

Alexandre Gurwitch

**La théorie
du champ
biologique**

MICHAEL LIPKIND

La biologie moléculaire règne aujourd'hui de manière absolue en biologie théorique. Elle est tellement dominante que l'on relègue généralement les théories alternatives dans le passé. Pourtant, avec leur approche originale du vivant, ces dernières peuvent être fructueuses pour la réflexion actuelle.

Fusion se réjouit de pouvoir contribuer à faire connaître la figure d'Alexandre Gurwitch, grâce à cet article de l'un de ses derniers élèves. Michael Lipkind, qui travaille aujourd'hui en Israël après avoir émigré de Russie, nous dépeint un grand observateur doublé d'un analyste hors pair. C'était aussi un homme courageux, l'un des seuls biologistes soviétiques à avoir osé manifester son opposition à Lyssenko.

1. INTRODUCTION

De nos jours, lorsqu'on évoque le nom du professeur Alexandre Gurwitch, ce qui vient à l'esprit du scientifique dépend de ses origines.

En Occident, Gurwitch est surtout connu pour avoir découvert en 1923 le rayonnement mitogénétique, de sorte que son nom est familier chez certains groupes de recherche travaillant sur la bioluminescence. Cependant, les revues contemporaines d'embryologie ou de biologie théorique ne mentionnent que très rarement son nom bien que ses travaux les plus importants aient porté sur la recherche de facteurs généraux « invariants » du développement embryonnaire, ce qui fut, au début du siècle, l'objet principal de la biologie théorique et du développement.

En revanche, dans le milieu scientifique russe, Gurwitch n'est pas seulement connu pour sa découverte de 1923 mais également pour ses conceptions et travaux en embryologie, cytohistologie, physiologie, biophysique et biologie théorique. Son œuvre fut reconnue et appréciée en dépit, d'une part, de la dictature qui s'instaura dans la science biologique soviétique après 1948, et, d'autre part, des progrès rapides de la biologie moléculaire moderne qui repose sur des principes généraux différents. On peut même considérer Gurwitch comme le fondateur d'une école de pensée au sein de la science biologique soviétique. Ainsi, grâce aux efforts de ses anciens élèves et « héritiers », plusieurs aspects de ses travaux scientifiques, en particulier ses deux principales découvertes — la théorie du champ biologique et celle de la mitogénèse —, font constamment l'objet de discussions et de publications en Russie (L. V. Belousov, 1963 ; Anna Gurwitch, 1968, 1986 ; Belousov et al., 1970 ; A.G. Gurwitch, *Ceuvres diverses*, 1977).

Comment expliquer une telle divergence entre l'Occident et la Russie sur l'importance scientifique de Gurwitch ? Cela ne tient pas seulement au cloisonnement croissant qui isola les scientifiques soviétiques de leurs collègues occidentaux entre 1920 et 1950, période où l'activité scientifique de Gurwitch fut la plus intense. La raison principale réside plutôt dans le fait que ses idées étaient

en avance sur l'époque et qu'elles ne s'inscrivaient pas dans les courants traditionnels de la biologie. En effet, la théorie du champ biologique fut la première (sinon la seule) théorie sur laquelle on a travaillé en s'inspirant de la conception vitaliste épigénétique de Hans Driesch, alors que le courant prédominant en biologie repose, encore aujourd'hui, sur la notion de préformation issue de la mécanique du développement (élaboré par Wilhelm Roux et Hans Spemann) et la redécouverte de la génétique mendélienne. En ce qui concerne la mitogénèse, elle semble avoir connu le sort du vilain petit canard. Pourtant, même après avoir atteint sa maturité, la basse-cour de la science moderne restait incapable de reconnaître les jolies formes du cygne. La découverte du rayonnement mitogénétique eut « l'effet d'une bombe » (A.G. Gurwitch & L.D. Gurwitch, 1943) et fut accueillie avec scepticisme. Et pour cause ! L'émission de rayonnement ultraviolet par des systèmes vivants contredisait l'acquis théorique et factuel en biologie. Plus tard, le caractère non conventionnel de certains phénomènes révélés aux moyens de l'analyse mitogénétique augmenta le scepticisme, comme l'illustre bien la déclaration d'Archibald Hill : « *Ce serait le début d'une nouvelle ère pour la neurophysiologie si les affirmations des auteurs russes étaient avérées* » (cité par A. G. Gurwitch & L.D. Gurwitch, 1943). Ce scepticisme fut également renforcé par la publication de « réfutations », en particulier celle de Hollaender et Clauss (1935) qui « reproduisirent » certaines des expériences de Gurwitch mais sans respecter le protocole proposé et même au mépris des précautions à suivre. A cela il faut ajouter des manipulations non professionnelles et non scientifiques qui aggravèrent encore la situation en transformant un fait strictement scientifique — une émission de photons ultraviolets par des systèmes vivants — en un phénomène mystique de « rayons de la vie ». Dans ce contexte, les cercles scientifiques occidentaux n'étaient pas prêts à accepter cette nouvelle théorie et s'en détournèrent. Cette attitude ne fut pas adoptée en Union soviétique, où des études approfondies sur la mitogénèse furent réalisées. On commença à élaborer une théorie cohérente du champ biologique jusqu'au jour où ces travaux furent interrom-

pus en 1948 par le tristement célèbre Trofime Lyssenko. Au même moment, le « rideau de fer » s'abaissait et isolait davantage les « savants russes rêveurs » (A. Hill). La phrase de Hamlet — « le temps est de travers » — convient parfaitement pour décrire cette situation.

Ainsi, lorsqu'en Occident des scientifiques commencèrent à sortir des sentiers battus de la biologie et à émettre de nouvelles hypothèses proches de celles de Gurwitch, ils le firent, en raison du « déplacement du temps », en ignorant les travaux originaux du savant russe et de son école. En fait, la plupart des publications (principalement en russe) concernant les travaux de Gurwitch, de son « école » ou les recherches menées par le professeur Anna Gurwitch dans une petite unité de mitogénèse, n'ont pratiquement jamais pu arriver dans les mains du lecteur potentiel occidental.

Néanmoins, on a pu observer depuis les années 70 un nouvel intérêt pour le rayonnement mitogénétique, en Occident et principalement en Europe, avec la question plus générale de l'émission de « biophotons » par des systèmes vivants (Popp, 1974, 1979a, 1979b ; Popp et al., 1980a, 1980b, 1981 ; Ruth, 1979 ; Ruth & Popp, 1976, 1980 ; Inaba et al., 1979 ; Lippman, 1980, 1981 ; Rattemeyer et al., 1981 ; Slawinski, 1980 ; Slawinski et al., 1980, 1981a, 1981 b, 1981c ; Frohlich 1981 ; Slawinska & Slawinski, 1983a , 1983b ; Li et al., 1983 ; Klima & Popp, 1983). Cet intérêt alla de pair avec une curiosité grandissante envers celui qui fut le premier à découvrir l'émission de rayonnements ultraviolets ultrafaibles par les cellules vivantes, à en montrer le caractère universel et à concevoir une théorie cohérente de la mitogénèse.

Il reste cependant toujours un fossé presque infranchissable entre les nouveaux courants de la biologie en Occident et les conceptions de Gurwitch. Il est vrai qu'il est difficile de se procurer une bibliographie exhaustive des textes et livres de Gurwitch et que les comptes-rendus contemporains de ses travaux n'ont pas été publiés en anglais. D'autre part, la découverte du rayonnement mitogénétique par Gurwitch a été mise au rang des « erreurs scientifiques » (Kohn, 1986).

Il apparaît donc nécessaire d'apporter des éléments sur les différents

aspects de l'héritage scientifique de Gurwitch. Cet article ne prétend pas complètement remplir cette mission. Son objectif spécifique est de présenter une brève description de la théorie du champ biologique car celle-ci est restée pratiquement inconnue en Occident alors que c'est, selon Gurwitch lui-même, sa contribution la plus importante.

Cet article n'entend pas non plus se substituer aux publications russes mentionnées ci-dessus qui traitent cette question de façon exhaustive. Il n'apparaîtrait alors que comme une pauvre et imparfaite compilation. Nous tenterons plutôt d'attirer l'attention du lecteur occidental sur les sources originales, que ce soient les travaux rédigés par Gurwitch lui-même ou par ses anciens collaborateurs, élèves, etc., dont l'expérience personnelle a été acquise directement ou indirectement grâce à l'influence de ce remarquable penseur et expérimentateur. Nous aurions atteint notre objectif si ces travaux étaient assimilés par le lecteur occidental sous une forme quelconque et si les mots clefs qui s'y trouvent entraînent dans le vocabulaire des domaines traités.

Avant d'entrer dans le vif du sujet, intéressons-nous un instant à sa vie.

2. QUI ÉTAIT ALEXANDRE GAVRILOVICH GURWITCH ?

Il y aurait beaucoup à dire de cette vie remarquable qui chevauche les XIX^{ème} et XX^{ème} siècles, de cet homme qui, comme nous le verrons, fut nourri par deux des grandes sources de la culture humaine : la culture russe et la culture ouest-européenne, en particulier allemande.

On pourrait longuement s'étendre sur ses brillantes capacités intellectuelles. En effet, alors que son esprit était celui d'un grand théoricien, il savait également allier une profonde intuition philosophique à de grandes qualités d'expérimentateur. On pourrait évoquer son mode de penser fondamentalement biologique lorsqu'il analysait de façon approfondie tous les faits et phénomènes d'un point de vue intrinsèquement vitaliste*. [*Vitaliste non pas au sens

agnostique mais dans le sens fonctionnel de cette notion.] On pourrait mentionner sa gentillesse pour son entourage, son engagement ferme pour les principes scientifiques et humanistes ainsi que son ouverture d'esprit à des points de vue opposés. Il démontra son ferme attachement à ses principes, entre autres, lorsqu'il démissionna en 1948 de son poste de directeur de l'Institut de biologie expérimentale de Moscou afin de protester — au risque de sa vie — contre la dictature imposée par Lyssenko sur la science biologique soviétique. Il échappa fort heureusement à un sort funeste, en tombant « seulement » en disgrâce jusqu'à la fin de ses jours.

Toutefois, certains mettraient un tel panégyrique sur le compte de sentiments personnels de quelqu'un qui a eu le bonheur, dans son adolescence, de connaître Alexandre Gurwitch et de l'entendre décrire les principes les plus intimes des processus vivants. C'est pour cela que nous allons fournir ici quelques éléments plus factuels de sa vie.

Alexandre Gavrilovich Gurwitch naît en septembre 1874 à Poltava (Ukraine) dans une famille juive instruite. Dans sa jeunesse, il démontre certaines dispositions pour la peinture et la musique et, après avoir terminé ses études au lycée en 1892, il s'établit à Munich et entre à l'Académie des Beaux-Arts de Munich. Il échoue aux examens et s'oriente en définitive vers des études de médecine à l'université de Munich. Là, il s'enthousiasme très rapidement pour les sciences biologiques et, à partir de sa troisième année, il commence son activité scientifique dans le laboratoire du professeur Karl von Kupffer — un éminent anatomiste et morphologiste. A 21 ans, Gurwitch publie son premier texte dont le sujet porte sur l'influence de la composition chimique du milieu sur le développement amphibien. En 1897, Gurwitch obtient son diplôme et continue à travailler à l'université de Munich jusqu'à ce qu'il rejoigne, deux ans plus tard, le département d'anatomie de l'université de Strasbourg. Là, il s'intéresse à l'embryologie, l'histologie et la cytologie, recherches qu'il poursuivra ensuite au département d'anatomie de l'université de Berne (1901-1905).

