



NOTICE

SUR

Édouard VAN BENEDEN

MEMBRE DE L'ACADÉMIE

né à Louvain le 5 mars 1846, décédé à Liège le 28 avril 1910.

Douze ans se sont écoulés depuis la mort d'Édouard Van Beneden; mais il n'y a dans ce retard apparent ni négligence qui serait impardonnable, ni oubli de l'homme et de son œuvre, qui serait inadmissible. C'est Édouard Van Beneden lui-même qui a exprimé le désir que cette notice académique ne fût écrite que dix ans au moins après sa mort, et si ce terme a été quelque peu dépassé, la faute en est à moi; mais on m'excusera, je l'espère, et surtout on comprendra mes hésitations, mes craintes de ne pouvoir exprimer comme il convient la grandeur du savant et la portée lointaine de ses travaux.

Car Édouard Van Beneden fut vraiment un très grand homme, dont non seulement la Belgique doit être fière, mais qui honore l'Humanité tout entière. Dans le déve-

loppement de la Biologie au XIX^e siècle, qui fut pourtant si prodigieusement fécond, il a joué un rôle éminent et certaines de ses découvertes dirigent encore, à l'heure actuelle, la pensée scientifique d'une foule de chercheurs. Ma tâche sera donc lourde de situer dans le cadre de nos connaissances les faits et les idées que son labeur et sa puissante intelligence nous ont fait connaître; elle l'est bien plus encore qu'il ne paraît, car Édouard Van Beneden ne fut pas seulement un savant célèbre, il fut aussi une belle et noble figure, qui a laissé chez tous ceux qui l'ont connu une impression inoubliable et que je voudrais tenter de faire revivre au cours de ces pages.

Il imposait vraiment à tous ceux qui l'approchaient, et cela non seulement par le respect qu'inspirait son œuvre scientifique, mais aussi par tous les caractères de sa personnalité, par son regard clair et droit et surtout, dès les premières paroles échangées, par le ton grave d'une voix prenante, mise au service d'une parole simple mais d'une admirable lucidité, affable, mais qui savait être tranchante quand l'objet de la conversation lui paraissait sans intérêt ou quand la personnalité de son interlocuteur lui déplaisait.

C'est pour cela qu'on a dit de lui qu'il était distant, comme on a dit qu'il vivait dans une tour d'ivoire où n'avaient accès que quelques privilégiés. Rien n'est plus inexact.

Édouard Van Beneden n'était pas de ces savants orgueilleux et hautains dont nous avons tous connu des exemples; sa mentalité était plus complexe et d'une autre qualité que la leur. Il n'y avait pas chez lui d'attitude voulue, pas de morgue pédante et insuppor-

table, mais ce qui se dégageait de toute sa personne et de tous ses actes, c'était une impression de haute et souveraine dignité, si naturelle et si spontanée qu'elle commandait le respect et l'admiration.

Je crois qu'on en doit trouver l'origine dans un sentiment intime et profond qui faisait considérer, par Édouard Van Beneden, la Science sous toutes ses formes comme le but le plus élevé auquel l'intelligence humaine pût aspirer; il estimait que c'était un honneur de travailler à son perfectionnement et que l'orgueil était légitime pour un savant d'avoir su arracher à la Nature un de ses secrets importants. Un homme qui pense ainsi ignore les hochets dont se satisfait la vanité; son orgueil porte sur des choses extérieures à lui-même, sur une grande œuvre à laquelle il collabore et dont il est fier d'être un des artisans habiles. Dans son esprit les véritables hommes de science, ceux que passionnent les énigmes de la vie et du monde, qui consacrent leur existence à essayer de les déchiffrer, ceux surtout qui y ont quelque peu réussi, forment une aristocratie, non pas fermée, loin de là, mais qui ne doit s'ouvrir qu'à ceux qui ont acquis des titres sérieux.

Cette mentalité ressort de toute la vie d'Édouard Van Beneden, de la lecture de ses travaux, de ses polémiques, — car il en eut de très vives, — de son enseignement, de ses conversations privées. Elle explique d'une façon qui est tout à son honneur nombre de ses actes et de ses attitudes. C'est elle qui lui donnait la grande autorité morale et le prestige dont il jouissait non seulement devant ses élèves, ses collaborateurs et ses amis, mais aussi dans le monde scientifique tout entier : il n'est pas

de biologiste étranger que j'aie rencontré qui ne m'ait parlé du prestige personnel d'Édouard Van Beneden.

L'impression de supériorité qu'il produisait ainsi, pour ainsi dire spontanément, s'affirmait encore quand on le connaissait mieux, par l'admirable clarté de son jugement et de la façon dont il l'exprimait, par l'ampleur de ses vues scientifiques, par l'étendue de ses connaissances, par le sens très sûr qu'il avait de la méthode, qui lui permettait, dans tous les domaines, de distinguer l'essentiel de l'accessoire.

Ces qualités, qu'il dépensait largement devant ceux qui lui inspiraient confiance, faisaient de lui, on le conçoit, un guide incomparable pour les jeunes, un professeur remarquable et un maître dans la plus belle acception du mot.

C'est du professeur que je parlerai d'abord.

Cet homme, dont la période de grande activité a coïncidé, entre 1868 et 1895 avec celle où la Biologie prenait corps, où les grands problèmes qu'elle soulève se précisaient et se soumettaient à des techniques plus parfaites, qui abordait avec passion et de main de maître l'étude des plus ardues et des plus obscurs d'entre eux, enseignait à l'Université de Liège, depuis 1870, les éléments de zoologie aux élèves de la première candidature en Sciences naturelles. Il avait donc la tâche, admirable, d'initier les jeunes gens à l'étude des êtres vivants et de leur dévoiler la nature de l'esprit scientifique, à leur sortie de l'Athénée.

Dès sa première leçon, il s'imposait à ce milieu complexe, formé pourtant d'une grande majorité d'indifférents auxquels ne se mêlaient que quelques esprits

curieux, vraiment désireux d'apprendre et de comprendre.

Sans jamais s'aider de notes, il parlait assez lentement pour que ses auditeurs pussent prendre un résumé complet de la leçon et reproduire les nombreux croquis dont il accompagnait son exposé. Malgré les complications progressives d'un cours étendu, l'attention ne se relâchait pas ; c'est parce qu'un lien solide et continu enchaînait tous les faits particuliers qu'il exposait et que ce lien ressortait, se dégageait peu à peu ; et l'on s'apercevait alors qu'il était fait de deux grandes idées, bases fondamentales de la biologie morphologique, dont il voulait avant tout que ses élèves fussent imprégnés : le transformisme et la théorie cellulaire.

Pour Édouard Van Beneden, la zoologie proprement dite, c'est-à-dire la description des formes animales et leur classification, n'était, si je puis ainsi dire, qu'un prétexte à la démonstration des lois onto- et phylogénétiques grâce auxquelles ces formes se rattachent entre elles, et plus encore à la connaissance exacte de la cellule, l'unité vivante qui les constitue toutes et dont les innombrables diversifications anatomiques et fonctionnelles sont un des traits les plus caractéristiques de la vie. Sans doute poursuivait-il ainsi un double but : former l'esprit scientifique des jeunes gens en leur démontrant la puissance explicative de la Science et leur assurer en même temps les bases nécessaires pour creuser plus à fond, s'ils le désiraient, n'importe quel chapitre de la Biologie. Il y réussissait admirablement par l'emploi exclusif de la méthode inductive ; ni les théories transformistes, ni même la théorie cellulaire n'étaient exposées en tant que doctrines, mais la forme même de l'exposé

en était tout imprégnée, et elles apparaissaient, à ceux qui réfléchissaient sur ce qu'ils entendaient, comme la conséquence logique des faits.

Telle est, très exactement, l'impression que j'ai personnellement ressentie pendant les années où j'ai suivi ses cours de zoologie et d'embryologie. C'est entre 1887 et 1890 et sans doute, plus tard, Van Beneden a-t-il modifié la matière de son enseignement; mais je sais que sa méthode est toujours restée la même et que le but à atteindre n'a pas changé. Il a ainsi, jusqu'à sa mort, marqué son empreinte sur de nombreuses générations de jeunes gens et donné à leur formation intellectuelle une tournure qu'on reconnaît très généralement chez les anciens élèves de l'Université de Liège.

Chaque année, quelques-uns de ceux qu'il avait ainsi dégrossis sollicitaient la faveur de travailler dans son laboratoire de recherches, sous sa direction; et ce terme n'est pas un vain mot, car cet homme qu'on disait distant et qui paraissait l'être, dirigeait réellement ceux qui, épris du désir de voir plus loin, se confiaient à lui. Je parlerai plus loin de l'œuvre scientifique considérable qui, sous son impulsion, est sortie du labeur de ses élèves, mais ce que je veux dire ici, c'est que pour beaucoup d'entre eux, l'enseignement élémentaire de la zoologie qu'ils reçurent d'Édouard Van Beneden à leur entrée à l'Université fut le coup de barre qui décida de leur carrière ou de l'orientation des travaux auxquels ils se livrèrent plus tard. Ceux-là mêmes qui ne se consacrèrent pas définitivement aux sciences morphologiques, qui ne firent que passer par le laboratoire pendant une ou quelques années avant d'embrasser la profession qui

devait assurer leur existence, — la plupart d'entre eux sont devenus médecins, — en retirèrent un profit inestimable et en conservèrent une orientation particulière de leur esprit.

Dans ce milieu si riche d'idées, où l'on se sentait entraîné dans le mouvement scientifique le plus actuel, où, à côté d'une cordialité parfaite dans les rapports et d'une camaraderie de bon aloi, régnait une discipline que le prestige et l'autorité du maître suffisaient à imposer, on s'imprégnait de la vraie méthode de la Science; on apprenait l'importance de la technique en même temps que la nécessité de l'observation scrupuleuse des faits, et l'on en sortait pénétré de ce souci d'exactitude et de vérité qui est, pour l'homme de Science, la forme supérieure de l'honnêteté.

Sous les aspects que je viens d'envisager, l'influence d'Édouard Van Beneden fut donc considérable. Il a inculqué à des centaines de jeunes hommes le respect de la Science et de ceux qui la servent; il a élevé leur pensée, il l'a tournée vers un idéal; et pour beaucoup d'entre eux cet idéal s'est concrétisé dans l'image de ce grand et pur savant dont le prestige naturel leur apparaissait comme la majesté de la Science elle-même.

* * *

L'œuvre scientifique d'Édouard Van Beneden est très considérable par son étendue comme par l'importance des faits qui y sont relatés. Son analyse est cependant relativement aisée, parce qu'elle offre un remarquable caractère d'homogénéité. Quelques grandes questions ont sollicité son attention et il y a consacré toute sa

vie. Rares sont les travaux à côté, dus au hasard d'une trouvaille heureuse. Jamais il n'a écrit de traité, jamais non plus d'article de pure critique ou de mise au point⁽¹⁾. Tous ses travaux sont l'exposé de recherches personnelles; tous apportent des faits dont l'interprétation et la signification sont toujours amplement discutées et mises en pleine lumière.

Un trait caractéristique qu'on retrouve dans l'œuvre entière d'Édouard Van Beneden, et qui est la vraie marque de son talent, est de toujours mesurer l'importance d'un fait observé à la possibilité de sa généralisation. Qu'il étudie la structure de l'œuf ou la fécondation, l'ontogénèse des Tuniciers ou celle des Mammifères, ou encore qu'il s'attache à l'anatomie et au développement des Cériantes, le fait nouveau qu'il souligne est celui qui sous la variété des aspects qu'il revêt ou des contingences dont il est entouré se retrouve essentiellement partout et prend par là même, ainsi qu'il le disait volontiers, une valeur explicative; car sa diversité même est la preuve d'une signification fondamentale, et sa plasticité affirme la nécessité de sa réalisation.

L'esprit généralisateur et puissamment synthétique d'Édouard Van Beneden ne s'exerçait donc jamais que sur des faits qu'il jugeait significatifs et le labeur de toute sa vie a été consacré à les découvrir. Aussi ne trouve-t-on pas dans son œuvre de ces constructions purement spéculatives et schématiques qui dépassent les faits ou les

(1) La seule exception est le remarquable discours qu'il prononça en 1902 comme Président de l'Académie.

déforment sous prétexte de les encadrer, telles qu'on en a souvent vu naître, spécialement en Allemagne. Ce qui, dans l'ensemble de ses travaux peut être désigné sous le nom de théories n'est jamais que la généralisation et la mise en pleine valeur de faits minutieusement observés. Sans doute est-il certaines de ces généralisations qui n'ont pas résisté à l'épreuve du temps; elles n'en ont pas moins été toutes des facteurs de progrès, et il serait injuste de reprocher aujourd'hui à leur auteur d'avoir été trop loin. Van Beneden disait souvent, avec un accent de conviction persuasive, que l'homme de Science a non seulement le droit, mais le devoir d'exprimer complètement sa pensée, de dégager de ses observations toutes les conclusions qu'il croit légitimes, quelles qu'en puissent être les conséquences. et il a toujours été fidèle à ces principes. Ils ont donné à son œuvre une force et une vie que peu d'autres ont atteintes, et quarante ans écoulés depuis la publication de ses recherches les plus importantes n'en ont pas diminué la portée.

Il ne peut entrer dans le cadre de cette notice de faire une analyse complète et détaillée de tous les travaux d'Édouard Van Beneden; elle serait d'ailleurs inutile pour deux raisons : La première, la principale, est que de l'ensemble de ses recherches émergent quelques découvertes fondamentales, qui assurent à son nom une place d'honneur dans l'histoire de la Science moderne; c'est à les exposer, à en montrer la portée et l'influence profonde qu'elles exercent actuellement encore, que je me suis attaché. Il sera utile de rappeler, car certains paraissent en perdre le souvenir, que beaucoup des déductions de la Génétique moderne ont leur fondement

le plus stable, je dirai même leur base cytologique la plus sûre, dans la découverte faite par Van Beneden, en 1883, de la réduction chromatique des cellules sexuelles et du rôle du noyau dans la fécondation; que les grandes questions de la polarité et de la symétrie bilatérale de l'œuf, de ses localisations germinales, de la valeur de la segmentation, que l'embryologie analyse aujourd'hui par les méthodes expérimentales, ont été pour la première fois clairement entrevues par lui. Cela seul suffit à assurer sa gloire.

La seconde raison est qu'Édouard Van Beneden avait laissé un testament dans lequel il demandait qu'après sa mort, deux de ses contemporains qu'il désignait : W. Flemming, professeur à Kiel, et Carl Rabl, professeur à Leipzig, fissent une analyse critique de ses travaux et du sort advenu à ses observations les plus importantes.

