





# Théorie coloniale des organismes multicellulaires

PAR

**G. GILSON**

PROFESSEUR A L'UNIVERSITÉ DE LOUVAIN  
DIRECTEUR DU MUSÉE ROYAL D'HISTOIRE NATURELLE DE BELGIQUE

*(Extrait du volume jubilaire V. GRÉGOIRE, « La Cellule », vol. XXXVI)*

*(Mémoire déposé le 15 octobre 1924)*

# THÉORIE COLONIALE DES ORGANISMES MULTICELLULAIRES

---

Parmi les êtres vivants qui composent la Nature, il en est qui sont formés d'une seule cellule et d'autres qui en comprennent plusieurs. On peut appeler *Monocytes* les premiers et *Polycytes* les seconds.

Mais, — chose remarquable et fondement de la théorie qui nous occupe, — tous les Polycytes passent au début de leur existence par un stade monocyte. *Omne vivum ex ovo*, — c'est l'axiome de HALLER, et puisque l'œuf est une cellule, on peut le moderniser en disant: *Omne vivum e cellula*.

Seulement, chez les Monocytes les cellules issues d'une cellule-œuf se séparent ou, si elles restent contiguës, c'est sans s'unir intimement, et, unie ou isolée, *chacune constitue un individu de l'espèce* (1).

Chez les Polycytes, au contraire, *certaines* cellules consanguines demeurent toujours unies et intimement associées, et du fait de leur association il résulte que chaque cellule *ne constitue plus à elle seule un individu de l'espèce*: l'individu polycyte, c'est la *colonie*, c'est l'*ensemble* des cellules consanguines issues d'un même œuf, qui ont contracté cette union, — bien que chacune de celles-ci conserve une certaine individualité atténuée.

L'individualité monocyte est un élément cytologique simple.

L'individu polycyte est le résultat d'une union étroite et toute particu-

(1) Sans vouloir entamer ici une discussion sur la signification du terme, disons que dans ces pages *individu* signifie un corps formant un tout par rapport à l'espèce et dont la section ne produit que des *fragments*; cependant ceux-ci peuvent parfois spontanément redevenir équivalents au tout original; l'individu biologique est donc une masse de matière vivante indivise, mais non absolument indivisible — Des conceptions différentes de l'individu vivant sont répandues dans les auteurs. Voir, parmi les récents, les remarquables études et les laborieux classements de CHARLES JANET: *Considérations sur l'être vivant*, Beauvais, 1920-23 — J. FRIEDEL: *Personnalité biologique de l'homme*; Bibliothèque de Philosophie scientifique, 1921. — C. A. KOFOID: *The life cycle of the Protozoa*. Science, 1923. — J. JOHNSTONE: *The mechanism of life*. London, 1921. Etc.

Les individus d'une espèce sont loin d'être identiques : il peut en exister plusieurs catégories dont le développement consécutif forme *un cycle*. Au surplus, il n'a jamais existé deux individus vivants exactement semblables.

lière établie entre certains de ces éléments simples, issus d'une même cellule, et son individualité est une résultante.

Considérons un instant non l'activité vitale complète de la cellule en général, mais seulement certains traits de cette activité qui ont des rapports avec l'interprétation coloniale de l'organisme polycyte.

Rappelons que la cellule vivante se procure, pour les besoins généraux de son mécanisme, des corps chargés d'énergie potentielle, soit en élaborant elle-même, c'est-à-dire en captant la radiation solaire, soit en puisant ces corps tout faits dans l'organisme d'autres êtres qui les ont élaborés.

En possession de ces substances actives, elle les manipule de mille façons, les décompose, en recombine les chainons et s'en sert pour édifier les éléments complexes de ses constituants nucléaires et cytoplasmiques, ainsi que des accumulations de réserve. Elle sait aussi les oxyder et enfin en dégager, pour ses besoins, l'énergie latente. D'autre part nous voyons encore qu'elle excrète, ou bien accumule en dépôts inertes, des corps plus simples, ayant cédé une grande partie de leur énergie potentielle utilisable dans les conditions de l'espèce.

La dégradation d'énergie résultant du passage des corps actifs aux composés inertes fournit un travail qui se manifeste par de la chaleur sensible, par des mouvements et par tous les phénomènes dits vitaux.

Laissons de côté le problème ardu de l'élaboration et du mécanisme qui provoque et dirige l'édification et les transformations des corps endothermiques et n'envisageons que l'usage qui est fait par la cellule de l'ensemble des éléments du métabolisme.

Si les recettes alimentaires l'emportent sur les dépenses cinétiques, l'organisme s'accroît et accumule. Pendant une première période de sa vie la cellule peut, en effet, gagner en masse et en volume : c'est la phase juvénile de sa carrière, l'*hébéose*, pendant laquelle l'être est un *hèbe* (1).

Mais cette période de gain n'est que temporaire : l'élaboration ou l'absorption des corps chargés d'énergie se ralentit, la désassimilation, excrétive ou accumulative, finit par égaler la puissance d'assimilation, la croissance s'arrête. Puis toute l'activité vitale décroît encore : c'est la sénescence qui commence et qui va s'accentuant jusqu'à ce que se produise l'arrêt complet des actions physiques et chimiques caractéristiques, jusqu'à la mort, qui laisse l'être à l'état de cadavre exposé sans défense à toutes les actions extérieures et condamné à la dissolution, au retour à l'état de matière minérale.

(1) Terme proposé par JANET; il est utile.  
De ηβη — Hébé, la jeunesse.

Aboutissement fatal, aussi mystérieux que le problème de la vie lui-même! Car, si on compare la cellule vivante à une machine à vapeur qui elle aussi transforme de l'énergie latente en énergie cinétique, on s'étonne de voir la cellule vieillir et mourir. Sans doute la machine à vapeur vieillit, mais c'est par usure, oxydation, corrosion ou altération interne de ses organes, et il suffit de réparer ses pertes de substance, de remplacer les parties usées pour qu'elle dure indéfiniment.

La machine cellulaire, qui fait passer dans l'intimité de sa substance un torrent de molécules de remplacement et qui renouvelle continuellement celle de ses organes, semblerait devoir s'éterniser sans l'intervention d'un mécanicien réparateur.