En 1903, Gurwitch épouse une étudiante russe de la faculté de médecine de l'université de Berne, Lydia D.

Felicina, et qui avait fait sa thèse de doctorat sous sa supervision. Non seulement elle exerça une profonde influence sur les idées scientifiques et la vie de Gurwitch, mais elle devint également son collaborateur fidèle et cosigna plusieurs de ses travaux sur le rayonnement mitogénétique.

De retour en Russie en 1905, Gurwitch accède rapidement à un poste de professeur d'anatomie et d'histologie aux Cours supérieurs pour femmes Bestuzhev de Saint-Petersbourg. Il y poursuit ses recherches jusqu'à la révolution d'Octobre et l'éclatement de la guerre civile. C'est entre 1905 et 1917 que Gurwitch élabore son approche conceptuelle des problèmes en biologie. Doté d'une grande érudition en biologie et de bonnes connaissances en physique et en mathématique (ce qui était rare chez les biologistes de cette époque), il cherche à comprendre l'énigme du vivant. Pour cela, il se penche sur deux problèmes cruciaux : d'un côté, les régularités des processus de formation dans le développement embryonnaire et, de l'autre, selon l'expression même de Gurwitch (A.G. Gurwitch, 1941), le « phénomène miraculeux de Caryocinèse » (mitose) et ses facteurs de déclenchement. La manière d'aborder le premier problème était d'établir des « supraprincipes » pour « expliquer » certains processus qui se produisent dans un système vivant et se révèlent à différents niveaux de son organisation. C'est précisément à ce moment que Gurwitch appliqua pour la première fois la notion de « champ », habituellement utilisée en physique, à l'analyse des phénomènes morphogénétiques. Face à l'arrogance conservatrice et réactionnaire de l'élite universitaire, il fut, non sans ironie, l'un des fondateurs et membres actifs du « Cercle des petits biologistes »...

A l'automne 1918, Gurwitch et sa famille s'établissent à Simpheropol (Crimée) où il dirige, pendant six années qui seront parmi les plus fécondes de sa vie, le département d'histologie de la nouvelle université de Tavria. Complètement isolé du monde occidental entre 1918 et 1921, il se concentre sur deux sujets : a) approfondir le concept de champ morphogénétique et son utilisation pour différents modèles embryologiques ; b) une conception dualiste du déclenchement de la mitose. Cette dernière



Avec la tristement célèbre session d'août 1948 organisée par Lyssenko à l'Académie des sciences agricoles, s'ouvre la période la plus sombre de l'histoire des sciences biologiques soviétiques. Dans ces circonstances, Gurwitch n'a qu'un seul moyen de protester : démissionner de ses postes. Il sera l'un des rares scientifiques à l'avoir fait.

le mena à la découverte du rayonnement mitogénétique en 1923 qui le rendit mondialement célèbre.

En 1924, Gurwitch est élu professeur au département d'histologie et d'embryologie de l'école médicale de l'université de Moscou où il travaillera jusqu'en 1930. Il continue d'arracher pied ses travaux sur le rayonnement mitogénétique qui susciteront un grand intérêt en Union soviétique aussi bien qu'en Occident. Des progrès sont réalisés grâce à ce qui s'avèrera un puissant instrument d'expérimentation : une nouvelle méthode de détection biologique du rayonnement mitogénétique utilisant une culture de levure bourgeonnante.

C'est à cette époque que voit le jour une école de pensée s'inspirant de l'approche de Gurwitch. Elle comprend ses anciens comme ses nouveaux étudiants : V.V. Polovtseva, A.A. Lyubishchev, S. Salkind et G.M. Frank, M.A. Baron, L. Blyacher, M.A. Vorontsova, Victor F. Eremeev, A.P. Pototskaya, N.N. Kannegisser, V.A. Dorfman. En 1927, Gurwitch fait partie d'une importante délégation de scientifiques russes en Allemagne — sa première visite à l'étranger depuis la révolution d'Octobre ! Lors d'une réception officielle à Berlin, Gurwitch a une brève discussion avec Albert Einstein dans laquelle il expose ses difficultés à trouver des sources d'énergies dans les systèmes

vivants qui soient suffisantes pour produire une émission de photons ultraviolets de haute énergie. Einstein lui exprima sa confiance dans le fait qu'un jour l'on pourra donner une explication purement physique aux sources d'énergie du phénomène de rayonnement mitogénétique.

A la fin des années 20, Gurwitch, en tant que biologiste vitaliste, apparaît aux yeux des autorités de l'université comme un symbole du libre-penseur hérétique. A la suite d'un conflit en 1929, Gurwitch quitte l'université. Toutefois, ceci ne l'empêche pas de publier son livre de référence *Histologischen Grundlagen der Biologie* (Iéna, 1930).

En 1930, l'Institut de recherche de médecine expérimentale de Leningrad offre un poste à Gurwitch. Fondé en 1890 sur le modèle de l'Institut Pasteur de Paris (lui-même créé deux années auparavant), ce fut le premier institut de recherche en Russie à ne pas être affilié à une université. Gurwitch dispose en plus d'un laboratoire dans le nouvel Institut de röntgenologie et de radiologie de Leningrad. Pour la première fois, Gurwitch peut se plonger dans ses recherches sans la contrainte d'enseigner.

Il développe l'idée d'utiliser le rayonnement mitogénétique comme instrument d'analyse de substrats moléculaires de différents systèmes

vivants (végétal, animal et microbien). De telles applications mènent à l'élaboration de conceptions fondamentalement nouvelles pour certains domaines de la neurophysiologie, biochimie et cancérogenèse. En l'occurrence, la découverte du phénomène de rayonnement mitogénétique de dégradation — qui soutient la théorie du champ biologique vectoriel — fut la base sur laquelle se bâtit la notion de constellations moléculaires non-équilibrées (« théorie physiologique du protoplasme »).

La fille de Gurwitch, Anna, commence à travailler dans le même domaine et prendra, plus tard, la relève de son père.

En janvier 1934, Gurwitch est invité à décrire ses recherches devant la Société biologique de Vienne et l'Institut Pasteur de Paris. L'Association des étudiants hollandais lui organise une tournée de conférences sur le rayonnement mitogénétique qui le mène à Amsterdam, Leyden, Utrecht et Groningen. A l'automne de la même année, il participe au Congrès international d'électroradiobiologie à Venise où il donne un compte rendu sur « l'état actuel du problème du rayonnement mitogénétique ». Pendant ces deux visites, les dernières en Occident, il fait la connaissance des principaux scientifiques occidentaux travaillant sur le rayonnement mitogénétique.

Gurwitch reste à Leningrad jusqu'à l'automne 1941, lorsque la ville est assiégée par les troupes nazies. En raison de la famine qui y règne, Gurwitch et sa famille ainsi que d'autres éminents scientifiques sont évacués de la ville par avions spéciaux et transférés à Kazan. Ne pouvant se livrer à des recherches expérimentales à cause des dures conditions de la guerre, il se concentre sur l'aspect théorique de ses travaux et donne une forme définitive à sa théorie de champ biologique vectoriel. Ces travaux furent publiés en russe en 1944 et, en français, après la Deuxième Guerre mondiale à Leyden (1947).

Immédiatement après la guerre, Gurwitch est nommé directeur de l'Institut expérimental de biologie, affilié à la nouvelle Académie des sciences médicales d'Union soviétique. Il dirige en même temps, et ce jusqu'en 1948, le département de mitogenèse de l'Institut. Il oriente ses recherches expérimentales vers l'ap-

plication de l'analyse des rayonnements mitogénétiques aux problèmes d'excitation neuromusculaire et de cancérogenèse. De plus, il s'intéresse à l'analyse expérimentale du phénomène de caryocinèse au moyen des postulats de la théorie du champ biologique vectoriel. (ces travaux étaient réalisés par L.Ya. Blyacher et E.C. Puchalskaya).

Entre-temps, l'école scientifique de Gurwitch s'agrandit de nombreux scientifiques talentueux : E.S. Billig, L.D. Lyosner, B.S. Pesochensky, E.C. Puchalskaya et N.S. Slavina.

Avec la tristement célèbre session d'août 1948 organisée par Lyssenko à l'Académie des sciences agricoles, s'ouvre la période la plus sombre de l'histoire des sciences biologiques soviétiques — la période de l'obéissance forcée aux dogmes obscurantistes pour toutes les branches de la biologie. Dans ces circonstances, Gurwitch n'a qu'un seul moyen de protester : démissionner de ses postes. Il sera l'un des rares scientifiques à l'avoir fait. Alors âgé de 74 ans, Gurwitch n'abandonne pas pour autant son activité créatrice. Travaillant chez lui, il dirige de fait le laboratoire de mitogenèse qui voit de jour en jour diminuer ses crédits, avant de disparaître complètement en 1953. Lorsqu'il sera recréé quelques temps plus tard, le laboratoire ne fonctionnera que de façon réduite avec seulement deux postes de professeurs, occupés par Anna Gurwitch et le Dr Victor F. Eremeev. Néanmoins, plusieurs jeunes étudiants ou employés de diverses institutions se porteront volontaires pour rejoindre ce laboratoire qui ne dépassera jamais deux pièces.

Gurwitch, de son côté, utilisait ses dernières forces pour terminer son ouvrage intitulé *Biologie analytique*. Celui-ci contient les prémisses épistémologiques de la biologie théorique, l'analyse critique des principales notions et conceptions biologiques ainsi que la description complète de sa théorie du champ biologique vectoriel. Ce livre n'a pas encore été publié, seuls quelques proches collaborateurs de Gurwitch ont lu le manuscrit.

J'ai moi-même eu le privilège d'être l'un des rares à avoir assisté aux cours qu'il donna chez lui entre 1953 et 1954.

Alexandre Gurwitch meurt le 27 juillet 1954.

3. LA THÉORIE DU CHAMP BIOLOGIQUE : ORIGINE, STRUCTURE LOGIQUE ET DÉVELOPPEMENT CONCEPTUEL

L'élaboration du concept de champ biologique constitue la principale œuvre théorique de Gurwitch. Celui-ci fut le premier à introduire en biologie la notion de « champ », terme appartenant au vocabulaire de la physique. Gurwitch associe le champ biologique avec l'idée selon laquelle tous les éléments se soumettent à un seul facteur morphogénétique commun, s'opposant ainsi à ceux qui imaginent l'ensemble de la morphogenèse comme le résultat d'interactions entre les éléments (A. G. Gurwitch, 1912). Toutefois, la notion de champ a beaucoup évolué entre les premiers modèles abstraits décrivant un seul phénomène morphogénétique et la théorie générale de champ biologique vectoriel considérant tous les niveaux d'organisation des organismes vivants — morphologique, cellulaire et moléculaire.

