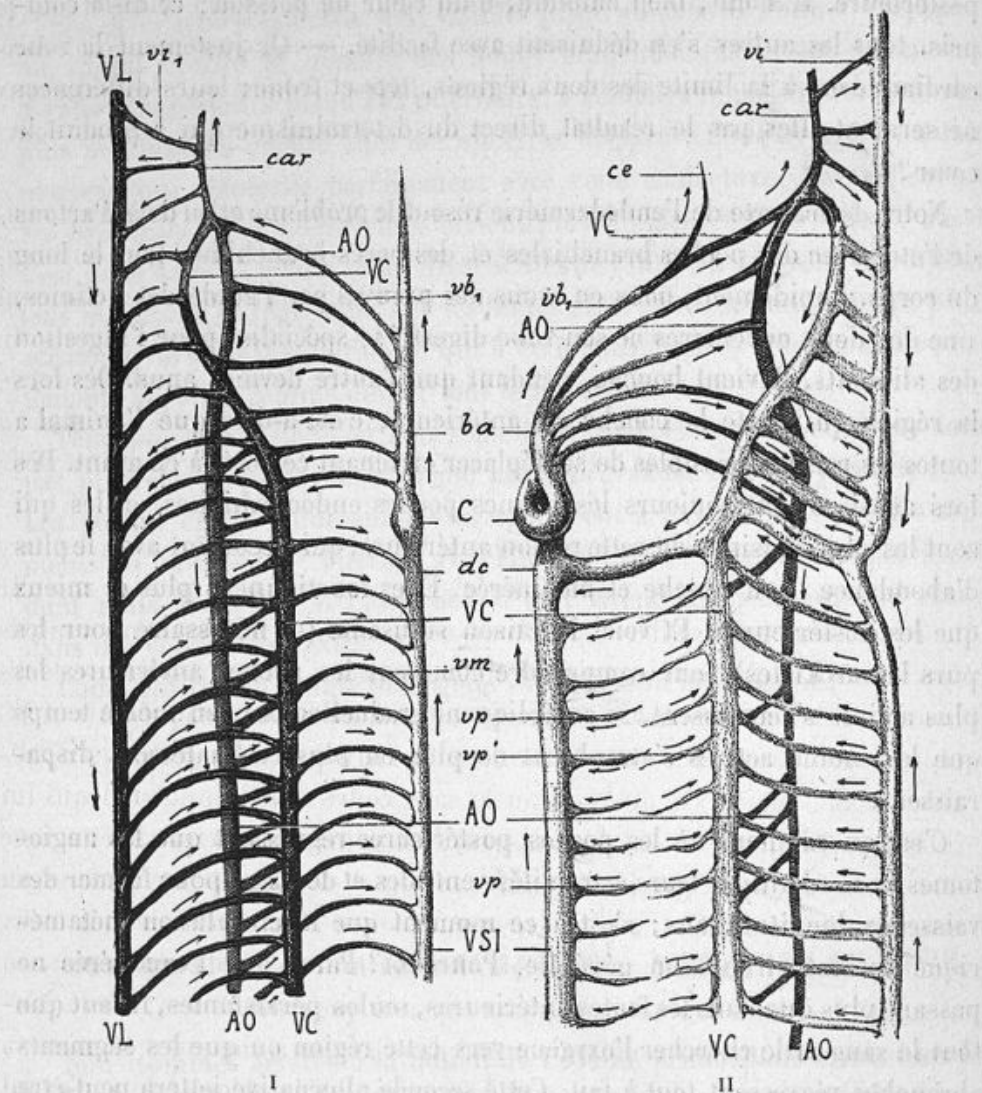
devait troubler l'unité originelle. Le jeu du cœur détermine en effet un accroissement dans la pression de l'onde sanguine pour toute la région du corps qui le précède, et une diminution de cette même pression dans la zone postérieure. Il s'agit, bien entendu, d'un cœur de poisson; celui-là compris, tous les autres s'en déduisent avec facilité. — Or justement la zone cardiaque est à la limite des deux régions, tête et tronc; leurs différences ne seraient-elles pas le résultat direct du déterminisme qui a produit le cœur?