Mais, c'est le contraire qui se produit : bien qu'utilisant comme la machine à vapeur des corps chargés d'énergie pour son fonctionnement et en outre, pour le renouvellement de la substance de ses organes, elle est condamnée au ralentissement progressif, à l'arrêt et à la dissolution.

La cellule sait donc disposer de corps chargés d'énergie potentielle, les utiliser pour l'entretien de ses organes et en employer la dégradation pour la production des manifestations dites vitales; mais elle ne peut le faire indéfiniment. Les penseurs modernes diraient qu'en elle la propriété la plus caractéristique de la matière vivante, le pouvoir de retarder l'accroissement de l'entropie, est limitée. Il semble qu'elle a reçu au début de son existence un certain quantum d'une énergie spéciale qui lui permet de déclencher pour ses besoins un certain quantum d'énergie potentielle issue de la radiation solaire et accumulée dans les corps qu'elle élabore ou absorbe. Mais, ce pouvoir baisse à mesure qu'il est exercé, puis il s'éteint : la cellule vieillit et meurt, même avant la consommation totale des réserves qu'elle peut avoir accumulées.

Quelle est cette force de décharge et d'où vient-elle? Est-ce de l'énergie intra atomique? Est-ce autre chose? On l'ignore et la connaissance physico-chimique de la vie s'arrête ici, à l'heure présente.

Est-il nécessaire de faire remarquer que cette esquisse du tableau de la vie cellulaire est non seulement cursive et imparfaite, mais encore très incomplète. Tâchons de la compléter dans une certaine mesure.

Sans doute, la carrière d'un être *unicellulaire* peut s'inscrire entre un point initial, la naissance de l'œuf, apparition de son individualité, et un

point terminal, la mort, extinction de cette individualité. Dans l'intervalle de ces deux points extrêmes on peut distinguer au moins trois périodes assez nettes :

L'hébéose — la jeunesse — croissance et achèvement ;

L'acméose — âge adulte, stabilité relative ;

La paracméose — période de déclin.

Mais chacun sait qu'il peut survenir, ordinairement pendant l'acméose, des phénomènes d'un caractère tout à fait particulier et d'un ordre absolument inexistant dans le monde minéral, que nous avons jusqu'ici passés sous silence. Ils ont pour siège principal le noyau et sont d'une étonnante complication. Ce sont les phénomènes préparatoires de la cinèse. Puis les divers actes de ce grand événement s'accomplissent : le noyau, puis le cytoplasme se divisent en deux parties séparables et ces deux parties sont deux nouvelles cellules dont la substance paraît nantie du même quantum de force de décharge que celui de l'individu parent au début de sa vie et capable du même emploi des corps chargés d'énergie latente ; c'est la *réjuvénescence* de la substance vivante consécutive à la cinèse. Mais ce n'est pas la réjuvénescence d'un individu ; l'individu peut donner naissance à deux individus réjuvénescents, mais lui-même il ne rajeunit point. Par le fait de sa division, qui n'est peut-être pas un phénomène de réjuvénescence, mais une manifestation de fin de carrière, *l'individu parent est supprimé* et remplacé par deux individualités nouvelles, autonomes et aussi distinctes de lui qu'elles le sont l'une de l'autre. Les molécules, qui au dernier moment, constituaient sa substance, sont réparties entre les deux nouveaux êtres qui se substituent à lui, et bientôt elles passeront à l'état de corps inertes, de matériaux usés, épuisés, excrétés ou accumulés, ou bien elles s'émettent, par les cinèses successives, dans les organismes d'innombrables générations ultérieures. Par la division une individualité s'est éteinte, elle n'est plus qu'un souvenir ; l'individu est mort. Mais l'espèce s'est enrichie d'une unité et il y a maintenant deux individus réjuvénescents là où il n'y en avait qu'un seul, menacé de sénescence et de mort.

Ce n'est pas tout : d'autres séries de phénomènes peuvent survenir chez certaines espèces et précéder la réjuvénescence de la matière vivante : deux individualités cellulaires appelées *gamètes* peuvent s'unir après avoir subi, ou tout en subissant des phénomènes de remaniement nucléaire du même ordre que ceux de la cinèse. Noyaux et cytoplasmes se combinent alors et de cette union naît un individu nouveau, unique, autonome, appelé *zygote*

et aussi distinct de chacun des gamètes que ceux-ci étaient distincts l'un de l'autre. Par cette union ou *gamie* deux individualités se sont éteintes, elles ne sont plus qu'un souvenir, deux individus sont morts. Il n'y a plus alors qu'un seul individu réjuvénescents là où il y en avait deux menacés de sénescence : l'espèce s'est appauvrie d'une unité.

Mais la gamie a des effets notables et apparemment plus importants pour l'espèce que la réjuvénescence cinétique simple : l'individu nouveau paraît plus réjuvénescents que le produit de la cinèse agame et sa juvénilité nouvelle se manifeste surtout par une recrudescence de l'activité cinétique des générations formant sa lignée, qui produira une augmentation plus rapide du nombre des individus.

La mort est donc une loi inéluctable : *toute individualité vivante est éphémère*, aussi bien dans le monde unicellulaire que dans le groupe des Polycytes qui nous occupera plus loin ; aussi est-ce par un usage imprécis des termes qu'on a pu dire que « les infusoires sont immortels » parce qu'ils se multiplient par division.

Car il y a trois manières de mourir et pour les distinguer nous avons proposé (1) et employé dans nos leçons, trois termes particuliers :

1. La *Schizothanasie* — c'est l'extinction par *division*, d'un seul individu auquel se substituent deux individus nouveaux réjuvénescents ;
2. La *Zygothanasie* — c'est l'extinction par *gamie* de deux individus appelés gamètes, auxquels se substitue un seul individu nouveau, réjuvénescents, appelé zygote ;

3. La *Nécrothanasie* — c'est l'extinction d'un individu par cessation du déclenchement vital de l'énergie potentielle accumulée. C'est la mort par arrêt des phénomènes vitaux, la mort qui laisse un cadavre, amas de substance dont l'énergie chimique ne peut plus être déclenchée que par les actions physiques et chimiques ordinaires du milieu, auxquelles le corps est désormais livré sans défense.

*Tout individu marche vers la nécrothanasie.* Cette mort, avec retour en bloc d'une certaine quantité de substance organisée au monde minéral, n'est évitée que si un autre mode d'extinction survient ; la schizothanasie ou la zygothanasie.