Contexte historique

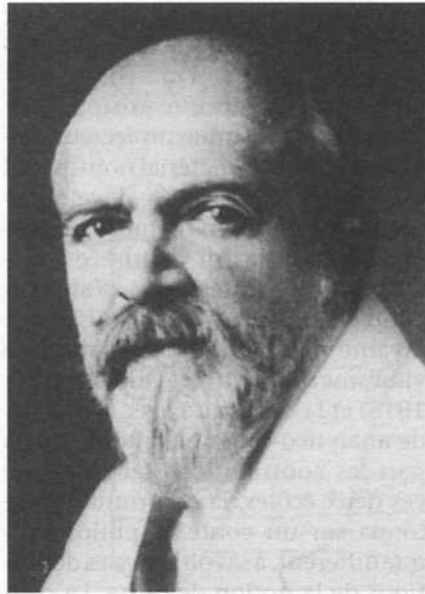
Au moment où Gurwitch s'intéressa au problème de l'ontogenèse, à la fin du siècle passé et au début du XXème siècle, on assista à d'importants développements en biologie théorique : d'abord, avec le nouvel intérêt porté aux lois fondamentales de la génétique découvertes en 1864 par Gregor Mendel et, ensuite, avec certaines expériences cruciales réalisées indépendamment par Wilhelm Roux et Hans Driesch. Les travaux menés par Roux donnèrent naissance à une nouvelle branche de la biologie du développement — la mécanique du développement (*Entwicklungsmechanik*) — qui connaîtra un retentissement considérable avec les célèbres expériences de Spemann et Mangold (1924). Ceux-ci, après avoir transplanté une partie d'un embryon sur des tissus locaux, constatèrent que les potentiels morphogénétiques des tissus étaient induits (détermi-

nés) par la capacité du greffon. Ce fut la découverte de l'« induction embryonnaire ». Driesch, de son côté, réalisa des expériences (régulations harmoniques) qui établirent les bases d'une conception clairement vitaliste.

Toutefois, depuis l'Antiquité, l'esprit des biologistes est partagé entre deux principes « suprêmes » : toute théorie du développement ou de l'hérédité, peu importe son niveau de complexité, devrait reposer soit sur le préformisme soit sur l'épigenèse (on peut faire remonter le préformisme à Hippocrate et l'épigenèse à Aristote).

Selon la structure logique du préformisme, le zygote (œuf fécondé) contient toutes les prédispositions potentielles (toutes les particularités, caractéristiques et propriétés spécifiques) nécessaires au développement du futur organisme. À l'origine, selon cette conception, tout l'enchaînement des événements constituant le développement de l'embryon est « prédestiné » par ces prédispositions potentielles. Par la suite, on considéra que toute la complexité spécifique observée de l'organisme peut être réduite à des entités isolées strictement déterminées contenues dans le zygote qui sont responsables de toutes les caractéristiques effectives d'une espèce. Utilisant la terminologie contemporaine, on pourrait définir ces entités comme les gènes et, à ce titre, la génétique mendélienne peut être considérée comme une forme de préformisme. Les entités dans le zygote présentent, selon le préformisme (embryologique) classique, une distribution spatiale semblable à celle d'un puzzle (mosaïque), chaque entité étant responsable pour une partie morphoanatomique du futur organisme. Ainsi, le développement de l'embryon n'est qu'une évolution de ces entités préformées et prédéterminées. De ce fait, il existe des connexions rigides non-équivoques entre chacune de ces entités et la partie correspondante de l'embryon et, donc, chaque stade de l'ontogenèse peut être réduit, en remontant toute la chaîne des étapes précédentes, au stade initial (zéro) qui est le zygote lui-même avec ces mosaïques spatiales des entités.

En ce qui concerne l'épigenèse, elle représentait simplement, dans sa forme initiale, une alternative au préformisme. Selon sa structure logique, chaque stade du développement de



Hans Driesch. Son expérience montra que deux blastomères séparés mécaniquement donnaient deux embryons entiers.

l'embryon ne peut être réduit qu'à son étape précédente. Ainsi, contrairement au préformisme, aucun stade du développement de l'embryon a une prédisposition directe non-équivoque dans le zygote : celui-ci n'a de prédisposition que pour le premier acte de l'ensemble du développement de la chaîne (par exemple, la première segmentation de l'œuf). De la même manière, un stade quelconque de la chaîne de développement ne contient que la prédisposition effective pour le stade suivant. Ce sont les prédispositions *effectives* opposées aux prédispositions *potentielles* de la préformation. Ainsi, l'ensemble du système de développement (embryon) comprend une combinaison de processus indépendants ou librement associés, de sorte que, si l'on remonte vers le passé à partir d'une étape donnée, la généalogie peut s'interrompre. Autrement dit, si l'on analyse le développement, non plus dans un sens généalogique mais dans l'ordre chronologique, quelque chose de *nouveau* apparaît à un certain stade sans prédisposition visible et devient une prédisposition pour le stade suivant.

Ces principes « suprêmes » — préformisme et épigenèse — établirent de manière assez différente la structure logique des tendances théorico-expérimentales mentionnées ci-dessus — mécanique du développement

et vitalisme.

Selon la doctrine de la mécanique du développement, élaborée par Wilhelm Roux avec ce qu'on appelle l'embryologie causale (1895), l'embryon est assimilé à un gadget mécanique compliqué. Afin de comprendre comment cette mécanique fonctionne, on devrait d'abord se demander comment elle est construite et quelle partie agit sur l'autre pendant le développement. Ainsi, le principal problème réside dans le fait de savoir si la cause du développement d'une certaine partie de l'embryon est localisée dans cette partie (autodifférenciation), ou a besoin l'influence d'une autre partie ou de l'environnement extérieur (différenciation induite). La manière de résoudre ce problème est de modifier l'environnement — isoler cette partie, la combiner avec une autre ou changer l'environnement extérieur — espérant ainsi faire ressortir les connexions causales. Le problème principal de l'embryologie, selon Roux, c'est la formation d'hétérogénéités visibles à partir de quelque chose d'invisible. La principale tâche de la recherche est alors de révéler ces connexions (« causales ») entre ces deux états : hétérogénéité invisible-changements visibles. Quant à savoir si la nature de l'hétérogénéité invisible est prédéterminée (préformisme) ou pouvait apparaître *de novo* (épigenèse), Roux hésitait sur cette question alors que ses successeurs de la méthode analytico-causale, comme Wilhelm His et R. Lancaster, penchèrent pour le préformisme. En 1887, pour déterminer si le développement de deux blastomères dépendait l'un de l'autre, Roux utilisa un embryon de grenouille parvenu au stade de deux blastomères et tua l'un avec une aiguille chauffée à blanc. Comme il constatait le développement d'un seul héli-embryon à partir du blastomère restant, il pensa que le résultat confirmait le principe de préformation.

Toutefois, Hans Driesch réalisa en 1891 une expérience similaire, mais cette fois en opérant une séparation mécanique des deux blastomères (il utilisa l'embryon d'un oursin), et obtint un résultat crucial : de chaque blastomère, se développa non pas un héli-embryon mais un embryon entier sans défaut morphologique. Le phénomène de développement *du tout à partir d'une partie* fut appelé par Driesch la « régulation embryonnaire ».

re ». Ensuite, on montra que l'approche technique de Roux n'était pas appropriée car le blastomère tué restant empêchait l'autre de se développer normalement. Driesch réalisa d'autres expériences (utilisant, par exemple, les Coelentérés, Echinodermes et Ascidies) qui consistaient à créer des perturbations dans différentes parties de l'embryon ainsi qu'en les mélangeant. Il obtint des résultats similaires : la formation d'embryons normaux après des interventions brutales dans le développement « normal » de l'embryon. L'un des résultats les plus impressionnants fut le développement d'un embryon d'un Hydraire morphologiquement « normal » à partir d'un trente-deuxième d'une cellule de l'œuf (d'un blastomère au stade de trente-deux blastomères). Ces phénomènes plus généraux furent appelés par Driesch « régulations harmoniques ». Il faut préciser que les régulations harmoniques de Driesch ont été démontrées au niveau de l'embryon, c'est-à-dire après la segmentation de l'œuf. (Des expériences ont été réalisées plus tard sur la manipulation intracellulaire montrant que la succion d'environ un quart à un tiers du cytoplasme du zygote n'empêche pas le développement d'un embryon normal.) La portée de ces résultats fut considérable et Driesch en fit découler deux notions principales. D'abord, l'équipotentialité, c'est-à-dire que tous les éléments (cellules) du tout (embryon) sont égaux dans leur potentiel morphogénétique, chacun ayant un ensemble complet de potentiels morphogénétiques. Ensuite, l'équifinalité, c'est-à-dire que le résultat final du développement — la formation d'un organisme adulte très spécifique — peut être atteint de différentes manières. Ainsi le principe épigénétique s'exprime véritablement par ces deux notions : il n'existe pas de prédétermination intrinsèque de la destinée individuelle d'un élément ni une distribution spatiale rigide des entités prédisposées à l'intérieur du zygote avec exactement les rôles spécifiques prévus pour chacun dans le développement.

Ces considérations amenèrent Driesch à sa conclusion générale classique : *la destinée d'un élément est en fonction de son emplacement dans le tout*. Le tout fut appelé par Driesch un « tout harmonique », auquel est attribué une propriété d'un facteur téléologique pour atteindre l'objectif de développement.

Ce facteur téléologique, appelé par Driesch « entéléchie » (en référence à Aristote), fut défini par lui comme un facteur métaphysique non-matériel non-spatial qui guide et organise le développement de l'embryon même si ses parties sont fortement perturbées, mélangées ou détruites. Ainsi, désignant l'entéléchie comme *vis vitalis* (force vivante), Driesch donna le nom de vitalisme à sa doctrine (Driesch, 1908, 1915) et la confronta avec la méthode analytico-causale de Roux. Mis à part les contributions factuelles de ces deux écoles, la confrontation se fonda sur un contexte philosophique différent, à savoir diverses définitions de la notion de cause. La conception vitaliste développée par Driesch reposait sur la notion de cause finale (« but ») — la *causa finalis* d'Aristote — alors que la méthode analytico-causale de Roux reposait sur la notion de cause efficiente (« acte ») — la *causa efficiens* d'Aristote. Considérant l'entéléchie comme une espèce non-connaissable en dernier ressort, inaccessible à l'analyse rationnelle, Driesch abandonna la science expérimentale décourageant par la même les candidats possibles pour explorer cette voie, alors que la méthode analytico-causale de Roux, par ailleurs très développée par Spemann (1936), eut de nombreux adeptes qui ont façonné l'embryologie contemporaine.

Dans ce contexte, la conception de champ développée par Gurwitsch devint une alternative défiant le principe de préformation qui sous-tendait le courant dominant en biologie moderne et, en même temps, donna une signification positive (« fondée ») au principe épigénétique.