Notre découverte de l'endodermérie résout le problème et au delà. Partons de l'être avec des poches branchiales et des pores branchiaux tout le long du corps. Rapidement, nous en avons des preuves par l'étude des Actinies, une des deux ouvertures de son tube digestif se spécialise pour l'ingestion des aliments, devient bouche, pendant que l'autre devient anus. Dès lors la région qui porte la bouche est antérieure; c'est-à-dire que l'animal a toutes les raisons possibles de se déplacer en tenant ce côté-là en avant. Dès lors aussi ce sont toujours les mêmes poches endodermiques, celles qui sont les plus voisines de cette région antérieure, qui reçoivent avec le plus d'abondance l'eau fraîche et bien aérée. Elles fonctionnent plus et mieux que les postérieures. Et voici la raison suffisante (et nécessaire pour les purs lamarckistes) pour comprendre comment les poches antérieures les plus actives s'accroissent, se compliquent graduellement, en même temps que les moins actives s'atrophient de plus en plus et finalement disparaissent.

C'est au moment où les poches postérieures régressent que les angiotomes se soudent par leurs extrémités ventrales et dorsales pour former des vaisseaux longitudinaux; c'est à ce moment que la circulation métamérique devient circulation générale. Pourquoi? Parce que l'eau aérée ne passant plus que dans les fentes antérieures, seules persistantes, il faut que tout le sang aille chercher l'oxygène vers cette région où que les segments abranches régressent tout à fait. Cette seconde alternative jettera peut-être quelque jour une certaine lumière sur la morphologie des Tuniciers; mais n'en parlons pas, car justement c'est la réalisation de la première qui fait les Vertébrés ordinaires.

Saisissons le moment où les fentes antérieures plus actives appellent vers elles tout le sang, après la formation des vaisseaux longitudinaux. La

veine sous-intestinale, d'abord contractile sur toute sa longueur (Embryons de Téléostéens), exagère sa contractilité derrière la région branchiale à mesure que la complication de celle-ci rend le passage du sang de plus en



. Ao, aorte; VC, veine cardinale; VL, vaisseau latéral; vb₁, vaisseau branchial; vm, vaisseau transversal ou de P. Mayer; C, cœur; VSI, veine sous-intestinale.

II. Mêmes lettres.

plus difficile. C'est pour un motif tout à fait de même ordre qu'un cœur apparaît sur le vaisseau dorsal des Annélides tubicoles.

Le croquis 1 ici reproduit, en y supposant confondus le deux vaisseaux

AO et VC, représente l'appareil circulatoire à ce moment. Le sens des flèches indique le cours du sang.

1° *Apparition du vaisseau cardinal.* — Suivons sur le croquis n° 1, en supposant d'abord AO et VC coïncidant. Du point C, cœur débutant, le sang part vers l'avant pour remonter par chaque vaisseau branchial dans le vaisseau cardino-aortique, d'où il s'échappe d'abord par les vaisseaux intermétamériques pour gonfler le vaisseau latéral; et le surplus court vers le tronc.

Dans le vaisseau cardino-aortique il se fait d'avant en arrière deux courants de même sens, mais d'inégale vitesse; l'un métamériquement *renforcé* par un apport du vaisseau branchial, l'autre intermétamériquement *diminué* par des départs pour le vaisseau latéral. Ces deux sections du vaisseau, virtuellement séparées dès le début de la localisation du cœur, se séparent réellement en un vaisseau à courant rapide, *aorte*, et un vaisseau à courant lent ou *cardinal*. Il n'y a pas lieu de parler encore d'artère ni de veine.