Si la division ou la gamie sont empêchées par une cause quelconque,

(1) G. GILSON : *Le Musée d'Histoire naturelle moderne*, p. 251, 1914.

l'individu est condamné à la nécrothanasis, et celle-ci peut toujours survenir par accident.

Remarquons que les termes qui servent à désigner les liens de parenté directe n'ont aucune signification chez les monocytes.

L'individu zygométabolique ne connaît ni père ni mère, car dès qu'il existe les gamètes dont il est la substance combinée, ne sont plus.

Les individus nés par schizogénèse ne connaissent pas leur générateur, dont ils se sont partagé la substance, mais qui n'est plus.

Aucun individu, quelle que soit son origine, ne connaît sa progéniture qui sera formée de sa substance, mais qui n'existe qu'à condition qu'il cesse d'exister.

Quant aux termes *frère* ou *sœur*, ils ne peuvent désigner que les moitiés d'un générateur commun qui n'est plus.

---

Mais nous n'avons considéré jusqu'ici que les *Monocytes*, êtres qui durant toute leur existence sont formés d'une seule cellule. Passons maintenant aux *Polycytes* dont l'organisme est constitué par plusieurs cellules groupées.

La vie de ces cellules présente les mêmes phénomènes généraux que celle des Monocytes, mais leur étroite association entraîne certaines modifications dans la succession cyclique des phénomènes de multiplication, de sénescence et de réjuvénescence.

Rappelons d'abord que les éléments constitutifs de ces groupes polycytes sont des cellules *consanguines* issues d'une même cellule initiale appelée œuf et comparable à un Monocyte.

Ces cellules, au lieu de se séparer pour vivre isolément, comme le font la plupart des Monocytes, demeurent étroitement unies et forment une *colonie*.

Mais les éléments de cette colonie ne sont pas seulement agrégés, ils sont unis *synergiquement*, c'est-à-dire que les forces émanant de chacun d'eux se combinent en résultantes dont le jeu coordonné constitue l'activité générale de l'organisme colonial.

La colonie vivante n'est donc pas une simple réunion passagère d'individus sans liens dynamiques, mais une association définitive de foyers d'énergie combinés, et cette combinaison des énergies individuelles composantes fait surgir une individualité nouvelle résultante, l'individualité coloniale.

L'agrégat d'individus monocytes devient lui-même un individu, d'ordre supérieur, polocyte.

Si l'on considère dans leur développement l'ensemble des colonies vivantes Monocytes simplement sociaux, formes transitionnelles, ou espèces nettement polycytes, on voit la division du travail et la spécialisation s'introduire d'abord faiblement, puis s'accentuer progressivement dans les rangs de leurs éléments constituants, qui se groupent de manière à former des appareils définis.

Or, on constate que plus la spécialisation des éléments s'accentue, plus s'atténue l'individualité de chacun. Chez les Polycytes nets, la cellule spécialisée est complètement domestiquée et n'est plus même capable de vivre isolément.

Il devient alors manifeste que les éléments captifs constituant ensemble, par leur étroite association, un individu polocyte, *ne sont plus dynamiquement équivalents* aux libres cellules des espèces monocytes. Il semble qu'une certaine fraction de l'énergie initiale de ces éléments a été, par le fait de l'union synergique, distraite de sa destination primordiale. On peut penser que la force de décharge dont peut disposer l'économie vitale d'une cellule au cours de son existence pour les besoins de sa vie *individuelle*, a subi une retenue qui a été appliquée à l'édification des mécanismes *coloniaux*. Car chacune des cellules constituant une colonie adulte, a dépensé, au début de son existence individuelle, une certaine quantité de cette énergie initiale, pour se différentier, c'est-à-dire pour l'accomplissement d'un certain travail interne tendant à la rendre apte, — par l'exaltation de certaines propriétés de la matière vivante entraînant l'atténuation de certaines autres, — à jouer un rôle défini dans les divers appareils du mécanisme colonial.

En outre, le jeu et l'entretien de ces appareils prélèvent encore pendant toute la durée de leur existence une taxe de travail sur leur production de force vive et chacun des éléments se trouve alors taxé par le jeu de dispositions dont le but est *colonial*, c'est-à-dire *extériorisé* et qui sont entravantes pour sa vie individuelle. Ainsi taxée et entravée, chaque cellule devient dépendante de l'ensemble et inapte à vivre isolément.

Ainsi donc le lien synergique inflige à chacun des individus unis une diminution d'indépendance et une réduction d'individualité. Atteinte par la taxe d'association la cellule coloniale est devenue captive; elle est réduite à l'état de simple rouage de la machine coloniale, et si elle s'en sépare, elle n'est plus qu'une épave. La cellule colonialisée est *dynamiquement inférieure* à celle qui vit en monocyte.

Mais, d'autre part, l'union synergique des cellules consanguines, en

établissant entre elles le lien de la solidarité coloniale, fait surgir l'*individualité coloniale*. Celle-ci est supérieure à l'individualité unicellulaire; elle est capable d'exercer, en un moment donné du temps, sur un point donné de l'espace, un effort mécanique énormément plus grand et plus précis que celui dont est capable une légion équivalente d'individus monocytes libres. Elle peut disposer de forces immenses, et c'est la coordination de ces forces qui a permis à certains êtres de dominer tout le reste de la Nature.

Ne négligeons pas de noter que les manifestations de l'individualité multicellulaire varient en intensité, en précision et en qualité non seulement comme peut varier l'activité vitale des individualités monocytes, mais encore suivant le degré d'intimité et les modalités de l'union synergique qui s'est établie entre les éléments constituants de la colonie. Un des indices de l'intimité de cette union synergique est le degré de divisibilité d'une colonie en parties capables de reconstituer chacune un nouvel individu. Là où toute partie amputée doit nécessairement périr, il semble qu'une limite supérieure d'interdépendance synergique est atteinte en même temps que l'individualité coloniale se manifeste avec le plus d'autonomie.

Enfin, notons aussi qu'une perturbation dans la synergie peut entraîner une libération anormale des éléments qu'elle atteint et en faire des épaves vouées à la destruction, mais capables, avant de périr, de nuire à la colonie par le déchaînement désordonné de leur pouvoir schizogénétique jusque-là réglémenté et dompté ou inhibé par le lien synergique, et, quelle qu'en soit la cause, il semble qu'une perturbation de ce genre accompagne ou occasionne le développement des tumeurs malignes, cancers, etc.