L'analyse critique de Gurwitsch

L'attitude de Gurwitsch envers les études purement descriptives en morphologie (cytologie, histologie) de son époque était clairement négative, surtout quand elles étaient suivies d'interprétations spéculatives et arbitraires, ce qui était très souvent le cas. Il était en particulier opposé aux études réalisées en aveugle, en suivant le principe « voyons-ce-qu'on-

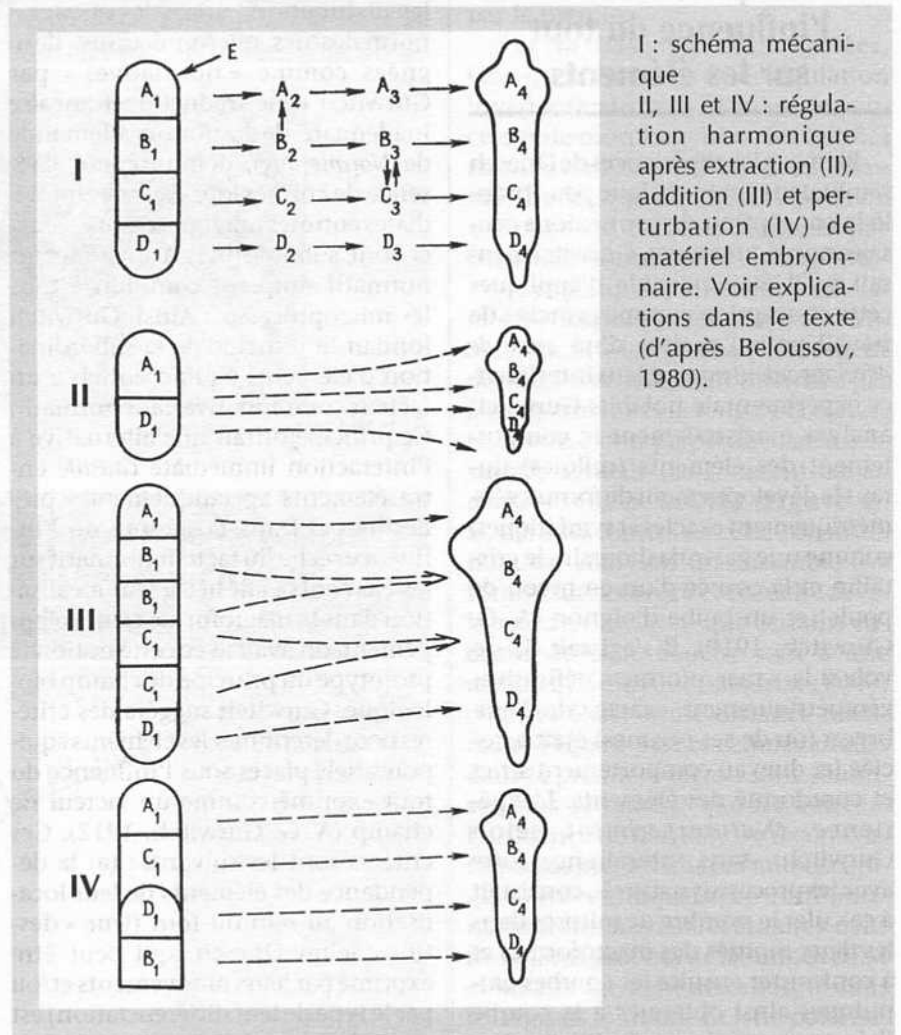
va-obtenir ». Sa façon de travailler reposait sur une analyse déductive globale de tous les faits disponibles reliés au problème, la construction inductive d'une hypothèse fondée et enfin sa vérification expérimentale. Il s'agit là d'une description très générale de la méthode scientifique correcte (certains parleront de truisme) mais l'histoire des sciences nous montre que cette méthode n'est complètement appliquée que dans un petit nombre de cas. Pour ce qui est de Gurwitsch, sa capacité d'analyse déductive était remarquable par l'étendue des faits qu'elle couvrait, touchant à différents domaines de la biologie : la confrontation de ces faits menait parfois à des conclusions inattendues et peu banales. L'ampleur du domaine qu'il embrassait tenait à son orientation philosophique vitaliste. Celle-ci lui permettait de prévoir les similarités entre des phénomènes biologiques assez différents et, en conséquence, son analyse inductive était également audacieuse et originale. Quant à la vérification expérimentale des conceptions induites, le meilleur exemple en est la découverte du rayonnement mitogénétique qui, comme la découverte de Pluton, fut faite « à la pointe du stylo ». Nous présentons maintenant l'analyse critique que Gurwitsch faisait des principales conceptions théoriques avant d'élaborer sa théorie du champ.

La génétique formelle, décrite à l'origine par Gregor Mendel, fascinait Gurwitsch par sa rigueur logique, presque mathématique. Cependant, il comprit très vite que la génétique formelle, par sa définition de la notion de gène autant que par sa conviction que tout l'organisme pouvait être complètement décrit par des caractéristiques mendéliennes, ne pouvait expliquer logiquement la réalisation de la morphogenèse elle-même. Selon Gurwitsch, l'embryogenèse elle-même se révélait hors de portée des considérations de la génétique mendélienne, comme si le transfert des caractères héréditaires était un processus particulier ayant lieu en dehors de l'embryogenèse (A. G. Gurwitsch, 1912). Le gène est caractérisé par des paramètres chimiques qui déterminent en retour le mécanisme de son action. (Il faut prendre en considération le fait que toutes ces considérations étaient faites alors que l'on ne savait rien de la structure du génome, quoique la même logique

s'applique au cas de la génétique moderne basée sur le code biochimique universel.) Ainsi, le mécanisme de l'action du gène à l'intérieur de la cellule est sans contradiction logique. Cependant, la plupart des caractéristiques mendéliennes apparaissent comme un phénomène collectif impliquant de nombreuses cellules pour leur réalisation. Gurwitch donne l'exemple de caractéristiques mendéliennes concernant le contour dentelé ou lisse d'une feuille d'ortie. La réalisation d'un tel caractère est à l'évidence due à des mouvements et à des mitoses spécifiquement dirigés, impliquant les nombreuses cellules liées à la formation du contour dentelé ou lisse, alors que le gène correspondant localisé dans chacune de ces cellules n'est pas capable de guider ces actions. Le gène « parle un langage cellulaire » alors que le caractère est réalisé à un niveau supracellulaire. Gurwitch ne voyait pas de solution à cette contradiction.

Les résultats expérimentaux et les principes de la mécanique du développement de Wilhelm Roux et la conception vitaliste de Hans Driesch — y compris les expériences très impressionnantes faites par Harrison en 1918 sur la détermination temporelle séparée des axes antérieur-postérieur et haut-bas d'un membre transplanté d'amphibien — furent soumises à la même analyse globale par Gurwitch. Cette analyse peut être bien démontrée par le schéma de la matrice causale (**Figure 1**) tiré de l'ouvrage de Belousov (*Introduction à l'embryologie générale*, 1980). Selon Roux, (**Figure 1-I**), il existe des connexions strictement causales liées à certains facteurs localisés dans un œuf (A_1, B_1, C_1, D_1) qui, à travers les étapes intermédiaires 2 et 3, mènent au « produit final » projeté à une étape « finale » de l'organisme mature : A_4, B_4, C_4, D_4 . En dehors de ces connexions immédiates, il peut y avoir des influences (principalement aux stades initiaux du développement) de l'environnement extérieur ($E \rightarrow A_1$) ainsi que des influences unilatérales ou bilatérales entre différentes parties de l'embryon ($B_2 \rightarrow A_2; C_3 \rightarrow B_3$). Selon ce schéma (I), le cycle de développement peut être résolu complètement et sans équivoque en connexions causales séparées et le but de l'analyse scientifique est de déchiffrer ces connexions. Cette approche conceptuelle de la recherche sur la

Figure 1 - Matrice causale de différents schémas de développement



I : schéma mécanique
II, III et IV : régulation harmonique après extraction (II), addition (III) et perturbation (IV) de matériel embryonnaire. Voir explications dans le texte (d'après Belousov, 1980).

mécanique du développement apporta des contributions remarquables, la plus importante étant la découverte par Spemann du phénomène de l'induction embryonnaire. Cependant, le phénomène des régulations embryonnaires harmoniques, découvert par Driesch, ne rentrait pas dans le cadre des connexions causales strictes. De fait, après extraction de certaines parties de l'embryon (B_1 et C_1 , **Figure 1-II**), les structures finales B_4 et C_4 se forment correctement, quoique le stade final de l'embryon soit plus petit ; à l'inverse, l'addition de matériel redondant (double portion de B_1 et C_1 , **Figure 1-III**) n'a pas abouti à doubler les stades B_4 et C_4 ; la perturbation du matériel embryonnaire (**Figure 1-IV**) n'a pas empêché le développement du stade final de l'embryon : $C_1 \rightarrow B_4, D_1 \rightarrow C_4$ et $B_1 \rightarrow D_4$. On en conclut logiquement que le développement de l'em-

bryon ne pouvait être résolu complètement par un réseau de connexions de cause à effet, mais que le résultat final ne pouvait être compris qu'en considérant l'embryon comme un tout.

Ainsi, Gurwitch repoussa la conception causale préformiste de la mécanique du développement et accepta la conception vitaliste épigénétique du tout comme facteur organisant l'embryogenèse « normale » ainsi que ses régulations harmoniques. Cependant, alors que Driesch lui-même arrêta ses recherches sur le « tout », considérant qu'il s'agissait d'une entéléchie agnostique non accessible à l'analyse rationnelle, Gurwitch ne voyait là qu'un point de départ pour le développement de sa recherche. Il considérait le « tout » comme un objet d'analyse scientifique, c'est-à-dire comme un principe de travail.

Elaboration de quelques critères qualitatifs (statistiques) confirmant l'influence du tout sur les éléments

Bien que les expériences de Driesch semblaient avoir quelque peu ébranlé la conception de connexions causales non-équivoques, Gurwitch pensait qu'il était possible d'appliquer cette conception comme principe de travail pour l'analyse d'un cycle de développement normal sans interférence expérimentale notable. Gurwitch analysa magistralement le comportement des éléments (cellules) durant le développement de formes géométriquement exactes et symétriques, comme une gastrula d'oursin, le cristallin et la cornée d'un embryon de poulet et un bulbe d'oignon (A. G. Gurwitch, 1910). Il s'agissait de savoir si la « macroforme » définitive, géométriquement exacte, de l'embryon (ou de ses organes) était associée (et due) au comportement strict et coordonné des éléments. L'expérience (*Naturexperiment* selon Gurwitch), sans interférence forte avec les processus naturels, consistait à calculer le nombre de mitoses dans les deux moitiés des macroformes et à confronter ensuite les courbes empiriques ainsi obtenues à la courbe théorique gaussienne de distribution normale.

On a obtenu différentes formes de distribution. Chez la gastrula d'oursin uniquement, on a constaté une distribution « subnormale », selon laquelle la déviation empirique (différence entre le nombre de mitoses sur les deux moitiés) était inférieure à la déviation standard donnée par la distribution gaussienne. Dans les autres cas, la distribution empirique du nombre de mitoses était normale ou « supranormale ». Cependant, on n'a observé aucun cas où des mitoses intervenaient simultanément dans les deux moitiés, en miroir. Gurwitch utilisa le terme « détermination » pour désigner le cas de la distribution subnormale des mitoses ; il voulait dire par là qu'il y avait une interaction individuelle causale entre les mitoses symétriques. De façon générale, dans tous les cas de distribution subnormale de « microprocessus » (mitoses) participant au développe-

ment d'une « macroforme », il pensait qu'il fallait émettre l'hypothèse de connexions causales immédiates entre les microprocessus. A l'inverse, les distributions normales et supranormales des microprocessus, désignées comme « normatives » par Gurwitch (une traduction française inadéquate de la notion allemande de *Normierung*), démontraient l'absence de connexions causales immédiates entre les microprocessus. Ceux-ci sont subordonnés à un « facteur normatif simple », commun à tous les microprocessus. Ainsi, Gurwitch fondait le principe de la subordination d'éléments équipotentiels à un facteur commun invariant normatif. Ce principe offrait une alternative à l'interaction immédiate causale entre éléments spécifiquement « prédestinés ». Dans la mesure où l'influence réelle du facteur normatif sur les éléments était liée à leur localisation dans la macroforme en développement, on avait avec cette notion le prototype du principe de champ biologique. Gurwitch suggéra des critères pour déterminer les éléments équipotentiels placés sous l'influence du tout exprimé comme un facteur de champ (A. G. Gurwitch, 1912). Ces critères sont les suivants : (a) la dépendance des éléments de leur localisation au sein du tout (leur « destin », selon Driesch, qui peut être exprimé par leurs mouvements et/ou par le type de leur différenciation) est assez sûre et mathématiquement simple ; (b) la remise en ordre successive de l'arrangement mutuel des éléments pendant le développement de l'embryon (le tout), d'une dispersion apparemment désordonnée à une distribution spatiale de plus en plus régulière ; (c) le « contenant » — le tout — (un contour géométrique régulier de la macroforme) est plus précis que le contenu (la distribution des éléments constituant ce contour à l'échelle microscopique). Cela signifie que l'exactitude géométrique de la macroforme ne dépend pas de l'exactitude de la forme des éléments constitutifs (comme dans le cas des constructions de mosaïque ou de puzzle, où chaque pièce doit être précisément localisée). Au contraire, le tout agit lui-même comme un facteur « organisateur » qui permet un arrangement particulier des éléments dont les microformes individuelles, non prédéterminées, sont adaptées au (dictées par le) contour de la macro-

forme à chacun des endroits géométriquement spécifiques.