Certains auront peut-être vu dans ce testament une preuve d'orgueil. Mais je l'ai déjà dit, l'orgueil d'Édouard Van Beneden revêtait une forme très haute et très pure; il n'était que la fierté de l'homme qui a noblement rempli une mission dont il s'était chargé. De plus il avait eu, à diverses reprises, des discussions, des controverses parfois âpres sur des questions de priorité. Qu'il ait eu le désir que, lui disparu, un contemporain de sa carrière et de ses luttes, mais un étranger, remit les choses au point et fixât impartialement son rôle dans le mouvement scientifique, c'était solliciter le jugement de l'Histoire et s'y soumettre d'avance; c'était une belle et ultime manifestation de souveraine dignité, et en cela se retrouve tout le caractère d'Édouard Van Beneden.

Mais W. Flemming, qui fut aussi un cytologiste émi-

nent, le précéda dans la tombe, et Carl Rabl se chargea d'exécuter seul les volontés du testateur. Il publia en 1913, dans le tome LVIII de l'*Archiv für mikroskopische Anatomie*, une volumineuse étude, sous le titre : *Édouard Van Beneden und der gegenwärtige Stand der wichtigsten von ihm behandelten Probleme* (470 pages, 7 planches et 15 figures dans le texte).

En général, le résumé et la mise en relief de l'œuvre de Van Beneden ont été bien faits par Rabl ; il a minutieusement dépouillé tous les travaux, a soigneusement examiné les questions de priorité dans les découvertes et notamment tranché en faveur de notre compatriote la controverse qu'il eut avec Boveri à propos des sphères attractives.

Carl Rabl était d'ailleurs bien qualifié pour exécuter semblable travail. De quelques années seulement plus jeune que Van Beneden, il appartient à la même période de la Science que lui. Embryologiste très distingué, auteur de travaux remarquables, il avait aussi porté son attention sur la division cellulaire, la gastrulation des Amniotes, d'autres sujets encore, où il s'était rencontré avec celui dont il acceptait d'établir le rôle historique.

Malheureusement C. Rabl a fait plus que ce que lui demandait Van Beneden : en exposant l'œuvre de celui-ci, il n'a pu résister au désir de mettre aussi la sienne en évidence et de combattre ses propres contradicteurs avec une âpreté qui l'a rendu souvent partial.

Dans les pages qui vont suivre, j'éviterai sans peine ces erreurs. Je n'appartiens pas à la génération d'Édouard Van Beneden, d'O. Hertwig, de Flemming, de Carl Rabl ; je n'ai pas vécu la belle période de la

Science où ces biologistes éminents ont publié leurs recherches les plus importantes; les discussions, les revendications auxquelles elles ont donné lieu m'apparaissent avec leur valeur réelle et je n'ai pas connu les heures de passion qui les ont souvent inspirées. Mais les hommes de mon âge ou plus jeunes ont utilisé les résultats de ces recherches, les ont pris comme base pour leurs propres travaux, ont donc soigneusement étudié ces sources qui étaient encore tout près d'eux et, mieux que les contemporains peut-être, sont capables de rendre à chacun ce qui lui revient réellement.

Je crois aussi pouvoir assurer le lecteur de mon impartialité. Sans doute, j'ai pour la mémoire d'Édouard Van Beneden le plus profond respect et la plus sincère admiration. A mon arrivée à l'Université j'ai vu, dès les premières leçons de son cours, se dissiper la torpeur intellectuelle où m'avaient laissé les dernières années de l'Athénée; c'est lui qui m'a ouvert les horizons de la Science; pendant une année (1887-1888) j'ai travaillé dans son laboratoire; j'y ai appris les éléments de la technique microscopique et j'y ai été initié aux principes de la méthode scientifique. Si plus tard les circonstances m'ont amené à compléter ma formation sous une autre direction, le souvenir de ce que je dois à Édouard Van Beneden n'en reste pas moins vivace. Sans doute encore, plus tard, il m'a honoré de son amitié et j'ai pris un plaisir immense aux longues conversations que nous avons ensemble dans les dernières années de sa vie. Mais je n'ai pas travaillé sous son inspiration immédiate et je n'ai jamais été mêlé à des controverses où sa personnalité se trouvait engagée.

Grâce à tout cela j'ai pu, mieux que Rabl je crois, associer l'homme à son œuvre et saisir, dans celle-ci, ce qui la rend supérieurement originale; je pourrai mieux que Rabl encore, parce que je ne puis voir un rival dans celui dont je veux retracer la vie, situer cette œuvre dans le mouvement scientifique et la mettre à la place d'honneur qui lui revient.

* * *

La structure et la composition de l'œuf, la fécondation ont fixé l'attention d'Édouard Van Beneden dès ses débuts dans la Science.

Déjà dans son étude, faite avec E. Bessels, sur la formation du blastoderme chez les Amphipodes, les Lernéens et les Copépodes; dans ses « recherches sur la composition de l'œuf »; dans ses travaux sur l'embryologie des Crustacés, qui datent de 1868-1870, il cherche à fournir la démonstration définitive du fait que le germe initial de toute organisme est une cellule : la « cellule-œuf », ainsi qu'il l'appelait. Même dans les cas où plusieurs cellules contribuent à la formation de « l'œuf » entier, une seule d'entre elles, la cellule-œuf, est le véritable germe; les autres ne sont qu'adventices, ne jouent qu'un rôle de nutrition, ne sont qu'une sorte de deutoplasme (le mot a été créé par lui) incorporé au protoplasme de l'élément générateur à proprement parler.

Mais ce ne sont là que des travaux préalables, datant d'une époque où l'application de la théorie cellulaire à l'embryologie était encore indécise. Ils furent suivis par d'autres, qui marquent des étapes de plus en plus

précises dans la marche de nos connaissances. Ils seront signalés le moment venu, au cours de l'exposé, car j'ai hâte de parler de son œuvre capitale, de ses recherches sur la maturation de l'œuf et la fécondation chez l'*Ascaris mégalocéphale*, parues en 1884 ⁽¹⁾, précisées et complétées en 1887.

C'est dans ce travail qu'est relatée pour la première fois la découverte de ce qu'on appelle aujourd'hui la réduction karyogamique. Édouard Van Beneden y fournit d'abord la preuve décisive du fait simplement soupçonné jusqu'alors, que les phénomènes morphologiques essentiels de la maturation de l'œuf se passent dans son noyau, et d'une série d'autres, ceux-ci complètement inconnus, dont voici l'énumération sommaire : dans les phases qui précèdent la maturation de l'œuf, dans l'œuf fécondé, dans les blastomères issus de sa segmentation et vraisemblablement dans toutes les cellules du corps la chromatine du noyau, au moment de la mitose, s'organise en un nombre *déterminé et constant* de segments auxquels Waldeyer a proposé, plus tard, de donner le nom de chromosomes; chez l'*Ascaris* du cheval, ce nombre est de quatre.

Pendant sa maturation, l'occyte ⁽²⁾ subit deux divisions successives, très inégales au point de vue de la répartition du cytoplasme, mais égales par la quantité de

⁽¹⁾ Le volume des *Archives de Biologie* qui les contient porte la date de 1883, mais en réalité le travail de Van Beneden n'a été livré au public que dans les premiers mois de 1884.

⁽²⁾ Pour plus de clarté, j'emploie dans mon exposé la terminologie moderne et non celle en usage en 1884.

chromatine attribuée aux quatre cellules filles; ainsi se forment les globules polaires qui sont, comme on l'avait déjà supposé, des œufs abortifs, et l'œuf mûr proprement dit ou ootide. Mais les mitoses de maturation ne sont pas des karyokinèses ordinaires, car après qu'elles sont achevées, le noyau de l'œuf mûr, comme celui des globules polaires d'ailleurs, ne renferme plus que la moitié du nombre des chromosomes d'une cellule normale. L'œuf mûr est donc essentiellement caractérisé par ce que son noyau, que Van Beneden appelle pronucleus femelle, n'est morphologiquement qu'un demi-noyau; chez l'*Ascaris*, deux chromosomes au lieu de quatre entrent dans sa composition; c'est probablement pour cela qu'il reste inerte et est incapable de se segmenter.

Ce fait étant établi, Édouard Van Beneden poursuit son étude et constate que par la fécondation, le spermatozoïde, en pénétrant dans l'œuf lui apporte précisément les chromosomes qui lui manquent, car son noyau, à lui aussi, est réduit de moitié.

Dès lors la signification de la fécondation s'éclaire; le voile qui cachait l'intimité des processus dont elle s'accompagne est déchiré: elle consiste dans le remplacement, par l'élément mâle, des chromosomes que l'œuf a rejetés en mûrissant. Contrairement à ce que l'on croyait généralement, sur la foi des travaux d'O. Hertwig, la fécondation n'est donc pas la copulation de deux noyaux de sexes différents, car ni l'œuf, ni le spermatozoïde n'ont un noyau complet. Les observations de Van Beneden établissent pour la première fois, et d'une façon définitive, le lien causal qui unit deux phéno-

mènes biologiques qui se succèdent immuablement chez tous les animaux : la maturation et la fécondation ; l'élimination chromatique qui se fait pendant la première rend nécessaire et intelligible le remplacement qui caractérise la seconde ; ou, en d'autres termes, la maturation est la condition indispensable de la fécondation et elle en est en même temps la raison d'être.

Dès le moment où Édouard Van Beneden formulait les conclusions que je viens de résumer, c'est-à-dire en 1883-1884, l'idée s'imposait, et il l'eut le premier, qu'il devait exister, sous une forme quelconque, un parallélisme entre l'oogénèse et la spermatogénèse, qu'il devait y avoir aussi une sorte de maturation des spermatozoïdes.

Dans une note publiée en 1884, en collaboration avec M. Ch. Julin, les auteurs tentent de fonder ce parallélisme sur des faits. Mais il n'y a lieu de retenir de ce travail, qui porte aussi sur l'*Ascaris* du cheval, que la confirmation de ce que la fécondation avait déjà démontré, à savoir que le noyau du spermatozoïde mûr n'est bien qu'un noyau réduit de moitié, ne contenant, dans l'objet choisi, que deux chromosomes. Le mécanisme même de la réduction leur a échappé. Ce n'est que quelque années plus tard que d'autres auteurs, notamment O. Hertwig, disposant de techniques plus parfaites, ont pu constater avec toute la netteté désirable que dans la spermatogénèse de l'*Ascaris* aussi, la maturation consiste en deux divisions successives des spermatocytes, grâce auxquelles se forment quatre spermatozoïdes, n'ayant chacun que deux chromosomes dans leur noyau. Le parallélisme entre la spermatogénèse et l'oogénèse, soupçonné par

Van Beneden, mais dont il n'avait pu voir toutes les étapes, est donc parfait à une différence près, mais qui est d'importance : dans l'oogénèse, des quatre cellules issues de la maturation, trois sont abortives et meurent, tandis que dans la spermatogénèse elles restent toutes vivantes et actives.

Mais poursuivons l'analyse du mémoire de 1884. L'œuf fécondé possède donc deux pronuclei, mâle et femelle, c'est-à-dire deux demi-noyaux, représentés chacun, chez l'*Ascaris*, par deux chromosomes. Tout de suite la segmentation commence, et par un examen minutieux des divers stades et des aspects morphologiques de la division cellulaire, Édouard Van Beneden constate qu'au moment de la mitose, chacun de ces quatre chromosomes se fend longitudinalement, se dédouble, et que chaque moitié, se rapprochant des pôles opposés de la figure mitotique, entre dans la constitution du noyau d'une des deux cellules filles. D'où la conclusion, par généralisation, que dans toutes les cellules nées de la segmentation de l'œuf, le noyau contient quatre chromosomes dont deux sont femelles et tirent leur origine de l'œuf, les deux autres étant mâles et apportés par le spermatozoïde. En ce sens, l'œuf fécondé et toutes les cellules qui en proviennent sont donc, selon l'expression de Van Beneden, hermaphrodites; les oogonies et les spermatogonies, cellules-souches des œufs mûrs et des spermatozoïdes, le sont aussi, et il émet l'hypothèse que la réduction karyogamique, c'est-à-dire la maturation, est une sorte d'épuration nucléaire, un rejet par la cellule sexuelle en formation des éléments chromatiques de l'autre sexe.

Les faits sur lesquels cette notion repose n'ont jamais

été sérieusement contestés, mais en revanche la théorie de l'hermaphroditisme initial des gamètes a été vivement critiquée. En réalité, je crois que le mot d'hermaphroditisme employé par Van Beneden était mal choisi, mais que l'idée qu'il avait voulu exprimer renferme peut-être un grand fond de vérité. Il en découlerait, et ce fut une objection que l'on fit, que s'il en était ainsi, des quatre spermatozoïdes provenant d'une spermatogonie hermaphrodite, deux devraient être mâles (au point de vue chromatique) et deux femelles. Or, de multiples observations récentes, portant sur un nombre considérable d'espèces animales, ont établi la réalité d'un dimorphisme des spermatozoïdes qui sont, en nombre égal, déterminants du sexe mâle ou du sexe femelle. Je sais bien que ce dimorphisme est lié à l'existence de chromosomes particuliers, d'hétérochromosomes, mais il n'en est pas moins suggestif. Bien d'autres observations encore, surtout celles de fécondations hétérogènes, ont établi le pouvoir qu'a l'œuf d'éliminer une chromatine étrangère après l'avoir incorporée pendant un temps plus ou moins long. De là à l'épuration chromatique de la maturation, il n'y a qu'un pas qu'il n'est peut-être pas trop téméraire de franchir.

Tel est l'essentiel du grand mémoire d'Édouard Van Beneden. Il reste un des monuments de la Biologie. Il est vrai que certains détails du mécanisme de la maturation de l'oocyte d'*Ascaris* lui avaient échappé, que la figure ypsiliforme, par exemple, est probablement artificielle. Ce sont là des imperfections inévitables dans une œuvre de semblable envergure et qui n'entament pas la solidité de l'ensemble. Tous les faits que j'ai

rapportés, et qui étaient à cette époque entièrement nouveaux, ont été maintes fois confirmés sur les objets les plus variés et sont définitivement acquis au patrimoine de la Science.

Leur retentissement fut immense; ils ouvraient à la recherche une voie vierge et qui promettait d'être féconde. Elle le fut en effet; mais avant d'examiner l'influence qu'eut le travail de Van Beneden sur la marche du progrès scientifique et d'exposer, par la même occasion, certaines idées dont je n'ai pas encore fait mention jusqu'ici, je voudrais rappeler brièvement l'état du problème de la fécondation avant la date mémorable de 1884; d'autant plus que Van Beneden lui-même avait déjà, à plusieurs reprises, porté sur lui son attention.

J'ai déjà noté que dans son premier mémoire (1868, paru en 1870) il défend, avec d'autres d'ailleurs, la nature unicellulaire de l'œuf, encore fort combattue à cette époque et qu'on ne met plus en doute aujourd'hui.

Plus tard, en 1875, 1876, 1880, soit seul, soit en collaboration avec M. Ch. Julin, il fait connaître des observations nouvelles sur la maturation, la fécondation et la segmentation de l'œuf des Échinodermes et surtout des Mammifères. L'importance de ces études, sans être comparable à celle de la monographie de 1884, n'en est pas moins très réelle.