Dans la région postérieure au cœur, la ligne ventrale (VSI), au lieu d'être une ligne de pression, est une ligne d'appel, car elle se vide pour remplir le cœur plus contractile; aussi tous les vaisseaux transversaux sont-ils parcourus du dos au ventre par l'onde sanguine, différant alors de leurs homodynames antérieurs. Le vaisseau dorsal cardino-aortique (AO et VC réunis) est encore parcouru d'avant en arrière par deux courants d'inégale vitesse. Dans l'axe du vaisseau le sang court sous l'impulsion qui lui vient du cœur; sur le côté du vaisseau il ne court presque pas, cette zone étant à la fois vidée par le vaisseau transversal et remplie par le vaisseau intermétamérique. Il y a donc encore tendance à la séparation en deux troncs comme dans la tête. Toutefois, le déterminisme de la séparation, ou inégalité des deux courants est moins exprimé que dans la tête; car le courant axial n'étant plus renforcé comme dans la tête à chaque métamère va en s'affaiblissant. Sa différence avec le courant latéral décroît donc d'avant en arrière. Aussi, d'une part la cardinale apparaît plutôt dans la tête que dans le tronc, et d'autre part dans le tronc elle apparaît d'avant en arrière.

La carotide interne se distingue dès le début de tout le reste du vaisseau homodyname par la direction antérieure de son courant, direction due à ce que, par la présence de l'œil, cette section ne reçoit plus d'apport

ventral. Il n'y a aucun motif de séparation en deux troncs; la séparation ne se fait pas.

2° *Transformation du vaisseau cardinal en veines.* — A mesure que la respiration se localise plus étroitement sur les fentes antérieures; à mesure (voir croquis n° 2) celles-ci se compliquent et le cœur devient plus contractile et plus volumineux. Son accroissement de puissance impulsive a pour conséquence un accroissement de puissance d'appel à son extrémité postérieure. Et cet appel se fait sentir non plus seulement sur le vaisseau sous-intestinal VSI, mais encore sur le premier vaisseau transversal qui se distingue de tous les autres comme *ductus Cuvieri* (*dc*). Les flèches indiqueront les conséquences de cet accroissement d'appel; la cardinale, d'abord une d'un bout à l'autre du corps, se trouve divisée en deux sections à courants convergents, d'où formation d'une veine cardinale antérieure et d'une veine cardinale postérieure.

Les vaisseaux transversaux, vidés par les deux bouts, se résolvent en deux séries de veines péritonéales et intercostales, qui sont utilisées plus tard quand elles sont alimentées par des ramifications secondaires de l'aorte.

Les conséquences de cette étude retentissent sur l'anatomie comparée des adultes d'une façon considérable, et donnent un canevas général sur lequel il est facile de tracer toutes les modifications qui surviennent.

MORPHOGÉNIE DES VERTÉBRÉS

Voir quelques faits nouveaux et les décrire est facile. Mais si l'on désire comprendre et expliquer ce qu'on a vu, les difficultés croissent sans mesure. Il ne s'agit plus en effet de se satisfaire avec ce qui tombe accidentellement sous les yeux, car les faits ignorés signalent leur existence par les hiatus qu'ils font dans la théorie, et par cela exigent la recherche. En sorte que le meilleur guide pour analyser de près les phénomènes est encore le souci d'en tirer une synthèse. Nous nous sommes efforcé justement de bien faire voir la structure de nos idées sur la morphologie des vertébrés ; mais il ne faudrait pas que le lien fit oublier ce qu'il relie et fit perdre de vue les faits nouveaux nombreux et importants que nous avons établis.

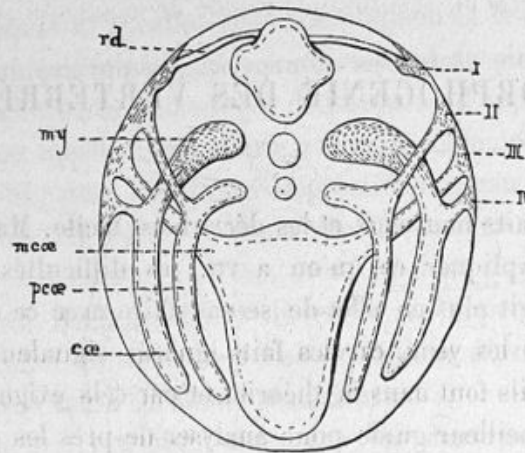
Pour cette dernière partie les faits sont justement si nombreux, si délicats, qu'il est superflu d'essayer d'indiquer même les principaux. De nos travaux (VIII, 174, 177 ; XVI, XI, XIII, 53-59 et 72, 87), il résulte la preuve que l'entérocoëlie et la schizocoëlie sont deux variétés d'un même phénomène ; que les feuilletts, au lieu d'être au nombre de trois, sont au nombre de six, sortis successivement des deux couches de la gastrula : ectoderme et endoderme. Le tableau suivant résume ces rapports.