Ainsi, en élaborant les critères de l'influence potentielle du tout, comme facteur sur le comportement des éléments durant l'embryogenèse normale, Gurwitch essayait pour la première fois de travailler sur le concept du « tout », la convertissant ainsi de son état d'entéléchie déclarée non connaissable à un « principe de travail » soumis à l'analyse scientifique stricte.

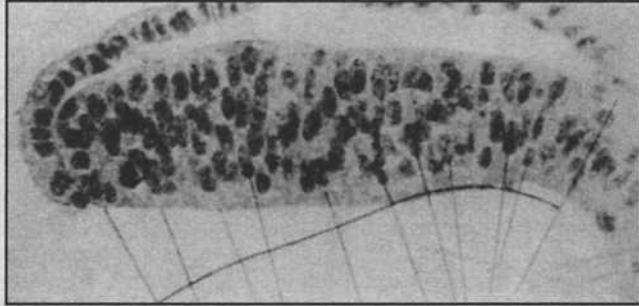
L'étape suivante consistait à appliquer ce principe à différents objets vivants.

Construction des champs morphogénétiques embryonnaires

L'analyse logique de Gurwitch suppose une subordination des éléments à un unique facteur commun de champ *invariant*. Cette conception n'a de sens que si la dépendance des éléments par rapport au champ est invariable sur une période suffisamment longue du développement de l'embryon.

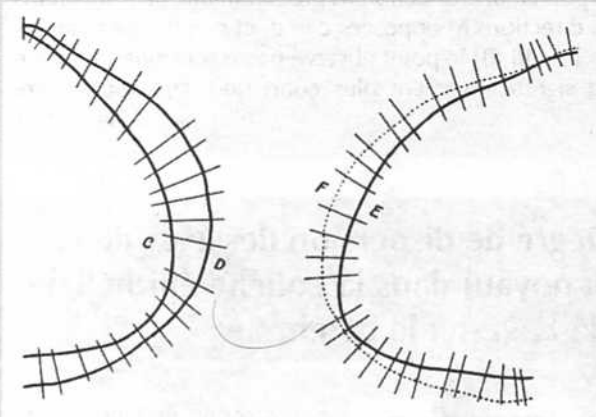
Gurwitch suggéra une loi d'invariance décrivant (« expliquant ») les mouvements des cellules de l'embryon et agissant sur une période longue de développement de l'embryon (A. G. Gurwitch, 1914). Il s'agissait d'une étude histoembryologique particulière, consacrée aux mouvements des cellules épithéliales dans le cerveau du requin. C'était le premier travail en embryologie à mettre en évidence un mouvement des cellules épithéliales dans les couches neurologiques. Le fait crucial constaté était qu'à chaque moment donné du développement de la vésicule cérébrale de l'embryon, les axes longitudinaux des cellules dans la couche interne de l'épithélium neuronal n'étaient pas orientées perpendiculairement à la surface, mais à un angle de 15-20°. Il s'avère que cette orientation a une signification pronostique : en construisant, à un certain stade de développement, une courbe normale aux axes de la cellule, elle coïncidera avec la forme réelle de la vésicule cérébrale à un stade ultérieur du développement (**Figures 2 et 3**). Gurwitch compare cette orientation pronostique avec le vira-

Figure 2 - Signification pronostique de l'orientation des axes du noyau dans la zone mitotique des vésicules cérébrales du requin



(d'après Gurwitsch, 1914)

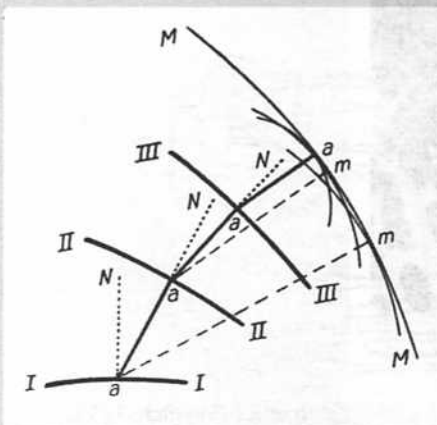
Figure 3 - Comparaison des formes de la vésicule cérébrale reconstruites théoriquement et réellement observées



Il y a coïncidence de la prédiction (E → F) et du réel (C → D).

(d'après Gurwitsch, 1914)

Figure 4 - Représentation de la trajectoire d'une cellule épithéliale sous l'influence d'une DPM



I, II, III : contours des stades successifs du développement de la couche épithéliale ; N : normale (perpendiculaire) à la surface momentanée de la couche ; am : distance la plus courte du point de base de la normale N à la surface DPM ; la trajectoire de la cellule réelle est aaaa, bissectrice de N et am.

(d'après Gurwitsch, 1914)

ge du gouvernail qui précède le virage du bateau lui-même : le second intervient avec un certain délai et s'opère selon les indications données par le premier.

Sur la base de ces données, Gurwitsch formula une régulation invariante abstraite. Durant le processus de morphogenèse, les cellules en mouvement sont orientées comme si elles étaient attirées par une « surface de force », désignée par Gurwitsch comme une « morphologie dynamique préformée » (*dynamisch präformierter Morphe* ou DPM). Suivant cette idée, à chaque moment donné, les cellules sont orientées par leurs grands axes le long de la bissectrice entre une perpendiculaire à la surface actuelle (au moment considéré) et celle de la DPM (Figure 4). Si, dans les limites de cette construction, on analysait un ensemble des formes successives de la couche développante, on verrait que certains endroits de cette couche sont à une distance minimale de la surface DPM, d'autres étant à une distance maximale (Figure 5). Les cellules situées dans la première région sont soumises plus fortement que les autres à l'influence de la DPM. De façon correspondante, les images microscopiques réelles indiquent une forte polarisation des noyaux cellulaires dans les régions proches de la surface DPM et un arrangement désordonné dans les régions lointaines. Cette polarisation est estimée par le calcul du degré de dispersion de l'orientation des axes des cellules autour d'une position moyenne (perpendiculaire à la couche) dans les deux régions (Figure 6). Dans certains cas, la forte polarisation (attraction intensive par la DPM) et la dispersion (attraction faible par la DPM) sont mêmes évidentes, sans avoir besoin de calculer (Figure 7). Ainsi, la loi d'invariance décrivant le comportement des cellules durant une période relativement longue de développement était démontrée. Cependant, cette loi n'était accordée qu'à un seul objet spécifique, son expression mathématique était trop compliquée, proche d'une simple interpolation, et son inclination téléologique évidente, puisque l'action de la loi était associée à une DPM qui n'existait pas au moment de son action.

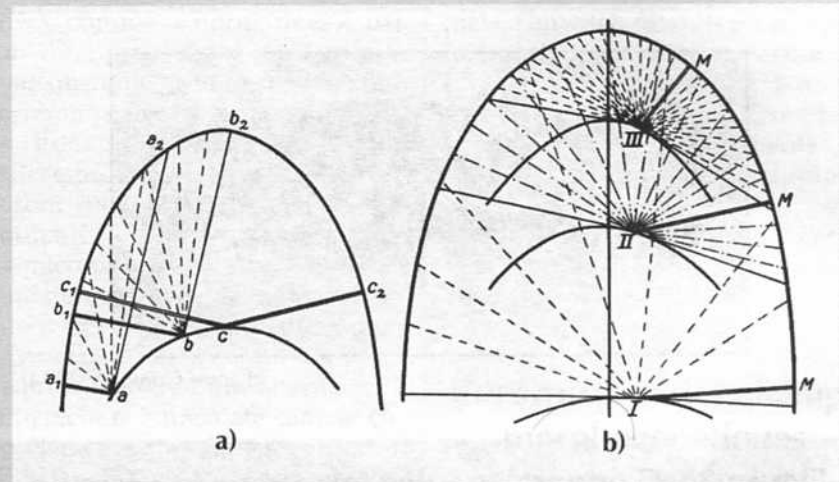
Il fallait donc aller plus loin, ce qui fut fait avec Gurwitsch dans son ouvrage *Über den Begriff des embryonalen*

Feldes (Un concept de champ embryonnaire, 1922). On y trouvait des constructions invariantes logiquement semblables pour la morphogénèse de certaines plantes : un fleuron de camomille (*Matricaria chamomilla*) et les chapeaux de deux espèces de champignons.

La forme adulte du fleuron de camomille a la forme géométrique régulière d'un parabolöide stéréométrique. Pourtant, aux stades antérieurs, la forme du fleuron en développement n'est pas aussi régulière et n'atteint que graduellement la forme parabolöide définitive, qui est dans une certaine mesure sa DPM. Le comportement des composants de la forme parabolöide — à savoir les fleurs individuelles, composées de réceptacles proximaux et de corolles distales (**Figure 8**) — est tout à fait remarquable. Les fleurs les plus basses du fleuron (le contenu) doivent évidemment croître plus vite que les autres pour permettre l'apparition de la forme parabolöide du fleuron entier (le contenant). La croissance de chaque fleur individuelle résulte de la croissance de sa corolle et du réceptacle. On a observé que les accrétions de ces deux parties ne sont pas strictement déterminées et peuvent être assez différentes ; elles sont néanmoins coordonnées de telle façon que la vitesse de croissance de la fleur est strictement régulière, ce qui permet l'apparition de la forme parabolöide. Certaines variations individuelles de l'intensité de croissance des fleurs a même amené à une courbure compensatoire de leurs axes et à un étirement de certaines de leurs parties (**Figure 8 - 5a, 5b**). La loi d'invariance de Gurwitch s'exprime par la surface de force parabolöide DPM, désignée maintenant comme le champ, qui attire les éléments (fleurs individuelles) sur des trajectoires radiales, de façon à ce que la direction et l'accrétion de chaque fleur soient fonction de sa localisation dans le champ, la croissance du réceptacle et de la corolle n'étant pas déterminés, mais simplement « normés ».

La morphogénèse des deux espèces de champignons est exprimée par une autre espèce de structure de champ. Au stade initial de son développement, le chapeau d'un champignon gymnocarpe (*Marasmius sp.*) se compose d'un paquet d'hyphes* confusément arrangés, dont les bords soulignent les contours flous et indé-

Figure 5 - Schéma de l'influence de la DPM sur différents points de la surface de la couche



a) Stade initial ; b) Stades successifs ultérieurs : I-II-III ; a, b, c - différents points de la surface de la couche ; a₁, b₁, c₁, a₂, b₂, c₂ - différents points de la surface DPM.

M - Direction de l'influence maximale de la DPM.