Il n'est guère encore question de chromatine et surtout de chromosomes à cette époque. L'opinion de Van Beneden sur le rôle de la vésicule germinative de l'oocyte dans la formation du noyau de l'œuf mûr ou pronucleus femelle, ainsi qu'il le désigne est quelque peu incertaine. Il voit deux noyaux dans l'œuf fécondé des Mammifères, l'un

périphérique et l'autre central, le premier formé peut-être, suppose-t-il, aux dépens de la substance du ou des spermatozoïdes qui se sont accolés à la surface de l'œuf, et pouvant de ce chef être désigné sous le nom de pronucleus mâle. Mais il n'a pas pu jusqu'alors observer la pénétration d'un spermatozoïde dans l'œuf, ni par conséquent reconnaître son rôle dans la constitution de ce pronucleus. En 1880 encore, il s'exprime ainsi : « Le rajeunissement de la cellule ⁽¹⁾ présente deux phases : dans la première la cellule (œuf) se débarrasse à la fois d'une partie déterminée de son noyau (corps directeurs) et de certains éléments protoplasmiques (liquide périvitellin et membrane vitelline); dans la seconde phase, les parties expulsées sont remplacées grâce à la conjugaison qui se fait entre la partie femelle de l'œuf et le ou les spermatozoïdes ».

Rien qu'à lire cette citation, on voit le pas fait entre 1880 et 1884. Ainsi que Rabl l'a justement fait remarquer, ju-qu'en 1880 Van Beneden tend plutôt à considérer le rôle du (ou des) spermatozoïdes comme étant de nature chimique. Pourtant, il est juste de le reconnaître, dès 1875 O. Hertwig avait établi par des faits qui, malgré quelques lacunes, étaient démonstratifs, la pénétration d'un spermatozoïde dans l'œuf d'Oursin et reconnu la continuité morphologique qui existe entre sa tête et le pronucleus mâle; il convient de lui attribuer le mérite de cette découverte essentielle. Mais ce n'est qu'en 1884 qu'Édouard Van Beneden a positivement observé chez

(1) C'est-à-dire la maturation et la fécondation.

l'*Ascaris* des faits analogues et y a ajouté les compléments fondamentaux que l'on sait.

L'année 1884 marque donc une date mémorable et inaugure une étape nouvelle dans l'histoire de la maturation et de la fécondation.

Édouard Van Beneden avait attribué aux constatations qu'il avait pu faire sur l'œuf de l'*Ascaris* et aux conclusions qu'il en avait déduites une portée tout à fait générale. Il estimait, à juste titre, qu'un acte biologique aussi fondamental que la fécondation, un acte qui assure la continuité de la vie sur le globe, doit se dérouler selon des processus analogues chez tous les êtres vivants : chez tous il doit se faire une réduction karyogamique suivie d'un remplacement des parties éliminées. Il avait pleinement raison ; d'innombrables travaux ont démontré le bien-fondé de sa généralisation, et ce qu'il avait vu chez l'*Ascaris*, on l'a retrouvé avec de simples variantes dans les détails, non seulement dans le règne animal, mais aussi dans le règne végétal.

Ce n'est pas tout encore ; les êtres vivants ne se reproduisent pas que par la voie sexuée ; celle-ci est, à la vérité, très universellement répandue, mais elle peut s'associer à d'autres modes de propagation : par voie parthénogénétique, par voie agame (bourgeonnement, sporulation végétative, etc...). De plus les organismes unicellulaires, les Protistes, prolifèrent aussi par des modes qui ressemblent fort à la sexualité et à l'agamie.

Tant qu'on ignorait tout ou presque tout de la fécondation, la reproduction des Protistes ou les formes exceptionnelles, agames ou parthénogénétiques, des Métazoaires n'entraient dans le cadre d'aucune loi géné-

rale; tout critérium manquait pour leur analyse et elles n'avaient guère qu'une valeur descriptive.

La découverte par Van Beneden de l'évolution de la chromatine nucléaire pendant la maturation et la fécondation de l'œuf a apporté le critérium nécessaire, car toutes les cellules ont un noyau ⁽¹⁾; tous les noyaux contiennent de la chromatine qui peut prendre, à certaines périodes de son évolution, la forme de chromosomes. Alors, les recherches sur les formes aberrantes de la reproduction et sur la conjugaison ou la sporulation des Protistes prirent un sens. Les cycles évolutifs, les alternances de génération, etc., purent être soumis à l'analyse par le même critérium dont l'incalculable valeur, par là même, s'affirma plus encore.

On sait combien furent féconds les travaux dont ces questions firent l'objet; sans doute elles ne sont pas encore entièrement résolues, mais elles s'éclairent pourtant et leurs données sont maintenant bien posées : on ne doit pas oublier qu'en dernière analyse, c'est à Édouard Van Beneden qu'on le doit.

Mais notre dette ne s'arrête pas là. On savait déjà, avant 1884-1887, grâce à Flemming, à Strasburger, à d'autres encore, que la chromatine prend la forme de chromosomes quand le noyau se divise; on avait vu que lors de la mitose, chaque chromosome se fend longitudinalement en deux moitiés qui se rendent respectivement dans chacune des cellules filles. Si Guignard a

(1) Les exceptions telles que les microbes, par exemple, sont peut-être plus apparentes que réelles et n'enlèvent rien à la portée générale des faits dont il est question ici.

reconnu le premier la réalité de ce cheminement dans les cellules végétales, Édouard Van Beneden en a donné la démonstration complète dans l'œuf fécondé, en montrant que les deux premiers blastomères reçoivent la moitié de chacun des chromosomes mâles et femelles et que le même fait se reproduit avec les mêmes conséquences dans toutes les divisions ultérieures. C'est en 1887 que cela fut établi par lui de façon définitive.

Ces acquisitions, s'ajoutant à la réduction chromatique dans la maturation et au rôle du noyau spermatique dans la fécondation, indiquaient que la chromatine est dans la cellule un élément morphologique de première importance.

En 1885, Carl Rabl s'était efforcé de prouver que, dans le noyau, la structure chromosomiale est fondamentale, que même quand il est au repos, il reste formé de chromosomes individualisés mais assez modifiés dans leur structure pour en devenir indistincts; au moment de la mitose ils ne se reforment pas de toutes pièces; ils ne font que reprendre leur netteté et leur constitution originelles. C'est ce qu'on appelle habituellement la théorie de la persistance ou de la continuité des chromosomes à travers toutes les phases de la vie cellulaire.

Rabl, dans son travail sur l'œuvre d'Édouard Van Beneden, revendique cette théorie comme étant sa propriété personnelle et déclare que quiconque dira le contraire commettra un attentat contre la vérité historique!

Dussé-je encourir l'anathème, je ne puis admettre l'opinion de Rabl qu'avec des réserves qui en détournent fortement le sens. La vérité historique est que Rabl

a donné une formule rigide, beaucoup trop rigide même, à une idée bien plus prudente qu'Édouard Van Beneden avait émise dès 1884 comme une conséquence directe de ses observations. Il disait, en effet, que les chromosomes des pronuclei restent distincts jusqu'au moment de la formation des noyaux des deux premiers blastomères et qu'il y a des raisons de croire que même dans ces noyaux, ils ne se confondent pas. Il considérait donc aussi les chromosomes comme des individualités morphologiques qui existent, ne fût-ce que virtuellement, dans le noyau au repos. Il précise mieux sa pensée en 1887 quand il écrit que le noyau réticulé au repos, unique en apparence, est en réalité constitué, chez l'*Ascaris*, de quatre parties distinctes, juxtaposées entre elles et liées en un tout.

Évidemment Van Beneden n'affirme pas, parce que cela dépasse les limites des possibilités d'observation, que les anses chromatiques aux dépens desquelles s'édifie un noyau se retrouvent comme telles dans celles qui se formeront au moment de la division subséquente de ce noyau, tandis que Rabl l'affirme et je consens volontiers à lui laisser la « propriété » de cette affirmation. Mais ce que Van Beneden croit vrai, c'est que les chromatines mâles et femelles restent indépendantes à travers toutes les générations.

D'ailleurs la vérité historique se dégage de considérations bien plus péremptoires encore. Toute théorie de la persistance et de la continuité des chromosomes, qu'elle soit rigide comme Rabl la formule ou qu'elle ait la souplesse que lui donne Van Beneden, n'a de sens, n'a d'intérêt, ne s'élève au-dessus d'une notion pure-

ment descriptive que si la constance du nombre des chromosomes dans les cellules de chaque espèce vivante est établie, et s'il est établi aussi que ce nombre est composé par moitiés d'éléments d'origine mâle et femelle assemblés par la fécondation. Ce sont là questions de fait et non de théorie, et de ces faits Van Beneden en a donné, en 1884, la preuve péremptoire, confirmée et généralisée depuis lors par une foule d'auteurs. Ces deux découvertes sont la raison d'être d'une théorie de la persistance des chromosomes; ce sont elles qui lui donnent une signification.

J'ajouterai enfin qu'à mon sens du moins, dans l'état actuel de la Science où l'on parle un langage moins purement morphologique qu'en 1883, où l'on recherche moins la permanence organique de structures cellulaires que l'apparition des facteurs physico-chimiques qui les provoquent, la conception prudente et objective de Van Beneden est celle qui répond le mieux à nos conceptions. La théorie de Rabl n'y ajoute qu'un postulat hypothétique, l'existence constante d'organites individuellement définis et immuables, même à des stades où l'observation la plus minutieuse ne parvient pas à les déceler.

La théorie de la constance du nombre des chromosomes et de leur permanence organique a rallié l'opinion d'un très grand nombre de cytologistes : Boveri, O. Hertwig, Strasburger et bien d'autres encore. Elle a même vu son importance grandir au cours des années, au fur et à mesure que l'étude des mécanismes de l'hérédité se plaçait à l'avant-plan des recherches biologiques. En effet, de la série imposante des faits

suivants : rôle des chromosomes dans la division cellulaire; constance de leur nombre; participation égale (sous réserve des hétérochromosomes découverts beaucoup plus tard) de l'œuf et du spermatozoïde dans la fixation de ce nombre; réduction de moitié lors de la maturation des cellules sexuelles des deux sexes; composition presque exclusivement chromatique du spermatozoïde, divers auteurs, notamment O. Hertwig et Strasburger, suivis bientôt par Van Beneden lui-même et par une foule d'autres, ont conclu que la chromatine nucléaire est le support organique des tendances héréditaires; en d'autres termes que l'hérédité, qui n'est que l'ensemble des facteurs du développement, a son siège essentiel dans le noyau. Les théoriciens qui, comme O. Hertwig et Strasburger, croient à l'existence d'un idioplasme, d'un plasma ancestral lentement élaboré, renfermant dans sa substance tout ce que l'hérédité contient de mystère, le localisent dans les chromosomes.

Cette théorie, qui s'ajoute à celle de la continuité et lui donne son entière signification, fut très fructueuse; elle a suscité de nombreuses recherches et provoqué des découvertes intéressantes. Or, s'il est vrai qu'Edouard Van Beneden ne l'a pas exprimée le premier, il n'en est pas moins vrai qu'elle est en grande partie fondée sur ses observations.

Ce n'est pas ici le lieu de la discuter ni de la critiquer; je dirai pourtant qu'à mon avis du moins, certaines données de l'embryologie causale s'accordent mal avec elle, qu'elle est trop purement morphologique et qu'elle établit entre le noyau et le cytoplasme une hiérarchie que contredisent de nombreux faits expérimentaux.

Mais ces réserves faites, tout le monde doit reconnaître que la chromatine joue un rôle incontestable dans le déroulement de l'hérédité et qu'elle conditionne sinon totalement, du moins pour une grande part, la manifestation des tendances paternelles.

Enfin, pour terminer ce chapitre, je rappellerai encore que la découverte de la réduction karyogamique a suscité, parce qu'elle leur donnait un sens, les nombreuses et remarquables recherches, parues depuis une vingtaine d'années, sur l'évolution de la chromatine dans le développement des oocytes et des spermatocytes, préalable à l'établissement des mitoses de maturation. Il en est sorti, entre autres, la théorie féconde aussi de la conjugaison ou de l'appariement des chromosomes, qui fut entrevue pour la première fois dans le laboratoire de Van Beneden par un de ses élèves, Hans de Winiwarter, et complétée ensuite par K.-E. Schreiner, V. Grégoire et bien d'autres auteurs.

Pour toutes ces raisons, quand on pense aux origines de la belle efflorescence actuelle de la Cytologie et de la Biologie générale, la grande figure d'Édouard Van Beneden revient inévitablement à la mémoire. Que ceux qui, engagés dans les voies de l'embryologie causale, cherchent par d'autres méthodes que celles de la morphologie pure à comprendre les phénomènes dynamiques de la fécondation, n'en perdent pas non plus le souvenir : Van Beneden est un de ceux qui leur ont fait connaître l'objet de leurs études et qui leur ont ouvert la voie.

* * *

En raison du scrupule que mettait Édouard Van Bene-

den à examiner les faits sous toutes leurs faces, il y a dans les mémoires dont j'ai parlé jusqu'ici bien des observations et des idées encore qui doivent être signalées. Les unes seront envisagées plus loin, mais il en est d'autres dont je voudrais, tout de suite, dire un mot.

La structure du protoplasme d'abord. Elle était fort à l'ordre du jour en 1884-1887, et l'œuf et le spermatozoïde d'*Ascaris* faisaient un beau matériel d'étude. Bütschli, Flemming, pour ne citer qu'eux, avaient chacun leur théorie. L'idée qui dominait alors était que le protoplasme est une substance ou plutôt un complexe de substances, organisé, c'est-à-dire structuré. C'est dans l'œuf, naturellement, qu'on doit s'attendre à trouver cette structure sous sa forme la plus pure, sans les modifications fonctionnelles qu'elle subit dans les tissus, car le deutoplasme peut presque toujours être aisément reconnu.

Pour Van Beneden, le protoplasme est un treillis de fines fibrilles, avec des granulations aux points nodaux; c'est là, en somme, la constitution élémentaire de la substance contractile. Aussi compare-t-il les fibrilles moniliformes des asters et des fuseaux de division à des éléments musculaires striés et attribue-t-il à leur contractilité un rôle important dans la cytodiérèse.

Aujourd'hui, il faut le reconnaître, la question de la structure du protoplasme a perdu beaucoup de son intérêt. On recherche plus sa composition physico-chimique que les détails de son organisation. On ne lui reconnaît pas de structure initiale, mais des états purement fonctionnels. La physique des colloïdes a ouvert des

horizons nouveaux et le point de vue morphologique a dû lui céder le pas.

La découverte des sphères attractives avec leur corpuscule central (centrosome) est plus importante parce qu'elle est restée d'actualité.