### Somatocytes et gonocytes.

Il nous reste à considérer les conditions de la reproduction des Polycytes, c'est-à-dire la formation de nouvelles individualités coloniales.

L'individualité coloniale dérive d'une seule cellule; mais d'où vient cette cellule initiale? Quel élément ou quels éléments d'une colonie précédente lui ont donné naissance?

Rappelons-nous que les cellules colonialisées sont différencierées à des degrés divers, c'est-à-dire que si en elles certaines propriétés de la matière vivante sont exaltées, d'autres s'y trouvent atténuées, et que si certains phénomènes y sont suractivés, d'autres y sont inhibés dans une mesure variable.

Des particularités de structure accompagnant les diverses variétés de différentiation, caractérisent les diverses catégories de cellules musculaires, nerveuses, vibratiles, glandulaires, osseuses, cartilagineuses, hématiques, etc., spécialisées généralement pour une seule fonction déterminée, parfois cependant pour plusieurs (1).

Dans ces éléments spécialisés, certaines propriétés s'atténuent ou disparaissent quand apparaît leur spécialisation : la contractilité, par exemple, disparaît dans les cellules nerveuses et s'atténue dans beaucoup d'autres ; elle s'exalte, au contraire, dans les cellules musculaires et s'éteint encore une fois dans les éléments homologues à celles-ci, qui deviennent les cellules électriques de divers poissons, etc.

Or, l'une des propriétés qui paraissent le plus rapidement inhibées dans les cellules colonialisées, est le *pouvoir reproducteur*, c'est-à-dire l'aptitude à donner naissance soit par schizogénèse à deux nouveaux individus réjuvénescents, soit par zygotogénèse ou gamie, à un seul individu, réjuvénescents aussi, et prêt à la schizogénèse.

Si on suit le développement embryonnaire d'une colonie polycyte supérieure, on constate que l'activité proliférative se ralentit progressivement au cours de la succession des générations. Parfois il se produit dans certains massifs, des moments d'arrêt suivis de reprises locales donnant naissance à des bourgeons spéciaux. En tous cas on remarque que pendant un temps les cellules pullulantes ne se différencient pas d'une façon visible, ou guère, bien qu'on doive leur accorder une certaine différenciation latente. Mais dans une dernière génération schizogénétique la différenciation se manifeste : les cellules deviennent nerveuses, musculaires, cartilagineuses, néphridiennes, hépatiques, ligneuses, subéreuses, etc., et, dès lors, la schizogénèse s'arrête, les cellules de cette dernière génération ne se divisent plus, elles fonctionnent.

Après avoir accompli avec activité le rôle colonial inhérent à leur différentiation, elles seront atteintes par la sénescence, qui les conduira un jour à la nécrothanassie.

Mais lorsqu'un certain nombre d'entre celles qui constituent un organe important, tel qu'un centre nerveux, aura atteint ce terme fatal, le mécanisme colonial s'en trouvera désorganisé et s'arrêtera. Il en résulte que toute co-

(1) Ainsi que le montrent les cellules musculo-glandulaires signalées dans l'épithélium cœlomique, chloragogène, des annélides. Voir G. GILSON : *Cellules épithélio-musculaires chez les Annélides*; C. R. de la Société de Biologie, t. LXXXII, 1919, n° 23.

lonie meurt nécessairement par arrêt des phénomènes vitaux et passe inévitablement à l'état de cadavre : *rien ne peut sauver l'individualité polycyte de la nécrothanassie.*

Cependant, il reste chez les Polycytes, jusqu'au terme de leur existence, certains éléments qui échappent, au moins pendant un temps à la différenciation et qui sont tenus en réserve à l'état de cellules plus ou moins quiescentes, ne se divisant plus, ou seulement lentement, mais restant toujours prêtes à le faire. Leur rôle est surtout de remplacer certains éléments usés, nécrosés ou expulsés de l'organisme au cours de la vie coloniale. Telles sont les cellules de la couche basale des épithéliums stratifiés, certaines cellules de la moelle des os et des autres organes hématopoïétiques, les ostéoplastes, les cellules du cambium des végétaux supérieurs et celles d'une foule de massifs présidant à la conservation de l'intégrité des organes, à la défense de la colonie contre les germes nocifs, à la cicatrisation des blessures, à la rénovation périodique de certaines parties, à la régénération de parties amputées, à la croissance continue et parfois à une gemmation donnant de nouveaux individus polycytes par cladogénèse spontanée ou provoquée.

Quelle que soit la durée de sa vie, le Polycyte peut donc conserver jusqu'à la fin ces réserves non différenciées ou à différenciation latente. Il existe des descendants, restés jeunes et schizogénétiques de la cellule initiale aussi bien chez le conifère géant, dont la vie dépasse dix siècles, que chez l'insecte qui ne vit qu'un jour. Mais chez tous les êtres les derniers restes de ces réserves sont condamnés à périr par nécrothanassie avec l'ensemble des éléments différenciés de la colonie.

Ainsi donc il peut exister chez les Polycytes en général des groupes de cellules conservant le pouvoir schizogénétique avec d'autres caractères de juvénilité. Ce pouvoir ne disparaît que dans les cellules de dernière génération, qui sont complètement différenciées. Mais, là même, il n'est pas détruit, puisqu'il peut reparaître : disons donc en langage physiologique, que ce pouvoir n'y est qu'*inhibé*.

Mais dans ce rappel cursif des phénomènes de schizogénèse et de différenciation dont les colonies sont le théâtre, nous n'avons parlé que des cellules coloniales capables d'engendrer *d'autres cellules coloniales* continuant à faire partie d'un même individu. Leurs générations successives aboutissent à un dernier élément qui se différencie et devient, de ce fait, incapable de se diviser tout en pouvant exceptionnellement en récupérer le pouvoir.

Aucun de ces éléments n'est capable d'engendrer, dans les conditions ordinaires, une cellule initiale fondatrice de colonie, c'est-à-dire une nouvelle individualité polycyte.