Au stade initial, le point a a une direction M prédominante (a → a₁) tandis que le point c a deux directions M opposées c → c₁ et c → c₂ ; pendant les étapes ultérieures I → II → III (B) le point observé passe sous une influence unique : III → M est significativement plus court que dans toute autre direction. (d'après Gurwitch, 1914)

Figure 6 - Degré de dispersion des axes de la cellule (ou du noyau) dans la couche épithéliale de la vésicule cérébrale

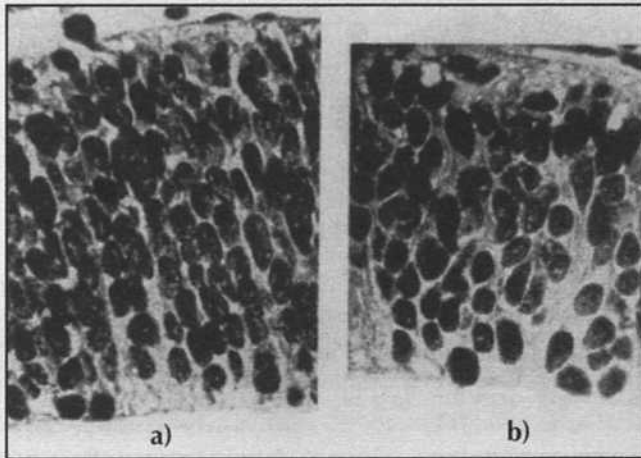


a) Zone éloignée de la surface DPM : dispersion maximale des axes du noyau par rapport à la normale à la surface de la couche ;

b) Zone proche de la surface DPM : dispersion minimale des axes du noyau

(d'après Gurwitch, 1930)

Figure 7 - Polarisation et dispersion des axes de la cellule selon l'influence de la DPM



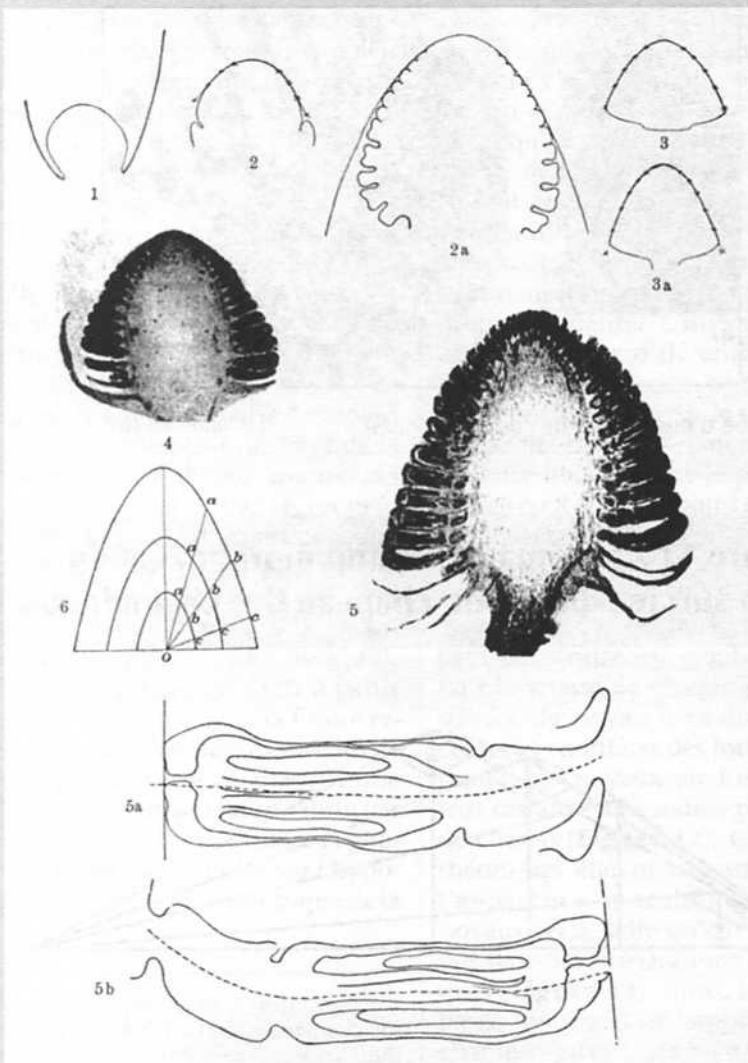
Deux régions de la couche épithéliale de la vésicule cérébrale situées à différentes distances de la surface DPM et correspondent aux coordonnées différentes mentionnées à la figure 5.

a) Région correspondant au point a (Fig. 5A - distance minimale à la surface DPM dans la région a → a₁) : on voit nettement la polarisation et l'arrangement des noyaux dans la direction de M (influence maximale de la DPM).

b) Région correspondant au point c (Fig. 5A - point à distance égale de deux côtés opposés de la DPM c → c₁ → c₂) : dispersion maximale des axes des noyaux.

(d'après Gurwitch, 1914)

Figure 8 - Morphogenèse du fleuron de camomille



1, 2, 2a, 3, 3a : Contours du fleuron pendant les stades successifs de son développement, avec une « géométrisation » de plus en plus précise de la forme du fleuron comme parabololoïde : 2, 2a - inscription partielle dans le contour du parabololoïde, 3, 3a - inscription complète du contour parabololoïde désigné par des croix ;

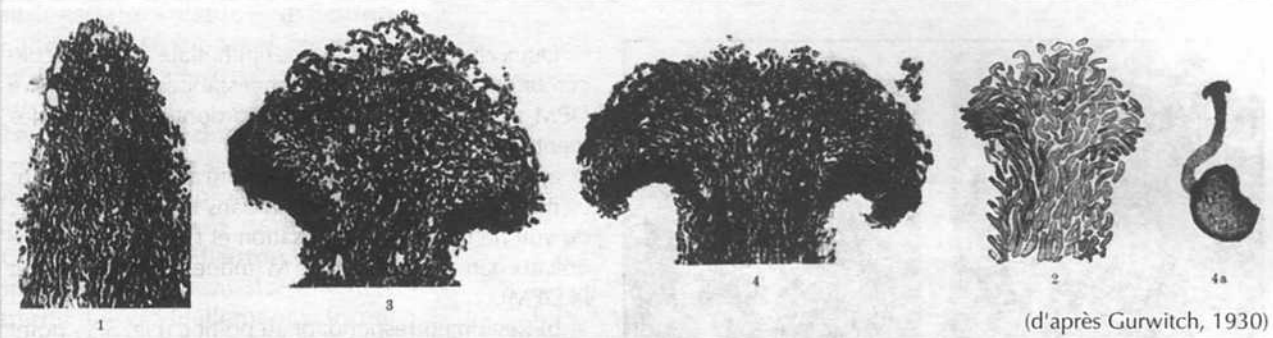
4, 5 : Section sagittale à travers le fleuron à deux étapes successives de son développement : le fleuron mûr (5) avec des fleurs individuelles morphologiquement différentes sur le côté opposé du fleuron ;

5a : Contour de la fleur individuelle en bas à gauche, de forme « normale » ;

5b : Contour de la fleur individuelle en bas à droite, « déformée » : tous deux se comportent comme s'ils s'étiraient pour atteindre la surface du paraloïde circonscrivant le fleuron, améliorant ainsi la précision géométrique du fleuron entier.

(d'après Gurwitch, 1930)

Figure 9 - Morphogénèse du champignon gymnocarpe



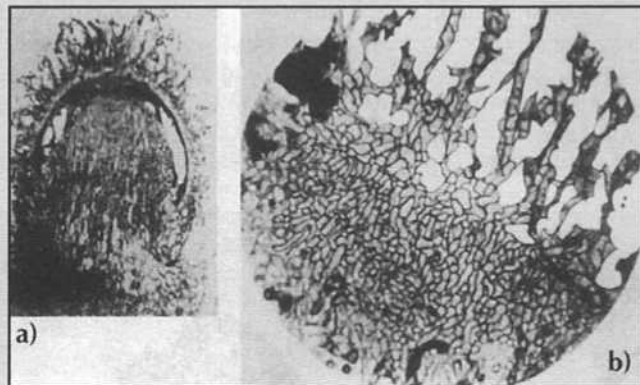
1, 3, 4 : Etapes successives du développement ; 2 : Dessin schématique de l'arrangement des hyphes ; 4a : Macromorphologie du champignon.

finis du corps. Au fur et à mesure du développement, les bords des hyphes sont brossés et les contours deviennent de plus en plus réguliers et géométriques (Figure 9). Dans le cas d'une autre espèce de champignon (une espèce angiocarpe non identifiée), le chapeau en développement est aussi semblable à un enchevêtrement d'hyphes. Une ligne d'arc apparaît ensuite et devient de plus en plus évidente, quoiqu'elle ne soit pas située au dessus des bords supérieurs des hyphes, comme dans le cas précédent, mais *en dessous* des bords. Le stade suivant du développement voit le relâchement puis le fléchissement des bords des hyphes vers le contour qu'ils doivent former (Figure 10).

Le champ morphogénétique est décrit dans ce cas par la structure suivante. Si le plan de projection de la forme de chapeau est considéré, il y a deux sources de champ ponctuelles situées aux bords de la forme définitive (Figure 11). Elles sont sources de forces, que celles-ci soient attractives ou répulsives, qui décroissent en proportion inverse de la distance et se composent suivant la règle des parallélogrammes. On obtient ainsi un ensemble de surfaces équipotentielles, l'une d'entre elles correspondant à la valeur principale de la force verticale constitutive (Figure 11, ligne pointillée). Cette ligne d'arc analytique correspond à la surface distale du chapeau du champignon *Ma-*

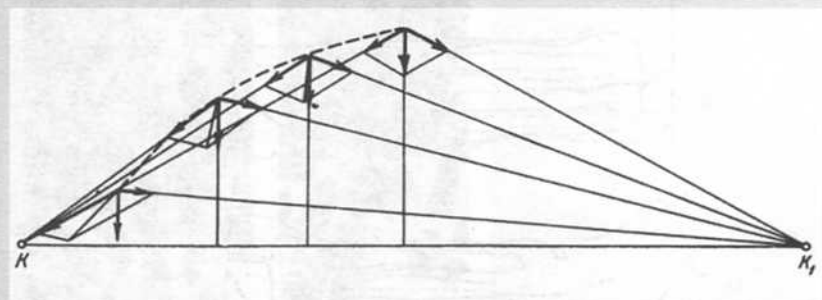
*Hyphes : filaments dépourvus de chlorophylle, constitutifs du mycélium des champignons supérieurs (le thalle).

Figure 10 - Morphogénèse du champignon angiocarpe



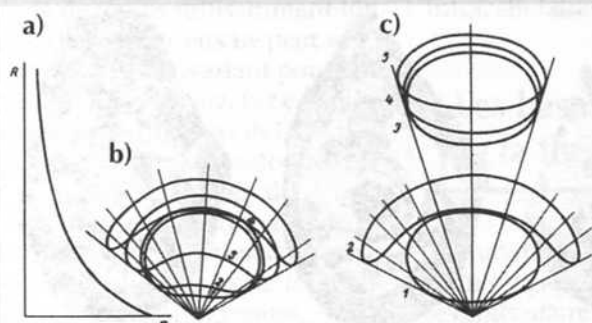
a) Vue d'ensemble ; b) Vue rapprochée (d'après Gurwitch, 1930)

Figure 11 - Schéma du champ morphogénétique de la surface distale du chapeau des champignon



(d'après Gurwitch, 1922)

Figure 12 - Schéma du champ morphogénétique du développement de cartilage de la phalange du triton



La courbe en a) montre le rapport entre la distance r d'un point à la surface du noyau et la distance initiale R entre ce point et la source de champ (fonction hyperbolique du second degré) ; en b) figurent les changements calculés de la forme du noyau lorsqu'il s'éloigne de la source de champ ponctuelle : 1 → 2 → 3 → 4 ; en c) figurent les changements calculés de la forme du noyau apparus en raison d'une mitose dans la zone centrale (1 → 2) ou périphérique (3 → 4 → 5) de l'influence de la source du champ.