Dans toute cellule en division, la sphère est facile à reconnaître aux pôles du fuseau mitotique; les rayons astériens sont centrés sur elle et, dans la division cellulaire et nucléaire, elle semble jouer un rôle actif.

Il convient d'en parler ici avec quelque détail, d'abord à cause de l'intérêt incontestable qu'elle offre, mais aussi parce qu'elle a donné lieu, entre Van Beneden et Boveri, à des discussions vives et à des revendications de priorité dont Carl Rabl, dans son mémoire, a fait longuement et complètement la narration. Je la ferai néanmoins, moi aussi, mais en la débarrassant de la passion que Rabl y a mise, et j'estime qu'ainsi la mémoire d'Édouard Van Beneden sera mieux honorée.

C'est incontestablement Édouard Van Beneden qui a donné la première description minutieuse et exacte de la sphère attractive et de son corpuscule central dans l'œuf ou les blastomères d'*Ascaris* en division. C'est lui qui, le premier, leur a attribué un rôle essentiel dans la division cellulaire et en a admis l'existence dans toute cellule, même au repos. Sans doute, bien avant qu'il n'étudiât l'*Ascaris*, on avait vu, aux pôles du fuseau nucléaire, un corpuscule plus ou moins bien individualisé et lui-même, en 1876, l'avait nettement signalé chez les Dicyémides. Mais en 1887 il va bien plus loin, et dans une étude remarquable, il démontre avec figures et photographies à l'appui, qu'une sphère persiste dans la cellule à côté du

noyau au repos dans l'intervalle entre les mitoses; qu'on doit par conséquent la considérer comme un organe permanent au même titre que le noyau; que de même que celui-ci se multiplie par division, toute sphère attractive procède aussi par division d'une sphère antérieure; qu'elle est enfin le facteur déterminant de la karyo- et de la cytodierèse. Quand une cellule va se diviser, cela est annoncé par la division de la sphère elle-même qui précède ainsi celle du noyau; et même le corpuscule central, sinon la sphère tout entière, s'allonge, s'étrangle et se coupe en deux avant l'achèvement complet de la mitose antérieure.

C'était là, évidemment, des faits de première importance : trouver dans les cellules un organe nouveau, aussi constant que le noyau, provenant comme lui, dans les cellules filles, de la subdivision de l'organe analogue de la cellule mère, provoquant et dirigeant le cycle de toute prolifération, c'était apporter à la théorie cellulaire un des compléments les plus retentissants qu'elle eût reçus depuis sa fondation. Aussi Van Beneden tenait-il beaucoup à l'honneur de cette découverte.

Il lui fut cependant contesté par Boveri qui le revendiqua pour lui-même. Ce fut à tort pourtant, si l'on consulte les dates et si l'on examine impartialement les faits.

Après la publication du travail de Van Beneden en 1884, Boveri avait entrepris, sur le même objet, l'*Ascaris mégalocéphale*, d'en vérifier les résultats et éventuellement d'en ajouter de nouveaux. Le 3 mai 1887, il fit à la Société de Morphologie et de Physiologie de Munich une communication préliminaire dont le seul point à

retenir, pour le sujet qui nous occupe, est qu'il signale non seulement l'existence du corpuscule polaire (sphère attractive ou plutôt corpuscule central de Van Beneden), mais encore qu'à trois reprises, il l'a vu se diviser. Il n'interprète pas et ne développe pas de conclusions générales.

Trois mois plus tard, le 6 août 1887, Édouard Van Beneden déposait sur le bureau de notre Académie le travail dont j'ai résumé plus haut les conclusions, travail très suffisamment détaillé, illustré de plusieurs planches et de microphotographies exécutées par A. Neyt. Le *Moniteur Belge* du 20 août en donnait un résumé succinct et le *Bulletin* le publiait le 13 octobre suivant. Le travail *in extenso* de Boveri, fort intéressant d'ailleurs, ne sortait de presse qu'au cours de l'année suivante.

A ce rappel de dates, il convient d'ajouter qu'en février 1887, Édouard Van Beneden avait exposé et démontré les résultats de ses recherches dans une conférence faite à la Société belge de Microscopie, à laquelle assistaient notamment Leo Errera et P. Francotte. Cette conférence n'a malheureusement pas été publiée. Enfin, en 1885, dans une lettre personnelle à Flemming, dont le texte m'est inconnu, il lui avait déjà fait part des principales de ses observations.

La conclusion m'apparaît claire. Il est probable que Van Beneden a vu le premier la division de la sphère attractive et de son corpuscule central, mais Boveri, ayant fait une observation analogue, l'a *publiée* avant lui. En revanche, et c'est à mon avis l'essentiel, c'est Édouard Van Beneden qui, avant tout autre, a formulé

la conclusion que toute sphère attractive procède par division d'une sphère antérieure et qu'elle est un organe permanent de la cellule. Pour inégale qu'elle soit, la part reste belle pour les deux observateurs.

La notion des centrosomes (c'est le terme généralement employé pour désigner le corpuscule central de Van Beneden) s'est, à partir de 1887, rapidement répandue. Boveri a montré l'origine spermatique du centrosome de l'œuf fécondé et y a vu la cause de la mise en marche de la segmentation. Puis une foule d'auteurs l'ont étudié au point de vue anatomique et fonctionnel dans les cellules les plus diverses. Le centrosome a été pendant vingt ans l'un des objets d'études favoris des cytologistes et des histologistes. On l'a retrouvé dans toutes les cellules en mitose, dans une foule de cellules des tissus au repos; on en a suivi la curieuse évolution dans l'oogénèse et dans la spermatogénèse; on en a étudié la destinée dans la cellule adulte qui se prépare à accomplir sa fonction physiologique; on a reconnu ses connexions avec les granulations basales des cils vibratiles ou des bordures en brosse, etc... Enfin les expérimentateurs, en cherchant à reproduire artificiellement l'action qu'il paraît exercer, ont été mis sur la trace de cycles évolutifs du protoplasme dont l'analyse promet d'être féconde.

Ainsi donc, une fois de plus, l'esprit synthétique et hardiment généralisateur d'Édouard Van Beneden a orienté la science dans la voie du progrès.

* * *

L'œuf est donc une cellule; mais elle possède certains

caractères particuliers qu'Édouard Van Beneden a été l'un des premiers à reconnaître; elle est polarisée, c'est-à-dire qu'elle présente un axe dont les extrémités sont différentes par leur constitution et par leur destinée; elle est en outre symétrique bilatérale, c'est-à-dire qu'un seul plan peut la couper en deux moitiés semblables entre elles.

C'est ainsi qu'en 1884, il exprimait sa pensée; plus tard, en 1887, il précisait en disant que toutes les cellules issues de la segmentation de l'œuf possèdent ces caractères de polarité et de symétrie bilatérale. Et il ajoutait que cette symétrie bilatérale de la cellule est probablement la cause de la symétrie bilatérale des organismes plus complexes, des animaux en particulier. Carl Rabl s'est très tôt rallié à cette idée et en a tiré d'importantes conséquences au point de vue histogénétique ⁽¹⁾.

C'est dans ses études sur les Tuniciers, faites en collaboration avec M. Ch. Julin, et spécialement dans leurs recherches sur la segmentation chez les Ascidiens dans ses rapports avec l'organisation de la larve (1884), que cette notion prit, dans son œuvre, la forme la plus objective.

Ainsi qu'on l'a dit souvent, ce petit travail est non seulement l'un des premiers, mais aussi l'un des meilleurs sur la segmentation de l'œuf. Il y est démontré, avec une remarquable netteté, qu'à tous les stades le

(1) C. Rabl, dans son analyse de l'œuvre de Van Beneden, a donné à cette idée des développements considérables, l'a érigée en une théorie complète qui, dans la forme où il la présente, est passible de très graves objections,

germe en formation présente une symétrie bilatérale — et une polarité — évidente; que le plan de première segmentation de l'œuf est aussi le plan de cette symétrie; qu'il se maintient dans tout le cours du développement et coïncide exactement avec celui de la gastrula et de la larve urodèle. Dès que la première figure karyokinétique s'est édifiée dans l'œuf, on peut déterminer dans ce dernier les moitiés droite et gauche, antérieure et postérieure, comme les faces dorsale et ventrale de l'embryon futur. Van Beneden et Julin ont ainsi pu suivre, stade par stade, la descendance des premiers blastomères et leur destinée; ils ont, pour la première fois dans un œuf strictement bilatéral, tracé ce qu'on appelle aujourd'hui le « cell-lineage » et cela avec une précision qui a rarement été égalée.

L'exactitude de leurs observations a d'ailleurs été confirmée depuis lors, à différentes reprises, notamment en 1905 par Conklin.

L'œuf des Tuniciers subit donc une segmentation déterminative, une segmentation en mosaïque, selon l'expression de W. Roux.

A la vérité on connaissait déjà, à cette époque, d'autres exemples de segmentation déterminative et le « cell-lineage » avait déjà été suivi dans quelques autres espèces. Ainsi, Van Beneden lui-même, en 1868, avait reconnu que chez *Gammarus locusta*, dès les premières divisions de l'œuf, les faces droite et gauche, ventrale et dorsale de l'embryon sont déjà indiquées. Mais c'est en réalité à Carl Rabl que revient le mérite d'avoir fait sur ce sujet, en prenant comme matériel l'œuf des Mollusques, la première étude consciemment dirigée vers un but défini.

En outre, en 1883, W. Roux, s'adressant à un organisme exactement bilatéral, avait déjà remarqué, par d'autres méthodes, la coïncidence au moins habituelle, chez la grenouille, du premier plan de segmentation et du plan de symétrie bilatérale de l'embryon.

Le travail de Van Beneden et Julin n'en marque pas moins une date importante dans l'histoire de nos connaissances. Avec ceux de Carl Rabl et de W. Roux, il a contribué à poser devant la science le problème des localisations germinales de l'œuf et de la signification biologique de la segmentation.

A partir de cette époque, les études sur le « cell-lineage » se sont succédées nombreuses, chez un bon nombre d'animaux. L'embryologie causale s'est aussi emparée de la question et y a trouvé un vaste champ d'études ; par diverses méthodes expérimentales elle a recherché l'origine, le moment d'apparition, le degré de labilité ou de fixité des localisations germinales, en même temps que les conditions internes et externes nécessaires à la réalisation de leurs potentialités. Elle est la forme actuelle de l'étude des propriétés de l'œuf ; mais il est bon de rappeler à ceux de ses adeptes qui manifestent un certain dédain pour la morphologie, que c'est à des hommes comme Éd. Van Beneden, à de purs morphologistes, qu'ils doivent la connaissance de l'objet même de leurs recherches.

* * *

J'ai parlé longuement et en premier lieu de la partie de l'œuvre de Van Beneden qui traite de l'œuf et de sa maturation, de la fécondation et de la segmentation,

parce que les grands résultats dont la science lui est redevable ont une portée tout à fait générale, sortent du cadre de l'embryologie proprement dite et entrent dans le patrimoine de la Biologie générale.

Les travaux qu'il me reste à examiner ont un objet plus spécial; ils n'en sont pas moins d'une grande importance, et leur auteur, en leur imprimant la marque de son talent, leur a assigné une place dans l'histoire de la morphologie.

Il s'agit des recherches sur la morphologie des Tuniciers, faites avec la collaboration de M. Ch. Julin, de plusieurs études sur les premières phases du développement des Mammifères, et de travaux restés en partie inachevés sur l'anatomie et le développement des Cérianthes.

Cérianthes, Tuniciers, Mammifères, voilà des groupes zoologiques bien éloignés les uns des autres, et il semblerait que leur choix n'eût été déterminé que par les hasards de la récolte des matériaux.

Il n'en est rien cependant. Une idée générale - comme toujours - relie tous les détails dans leur diversité et explique ce choix. Cette idée, c'est la connaissance de l'évolution phylogénétique des Vertébrés par l'étude de leur développement ontogénétique. Pourquoi les Vertébrés plutôt que d'autres animaux? Parce que l'Homme en est un et parce que l'établissement exact de la généalogie de l'Homme a toujours apparu à Van Beneden comme un impérieux desideratum.

Or les Tuniciers, par les premières phases de leur développement tout au moins, sont susceptibles de jeter une certaine lumière sur les lois générales de l'organi-

sation des Chordés; ils sont proches de la souche du groupe et leur larve urodèle en a encore les caractères.

Mais cela ne constitue pas leur seul intérêt; leur évolution s'est engagée très tôt dans une voie tellement aberrante, que rien dans leur structure définitive ne rappelle plus leurs affinités véritables; or leur embryologie permet de retrouver les étapes principales de cette évolution et d'en déterminer les causes avec un haut degré de vraisemblance. En en faisant la morphologie, on traite donc à la fois deux ordres de questions dont la solution est d'une utilité incontestable.

En abordant, d'autre part, l'embryologie des Mammifères, Van Beneden passe des formes voisines de la souche à celles qui en sont le plus éloignées. Dans leur ontogénèse, les Mammifères n'ont plus guère qu'un seul caractère commun apparent avec les Tuniciers et avec l'*Amphioxus* : c'est la segmentation totale et presque égale de leur œuf. On s'est souvent demandé pourquoi Van Beneden avait ainsi sauté d'un extrême à l'autre, sans jamais étudier par lui-même de formes intermédiaires. En fait, nous n'en savons rien, mais cependant quand on lit ses premiers travaux sur l'œuf des Mammifères, quand on songe à l'importance qu'il a longtemps attachée à l'épibolie, à sa conception de la metagastrula qu'il dut abandonner plus tard, on est tenté de supposer qu'il espérait que grâce à cette segmentation totale et égale de leur œuf, les Mammifères révéleraient, à une étude attentive, une embryogénèse plus pure et plus typique que celle des autres Vertébrés, dont l'œuf est toujours encombré d'une forte surcharge deutoplasmique.

Cet espoir, s'il l'eut réellement, fut rapidement déçu.

Quoi qu'il en soit, il sentit bientôt la nécessité de débayer le terrain, de débarrasser leur embryogénèse proprement dite de tout ce qui, chez les Mammifères, la surcharge en vue d'une adaptation aux nécessités de la nutrition intra-utérine.

De là ses études sur la formation des annexes fœtales, faites en collaboration avec M. Ch. Julin; celles sur l'origine du placenta, cet organe spécifique, qui bouleverse tous les débuts du développement. Ce n'est qu'après cet élagage qu'il put se consacrer à la formation de l'embryon tridermique avec ses organes axiaux.

Il n'a publié les résultats de ces longues recherches que sous forme de communications préliminaires, parues en 1886, 1888 et 1899, et ce n'est qu'après sa mort, en 1911 et en 1912, que les mémoires détaillés, accompagnés de nombreuses planches, ont vu le jour. Ils sont les plus complets et les plus documentés qui aient paru sur ces questions pourtant tant travaillées par les savants les plus distingués.