COUCHES DE LA GASTRULA.		FEUILLETS.	CONTACTS REPRIS AVEC L'ÉPIBLASTE.
ECTODERME . .	{	Épiblaste.	
	{	Neuroblaste . .	Nerf latéral et ganglions crâniens.
	{	Mésoblaste . .	Canal du pronéphros.
ENDODERME . .	{ Protén- {	Parablaste . .	Vaisseau sanguin latéral.
	téroderme { Deuten- { Métablaste . .		Fentes branchiales.
		Hypoblaste.	

J'ai poussé aussi loin que possible l'identification entre toutes les pro-

ductions appelées à jouer des rôles si divers chez l'adulte, et à subir de si diverses adaptations.

Un segment de vertébré se présente comme formé par l'emboîtement de



rd, racine nerveuse dorsale; my, myotome; cae, cœlome; pcae, paracœlome; mcae, métacœlome.

I. Contact neuro-épiblastique. — II. Contact para-épiblastique. — III. Contact méta-épiblastique.
IV. Contact méso-épiblastique.

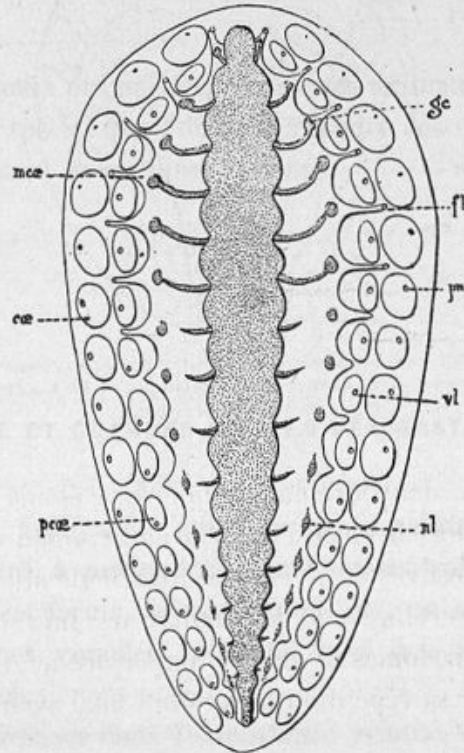
cavités concentriques, dont les deux premières, cœlome et paracœlome, se sont successivement détachées de l'intestin embryonnaire, et dont la troisième, métacœlome, est restée à l'état de diverticule attaché à cet intestin.

Et les régions du vertébré sont le résultat des inégalités de développement entre ces divers cœlomes : l'un plus important ici, l'autre là. Un pareil segment constitue par sa répétition le vertébré total avant son hétéronomie accomplie.

Nous arrivons en précisant les variations de ces diverses parties d'abord semblables à préciser le sens des régions : préorale, postorale, hépatique, pronéphrétique, mésonéphrétique et caudale.

Il ne reste plus qu'à se demander pourquoi l'endoderme donne ainsi successivement des poches latérales telles que le métacœlome, susceptibles de se séparer tout à fait de cet endoderme producteur comme le paracœlome et le cœlome. Nous avons entrepris de l'expliquer dans une *théorie entérocaelique de la métamérie*; car ce sont justement ces plissements qui, en se séparant de l'endoderme, donnent à l'être sa métamérie primitive. Nous avons cru voir dans ce phénomène l'expression de ceci, que l'animal en croissant

augmente de volume suivant le cube des dimensions (d^3); *s'il ne change pas de forme* la surface extérieure (sensitive) et la surface intérieure (nourricière) ne croissent que suivant le carré des mêmes dimensions (d^2). Le rapport $\frac{d^3}{d^2}$ croît avec d . — D'où insuffisance rapide de la sensibilité et de la nutrition; car les cellules sensibles et nourricières ont rapidement atteint le



cœ, cœlome; *pcœ*, paracœlome; *mœ*, métacœlome; *pn*, pore du pronéphros; *vl*, pore du vaisseau latéral; *fb*, pore branchial; *gc*, ganglion crânien; *nl*, nerf latéral.