(d'après Gurwitsch, 1930)

rasmius. Cette construction de champ est assez différente du concept de DPM utilisé dans le cas des vésicules du cerveau de requin ou pour la morphogenèse du fleuron de camomille, puisque les formes définitives ne correspondent plus ici à des surfaces de force DPM attractives, mais sont les surfaces de champ équipotentielles émanant de sources ponctuelles. Ce type de champ n'a pas la forme téléologique des constructions DPM précédentes et peut être considéré comme un facteur causal.

Le pas suivant dans l'élaboration de champs morphogénétiques fut réalisé par les études d'Anikin sous la direction de Gurwitsch (A. Anikin, 1929). Il s'agissait d'analyser les changements de forme sur les noyaux de cellules mésenchymateuses* pendant le développement du cartilage de la phalange du triton. Sur une section transversale de la phalange, on peut observer différentes formes de noyaux distribuées avec une certaine régularité : au centre de la section, les noyaux sont de forme ronde et s'incurvent de plus en plus lorsqu'ils s'éloignent du centre. Mais à partir d'une distance critique, la forme redevient ronde. Toutes ces variétés de forme peuvent être décrites par une loi, une fonction de leur situation par rapport à l'axe de symétrie de la phalange. La loi est formulée sur l'hypothèse que le centre géométrique de la

section transversale est la source ponctuelle d'un champ répulsif isotrope agissant en tout point de la surface des noyaux. Dans la mesure où les mitoses interviennent principalement le long de l'axe et où les noyaux se déplacent de façon centrifuge, la vitesse instantanée (V) de chaque point du noyau est inversement proportionnelle à la distance de ce point à la source et peut donc être exprimée par l'équation différentielle :

$$V = -dR/dt = -K/R$$

où R signifie, en général, les coordonnées du point et, en particulier, la distance du point à la source, t signifie le temps, et K est un coefficient de proportionnalité. L'intégration de cette équation différentielle peut donner une expression combinant la distance parcourue par le point et le temps nécessaire au parcours. Si la distance initiale entre le point et la source est R et que le point se déplace de r dans la direction centrifuge, cela prendra le temps t' ; t' est associé à R et r par l'équation : $2Kt' = r^2 + 2Rr$.

Sur la base de cette équation, on peut construire un graphe rapportant la vitesse de chaque point à la surface du noyau à sa distance du centre et en inférer des formes théoriques des noyaux en fonction de leur distance à la source ponctuelle de champ (Figure 12). Ces formes théoriques étaient très similaires à l'apparence morphologique des noyaux réels, telle qu'elle apparaissait dans les préparations histologiques (Figure 13). Ainsi, la formule basée sur l'action supposée d'un champ décrivait très bien le phénomène observé, spécifique à la morphogenèse de la phalange du triton

— une régularité remarquable dans le changement graduel de forme du noyau : d'abord on va du cercle vers le haricot, puis, après un petit accroissement de distance au-delà de la distance critique, le noyau est de nouveau rond.

Les deux derniers modèles considérés ici concernent l'applicabilité du principe du champ au problème de la cytodifférenciation pendant le développement. La première étude fut réalisée par Lydia Felicine-Gurwitsch (l'épouse de Gurwitsch) et l'autre est due à Gurwitsch lui-même.

L'objet de la première, intitulée « Application du principe de champ à l'analyse des processus de différenciation embryonnaire », portait sur le développement de la rétine amphibienne. La principale question qui se posait était de savoir s'il y avait des composants du processus de cytodifférenciation qui dépendaient des coordonnées des cellules en différenciation dans la couche rétinée (par rapport aux axes de symétrie). On comparait pour ce faire l'histogenèse au centre de la rétine et celle de sa périphérie. On découvrit que la croissance de la rétine amphibienne procède par addition de nouvelles cellules à la couche rétinée à partir des zones de mitoses marginales. Ces jeunes cellules sont beaucoup plus petites que les cellules-batons adultes, qu'elles vont devenir par différenciation. De même, les cellules de la partie centrale de la rétine sont plus grandes et plus vieilles. La maturation implique donc à la fois une croissance et une différenciation. Tout se passe comme si, à un certain stade, une onde de différenciation passe à

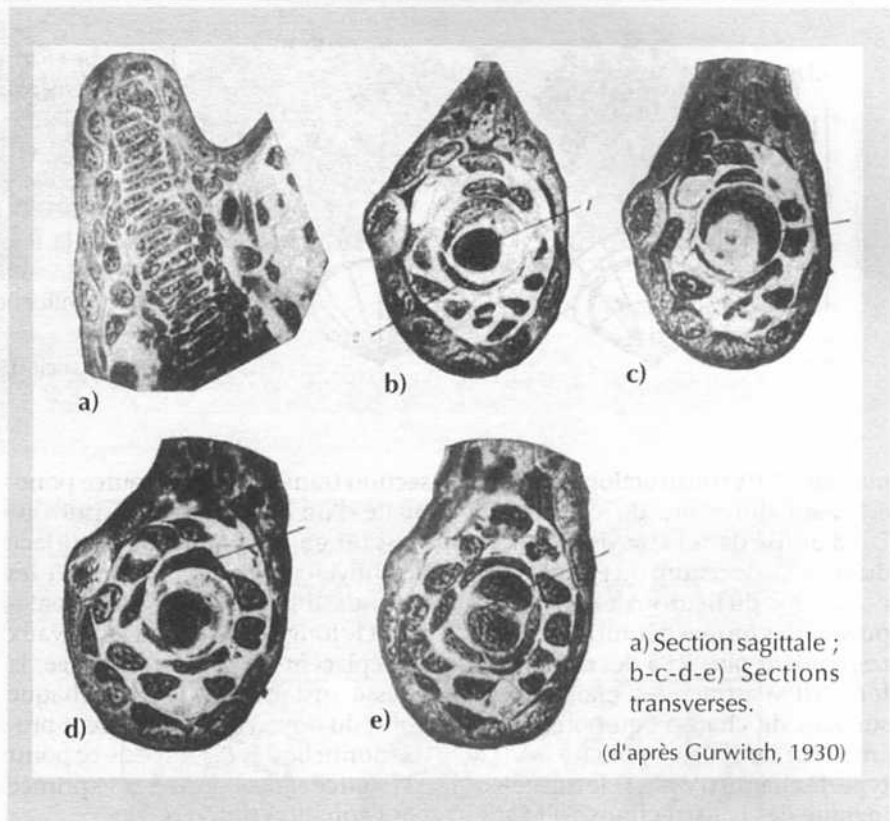
* Le mésenchyme est le tissu conjonctif embryonnaire dérivé du mésoderme qui donne par différenciation le tissu conjonctif adulte, les cartilages, les muscles, les os et les éléments du sang.

travers toute la rétine et prend chaque cellule « par surprise ». Les cellules de la partie centrale croissent avant de se différencier alors que celles de la périphérie se différencient d'abord, puis entament leur croissance (**Figure 14**). Cette relation différente entre les taux de croissance et de différenciation de diverses cellules dépend de la localisation de celle-ci — la distance de la cellule au centre de la rétine, qui correspond au départ du nerf optique. Alors que dans les modèles précédents, l'action du champ morphogénétique s'exprimait par des mouvements de cellules, des changements de forme du noyau et d'autres effets cinématiques, cette action se traduisait ici par des signaux commandant à la cellule de continuer la croissance ou de commencer la différenciation — deux processus de caractère assez différent. En d'autres termes, dans les modèles précédents, le « mécanisme » de l'action du champ suggérée — attraction ou répulsion — était réalisé plus immédiatement par les mouvements cellulaires observés, alors que dans le cas de la différenciation de la rétine, le champ devait être un facteur ayant une implication beaucoup plus profonde dans la structure et la fonction cellulaires.

Dans le second modèle de champ traitant de la cytodifférenciation, on s'intéressait à la spermatogenèse des mammifères (A. G. Gurwitch, 1927). La cytodifférenciation pendant la spermatogenèse associe des changements radicaux de la morphologie générale des cellules — conversion d'une forme ordinaire de cellule spermatide en une forme hautement spécifique et particulière de spermatozoïde — à des mouvements intracellulaires compliqués d'organites de la cellule tels que les centrioles, les appareils de Golgi, etc. Aussi bien la morphologie extérieure de la cellule que les déplacements intracellulaires des organites sont parfaitement décrits par le modèle de Gurwitch. Celui-ci avait imaginé que le sperme en développement était placé dans un champ externe basé sur une source ponctuelle en rotation autour de la cellule (**Figure 15**).

Les modèles de Gurwitch que nous avons considérés ici, reposant sur sa conception de champ morphogénétique, représentent un ensemble assez varié de diverses constructions abstraites :

Figure 13 - Changements dans la forme du noyau observés sur des sections histologiques



a) Section sagittale ;
b-c-d-e) Sections
transverses.
(d'après Gurwitch, 1930)

- le modèle de champ peut être attractif (« morphologie dynamique préformée » du fleuron de camomille ou des vésicules cérébrales) ou répulsif (phalange de triton) ;

- sa capacité de description « marche » indépendamment de la force, attraction ou répulsion, qui lui est assignée, comme dans le cas des chapeaux de champignons ;

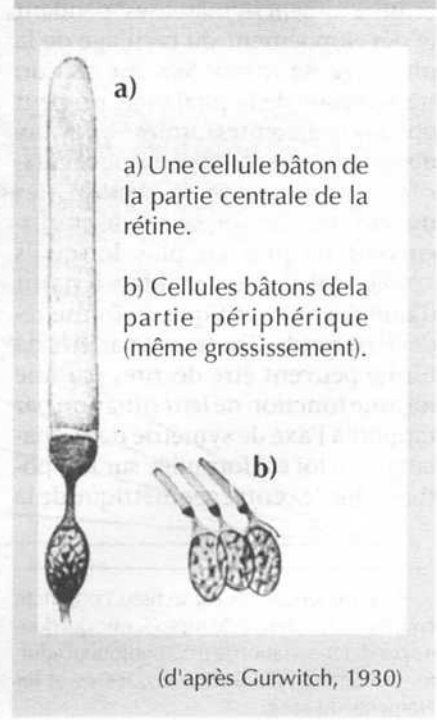
- la surface de champ peut être parabolicoïde ou avoir une forme régulière (fleuron de camomille et chapeaux de champignons) ;

- elle peut émaner de sources ponctuelles (phalange de triton, rétine amphibienne et spermatogenèse) ou encore être une intégrale vectorielle comme dans un cas de champignon.

Cependant, en dépit de leurs caractères variés, ces modèles sont unis par un principe fondamental : une loi d'invariance simple décrivant le développement de parties spécifiques de l'embryon en tant que macroformes complètes sur une période relativement longue.

En dépit de l'élégance et de l'aptitude à la description de ses modèles de champ, Gurwitch réalisait plus que tout autre les limites de sa con-

Figure 14 - Cellules dans la rétine d'une grenouille juste après la métamorphose



a) Une cellule bâton de la partie centrale de la rétine.
b) Cellules bâtons de la partie périphérique (même grossissement).