Il me reste la tâche de situer dans ce cadre les études sur l'anatomie et le développement des Cériantes. Son attention fut longtemps attirée sur eux; il avait rassemblé d'abondants matériaux et de leur étude sont sorties: une importante monographie insérée dans les publications de l'expédition du Plankton, ouvrage d'ordre essentiellement zoologique, et deux notes, sur une larve voisine de la larve de Semper et sur les Arachnactis, dont la dernière est le document le plus précieux que nous possédions pour bien comprendre l'importance générale qu'il attachait au groupe.

Cette importance, on peut l'exprimer en quelques mots.

Van Beneden voyait, dans des formes très voisines des Cérianthes actuels, les ancêtres communs de tous les Chordés : Céphalochordés, Urochordés, Vertébrés et même, d'une façon générale, de tous les Artiozoaires. Ainsi se noue le lien qui unit en un même ensemble les trois groupes de travaux dont il me reste à faire l'analyse.

Cette analyse ne peut, dans une notice comme celle-ci, porter que sur les faits essentiels, ayant une signification générale et qui caractérisent le but que poursuivait l'auteur.

Il y a, en effet, dans la morphologie des Tuniciers par exemple, qui est une belle œuvre, solidement construite, des chapitres qui, traitant de l'organogénèse de ces animaux, n'ont guère d'intérêt que pour les spécialistes; ceux-ci les connaissent bien et sont plus à même que moi de les apprécier. De même dans l'embryologie des Mammifères, qu'il s'agisse de la segmentation et de la formation de l'embryon didermique ou de la constitution de la ligne primitive et de son prolongement céphalique, le souci d'être exact, de tout noter, de tout décrire, en faisant de cet ouvrage un monument qui restera classique, le rend souvent accessible aux seuls hommes compétents en la matière, et si l'on entrait dans trop de détails descriptifs, l'idée maîtresse en serait obscurcie. Ces remarques s'appliquent encore bien plus aux Cérianthes. Il ne peuvent nous intéresser ici — ils n'intéressaient Van Beneden lui-même — que dans la mesure de leurs affinités avec les Chordés; or les sources auxquelles nous pouvons nous reporter à ce point de vue sont rares et assez imprécises.

C'est même là un trait de l'histoire de la vie scienti-

fique d'Édouard Van Beneden qui vaut d'être rappelé. Tout le monde savait l'abondance de sa documentation sur le développement des Cériantes et le but qu'il poursuivait en la rassemblant. A plusieurs reprises il avait annoncé la publication *in extenso* de ses recherches et des conceptions phylogénétiques auxquelles il avait abouti. Or, ces conceptions ne furent jamais, de son vivant, publiées que sous forme d'esquisse et sans entrer dans le détail (1). Il avait, en 1894, à la réunion à Oxford de l'Association britannique pour l'avancement des Sciences, exposé ses idées dans une conférence, mais rien n'en a été publié. Il les développait dans son cours de doctorat en Sciences à l'Université de Liège, devant quelques élèves, mais ce cours n'a pas été imprimé.

Après sa mort, on a trouvé de nombreuses planches d'admirables dessins, témoignant d'un énorme travail de recherches et qui semblaient bien avoir été rassemblées en vue d'une publication, mais pas de manuscrit qui s'y rapportât complètement, rien que des notes, assez nombreuses il est vrai, mais ne formant pas un texte homogène. Son élève Cerfontaine a pieusement rassemblé tous ces documents et bientôt, j'espère, grâce au concours de la Fondation Universitaire, ils pourront étre livrés à l'impression.

Mais pourquoi le grand travail d'ensemble qu'on attendait depuis quinze ans n'a-t-il jamais paru? Les éléments manqueront toujours pour donner une réponse

(1) Voir tout spécialement sa note sur les *Arachnactis* et la *Monographie de l'expédition du Plankton*.

définitive à cette question. Mais elle a un corollaire et je n'hésite pas à le formuler; ce que Van Beneden a dit, dans ses publications, de ses vues théoriques sur les relations des Cériantes avec les Artiozoaires, n'est-il pas presque suffisant et à partir d'un certain moment, n'a-t-il pas été jugé tel par Van Beneden lui-même?

Que cela soit suffisant, j'en ai la conviction personnelle; que Van Beneden l'ait pensé aussi, j'en ai l'impression, et j'en donnerai plus loin la justification.

En ce qui concerne le premier point, s'il est vrai qu'on est aussi transformiste qu'il y a vingt ans, il l'est aussi qu'on est devenu beaucoup plus prudent dans la construction des arbres généalogiques et qu'on n'entre plus dans le détail d'une évolution phylogénétique qu'avec une louable circonspection. Dans l'immense majorité des cas, nous ne sommes en mesure de justifier par les faits que les grandes lignes, les traits généraux de l'origine ancestrale d'un groupe quelconque. La puissance du raisonnement faiblit toujours quand on veut donner trop de précisions, parce qu'il s'y présente trop d'inconnues, parce qu'à chaque pas de nouvelles questions, de détail elles aussi, se présentent auxquelles l'observation des faits *actuels* ne permet pas de donner une réponse valable au point de vue historique. En d'autres termes, un exposé général et synthétique, bâti sur des faits solides, entraîne la conviction parce qu'on en sent l'objectivité; s'il veut être minutieux, s'il veut tout expliquer, il est toujours amené à faire appel au schéma, et il suscite le doute.

Et je me suis souvent demandé si des considérations de ce genre ne sont pas une des causes pour lesquelles

la théorie « complète » de la *Cérianthula* n'a jamais paru. Je me souviens que peu d'années avant la mort d'Édouard Van Beneden, en 1907 je crois, dans une conversation où je lui exposais certaines recherches que je poursuivais à cette époque, j'avais exprimé le regret que sa théorie ne fût pas publiée en entier et telle qu'il la concevait définitivement. Et il me répondit : « On a déjà assigné tant d'ancêtres aux Vertébrés et il sont tous tombés dans l'oubli ; malgré toute ma conviction j'hésite à en proposer un de plus ! »

Quoi qu'il en soit, la théorie telle qu'elle nous est connue nous apparaît comme la plus plausible, la plus solidement établie de toutes celles qui ont été émises jusqu'ici ; on le verra bien par la suite de cette notice. Elle fut comprise, puisqu'elle a rallié des défenseurs : Aug. Lameere, Hubrecht, qui a toutefois cru pouvoir y ajouter des développements inadmissibles, Carl Rabl, moi-même, d'autres encore.

* * *

Dans la morphologie des Tuniciers, Van Beneden et Julin, après avoir poursuivi le cell-lineage jusqu'à la gastrula, appliquent la même méthode au développement des feuilletés et des organes : système nerveux, chorde, mésoblaste. Or ils constatent que dans la gastrula déjà, les cellules initiales de ces éléments, non seulement sont reconnaissables, mais affectent une disposition très caractéristique. Elles sont groupées au pourtour du blastopore en des sortes de cercles concentriques. Les cellules nerveuses et chordo-mésoblastiques futures forment deux anneaux pérblastoporaux inscrits l'un dans l'autre ; le

premier externe et ectoblastique, le second interne et endoblastique, ou tout au moins incorporé dans l'endoblaste ⁽¹⁾

Le système nerveux central et la chorde dorsale, organes axiaux et essentiellement caractéristiques des Chordés, sont donc, à leur origine, constitués de deux moitiés, droite et gauche, concaves et qui ne se rejoignent qu'à leurs extrémités. Cette ébauche neuro-chordale circonscrit l'orifice blastoporal et en forme la lèvre. Plus tard, ces deux moitiés se rapprochent progressivement dans le sens cranio-caudal et se soudent dans le plan médian; les ébauches paires se confondent et le système nerveux et la chorde sont mis à leur place définitive.

On peut dès lors, en interprétant ces faits, imaginer chez les Tuniciers et plus généralement chez les Chordés, l'existence d'un stade qui ne serait déjà plus une gastrula et qui ne serait pas encore un embryon de Chordé, dont le blastopore encore ouvert, mais allongé en une fente antéro-postérieure, aurait déjà vu sa lèvre se différencier, du côté ectoblastique, en une ébauche neurale, du côté endoblastique, en un épithélium chordal, continué vers le bas par le mésoblaste et l'hypoblaste du tube digestif futur.

L'analogie apparaît alors immédiatement, entre ce blastopore et l'orifice buccal d'un Cériante entouré de son anneau nerveux en dehors, prolongé par l'actino-

(1) En réalité, les anneaux ne sont pas complets; ils sont ouverts en arrière et ont plutôt la forme de croissants.

pharynx en dedans. Mais, ainsi qu'on va le voir, elle peut être poussée bien plus loin.

A l'époque où s'élaborait la morphologie des Tuniciers, la théorie du coelome des frères Hertwig était à l'ordre du jour et suscitait dans le monde zoologique le plus vif intérêt; l'entérocoelie et la schizocoelie apparaissaient comme des caractères morphologiques de première importance. Bien qu'Édouard Van Beneden ait montré d'abord un certain scepticisme sur la valeur profonde de cette théorie et douté de son avenir, il lui parut important de rechercher si les Tuniciers, dont les affinités avec les Vertébrés sont certaines, possèdent aussi un coelome véritable, sont des entérocoeliens. Il résoud la question par l'affirmative et, avec M. Ch. Julin, décrit et figure chez leur embryon une formation entérocoelienne du mésoblaste dont la réalité fut, il est vrai, contestée dans la suite, mais qui, en fait, n'est ni plus ni moins évidente que chez les Amphibiens ou les Sélaciens. Il suffisait d'ailleurs d'en trouver des traces fugitives pour être autorisé à conclure; on ne demandait aux Tuniciers que la possibilité d'une généralisation et ils la donnaient assez généreusement.

Rien n'empêchait plus, dès lors, de poursuivre la recherche de l'organisation initiale de l'embryon de Chordé dans une espèce où la formation du mésoblaste est plus typique, plus pure que chez les Tuniciers. Or chez l'*Amphioxus*, bien connu dès cette époque, mésoblaste et coelome prennent naissance par une série régulière de saccules, se produisant dans un ordre déterminé, essentiellement cranio-caudal, à la voûte du tube digestif, sur les côtés de l'ébauche chordale, ceux

de droite chevauchant un peu sur ceux de gauche.

Qu'on imagine maintenant que ces saccules, ainsi disposés, fassent leur apparition à un stade analogue à celui par lequel passe la gastrula des Tuniciers et que j'ai rappelé plus haut, où le blastopore encore ouvert, mais allongé en fente, a déjà différencié ses lèvres en ébauche neurale d'une part et chordale de l'autre.

Alors, l'analogie avec certains Cérianthes prend la valeur d'une véritable homologie : les saccules mésodermiques et les replis qui les séparent deviennent comparables aux loges et aux cloisons mésentériques des Cérianthaires. Et Van Beneden a rendu cette homologie frappante en montrant que chez les Cérianthes l'ordre d'apparition et la disposition des cloisons mésentériques sont, dans leurs traits généraux, les mêmes que ceux des saccules mésodermiques de l'Amphioxus, que grâce à ce critérium on peut reconnaître à leur orifice buccal, comme on doit le faire au blastopore des Chordés, une extrémité craniale et une caudale, une partie droite et une partie gauche.

A cette forme larvaire un peu schématisée, dont je viens d'énumérer les caractères, Édouard Van Beneden propose de donner le nom de *Cérianthula*. Elle peut être considérée comme étant la souche originelle des Cérianthides, d'une part, des Céphalochordés, des Urochordés et des Vertébrés, de l'autre; elle peut aussi, avec certaines modifications, avoir donné naissance à tous les autres animaux segmentés.

Telle est, aussi exactement qu'il m'a été possible de l'exposer, la conception « cérianthaire » de Van Beneden sur l'origine phylogénétique des Chordés. La méthode

que j'ai suivie et la forme que j'ai employée pour l'exprimer m'ont paru les seules susceptibles d'en faire ressortir la véritable signification. Je ne crois pas l'avoir personnellement interprétée, mais c'est en embryologiste que je l'ai comprise moi-même et que j'ai cherché à la faire comprendre.

A la vérité, Édouard Van Beneden avait eu un prédécesseur, au moins, dans l'idée de comparer la bouche d'un Cérianthé au blastopore des Artiozoaires. A. Sedgwick l'avait émise avant lui, mais il y a loin de sa conception à celle de la Cérianthula; celle-ci est bien plus solide, parce qu'elle est fondée sur des faits d'organogénèse soigneusement établis.

Si l'on se place au point de vue purement ontogénétique; si, abandonnant le langage de la phylogénèse, on considère l'idée qu'Édouard Van Beneden se faisait des lois qui président à la formation *actuelle* d'un embryon de Chordé; si, en d'autres termes, on place le stade Cérianthula dans la série *réelle* de ceux qu'il parcourt, on constate que cette idée est celle de la majorité des embryologistes d'aujourd'hui. Elle est, au fond, du même ordre et ne diffère à mon avis que par des détails, de celle qu'O. Hertwig a développée en 1892 sous le nom de théorie du blastopore. Les larves anormales de grenouilles dont cet auteur a provoqué la formation par certaines méthodes et qu'il a désignées sous le nom assez impropre de *spina bifida*, et plus encore celles obtenues en 1907 par R. Legros chez l'*Amphioxus*, qu'il a minutieusement étudiées et qui se caractérisent par une « asyntaxie blastoporale », sont, à mon sens, la concrétisation, aussi parfaite qu'on pouvait l'espérer, de

la Cérianthula d'Édouard Van Beneden. Il n'en devient que plus légitime de transposer la notion qu'elle exprime dans le cadre d'une interprétation phylogénétique.

* * *

Il reste à parler des Mammifères. Nous y retrouverons plus loin l'application de la théorie de la Cérianthula. Mais l'embryologie des Mammifères est extrêmement compliquée; le développement se passe tout entier dans l'utérus maternel et l'œuf, pour s'adapter à ces conditions spéciales, s'entoure d'annexes fœtales et édifie un placenta.

On peut dire que pendant toute sa vie l'œuf ou l'embryon des Mammifères a occupé une partie de l'activité d'Édouard Van Beneden. En 1875, puis en 1880, en 1884, en 1886, en 1888, en 1899, paraissent une série de travaux ou de notes préliminaires; ses mémoires posthumes publiés en 1911 et 1912 sont le développement de quelques-unes de ces dernières.

On voit par ces dates que ni ses études sur l'*Ascaris*, ni la préparation de la morphologie des Tuniciers, ni le dépouillement de ses matériaux de Cérianthes n'ont distrait complètement son attention de l'ontogénèse des Mammifères. Le labeur auquel il s'est livré pendant les années 1870 à 1899 est vraiment formidable.