Mais si le pouvoir de reproduire un individu de l'espèce est, parmi les propriétés caractéristiques de la matière vivante, celle qui disparaît la première dans les éléments différenciés d'une colonie, il n'y est pas cependant, lui non plus, irrémédiablement perdu : comme le pouvoir schizogénétique général, il peut reparaître et on le voit renaître dans les cas de cladogénèse, où le bourgeon se forme aux dépens d'une seule cellule initiale différenciée qui subit une cinèse de réjuvénescence (*Begonia, Bryophyllum*). Il y est donc seulement inhibé. Cette inhibition s'accentue progressivement au cours de l'ontogénie, c'est-à-dire au cours de la multiplication des cellules consanguines d'une colonie en formation, car les premières cellules nées de la segmentation de l'œuf, séparées artificiellement, peuvent encore fournir chacune un individu, et les faits de polyembryonie naturelle fournissent une indication du même ordre.

Mais il n'en est pas moins vrai qu'en dehors de ces faits exceptionnels les cellules vivant en union coloniale ont pratiquement perdu le pouvoir de reproduire un nouvel individu.

Comment donc la conservation de l'espèce est-elle assurée chez les êtres coloniaux ou Polycytes?

C'est un fait vulgaire qu'il apparaît chez tous les Polycytes des cellules spéciales capables de se libérer de la colonie, de vivre quelque temps dans le monde extérieur et de donner naissance, soit par schizogénèse parthénogénétique, soit par gamie suivie de schizogénèse, à une lignée de cellules restant unies et formant un nouvel individu, — parfois plusieurs (polyembryonie).

Ces cellules remarquables échappent à la nécrothanassie, comme les Monocytes, lorsque les conditions normales de la reproduction de l'espèce sont réalisées.

Elles n'échappent pas à la différenciation ; au contraire, celles de dernière génération peuvent en être atteintes à un aussi haut degré que certains Monocytes. Mais leurs structures spéciales sont exclusivement adaptées aux conditions de reproduction particulières à leur espèce, et nullement aux besoins généraux ou spéciaux de la colonie : rien en elles n'est disposé en vue d'un rôle quelconque à jouer dans le mécanisme colonial. La colonie

s'impose au contraire une dépense pour les nourrir et les protéger jusqu'au moment où elles s'échapperont pour aller fonder de nouvelles individualités. Leur fonction est uniquement de perpétuer l'espèce.

On peut donner le nom de *gonocytes* à ces cellules reproductrices, de toute génération.

Le terme *somatocytes* désigne alors toutes les autres cellules formant par leur union l'individu colonial.

### Origine des somatocytes et des gonocytes.

Les multiples et importants travaux des embryologistes nous renseignent déjà sur l'origine des gonocytes dans beaucoup de groupes animaux et végétaux. Si on en recherche l'ascendance dans l'ontogénie, c'est-à-dire dans le développement embryonnaire, des Polycytes supérieurs, on est conduit jusqu'à un stade souvent précoce quoique variable de ce développement.

Dans les rangs les plus élevés des Vertébrés, chez les mammifères, il est classique que les gonocytes apparaissent dans une aire de la surface du cœlome que l'on appelle l'épithélium germinatif. Cependant, même dans cette classe, on les signale aussi en dehors de cette aire et on leur attribue une origine plus précoce; et si on descend dans l'échelle, on les voit apparaître bien plus tôt : chez les cyclostomes, ils deviennent distincts déjà avant l'établissement du cœlome. Enfin, si l'on passe aux invertébrés, on trouve des cas de formation plus hâtive encore et on va jusqu'à localiser dans l'œuf lui-même la partie qui en est l'origine.

Mais à part ce cas d'une extrême précocité on doit se demander si la genèse des somatocytes et des gonocytes aux dépens d'un élément préexistant n'est pas signalée par quelque phénomène visible et nettement différentiel ?

Rappelons ici l'observation mémorable de BOVERI (1) sur l'*Ascaris*. Dans ce cas précoce, les deux cellules issues de la division de l'œuf présentent une certaine inéquivalence se manifestant surtout dans la division qu'elles ne tardent pas à subir. L'une ressemble à l'œuf lui-même, et la division qu'elle subit bientôt ne présente rien d'anormal. Sa lignée donnera, entre autres éléments, les cellules reproductrices. L'autre, au contraire, présente dans sa cinèse des phénomènes très particuliers : ses chromosomes, au lieu de rester longs comme ceux de la cellule-sœur et de se diviser normalement,

(1) BOVERI : *Zellenstudien*; Jena, 1887.

se fragmentent transversalement à la métaphase, et seule une partie, qui semble être leur tronçon médian, est utilisée à l'anaphase, le reste demeurant à l'état de *déchet*. Or, la suite du développement montre que la lignée de cette cellule à cinèse altérée ne doit fournir *aucune cellule reproductrice*; elle ne donnera que des somatocytes aboutissant aux cellules différencierées de tous les tissus du corps. La première en se divisant produira encore d'une part une cellule à cinèse normale et de l'autre une cellule à cinèse avec déchet, et ces phénomènes se répéteront dans une certaine série de générations, après laquelle le groupe des cellules à cinèse normale ne donnera plus que des gonocytes, les autres continuant à ne donner que des somatocytes.

Cette observation est d'un extrême intérêt pour la théorie coloniale. En effet, elle conduit à considérer l'apparition des somatocytes dans le cycle de la lignée de l'œuf comme un phénomène nouveau, comme *un écart latéral* dans le déroulement normal de la succession des cinèses de multiplication, lié à une altération survenant dans la constitution des éléments principaux du noyau. On pourrait appeler *réduction somatogène* cette altération qui paraît avoir pour conséquence principale l'inhibition du pouvoir de reproduire un individu de l'espèce et l'aptitude à l'union synergique, ainsi que la nécessité même de cette union et de la colonisation pour toutes les cellules qui l'ont subie et pour tous leurs descendants.

Mais il s'en faut de beaucoup que la genèse première des somatocytes se présente partout comme un phénomène aussi précoce et aussi nettement différentiel que chez l'*Ascaris*.

Prenons un autre exemple : l'*Amphioxus*.

Nous ne pensons pas qu'on y ait signalé dans les premières cinèses métagamiques, ou segmentations, un phénomène à rapprocher de la réduction somatogène de l'*Ascaris*.

Il faudrait reprendre l'étude cytologique fine de la genèse des premiers gonocytes signalés par BOVERI et par ZARNIK dans la paroi des somites, et surtout celle de la cellule unique que HATCHEK y signale dans les larves de moins de 3 millimètres et qui est peut-être le premier gonocyte pur, c'est-à-dire la première cellule ne donnant plus d'éléments somatiques, mais exclusivement des cellules reproductrices.