maximum de leurs propriétés spéciales. Conclusion : l'être ne croît plus ou il change de forme; il change de forme précisément de façon à accroître ses surfaces : sensitive, par le plissement nerveux et les neurotomes, nourricière, en donnant les diverses étapes du cœlome qui du reste changent rapidement de fonctions. Ces changements de fonctions et les modifications ultérieures sont facilement explicables quand on a le départ initial.

ANATOMIE COMPARÉE DES INVERTÉBRÉS

Nos premiers travaux ont porté sur quelques animaux inférieurs; ils ont le caractère un peu spécial que l'on peut attendre des recherches de début. Nous allons brièvement en indiquer le sens.

I

OPERCULE ET GLANDES DU PIED DES GASTÉROPODES

L'opercule (I, II, 1-69) a été étudié à divers points de vue. Quelle que soit sa forme : spiré, à nucleus marginal ou central, quelle que soit la substance dont il est formé, calcaire ou chitine, un opercule est toujours composé des mêmes couches produites par des parties localisées de l'épithélium du pied.

Ce sont les différences dans l'importance relative des diverses couches formatrices qui constituent les différences entre les opercules.

Pour des raisons d'anatomie comparée l'opercule ne peut être homologué ni à la seconde valve d'une coquille d'acéphale, ni, comme on l'a également proposé, au byssus de certains acéphales.

Cette seconde homologie était plus difficile à rejeter; elle séduisait par ce que ces productions formées l'une et l'autre par le pied, pouvant être l'une ou l'autre soit cornée soit calcaire, semblaient bien se correspondre.

J'ai montré que le byssus étant la sécrétion d'une glande profonde, ne pouvait équivaloir à l'opercule, production épithéliale. De plus, la glande à byssus et l'épithélium producteur d'opercule ne sont pas dans la même

région du pied : la première est en avant des muscles rétracteurs du pied homologues du muscle columellaire des gastéropodes, et l'épithélium operculigère est en arrière de ce même muscle.

Enfin, pour conclure, la glande à byssus des acéphales trouve dans le pied des gastéropodes une homologue d'autre sorte. Il s'agit des *glandes pédieuses*, dont j'ai été amené à faire une étude assez complète (II, 78, 111) afin de préciser l'homologie que je proposais.

Cette homologie, aujourd'hui complètement admise, a même été utilisée par Eisig dans sa belle monographie des capitellidés pour faire voir un rapport de plus entre les mollusques et les annélides.

II

SYSTÈME ARTÉRIEL DES SCORPIONS

Sur de gros scorpions trouvés en Susiane (*Buthus palmatus* et *Androctonus bicolor*), j'ai pu constater que le vaisseau annulaire connu autour de la masse nerveuse céphalothoracique et duquel partent les artères des pattes, était non pas un vaisseau, mais une lacune périnervienne. De même aussi le long de la chaîne ventrale existe une lacune périnervienne dont la partie la plus volumineuse, située à la face dorsale du système nerveux, a été décrite comme artère spinale. Sur la face ventrale la lacune se montre parfois assez nettement pour que Newport ait indiqué que l'artère récurrente passait parfois sur la face ventrale du système nerveux (IV).

L'existence de cette lacune périnervienne, à régions plus visibles et nommées artères, établit un rapport entre les scorpions, les myriapodes et aussi les limules (III).

LE PRINCIPE DE LAMARCK ET SES COROLLAIRES

L'anatomie comparée et l'embryologie étant de toutes les sciences naturelles celles qui prêtent à l'hypothèse de l'évolution les plus solides appuis, il faut aussi que ces sciences puissent fournir des données sur les moyens par lesquels l'évolution s'est faite.