Il est certains de ces travaux dont je ne parlerai que pour mémoire et dont je ne dirai que quelques mots. Il a déjà été question dans une autre partie de cette notice des recherches sur l'œuf et sa fécondation. Son mémoire de 1880, consacré au Lapin, contient une excellente description de la segmentation, appuyée de belles figures

devenues classiques et qui sont reproduites dans tous les Traités d'embryologie de l'époque. La formation de l'embryon didermique est exactement observée, mais l'interprétation des faits est moins heureuse; Van Beneden l'a reconnu lui-même dans la suite.

A partir de cette époque, il rassemble de nouveaux matériaux que les grands progrès techniques, réalisés alors, lui permettent d'étudier dans de meilleures conditions. En 1884 il publie, avec M. Ch. Julin, une excellente étude sur le développement des annexes fœtales, qui conserve encore aujourd'hui toute sa valeur. Un examen minutieux de l'extension du mésoblaste extra-embryonnaire permet aux auteurs de reconnaître l'existence d'une bande en forme de croissant, coiffant l'extrémité antérieure de l'embryon, où l'épiblaste et l'hypoblaste restent longtemps accolés sans interposition du feuillet moyen. Ils donnent à cette formation, d'ailleurs éphémère, le nom de proamnios. Sans qu'il y ait lieu d'exagérer son importance morphologique, il convient de signaler qu'on a reconnu dans la suite que le proamnios, sous une forme pure ou plus ou moins modifiée, est constant, à un stade donné, non seulement chez les Mammifères mais aussi chez les Sauropsidiens.

En 1886 et en 1888 paraissent deux travaux sur la formation du placenta, et une note, très importante, parue aux *Comptes rendus de la Société de Biologie de Paris* sous forme d'une lettre à Mathias Duval. Dans cette lettre Édouard Van Beneden, se ralliant à la manière de voir exprimée pour la première fois par l'embryologiste français, reconnaît l'origine embryonnaire, fœtale, de la couche qui revêt les villosités placentaires et la fait

dériver de la « couche enveloppante » de l'œuf qui a achevé de se segmenter (trophoblaste de Hubrecht).

C'est de ce moment qu'a commencé à se dégager la véritable signification du placenta : une vaste lacune sanguine maternelle, circonscrite et cloisonnée par des éléments fœtaux d'origine ectodermique. Plus tard, P. Nolf, dans un travail richement documenté, fait dans le laboratoire de Van Beneden, a même pu dire que l'expression de placenta maternel est devenue superflue.

Ces travaux, ainsi que je l'ai déjà dit plus haut, ont déblayé le terrain et ont permis à Van Beneden de se consacrer entièrement à l'embryogénèse proprement dite.

En 1886, il exposait à la réunion des Naturalistes et Médecins allemands ses observations sur la gastrulation et la formation des feuillettes chez le Lapin et le Murin; nous n'en possédons qu'un trop bref résumé, en quelques lignes d'impression. En 1888, à la réunion à Wurzburg de l'Anatomische Gesellschaft, il faisait la démonstration des planches lithographiées qui devaient accompagner son mémoire *in extenso* sur ce sujet et il en formulait brièvement les principales conclusions. Trop laconique aussi, la note publiée aux comptes rendus de la réunion ne pouvait être comprise que des spécialistes. Elle était assez claire cependant pour que, dès l'année suivante, Carl Rabl pût se rallier à l'interprétation qui y était donnée de la gastrulation.

Quant au Mémoire détaillé dont, à Wurzburg, Van Beneden annonçait la publication prochaine, il était, dès la fin de 1888 ou le commencement de 1889, presque entièrement rédigé et plus de 170 pages en

étaient imprimées ; les premières feuilles étaient tirées, le reste en placards corrigés ; la fin du travail était en manuscrit définitif, sauf les dernières pages, dont plusieurs ébauches de rédaction assemblées témoignaient d'une certaine incertitude dans la forme qu'il convenait de leur donner.

Or, cette œuvre, vraiment capitale et dont Carl Rabl dit avec raison qu'elle est une des meilleures qu'ait produites Édouard Van Beneden, est restée en cet état jusqu'à sa mort.

On m'a confié la mission d'en assurer la publication posthume et elle a paru tout entière, planches et texte, en 1912, dans les *Archives de Biologie*. Je n'ai rien changé à ce que Van Beneden avait rédigé ; tout ce qui est dans le texte est de lui seul ; ma tâche s'est bornée à remettre au net les dernières pages, écrites *currente calamo* par Van Beneden, et à choisir pour cela, dans les textes mis à ma disposition, ceux qui étaient les plus clairs et les plus complets (1).

(1) Carl Rabl, dans son travail sur l'œuvre de Van Beneden, dit, sans d'ailleurs apporter aucune preuve, que les 175 premières pages du travail sont de Van Beneden et que le reste est de moi (page 209). C'est complètement erroné ; dans l'avant-propos où j'ai exposé les conditions de la publication du mémoire posthume, je me suis expliqué sur ce point et je n'ai rien à ajouter ni à retirer à ce que j'ai dit alors. Quant à une autre supposition de Rabl, que la première moitié de la première-partie seule était écrite avant la réunion de Wurzbourg, tandis que le reste aurait été écrit plus tard, il n'y a pas lieu de s'y arrêter. Non seulement elle est toute gratuite, mais elle est tendancieuse. Je crois inutile d'insister.

Comme à propos de la *Cérianthula*, on doit se demander pour quelle raison Van Beneden a brusquement abandonné un travail qui était presque entièrement rédigé et même en grande partie imprimé.

On peut écarter l'hypothèse qu'il ait eu des doutes sur l'exactitude de certaines observations ou sur la légitimité de certaines conclusions. Jusqu'à sa mort, dans son enseignement, il a exposé la formation de l'embryon telle qu'elle fut décrite en 1888. Il en parlait volontiers dans des conversations particulières et faisait même, sans trop se faire prier, la démonstration de ses planches à des savants étrangers venus à Liège pour cela, ou à des élèves, à des amis. Quand on l'interrogeait sur les raisons du retard apporté à la publication, il n'invoquait jamais, à ma connaissance du moins, que la fatigue ou le prétexte que le travail de rédaction lui était devenu pénible.

Que ces raisons aient eu une certaine valeur dans les dernières années de sa vie, on peut l'admettre, bien qu'il ait conservé jusqu'à sa mort une belle vigueur physique et intellectuelle. Mais en 1889, elles n'étaient guère plausibles et l'on est inévitablement amené à chercher autre chose. Parmi les suppositions qu'on peut faire, il en est une que je crois extrêmement vraisemblable.

Le point de départ de son étude de la gastrulation était l'embryon didermique. On en connaissait bien la formation chez le lapin, mais le murin qui donnait de l'origine de la chorde, du mésoblaste et de l'hypoblaste des images bien plus démonstratives, était beaucoup moins bien fouillé. Van Beneden reconnut sûrement

l'utilité qu'il y aurait à compléter ses recherches sur la segmentation de l'œuf des Chéiroptères, sur la formation du bouton embryonnaire et de la cavité amniotique primaire, tous stades qui sont préalables à la gastrulation. Alors l'embryologie des Mammifères devenait une monographie complète et solidement assise.

Mais la récolte, la préparation et l'étude des matériaux nouveaux prirent beaucoup de temps. Les chauves-souris ne se reproduisent pas en captivité; les stades favorables ne se rencontrent qu'à une époque déterminée de l'année et l'on doit sacrifier de nombreuses femelles pour les obtenir. Aussi n'est-ce qu'en 1899 qu'il put faire connaître, dans une note préliminaire, les résultats essentiels de ses recherches sur le développement de l'embryon didermique du Murin.

Mais dix ans s'étaient écoulés, pendant lesquels la gastrulation des Mammifères avait fait l'objet de travaux importants; les Reptiles, d'autre part, sortaient de l'oubli dans lequel on les avait laissés trop longtemps, et enfin les Vertébrés inférieurs, Sélaciens et Amphibiens, avaient révélé à plusieurs observateurs des faits nouveaux et suggestifs.

Edouard Van Beneden s'est donc trouvé, vers 1900, devant l'obligation de rédiger ses recherches sur le développement de l'embryon didermique du murin et de mettre au point son travail sur la gastrulation, en y introduisant la discussion d'opinions très différentes des siennes qu'avaient formulées entre-temps, O. Hertwig, Hubrecht et Keibel, pour ne citer qu'eux. La tâche était lourde et il est parfaitement concevable qu'il ait indéfiniment retardé de l'entreprendre; généralement, les

savants n'aiment pas écrire; c'est un effort pénible pour la plupart d'entre eux.

Puis, la mort est venue le surprendre; mais avant de fermer les yeux, il a exprimé le désir que fussent publiés, à titre posthume, ceux de ses travaux susceptibles de l'être. J'ai eu l'honneur d'être choisi pour assurer l'exécution de ce désir en ce qui concerne le développement des Mammifères; en 1911 la première partie, traitant l'embryon didermique, sortait de presse, la seconde paraissait en 1912. Celle-ci, on s'en souvient, était écrite depuis 1888-1889; elle fut reproduite telle quelle, ainsi que je l'ai dit plus haut.

D'une part, en effet, je ne pouvais me substituer à Van Beneden dans une discussion avec ses contradicteurs; ensuite et surtout les faits décrits, nombreux, solidement établis, avaient conservé pour la plupart toute leur actualité et aucune des conclusions importantes n'était périmée. Bien qu'écrite il y a plus de trente ans, cette œuvre est restée jeune et sa place n'avait pas été prise. Carl Rabl va même jusqu'à dire qu'elle vient mieux à son heure aujourd'hui qu'alors.

Pour la première partie des « Recherches » dont, on le sait, l'élaboration est postérieure à la seconde, les conditions n'étaient pas les mêmes. Van Beneden n'avait laissé aucun texte, voire aucune ébauche de texte. Je ne possédais que la note préliminaire parue en 1899, les dessins qu'il avait fait exécuter d'après ses préparations et quelques rares notes et croquis d'études datant d'une époque éloignée.

J'ai donc dû rédiger un texte; mais il ne pouvait et ne devait être qu'une description purement objective, une

explication détaillée des figures, destinée à prouver le bien-fondé des conclusions exprimées dans la note de 1899. En quelques occasions cependant, quand des préparations et des figures reproduites me paraissait se dégager une notion intéressante non indiquée dans la note, je l'ai signalé, mais à mes risques et périls et en spécifiant expressément qu'en cas d'erreur, j'en étais seul responsable. Carl Rabl, dans son ouvrage sur l'œuvre de Van Beneden, me reproche d'avoir, en agissant ainsi, dépassé ce qui, dans ce travail, peut être légitimement attribué à Van Beneden lui-même. Or, les deux seuls points importants que j'aie relevés sous cette forme : la symétrie bilatérale de l'œuf démontrée par les premières phases de la segmentation, celle de l'embryon didermique ressortant de la structure de son feuillet interne, Rabl lui-même les confirme et en reconnaît l'exactitude. Pourquoi donc estime-t-il qu'il eût été préférable que je n'en dise rien, alors que les figures choisies par Van Beneden montrent si clairement ces faits qu'ils ne peuvent échapper à aucun de ceux qui connaissent l'importance des questions de symétrie dans l'organisation du germe? Édouard Van Beneden était pourtant de ceux-là autant que quiconque. Si la découverte de la structure symétrique bilatérale de l'œuf des Mammifères et de ses rapports avec la segmentation se trouve vérifiée dans l'avenir, il est juste que le mérite en revienne à Van Beneden.

Ces moments de l'histoire de l'œuvre de Van Beneden m'ont paru dignes d'être retracés; ils sont le préambule nécessaire à l'examen du contenu de ces derniers travaux.

Si tous les faits décrits dans le travail sur la segmentation et les stades qui lui succèdent immédiatement ne sont pas neufs, — et je rappelle ici ce qui vient d'être dit à propos de la symétrie bilatérale, — il est incontestable que personne, jusqu'ici, n'a eu sous les yeux une succession de stades aussi régulièrement sériés et aussi rigoureusement enchaînés. La formation de la « couche enveloppante », le trophoblaste d'Hubrecht, est suivie pour ainsi dire cellule par cellule; l'épibolie, à laquelle on attribua autrefois tant d'importance, ne joue dans sa formation qu'un rôle tout accessoire, sinon nul. Par conséquent, le stade métagastrula, décrit par Van Beneden lui-même de longues années auparavant, perd la signification morphologique qu'il lui avait attribuée et que Mathias Duval avait cherché à remettre en honneur. Le mot de gastrula ou de gastrulation ne peut s'appliquer à aucune des phases de la formation du trophoblaste.

L'évolution ultérieure, chez le Murin, de ce trophoblaste, son rôle dans la formation de la voûte de la cavité amniotique primaire, les connexions précoces qu'il prend là avec les vaisseaux de la muqueuse utérine, sont établis avec une telle clarté, que sa nature extra-embryonnaire et son rôle essentiel dans la formation du placenta ne peuvent plus être mis en doute. Des observations analogues avaient déjà été faites, mais elles avaient été contestées; elles ne pourront plus l'être désormais.

Le décollement de l'amas cellulaire interne, sa transformation en un « bouton embryonnaire », la formation de la cavité blastodermique par confluence de gouttelettes provenant d'une véritable sécrétion des cellules de

cet amas, sont suivis pas à pas et imposent l'idée que le liquide contenu dans cette cavité a exactement la valeur du vitellus nutritif accumulé dans l'œuf méroblastique des Sauropsidiens.

C'est alors que l'embryon didermique s'achève. Le bouton embryonnaire se creuse d'une cavité amniotique primaire dont le fond, constitué d'une couche d'épithélium cylindrique, est le feuillet externe de l'embryon. Le feuillet interne, issu des cellules les plus profondes du bouton, s'étale en dehors sous le trophoblaste et finit bientôt par délimiter de toutes parts la cavité blastodermique dont il n'est que la paroi immédiate.

Van Beneden, on verra bientôt pourquoi, appelle blastophore la couche cellulaire externe de l'embryon didermique; il donne le nom de couche lécithophorale au feuillet interne, qui constitue, d'autre part, avec le liquide contenu dans la cavité qu'il circonscrit, le lécithophore.

C'est à partir de ce moment que les vues personnelles de Van Beneden s'affirment et qu'apparaît dans sa pleine originalité la signification qu'il attribue aux faits observés.

Pour lui, les deux couches de l'embryon didermique des Mammifères ne tirent pas leur origine de la gastrulation mais résultent de processus antérieurs à cette dernière; elles ne sont donc pas les homologues de l'ectoblaste et de l'endoblaste gastruléens de l'Amphioxus et des Vertébrés inférieurs. La gastrulation ne se fera que plus tard et le blastophore y contribuera seul.

En effet la couche lécithophorale ne participe pas, ou à peine, à la formation de l'hypoblaste du tube digestif

de l'embryon ; elle représente, chez les Mammifères, la couche cellulaire qui revêt la masse nutritive de l'œuf des Sauropsidiens et des Ichtyopsidiens et qu'on appelle aujourd'hui le syncytium vitellin. Chez les Mammifères, elle sera tout entière, ou presque, incorporée dans la vésicule ombilicale ; elle est donc essentiellement un feuillet extraembryonnaire.