Les mêmes recherches minutieuses devraient être faites dans une série d'autres animaux où la genèse des premiers gonocytes paraît plus tardive encore.

Il est possible que dans tous les cas précoce la genèse des somatocytes remonte à un somatocyte de premier ordre qui a subi brusquement la réduction en question, tandis que la cellule-sœur qui ne la subit point doit donner, les gonocytes.

Dans cette hypothèse, les somatocytes seraient donc des cellules *incomplètes*, elles représenteraient des cellules primitives, c'est-à-dire des Monocytes, qui auraient perdu un élément que les autres cellules issues de l'œuf continuent à posséder et qui perpétue en elles le pouvoir de reproduire un individu de l'espèce.

Telle serait la signification du déchet chromatique de la cinèse de réduction somatogène.

De leur côté les gonocytes devraient être considérés comme des cellules restées *complètes*, parce qu'elles *n'ont pas subi elles-mêmes* la réduction somatogène et *ne dérivent pas de cellules l'ayant subie* et que, par suite, elles ont échappé à l'union synergique, à la taxe d'association et à la perte du pouvoir reproducteur. Elles seraient *dynamiquement équivalentes* aux Monocytes *par conservation* de toute leur valeur de cellules primitives.

Dans les cas de genèse plus tardive des gonocytes, il est possible qu'il se passe aussi un processus de réduction somatogène, mais qu'il y soit graduel et que la somatisation y présente un autre facies que chez l'*Ascaris*.

Alors il y aurait tout de même élimination d'un certain élément chromatique et les somatocytes, du moins après quelques générations, seraient aussi des cellules incomplètes comme dans les cas précoce. Or, si dans les cas tardifs les gonocytes dérivent de cellules déjà différenciées, leur équivalence dynamique avec les libres cellules des formes monocytes est due à une *récupération*; elle n'est donc pas primitive.

Il devient dès lors intéressant de rechercher si cette récupération y est marquée par la réapparition de l'élément éliminé dans la réduction somatogène:

On voit que l'observation de BOVERI présente une réelle importance.

L'intérêt du problème de la somatisation réside dans la question de savoir si l'élément éliminé par la réduction somatogène, brusque ou graduelle, est réellement le porteur du pouvoir reproducteur, et cette question se complique par ses contacts avec celle de la signification des phénomènes excessivement variés de la reproduction sexuée : maturation, fécondation, détermination du sexe, etc.

Toutefois il convient de ne pas attribuer trop de valeur à l'élimination somatogène, puisque la suppression du pouvoir reproducteur n'est pas une

perte totale et définitive, mais une inhibition réparable, comme l'établissent les cas exceptionnels de formation d'individus complets aux dépens de somatocytes bien nets.

Ajoutons que l'absence d'observations positives laisse place à l'hypothèse d'une simple différentiation des somatocytes leur conservant la valeur de cellules complètes au même titre que la différentiation des Monocytes ou que celle des gonocytes de dernière génération, spores, œufs ou spermatozoïdes, mais avec inhibition du pouvoir reproducteur. Cette inhibition et cette différentiation ne seraient alors que la conséquence d'une association particulière, d'une union synergique plus ou moins prononcée.

La genèse des gonocytes et leur récupération de l'équivalence dynamique monocytique n'impliquerait donc qu'une simple libération de cette union, un affranchissement de la taxe synergique subie, avec réapparition du pouvoir reproducteur liée ou non à un remaniement de l'élément chromatique.

Voilà tout un programme de minutieuses recherches cytologiques qui s'imposent avec urgence.

### Valeur des gonocytes.

Ce terme désigne donc tous les éléments reproducteurs de l'organisme polycyte.

Ce sont des cellules aptes à reproduire un individu de l'espèce.

Elles échappent à la nécrothanassie, lorsque les conditions de la reproduction propres à l'espèce sont réalisées.

Elles sont indépendantes les unes des autres.

Elles sont exemptes de l'union synergique, inaptes à la contracter, inaptes à subir une différentiation fonctionnelle et exemptes de la taxe d'association.

Elles peuvent se séparer de leur colonie et vivre quelque temps hors d'elle; toutefois elles sont généralement incapables de puiser leurs aliments dans le monde extérieur et réduites à vivre des réserves accumulées en elles grâce à l'activité des somatocytes de leur colonie.

Nonobstant cette incapacité, qui est l'empreinte classique du parasitisme laissée sur elles par les conditions coloniales de la première période de leur

existence, elles paraissent *dynamiquement équivalentes* aux libres cellules des espèces monocytes.

Cette équivalence paraît être *primitive* dans les cas précoces, tels que celui de l'*Ascaris*, dans lequel leur ascendance se réduit à l'œuf lui-même, mais probablement secondairement *récupérée* dans les cas les plus tardifs, où les cellules reproductrices naissent d'éléments qui ont déjà subi une différenciation coloniale plus ou moins accentuée.

### Valeur des somatocytes.

Ce sont des cellules dans lesquelles le pouvoir reproducteur est inhibé : elles ne peuvent ni reproduire un individu de l'espèce, ni, dans les conditions ordinaires, engendrer des cellules douées de ce pouvoir.

Cependant elles conservent le pouvoir schizogénétique pendant une série de générations.

Elles contractent une union synergique et subissent une différenciation fonctionnelle coloniale, profonde surtout dans celles d'une dernière génération qui perdent le pouvoir schizogénétique et, par suite, sont condamnées à la nécrothanassie.

Elles sont inaptes à vivre isolément.

Elles semblent avoir contracté une union synergique et avoir subi, de ce fait, une taxe dynamique d'association.

Cette union synergique, au moins dans les cas précoces comme celui de l'*Ascaris*, paraît liée à un phénomène nucléaire réductionnel.

Elles sont *dynamiquement inférieures* aux libres cellules des espèces monocytes.

### Valeur de l'organisme polycyte.

Ces données de fait et ces interprétations conduisent à considérer l'être multicellulaire comme un organisme composite formé par l'association d'un certain nombre d'individus cellulaires consanguins, mais d'inégale valeur et pouvant se répartir en deux groupes :

I. *Groupe primaire. Cellules libres. — Gonocytes.*

Il est formé d'une lignée de cellules indépendantes les unes des autres, à développement cyclique comprenant une succession de générations agames aboutissant à une génération de réjuvénescence agamique ou gamique. Celle-ci est destinée à engendrer ensuite de nouvelles générations agames appartenant à de nouveaux cycles.