Partisan convaincu du principe de Lamarck, je le crois nécessaire et suffisant pour expliquer tous les phénomènes connus.

Le milieu réagit sur les êtres soit directement, soit indirectement en leur faisant contracter des habitudes qui, par l'activité répétée, accroissent certains organes ou, par l'inaction continue, en amènent l'atrophie et les font disparaître.

Ce principe, je le conçois de la façon suivante (XX, 135; XIII, 64). Les êtres vivants varient sous l'influence d'une action donnée de leur milieu dans un temps infiniment court par rapport à la durée de cette action, et par suite ce milieu peut être considéré par rapport à l'effet qu'il produit comme un ensemble de *forces constantes*.

C'est une hypothèse. Elle remplit toutes les conditions d'une hypothèse scientifique; elle suggère des expériences de vérification et elle explique les faits déjà connus.

Elle suggère des expériences; car, si elle est exacte, on doit pouvoir expérimenter l'effet produit par un facteur maintenu agissant pendant plusieurs générations successives, *ce qui n'a jamais été tenté*, et vérifier que cet effet, ou la variation produite, grandit de génération en génération proportionnellement au carré du temps, c'est-à-dire proportionnellement au carré du nombre de générations écoulées.

Elle explique la discontinuité des espèces, c'est-à-dire pourquoi il n'y a pas des séries rigoureusement continues reliant toutes les formes

entre elles par une infinité de transitions (XX, 137, 146 et 151). Elle montre, en un mot, pourquoi la disparition des formes préparatoires est rigoureusement nécessaire.

En tenant compte de ce que nous avons appelé frottement physiologique (XX, 148) et qui consiste en ceci : que tout être vivant étant un ensemble plus ou moins harmonique d'organes liés les uns aux autres, si une condition de milieu peut faire varier l'un de ceux-ci sans ébranler les autres, les relations nécessaires de l'organe modifié avec ceux qui ne le sont pas déterminent un frottement qui tempère et finalement limite la variation.

Comme conséquence on déduit le sens du principe de la subordination des caractères et plusieurs lois biologiques importantes (XX, 149).

Cette conception, d'ailleurs, précise singulièrement le sens du mot *hérédité*. Qu'une force constante agisse sur un être avec un effet exprimé ; que cette force constante disparaisse (c'est-à-dire, par exemple, qu'un être change de milieu) : elle laisse dans l'être une impulsion capable de continuer la variation proportionnellement au temps. Mais l'être ayant changé de milieu change de forme, et l'impulsion persistante reste à l'état de composante dont l'effet peut même être inexprimé.

Un être ne meurt pas, mais continue à croître indéfiniment par sa région génitale dont les cellules se développent en place (bourgeons) ou au loin (spores, œufs). Les éléments génitaux, partie de l'être, portent en eux toutes les impulsions qui étaient attachées à l'être. Comme ce sont de simples cellules ou de petits groupes de cellules indifférenciées, sans frottement physiologique ; parmi toutes les impulsions, celles-là manifestent d'abord leur effet qui proviennent des forces ayant agi sur les formes simples. Elles changent cette forme simple en une autre, analogue à celle que les forces avaient elles-mêmes déterminée. Sur cette forme seconde, une seconde impulsion est prête à agir et à développer la forme troisième, et ainsi de suite.

C'est là justement le sens du principe de Fritz Müller ; énoncer que l'ontogénie reproduit la phylogénie peut équivaloir à dire : « Les êtres ont été modifiés par des forces *constantes* qui, en disparaissant, ont laissé des impulsions durables. Et c'est pourquoi la cinématique embryonnaire est le double de l'anatomie comparée cinématique » (XX, 154-160).

Les exceptions opposées à la loi de Fritz Müller — condensations

embryonnaires, adaptations larvaires, pœcilogonie — sont aussi des corollaires immédiats du principe de Lamarck. En sorte qu'il n'y a pas en vérité exceptions, mais, si l'on peut dire, en employant une formule déductive, *applications diverses d'un même principe*.

La contradiction que présentent ces lois entre elles s'efface dans la loi plus générale à laquelle elles doivent être rattachées.