Le feuillet externe de l'embryon didermique, le blastophore, contient en puissance bien plus que l'épiblaste ou revêtement externe de l'embryon tridermique. Il est en réalité, la couche *embryonnaire* par excellence, car de lui procédera la presque totalité de l'embryon.

Dans la moitié postérieure de son étendue règne, en effet, une bande allongée dont les propriétés sont différentes du reste. Van Beneden l'appelle plaque axiale. Celle-ci, qui est l'équivalent de la plaque primitive des Reptiles, entre bientôt en prolifération par sa face profonde, d'abord à ses extrémités, puis progressivement, dans toute son étendue. La plaque axiale en prolifération est ainsi devenue la ligne primitive des anciens auteurs.

De son extrémité antérieure part, on le savait depuis longtemps, un « prolongement céphalique » qui s'insinue comme une languette cellulaire entre la partie antérieure du blastophore, qui est de l'épiblaste vrai, et le lécithophore.

Van Beneden donne à ce prolongement céphalique de la ligne primitive le nom d'ébauche archentérique, qui est tout une interprétation. Cette ébauche se creuse en son axe d'un canal : canal archentérique ou de Lieberkühn, qui s'ouvre à l'extérieur à l'extrémité antérieure de la ligne primitive ou nœud de Hensen.

Jusqu'alors la couche lécithophorale est restée libre ; mais bientôt, dans le plan médian sagittal, la face inférieure de l'ébauche archentérique se confond avec elle en une masse commune. Puis cette masse, qui forme le plancher du canal de Lieberkühn, se rompt en son milieu ; les deux moitiés se déploient à droite et à gauche et le canal s'ouvre dans la cavité blastodermique (cavité du lécithophore ou lécithocèle) ; les éléments qui formaient sa voûte s'ordonnent en une plaque d'épithélium régulier qui est l'ébauche de la chorde dorsale ; ceux qui formaient ses parois latérales et son plancher, les derniers mêlés à quelques cellules lécithophorales, prolifèrent abondamment, s'étalent et, par des processus dans les détails desquels je ne puis entrer, donnent naissance au mésoblaste et à l'hypoblaste du tube digestif. Dès ce moment, dans cette région, le blastophore doit prendre le nom d'épiblaste, car l'embryon tridermique est constitué.

Pendant que tout cela se passe, l'ébauche archentérique s'est allongée, par accroissement propre d'abord, mais aussi et surtout parce qu'elle s'incorpore progressivement toute la partie antérieure de la plaque primitive. Voici comment : cette plaque, dans le milieu de sa face supérieure, se déprime en une gouttière (sillon primitif des auteurs) qui, au nœud de Hensen, se continue dans le canal de Lieberkühn. Les lèvres latérales de cette gouttière longitudinale correspondent au point de reflexion des bords de la plaque axiale dans le reste du feuillet externe, qu'en raison de sa destinée on peut déjà qualifier d'épiblaste. En avant, ces lèvres épiblastiques se rejoignent en un bord saillant qui surplombe

l'entrée du canal de Lieberkühn. Sous ce bord l'épiblaste se réfléchit dans la plaque chordale et, de même qu'on le voit se continuer en arrière dans l'épiblaste des lèvres du sillon primitif, on peut remarquer que cette plaque, au même niveau, se coupe en deux et que chaque moitié se prolonge, à droite et à gauche, dans les quelques cellules qui occupent le point de réflexion de l'épiblaste dans les bords latéraux de la plaque axiale.

La suite du développement est relativement simple: les lèvres du sillon primitif se rapprochent et se soudent d'avant en arrière à partir de l'orifice du canal de Lieberkühn et le font reculer au fur et à mesure que cette soudure progresse. Quand elle aura atteint son terme, cet orifice sera devenu le canal neurentérique. La soudure se fait de telle sorte que les épiblastes droit et gauche s'unissent en une plaque continue; les deux demi-plaques chordales font de même, et le fond du sillon primitif persiste sous forme de plancher des parties néoformées du canal archentérique. Celles-ci subiront la même évolution que dans la région du prolongement céphalique primitivement formé.

Tels sont les faits importants; les hommes du métier les comprendront aisément, même sans l'aide de figures. Voyons maintenant l'interprétation qu'Édouard Van Beneden en donne; je m'efforcerai de la synthétiser dans la mesure du possible pour que sa signification se dégage clairement.

Le blastophore est composé de deux parties: la plaque axiale, bande étroite sagittale siégeant dans sa moitié postérieure (caudale) et l'épiblaste proprement dit. Quelques cellules intermédiaires établissent, aux bords

latéraux et aux extrémités de la plaque axiale, sa continuité avec l'épiblaste. La plaque axiale se déprime en gouttière et son extrémité antérieure s'invagine d'arrière en avant entre l'épiblaste et le lécitophore. C'est là l'équivalent morphologique de l'invagination archentérique ou gastruléenne des Vertébrés inférieurs et de l'Amphioxus. La cavité qui la parcourt, canal de Lieberkühn, s'ouvre aussi à l'extérieur par un véritable blastopore, mais un blastopore fortement allongé en une fente étroite (sillon primitif des auteurs) dont le fond est formé par la plaque axiale, les lèvres par l'épiblaste et entre les deux par des cellules de transition qui les mettent en continuité.

Or, l'évolution ultérieure de ce blastopore, que j'ai retracée plus haut, démontre que ces cellules de transition sont destinées à former les moitiés droite et gauche de la corde dorsale, dans toute la partie du corps située en arrière de l'ébauche archentérique : que par conséquent les parties épiblastiques des lèvres blastoporales donneront les moitiés droite et gauche de la plaque neurale ; enfin, que du fond ou plaque axiale proprement dite, procéderont à droite et à gauche les ébauches mésoblastiques et entre elles l'hypoblaste du tube digestif.

Si le lecteur se rappelle la définition de la Cérianthula, il aura reconnu, dans ce qui précède, les caractères les plus essentiels de ce stade et que les bords du long sillon primitif du jeune embryon de Mammifère sont morphologiquement comparables à l'orifice buccal d'une larve de Cériante étiré en une fente étroite. Chez les plus supérieurs comme chez les plus inférieurs des Chordés, une même forme larvaire est à la base de leur

organisation; les lois fondamentales de leur développement sont donc identiques.

Cette démonstration faite, le but que se proposait Édouard Van Beneden en entreprenant ses longues et pénibles recherches morphologiques était atteint et une nouvelle et grande conception générale était acquise à la Science.

La gastrulation chez les Mammifères n'est pas comprise par tout le monde comme elle l'est par Van Beneden; le désaccord n'est pas seulement dans l'interprétation; il a sa base dans les faits eux-mêmes.

Pour ses contradicteurs (O. Hertwig, Hubrecht, Keibel, entre autres), la ligne primitive et son prolongement céphalique sont les ébauches exclusives de la corde et du mésoblaste, tandis que l'hypoblaste provient de la couche lécithophorale. On a vu que pour Van Beneden il n'en est rien et sa théorie ne peut être maintenue que si, sur ce point, il a raison. Carl Rabl l'affirme; chez les Reptiles, j'ai vu moi-même que l'ébauche archentérique prend une large part à la constitution de l'hypoblaste et j'ai confirmé par là les observations de Van Beneden. Celles-ci sont donc, à ce point de vue, plus exactes que celles de ses contradicteurs. S'ensuit-il que toutes les conclusions qu'il en dégage soient définitives? Il serait prématuré de l'affirmer; l'avenir en décidera.

* * *

L'œuvre presque tout entière d'Édouard Van Beneden tient dans les travaux qui viennent d'être analysés. Comme je le disais au début de cette notice, il ne s'intéressait vraiment qu'aux questions ayant une portée

générale. Les trouvailles fortuites, les notices occasionnelles sont rares dans la liste de ses publications.

Je signalerai des rapports sur un voyage d'études au Brésil, une note sur quelques phases du développement des *Tæniæ*, des recherches qui datent de sa jeunesse sur les Grégarines, qui ont un réel intérêt, et il y en a quelques autres encore.

D'autre part, M. Marc de Sélvs Longchamps a publié en 1913 dans les *Résultats du voyage de S. Y. Belgica*, l'étude des Tuniciers recueillis par l'expédition antarctique belge, dont les matériaux avaient été confiés à Van Beneden : étude très soignée et détaillée dont le texte est accompagné d'une abondante illustration.

Van Beneden n'avait pas achevé ce travail avant sa mort. M. de Sélvs Longchamps, qui fut un des élèves préférés du maître, a recueilli et mis au point les notes manuscrites qu'il avait laissées, les a complétées et a pu ainsi faire paraître un travail dont l'intérêt, pour être d'ordre spécial, n'en est pas moins très réel.

Je ne puis terminer cette notice sans rappeler deux publications qui datent de loin, puisque la première est de 1876, la seconde de 1882, mais qui firent grand bruit dans la Science et dont le succès fut considérable.

Il s'agit des recherches sur les Dicyémides. Le titre même de la première communication est caractéristique : « Recherches sur les Dicyémides, survivants actuels d'un embranchement des Mésozoaires ». La mentalité de Van Beneden, son esprit généralisateur, sont tout entiers dans ce titre.

En 1876, la théorie des feuillets venait d'être étendue aux Invertébrés; Haeckel et Ray Lankester avaient publié

Notice sur Édouard Van Beneden.

leurs mémorables études, qui fondaient la morphologie sur des bases nouvelles. Aussi la découverte d'un groupe intermédiaire entre les Protozoaires et les Métazoaires devait-elle prendre une importance fondamentale. Van Beneden crut l'avoir faite dans les Dicyémides, organismes parasites du rein des Céphalopodes, et créa pour eux le nom significatif de Mésozoaires. Il fit de leur structure une étude remarquable; il reconnut bon nombre des phases de leur développement, vit qu'ils procèdent d'une gastrula épibolique dont l'hypoblaste n'est formé que d'une seule longue cellule centrale.

L'idée était extrêmement séduisante; elle entraînait admirablement dans le cadre des conceptions générales qui prenaient corps à cette époque. Aussi fut-elle généralement bien accueillie et suscita-t-elle un grand nombre de recherches et de discussions. Dans ce domaine encore, Van Beneden a été un grand stimulateur et un grand remueur d'idées.

Aujourd'hui les Dicyémides restent l'objet de l'attention des chercheurs; M. Aug. Lameere leur a consacré récemment de minutieux travaux; mais on tend plutôt à les considérer comme des animaux dégradés par le parasitisme et ils n'ont probablement pas la valeur phylogénétique que leur attribuait Van Beneden. Néanmoins, les Mésozoaires ne sont pas tombés dans l'oubli; ils ont conservé plus qu'un intérêt historique; des zoologistes y sont restés fidèles et ils continuent à faire honneur à celui qui leur a donné leur nom.

* * *

Édouard Van Beneden ne fut pas seulement un grand

savant dont le cerveau lucide projeta dans tous les domaines qu'il explora une lumière toujours vive, parfois éclatante; il fut aussi un maître, un chef d'école dans la belle acception du terme.

Nombreux, je l'ai déjà dit, furent les élèves qui travaillèrent dans son laboratoire et reçurent de lui leur formation scientifique. Il avait, pour jouer ce rôle, toutes les qualités nécessaires. Esprit puissant et synthétique, il savait apprécier la portée des faits, et pour cette raison même, il les voulait précis, complets, analysés sous tous leurs aspects; alors seulement la pensée logique pouvait s'en emparer et dégager, sans être limitée que par eux, toutes les conclusions dont ils étaient susceptibles. Sous une semblable direction on apprenait à travailler, à chercher, mais aussi à penser et s'il n'était pas donné à tous de s'élever à la hauteur de Van Beneden, tous avaient néanmoins le même scrupule de l'observation exacte, de la rigueur dans la méthode; tous avaient aussi le même respect de la Science et la même foi dans sa puissance.

Aussi a-t-il créé dans son laboratoire, à Liège, un milieu extrêmement vivant, où beaucoup de jeunes hommes reçurent le baptême de la Science et qui fut pour certains d'entre eux l'origine d'une brillante carrière scientifique.

C'est là que se sont formés et qu'ont fait leurs débuts : Julien Fraipont, qui devint professeur de paléontologie à l'Université de Liège et qui, zoologiste d'abord, attacha son nom à la découverte et à la description de l'Homme de Spy; P. Francotte, qui fut professeur à l'Université de Bruxelles et dont les travaux sur l'appareil pinéal et sur la maturation et la fécondation chez les Planaires sont

connus de tous; Charles Julin, qui très tôt succéda à Édouard Van Beneden dans la chaire d'anatomie comparée, qui fut plusieurs fois son collaborateur, fit avec lui la « Morphologie des Tuniciers » et dont l'activité scientifique n'a pas cessé de s'exercer sur ce groupe si remarquable. Puis ce furent encore A. Foettinger, un disciple de la première heure; Paul Cerfontaine, technicien habile et observateur sagace, dont le dernier travail sur le développement de l'*Amphioxus* exprime toutes les qualités; Marc de Sélys Longchamps, dirigé aussi par Van Beneden dans l'étude des Tuniciers et qui y est revenu après avoir élaboré une belle monographie des Phoronis; D. Damas, encore un ascidiologue inspiré par l'école de Liège; Hans de Winiwarter, à qui l'on doit de beaux travaux sur l'appariement des chromosomes dans la réduction karyogamique et dont la longue série de recherches sur le développement des organes génitaux des Mammifères forme un ensemble imposant. Et Auguste Lameere, sans être aussi complètement qu'eux un disciple d'Édouard Van Beneden, subit largement son influence et reçut de lui de précieux enseignements.

Tous ceux-là sont restés zoologistes ou embryologistes, mais il y en eut aussi dont la carrière fut par la suite dirigée dans d'autres voies, qui reçurent l'empreinte de Van Beneden et publièrent, sous son inspiration, leurs premiers travaux. Tout d'abord Pierre Nolf, qui avant de devenir le physiologiste éminent que nous connaissons, se vit confier l'étude de la placentation chez le Murin et la traita de façon remarquable. Plus tard, il jouit plus que tout autre de la confiance et de l'amitié de son ancien maître; il le veilla jusqu'à sa mort, sur son lit de souff-

frances; c'est lui qui recueillit ses dernières paroles et fut chargé d'exécuter ses dernières volontés scientifiques. Puis G. Sainmont, aujourd'hui médecin, mais qui fut le collaborateur de H. de Winiwarter dans certains travaux et fit lui-même une analyse très fouillée de l'organogénèse du testicule des Mammifères; H. Keiffer, actuellement gynécologue distingué, à qui l'on doit un travail sur le développement des dents et du bec corné de l'Alyte et qui apprit ainsi à pratiquer en homme de Science la branche de la Médecine à laquelle ils s'est consacré. Et encore Victor Herla, dont les recherches sur les variations de la mitose chez l'*Ascaris* sont encore bien souvent citées; Paul François, E. Denis, Halkin, Honoré, tous médecins de talent auxquels Van Beneden confia des projets de travaux et qui surent les mener à bien, enfin Chandelon, le toxicologue, et O. Terfve, dont la thèse de doctorat en sciences mérita d'être publiée. J'en oublie sans doute, mais je ne puis clore cette liste sans dire que ce n'est jamais sans émotion que je me souviens de l'année que j'ai passée dans le laboratoire de Van Beneden, comme des conseils et des encouragements que j'ai reçus de lui plus tard, surtout à certains moments critiques de ma vie.