Ces cellules sont seules capables de perpétuer l'espèce; elles transmettent les propriétés héréditaires et les caractères acquis.

Dans les cas de réduction somatogène précoce (*Ascaris*), elles sont de lignée directe : elles sont nées de la cinèse de la cellule-œuf et ont conservé la valeur dynamique des Monocytes.

Dans les cas plus tardifs, où elles naissent de cellules déjà somatisées, elles possèdent encore la même équivalence dynamique, mais c'est grâce à un processus de *récupération*; elles sont donc de lignée indirecte.

Elles ne contractent pas d'union synergique et échappent à toutes les conséquences de celle-ci.

Ce sont de vrais Monocytes aussi individualisés, mais plus indépendants que les membres d'une colonie de diatomées ou de vorticelles, ou ne présentant, par rapport aux espèces monocytes, qu'une seule marque d'infériorité : l'inaptitude à puiser elles-mêmes leurs aliments dans le monde extérieur.

Ce groupe représente donc, à un instant donné, *un tronçon du cycle vital de l'espèce* formé d'éléments de ce cycle qui sont contemporains.

Il n'est *nullement colonialisé*.

Il vit aux dépens du deuxième groupe dans une condition parasitaire plus ou moins caractérisée.

II. *Groupe secondaire. Cellules associées synergiquement. — Somatocytes.*

Il comprend les *somatocytes*, éléments issus de certains termes du groupe primaire subissant probablement la *réduction somatogène*, brusque ou graduelle, mais en tout cas unis synergiquement, différentiés en vue d'une fonction coloniale, inaptes à reproduire l'espèce et nécrothanasiques.

Il représente un *bourgeon latéral* du cycle.

Il acquiert une individualité propre.

Il constitue à lui seul *la colonie*.

Il peut prendre un développement énorme, figurer dans le cycle la phase prépondérante et représentative de l'espèce, jouer dans l'économie de la Nature un rôle considérable et porter ou même envelopper complètement le groupe gonocytique formé d'individus monocytiques restés libres, mais souvent débilités par le parasitisme et dégradés au rang servile de simples conservateurs de la lignée.

Ou bien faut-il dire que la fonction du massif colonial somatocytaire est de porter, de nourrir et de protéger au cours du déroulement de leur cycle vital les cellules restées libres et pullulantes qui constituent la partie noble et immortelle de l'espèce, tandis que, malgré la supériorité et la puissance terrible que lui donne la synergie, il en reste l'humble et périssable esclave?

Nous avons vu que les termes indiquant la parenté ne peuvent s'appliquer chez les Monocytes qu'à des individualités disparues appartenant au passé. Chez les Polycytes, le terme » parent « peut désigner un être concret appartenant au présent de sa progéniture : c'est l'individu composite producteur du gonocyte agamique ou gamique qui a engendré un nouvel individu.

Le parent peut survivre à la génération du nouvel individu.

Il est *agame* ou *sexué* et dans ce dernier cas il peut être :

|                          |   |   |   |                         |
|--------------------------|---|---|---|-------------------------|
| <i>Mâle</i>              | . | . | . | père                    |
| <i>Femelle</i>           |   |   |   |                         |
| <i>Parthénogénétique</i> |   |   |   | mère                    |
| <i>Hermaphrodite</i>     | . | . |   | à la fois père et mère. |

Les termes frère et sœur désignent des individus nés des gonocytes d'un même parent, simultanément ou successivement et pouvant coexister avec lui.

---

Ces données et ces remarques nous conduisent à tenter, sous la forme de tableau, un exposé résumé de la théorie coloniale des êtres multicellulaires :

Tous les êtres vivants au début de leur existence sont formés d'une seule cellule.

Le développement de la lignée de cette cellule présente un caractère cyclique.

Un cycle comprend une cellule initiale et une série de générations successives formant un nombre croissant d'individus proliférants.

Après un nombre variable de générations, la prolifération se ralentit ou s'arrête.

Il se produit alors une réjuvénescence agamique ou gamique qui donne naissance aux cellules initiales de nouveaux cycles.

Chez certains êtres, l'individu reste toujours unicellulaire.

Si des individus consanguins restent groupés, leur union n'est pas synergique.

Tous conservent le pouvoir reproductive.

La nécrothanassie ne se produit chez eux que par accident.

Chez d'autres, il se produit, en un point du cycle, des cellules qui contractent graduellement une union synergique, perdent le pouvoir reproducteur tout en conservant le pouvoir de se diviser jusqu'à une dernière génération de cellules qui ne se divisent plus, se différencient pour diverses fonctions, deviennent nécrothanasiées et forment un bourgeon latéral portant, et pouvant envelopper, les éléments contemporains non associés du même cycle et parfois, temporairement, ceux du cycle suivant.

Ce bourgeon synergique colonial acquiert une individualité propre. Il peut prendre une grande importance et constituer l'individu multicellulaire, phase du cycle vital qui est prépondérante et représentative de l'espèce.

#### Monocytes nets.

#### Polycytes nets.

#### *NOMBREUSES FORMES INTERMÉDIAIRES.*

Colonies de Monocytes non synergiques.

Colonies d'individus tous capables de reproduction — Spirogyra.  
Zygnema.

Sporozoaires avec cellules somatisées

(Myxosporidies Capsules polaires, cellules valvaires.)

Telle est, dans ses grandes lignes, la théorie coloniale de l'organisme multicellulaire, ou plutôt, voilà une manière de la concevoir et de la formuler.

On peut discuter cette théorie, hésiter à l'accepter comme interprétation de la signification des organismes polycytes et comme hypothèse explicative de leur origine aux dépens d'ancêtres unicellulaires. On peut lui faire bien des objections, lui opposer bien des difficultés, lui signaler bien des cas troublants au premier abord.

Mais on ne peut lui refuser le caractère d'une conception intéressante, plausible et, en somme, plus en accord avec les données de fait que bien d'autres vues théoriques qui, dans des domaines divers, jouissent de la faveur des biologistes. On ne peut contester qu'elle trouve des faits d'appui jusque dans ses détails.