Il n'y eut pas que des Belges dans son laboratoire; souvent il vint des élèves de l'étranger, envoyés par leurs propres maîtres pour travailler sous sa direction. Je ne puis les citer tous, mais parmi eux se trouvent le Français Ch. Maurice, ascidiologue distingué; W.-M. Wheeler, qui devint un des premiers zoologistes des États-Unis d'Amérique, et K.-E. Schreiner, professeur à Christiania, qui inaugura dans le laboratoire de Liège

la belle série de ses recherches sur le mécanisme de la réduction chromatique dans la spermatogénèse.

Une grande partie de l'œuvre d'Édouard Van Beneden et de ses élèves fut publiée dans le recueil qu'il fonda en 1880 avec Charles Van Bambeke sous le titre d'*Archives de Biologie*. Il prit place d'emblée parmi les plus importants consacrés aux Sciences de la vie et sa dispersion dans le monde entier fut assurée dès sa fondation. L'autorité et le prestige de ses fondateurs continuent à le couvrir et il a conservé le rang où ils l'avaient placé.

* * *

On voit combien le génie d'Édouard Van Beneden a rayonné dans le pays et dans le monde. Il est une de nos gloires les plus pures. Sa statue, due au ciseau de P. Braecke, se dresse aujourd'hui au seuil de l'Institut Zoologique de Liège, érigée par ses élèves et ses admirateurs. Elle exprime bien la figure grave et la noblesse d'allures de celui qui rendit cet Institut célèbre dans tout l'Univers et à qui la Belgique doit le rang qu'elle occupe dans le grand domaine de l'origine et des causes de la forme des êtres vivants.

Sa vie tout entière fut consacrée à la Science et à ses élèves, et ce fut là le seul idéal qu'il poursuivit jamais. Malgré qu'il fût illustre, le grand public ne le connaissait guère et les hommes au pouvoir l'ignorèrent. Mais il reçut de ses collègues tous les honneurs qui peuvent échoir à un homme de Science. Chargé de cours à l'Université de Liège dès 1870, il était professeur ordinaire en 1874. Trois fois il obtint le prix quinquennal des

Sciences naturelles (en 1877, en 1887 et en 1891). En 1882 l'Institut de France lui décerna le prix Serres. Il était membre de l'Académie royale depuis 1872 et il la présida en 1902, après avoir été deux fois directeur de la Classe des Sciences. Il était docteur honoris causa des Universités d'Iéna, de Leipzig, d'Oxford, de Cambridge, d'Édimbourg et de Bruxelles, membre correspondant de l'Institut de France, de l'Académie des Sciences de Berlin, de l'Académie des Sciences de Vienne, de l'Académie des Sciences de St-Petersbourg; associé étranger de l'Académie des Lincei à Rome; membre des Académies de Munich, Lisbonne, Bologne, Philadelphie, Copenhague, de l'Institut national de Genève, de l'Académie Léop. Car. des Curieux de la Nature à Halle, etc. Il était encore membre d'honneur de la Société de Biologie de Paris, de la Société impériale des Naturalistes de Moscou, de l'Institut Senkenberg à Francfort; et cette liste n'est pas complète.

A. BRACHET.

LISTE DES TRAVAUX SCIENTIFIQUES

PUBLIÉS PAR

ÉD. VAN BENEDEN.

TRAVAUX PUBLIÉS PAR L'ACADÉMIE ROYALE DES SCIENCES
DE BELGIQUE.

Mémoires.

1. Mémoire sur la formation du blastoderme chez les Crustacés. En collaboration avec Ém. Bessels. (*Mém. des Sav étr.*, t. XXXIV, 1869.)
2. Recherches sur la composition et la signification de l'œuf. (*Ibid.*, 1869.)
3. Mémoire sur une nouvelle espèce de Dauphin de la baie de Rio de Janeiro. (*Mém. de l'Acad.*, t. XLI, 1873.)

Bulletins (2^e série).

4. Le genre Dactylocotyle, son organisation et quelques remarques sur l'œuf des Trématodes. (T. XXV, 1868.)
5. Recherches sur l'embryologie des Crustacés: I. Développement de l'*Asellus aquaticus*. (T. XXVIII, 1868.) II. Développement des Mysis. (T. XXVIII,

- 1869.) III. Développement de l'œuf et de l'embryon des Sacculines. (T. XXIX, 1870.) IV. Développement des genres *Anchorella*, *Lerneopoda*, *Brachiella* et *Hessia*. (T. XXIX, 1870.)
6. Une nouvelle espèce de Grégarine désignée sous le nom de *Gregarina gigantea*. (T. XXVIII, 1869.)
 7. Étude zoologique et anatomique du genre *Macrostomum* et description de deux espèces nouvelles. (T. XXX, 1870.)
 8. Recherches sur l'évolution des Grégarines. (T. XXX, 1870.)
 9. Recherches sur la structure des Grégarines. (T. XXXIII, 1872.)
 10. Rapport sommaire sur les résultats d'un voyage au Brésil et à la Plata. (T. XXXV, 1873.)
 11. De l'origine distincte du testicule et de l'ovaire. Caractère sexuel des deux feuillets primordiaux de l'embryon. Hermaphrodisme morphologique de toute individualité animale. Essai d'une théorie de la fécondation. (T. XXXVII, 1874.)
 12. La maturation de l'œuf, la fécondation et les premières phases du développement embryonnaire des Mammifères, d'après des recherches faites chez le Lapin. (T. XL, 1875.)
 13. Contribution à l'histoire de la vésicule germinative et du premier noyau embryonnaire. (T. XLI, 1876.)
 14. Recherches sur les Dicyémides, survivants actuels d'un embranchement des Mésozoaires. (T. XLI, 1876.)

15. Contribution à l'histoire du développement embryonnaire des Téléostéens. (T. XLIV, 1877.)
16. Sur l'existence d'un double appareil et de deux liquides sanguins chez les Arthropodes inférieurs. (T. XLIX, 1880.)
17. Recherches sur la structure de l'ovaire, l'ovulation et les premières phases du développement chez les Chéiroptères, en collaboration avec Ch. Julin. (T. XLIX, 1880.)
18. Relation d'un cas de tuberculose cestodique aiguë et sur les œufs du *Tænia mediocanellata*. (T. XLIX, 1880.)
19. Sur un Cténide originaire du Brésil trouvé à Liège. (T. XLIX, 1880.)

Bulletins (3^e série).

20. Addition à la faune ichthyologique des côtes de Belgique. (T. V, 1883.)
21. Compte rendu sommaire des recherches entreprises à la station biologique d'Ostende, pendant les mois d'été 1883. (T. VI, 1883.)
22. La biologie et l'histoire naturelle. Discours. (T. VI, 1883.)
23. La spermatogénèse chez l'Ascaride mégalocephale; en collaboration avec Ch. Julin. (T. VII, 1884.)
24. La segmentation chez les Ascidiens dans ses rapports avec l'organisation de la larve; en collaboration avec Ch. Julin. (T. VII, 1884.)

25. Le système nerveux central des Ascidies adultes et ses rapports avec celui des larves urodèles; en collaboration avec Ch. Julin. (T. VIII, 1884.)
26. Les orifices branchiaux externes des Ascidiens et la formation du cloaque chez la *Phallusia scabroides*, n. sp.; en collaboration avec Ch. Julin. (T. VIII, 1884.)
27. Sur la présence à Liège du *Niphargus puteanus* Sch. (T. VIII, 1884.)
28. Sur quelques animaux nouveaux pour la faune littorale belge formant une faune locale toute particulière au voisinage du banc de Thornton. (T. VIII, 1884.)
29. Sur la présence en Belgique du *Botriocephalus latus* Bremser. (T. XII, 1886.)
30. Sur l'évolution de la ligne primitive, la formation de la notocorde et du canal chordal chez les Mam-mifères. (Lapin et Murin). (T. XII, 1886.)
31. Les genres *Ecteinascidia* Herd., *Rhopalea* Phil., et *Sluiteria* (nov. gen.). Note pour servir à la classification des Tuniciers. (T. XIV, 1887.)
32. Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitotique chez l'*Ascaride* mégalo-céphale. Communication préliminaire, en collaboration avec Ad. Neyt. (T. XIV, 1887.)
33. De la fixation du blastocyste à la muqueuse utérine chez le Murin (*Vespertilio murinus*). (T. XV, 1888.)
34. De la formation et de la constitution du placenta chez le Murin. (T. XV, 1888.)

Notice sur Édouard Van Beneden.

- 35 Sur la notion de la sexualité. (T. XVII, 1889.)
- 35^{bis}. Deux Cestodes nouveaux de *Lamna cornubica*.
(T. XVII, 1889.)
- 36. Une larve voisine de la larve de Semper. (T. XX, 1890.)
- 37. Recherches sur le développement des *Arachnactis*.
Contribution à la morphologie des Cérianthides.
(T. XXI, 1891.)
- 38. Le *Phreoryctes Menkeanus* dans les provinces de
Liège et de Limbourg. (T. XXIX, 1895.)
- 39. Un court-vite : *Cursorius Isabellinus* Meyer, tué en
Belgique. (T. XXIX, 1895.)
- 40. La reproduction des animaux et la continuité de la
vie. (Discours présidentiel, 1902.)

Archives de biologie.

- 41. Recherches sur l'embryologie des Mammifères : la
formation des feuilletés chez le Lapin. (T. I, 1880.)
- 42. Contribution à la connaissance de l'ovaire des Mam-
mifères. (T. I, 1880.)
- 43 Observations sur la maturation, la fécondation et la
segmentation de l'œuf chez les Chéiroptères; en
collaboration avec Ch. Julin. (T. I, 1880.)
- 44. Recherches sur le développement embryonnaire de
quelques Ténias. (T. II, 1881.)
- 45 Contribution à l'histoire des Dicyémides. (T. III, 1882.)
- 46. Recherches sur l'oreille moyenne des Crocodiliens
et ses communications multiples avec le pharynx.
(T. III, 1882.)

47. L'appareil sexuel de l'Ascaride mégalocephale. (T. IV, 1883.)
48. Recherches sur la maturation de l'œuf, la fécondation et la division cellulaire. (T. IV, 1884.)
49. La segmentation chez les Ascidiens et ses rapports avec l'organisation de la larve; en collaboration avec Ch. Julin. (T. V, 1884.)
50. Recherches sur la formation des annexes fœtales chez les Mammifères. (Lapin et Chéiroptères); en collaboration avec Ch. Julin. (T. V, 1884.)
51. Recherches sur le développement postembryonnaire d'une Phallusie (*Phallusia scabroides*), en collaboration avec Ch. Julin. (T. V, 1884.)
52. Recherches sur la morphologie des Tuniciers; en collaboration avec Ch. Julin. (T. VI, 1887.)
53. M. Guignard et la division longitudinale des anses chromatiques. (T. IX, 1889.)
54. La réplique de M. Guignard à ma note relative au dédoublement des anses chromatiques. (T. X, 1890.)
55. Une larve voisine de la larve de Semper. (T. X, 1890.)
56. Recherches sur le développement des Arachnaciis. Contribution à la morphologie des Cérianthides. (T. XI, 1891.)
57. Recherches sur l'embryologie des Mammifères :
I. De la segmentation, de la formation de la cavité blastodermique et de l'embryon didermique chez le Murin. (*Ouvrage posthume*, t. XXVI, 1911.)

Notre sur Édouard Van Beneden.

58. Recherches sur l'embryologie des Mammifères :
II. De la ligne primitive, du prolongement céphalique, de la notochorde et du mésoblaste chez le Lapin et le Murin. (*Ouvrage posthume*, t. XXVII, 1912.)

Travaux publiés dans des périodiques divers.

59. On a new species of Gregarina to be called Gregarina gigantea. (*Quart. Journ. of microsc. Sc.*, t. X, 1870.)
60. On the embryonic form of Nematobothrium filarina. (*Ibid.*, t. X, 1870.)
61. Diverses communications sur le développement de l'œuf des Sacculines. (*Comptes rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, t. LXIX et LXX, 1869 et 1870.)
62. Researches on the development of the Gregarinae. (*Quart. Journ. of microsc. Sc.*, t. XI, 1871.)
63. Recherches sur le développement des Limulides. (*Bull. Soc. ent. de Belgique*, t. XV, 1871-1872 et *Tageblatt der 46. Versammlung deutscher Naturforscher in Wiesbaden*, 1873.)
64. Remarks on the structure of the Gregarinae. (*Quart. Journ. of microsc. Sc.*, t. XII, 1872.)
65. Contributions to the history of the germinal vesicle and of the first embryonic nucleus. (*Ibid.*)
66. Contribution to the embryonic history of the Teleosteans. (*Ibid.*)
67. De l'existence d'un appareil vasculaire à sang rouge chez quelques Crustacés. (*Zoolog. Anz.* Bd. 3, 1880.)

- 68. Recherches sur l'organisation et le développement des Ascidies simples et sociales. (*Comptes rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, t. XCII, 1881.)
 - 69. Existe-t-il un cœlome chez les Ascidiens. (*Zoolog. Anz.* Bd. 4, 1881.)
 - 70. Sur l'appareil urinaire et les espaces sanguinolymphatiques des Platodes. (*Ibid.* Bd. 4, 1881.)
 - 71. Sur le canal notochordal et la gastrulation des Mammifères (*Tageblatt der 59. Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte zu Berlin*, 1886.)
 - 72. Untersuchungen über die Blätterbildung, den Chordakanal und die Gastrulation bei den Säugetieren. (*Anat. Anz.*, Bd. 3, 1888.)
 - 73. Die Anthozoen der Plankton-Expedition. (*Kiel und Leipzig*, 1897.)
 - 74. Sur la présence chez l'homme d'un canal archentérique. (*Anat. Anz.* Bd. 15, 1899.)
 - 75. Recherches sur les premières phases du développement du Murin. (*Ibid.* Bd. 16, 1899.)
 - 76. Sur les corps jaunes du Rhinolophe et la présence constante d'un ovaire unique chez le Grand Fer-à-Cheval. (*C. R. Assoc. des Anatomistes.* Lyon, 1901.)
 - 77. Tuniciers. *Résultats du Voyage du S. Y. Belgica.* (*Ouvrage posthume*, publié par M. de Sélys Longchamps, 1913.)
-