Sans doute, certains Monocytes aussi demeurent accolés ou incomplètement séparés et forment des agrégats consanguins que l'on peut appeler colonies. Mais ces colonies ne sont que des groupements d'individus encore bien autonomes et toujours capables de rompre sans péril les liens peu intimes qui les retiennent, parce qu'ils ne sont pas unis synergiquement. Ils en sont restés à un stade de l'évolution qui fut sans doute le début de l'histoire des Polycytes.

Il est de ces groupes de Monocytes qui comprennent des individus de formes diverses, occupant, dans l'ensemble, des situations déterminées. Certains présentent même des mouvements propres résultant d'une synchronisation ou d'une coordination plus ou moins régulière des efforts individuels. On peut dire qu'ils possèdent déjà une certaine individualité, souvent très vague, mais d'autres fois plus nette et même accentuée au point que l'on hésiterait à les exclure des rangs des Polycytes si elles n'étaient encore dissociables.

Mais ce n'est pas en se basant sur des cas douteux intermédiaires ou divergents que l'on peut récuser la théorie coloniale comme irréelle et inacceptable. Car, si ces cas ne s'expliquent pas par de simples convergences, ils sont transitionnels et lui fournissent au contraire un soutien. Celui des sporozoaires à capsules polaires nucléées, par exemple, se rapproche étonnamment de celui des Polycytes, et il faut peut-être voir dans la formation des capsules nucléées et des deux cellules formant les valves des spores un phénomène du même ordre que le début du bourgeon somatocytique, — la différentiation et l'union synergique des éléments constituants étant poussées plus loin chez celui-ci et représentant une phase ultérieure de l'évolution.

Il est vraisemblable qu'au début du développement de la vie, alors que toute la Nature vivante était encore monocyte, les premiers somatocytes qui ont apparu n'ont joué d'abord à l'égard des autres membres de la lignée qu'un rôle accessoire, adjvant et défensif, mais qui déjà leur faisait perdre le pouvoir reproducteur. Exemple : les capsules nématocystiques et les cellules valvaires des myxosporidies à la phase sporulaire de leur cycle. Puis ils ont commencé à jouer un rôle alimentaire, et dès lors leur importance s'est rapidement accrue, et dans la suite de l'évolution ils sont devenus assez diversifiés et assez unis pour constituer une masse volumineuse et puissante, enveloppant tout le reste de la lignée, vivant d'une vie propre, réduisant les gonocytes, seuls restes de la lignée noble et libre, à l'état d'hôtes débiles, entretenus comme des parasites, sans union synergique, ne jouant aucun rôle dans l'économie vitale de la colonie, mais indispensables pour la conservation de l'espèce, car, si compliqué, si merveilleux que soit dans les rangs supérieurs, le mécanisme colonial, la colonie de somatocytes reste nécrothanasiue.

Au surplus si la conception coloniale de l'être multicellulaire se heurte à certains cas particuliers, ce n'est là qu'un exemple des difficultés que l'on éprouve toutes les fois que l'on tente de classer les êtres dans des casiers dichotomiques faits d'avance. Ces difficultés montrent simplement, une fois de plus, que la Nature actuelle est le résultat polymorphe d'une évolution pleine de convergences et d'accidents, que les archives tronquées et dilapidées du passé de la vie ne nous permettront jamais de reconstituer.

Enfin remarquons aussi que, si la théorie coloniale rencontre des objections, l'interprétation unitaire, non coloniale, n'éprouve pas moins de difficultés. Ainsi, le fait de la localisation dans l'œuf, de certaines parties fournissant la première ébauche des organes ne s'explique, dans la théorie non coloniale, que par une sorte de prédestination qui répugne à l'esprit peu mystique des naturalistes. La théorie coloniale, sans prétendre tout expliquer, cherche cependant à reculer davantage le postulat devant lequel s'arrête ici le front d'attaque de l'investigation. Elle laisse place, en effet, à l'hypothèse d'une accélération de la réduction somatogène, qui, après avoir débuté en un point donné du cycle, a remonté jusqu'aux premières segmentations et a fini par reporter à l'œuf lui-même la première différenciation des parties somatisées.

Quoi qu'il en soit nous avons cru faire œuvre utile en précisant certaines données qui en forment la base avec l'espoir de susciter de nouvelles

investigations à leur sujet; car ce serait là un heureux résultat, même si ces recherches aboutissaient à la renverser de fond en comble.

Nous espérons que d'autres en feront la critique et entreprendront la discussion de son applicabilité aux cas particuliers, dont nous nous sommes abstenu, non par crainte des difficultés, mais dans le désir de donner de la théorie coloniale un exposé bref, positif et aussi synthétique que possible (1).

En attendant des faits nouveaux et des vues nouvelles il est bon que dès maintenant la conception coloniale de la signification des organismes multicellulaires et l'hypothèse coloniale de leur genèse, quelque peu remise à neuf et tenue bien distincte du vétuste polyzoïsme, attire à nouveau l'attention des biologistes et spécialement de ceux qui s'adonnent à l'étude des questions de transmission des caractères et de l'hérédité Mendelienne.

Enfin, ajoutons, en terminant, que si la théorie coloniale dont nous venons de résumer les éléments, paraît suffisamment étayée et accordable avec les faits, elle conduit à considérer l'apparition de l'union synergique, avec absorption d'énergie initiale pour la différentiation et pour le jeu des mécanismes coloniaux, comme un fait dominant tous les autres épisodes du développement de la vie.

L'apparition des somatocytes unis synergiquement marque la plus importante des étapes de l'évolution

Aussi la répartition des êtres vivants en deux catégories primaires : celle des formes qui ont franchi l'étape de la colonisation par l'union synergique ayant pour siège une branche collatérale de leur cycle vital, et celle des formes qui, tout en évoluant, ne l'ont point atteinte, s'impose-t elle à tout système de classification naturelle : les Monocytes et les Polycytes sont les deux catégories fondamentales de la Nature vivante.

Ostende, le 15 septembre 1924.

---

(1) C'est ce désir aussi qui nous a décidé à nous abstenir ici de toute critique et de toute mention bibliographique. La théorie coloniale est suffisamment tombée dans le domaine public pour que le lecteur comprenne que nous n'en revendiquons nullement la première invention et pour qu'il saisisse sans peine ce qui, dans notre exposé, nous appartient en propre.