(d'après Gurwitch, 1930)

ception de champ et soulignait qu'il ne s'agissait que d'un premier pas. Ces limites étaient les suivantes. D'abord, bien que les modèles de champ considérés soient efficaces pour décrire ce qui arrive sur une période de temps suffisamment longue, aucun d'entre eux ne peut servir comme principe invariant pour tout le cycle ontogénétique. Par exemple, une formule particulière de DPM peut décrire assez bien le développement des vésicules cérébrales du requin (A. G. Gurwitsch, 1914) mais elle est inadaptée à la description d'un développement ultérieur pour la même espèce. En d'autres termes, si un modèle est adapté à une période de développement menant de A vers B, la période suivante, de B vers C, nécessitera un autre modèle. Ensuite, les objets analysés par ces modèles sont assez artificiellement et arbitrai-

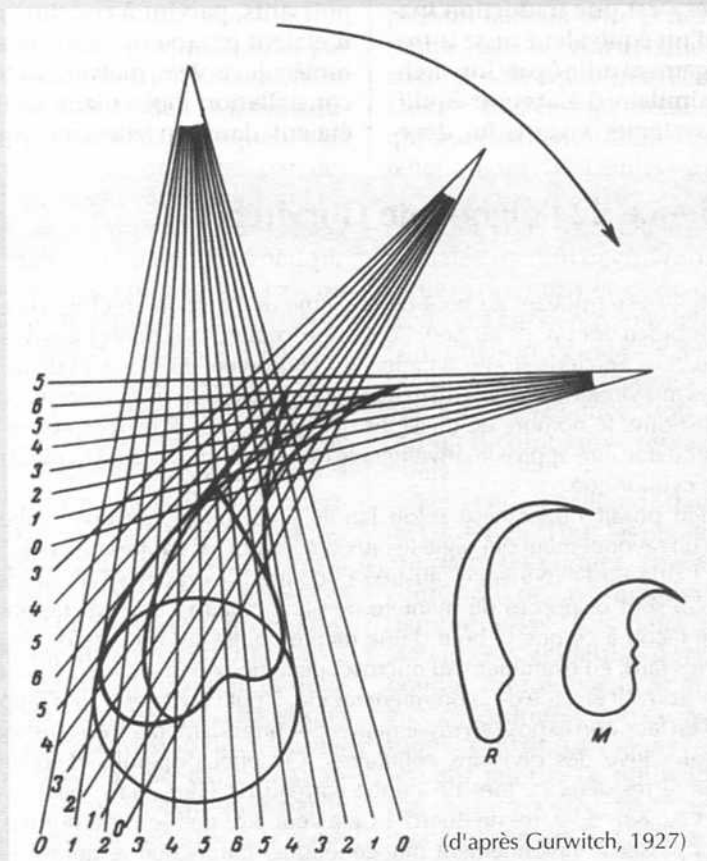
rement délimités au sein de l'embryon comme un tout. Ainsi, le seul principe valable de ces modèles était le postulat de l'invariance et Gurwitsch avait l'intention de l'utiliser pour une description adéquate des processus intracellulaires.

Les bases moléculaires de la théorie du champ

Gurwitsch s'intéressa aux processus biologiques intervenant à l'échelle moléculaire au début de sa carrière scientifique, ce qui était exceptionnel pour un biologiste de son époque. Son premier travail dans cette direction qui peut être considéré comme l'une des premières études de biologie moléculaire, concernait les

phénomènes de régulation dans le protoplasme des œufs d'amphibiens et d'échinodermes, révélés grâce à la méthode de centrifugation, appliquée pour la première fois aux objets vivants (A. G. Gurwitsch, 1904, 1905, 1908). Le principal enseignement de ces études est que, en dépit du fait que la centrifugation chamboulait tout le contenu des œufs et détruisait toutes les structures visibles du cytoplasme, les premières étapes du développement, telles que la division et la formation de la blastula, intervenaient normalement. Les structures visibles détruites étaient généralement réparées mais il arrivait souvent que le développement eût lieu même sans cette réparation. Gurwitsch en conclut que lorsque la destruction de la structure cytoplasmique est suivie de sa restauration, elle est recrée à partir de certains matériaux amorphes (invisibles) qui sont porteurs de l'expression du vivant. En cas de perturbations réversibles de l'organisation moléculaire initiale des structures intracellulaires, il persistait dans le cytoplasme les *conditions dynamiques* responsables de l'organisation spécifique et capables de restaurer l'organisation moléculaire à partir de matériaux différents. Cette « interchangeabilité » des molécules participant aux processus morphogénétiques est l'expression du phénomène d'équipotentialité décrit par Driesch et maintenant observé à l'échelle moléculaire. La spécificité des processus observés, réalisée (en dépit de la destruction des structures participant normalement à ce processus) par l'implication de molécules assez différentes, poussa Gurwitsch à désigner le cytoplasme comme un « processus structuré » qui sous-tendait sa « théorie physiologique du cytoplasme ». L'application du principe de régulation de Driesch (les régulations harmoniques) au niveau moléculaire signifiait qu'une *cellule individuelle* devait être considérée comme un *tout*. De même, la notion d'équipotentialité appliquée au niveau moléculaire fut désignée par Gurwitsch comme la « polyréactivité » (A. G. Gurwitsch, 1944). Ceci signifie essentiellement qu'il n'existe pas de prédétermination des compartiments intracellulaires : les entités subcellulaires se comportent selon leur localisation dans le tout (la cellule) qui présente donc un *réseau dynamique indestructible* (étant en correspondance avec le

Figure 15 - Construction du champ morphogénétique décrivant la différenciation de la tête du spermatozoïde



Configuration des trois étapes successives de la différenciation du spermatozoïde - R et M figurent des spermatozoïdes de rat et de souris.

réseau de coordonnées) qui détermine le destin des molécules impliquées localement (*processus structurant*).

Ces idées étaient soutenues par les expériences au cours desquelles on soumettait l'œuf fertilisé à diverses formes de traitement (refroidissement, privation de nutriments, traitement narcotique) qui provoquaient le mouvement chaotique de certains organites intracellulaires : fuseaux mitotiques de centrosomes, centrioles, etc. (cité par A. G. Gurwitch, 1944). On en concluait que les mouvements harmoniques observés dans une cellule normale sont dus à un certain facteur lié à la cellule comme un tout, ce facteur n'étant ni détruit ni inactivé par la centrifugation. Ainsi, les connexions spatio-temporelles entre structures intracellulaires séparées ou processus n'étaient pas liées à des propriétés des structures en tant que telles. En général, les facteurs expérimentaux provoquant de tels mouvements chaotiques des organites intracellulaires diminuent plus ou moins directement l'intensité énergétique du métabolisme. Pour Gurwitch, ce fut le point de départ d'un saut conceptuel : l'énergie métabolique normale était nécessaire pour maintenir cette structuralité intracellulaire « invisible » (et indestructible). Cette idée le mena à conclure qu'il existait deux types d'asso-

ciations moléculaires dans les systèmes vivants.

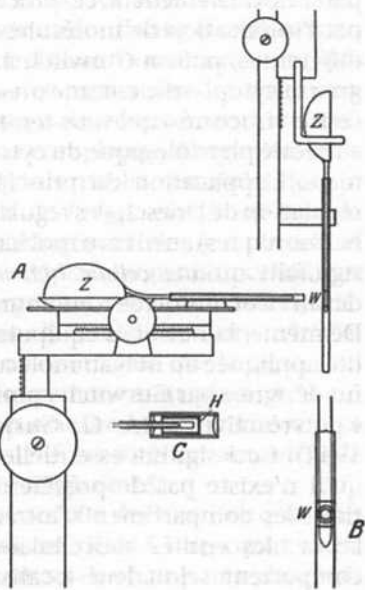
Les associations de la première espèce sont des formations moléculaires stables constituant des structures visibles et invisibles dans lesquelles les molécules sont liées par des liens chimiques ordinaires : covalence, électrostatique, hydrogène ou forces de van der Waals. Pour détruire ces structures (pour briser les liens), il faut une énergie externe. Les associations de la seconde espèce sont des constellations moléculaires instables dans lesquelles les molécules ne sont pas connectées entre elles par l'un des moyens mentionnés ci-dessus et leur association au sein des constellations est permise par un apport ininterrompu d'énergie. Cela signifie que si ce flux d'énergie entrant cesse pour une raison quelconque, la constellation se désassocie immédiatement. Ces associations moléculaires labiles, dans lesquelles les molécules ne sont pas liées par un lien chimique connu et dont l'existence dépend d'un flux continu d'énergie métabolique, furent désignées par Gurwitch comme des « constellations moléculaires non-équilibrées ». Le terme « non-équilibrées » est une traduction inadéquate d'un équivalent russe introduit et largement utilisé par Gurwitch.

L'idée similaire d'états non-équilibrés des systèmes vivants fut déve-

loppée indépendamment par E. Bauer (1935), qui considérait que la propriété générale intrinsèque aux molécules de protéines des systèmes vivants était leur « état non-équilibré continu » s'exprimant dans leurs déformations (Bauer utilisait le même mot russe pour exprimer cette idée de « non-équilibré »). L'énergie métabolique est selon lui transformée en « énergie structurale » dans la déformation des protéines utilisée pour réaliser les fonctions de l'organisme. Bauer pensait que pour examiner expérimentalement il fallait essayer de révéler cette énergie structurale qui peut être émise au moment de la mort du système vivant.

Gurwitch indiquait souvent combien étaient proches sa vision de l'état non-équilibré des systèmes vivants et celle de Bauer ; il soulignait l'antériorité de Bauer dans l'élaboration générale de cette conception. Cependant, il y avait une importante différence pour la représentation du substrat particulier permettant la réalisation de ce principe. Selon Bauer, l'état est lié à la structure interne (déformée) des protéines elles-mêmes, alors que Gurwitch, sur la base de faits puissants, parvint à conclure que ce n'étaient pas (ou pas seulement) des molécules isolées, mais en fait toute la constellation moléculaire labile, qui étaient dans un état non-équilibré

La célèbre expérience de l'oignon de Gurwitch



Les cellules se trouvant au bout de la racine de l'oignon en croissance se divisent rapidement ; mais au cours de ce processus, la section transversale circulaire, qui caractérise toute la racine, est conservée. Bien que les divisions cellulaires individuelles semblent manifester une distribution sans ordre, voire même aléatoire, le nombre de divisions dans toutes les directions autour de l'axe central doit être approximativement le même, sinon la racine n'aurait pas de forme cylindrique.

Gurwitch posait l'hypothèse selon laquelle au moins quelques cellules émettent un rayonnement qui règle le taux de division des autres cellules. Il la vérifia à l'aide de l'expérience illustrée ci-contre : les racines (W) de deux oignons (Z) sont disposées de manière perpendiculaire l'une par rapport à l'autre de façon à ce que le bout d'une racine pointe sur un côté de l'autre racine. Plus tard, en examinant au microscope la deuxième racine à l'endroit où elle se trouvait en face de la première racine, il put constater — par rapport au côté d'en face non exposé au rayonnement — une augmentation statistiquement significative des divisions cellulaires. Cet effet disparaissait lorsqu'il plaçait entre les deux racines un mince carreau de verre, mais reparait lorsqu'il s'agissait du verre de quartz ! Cela veut dire que le verre normal ne laisse pas passer le rayonnement mitogénétique, tandis que le quartz y est transparent. De là, il s'ensuit qu'il s'agit d'un rayonnement électromagnétique — de la lumière ultraviolette, puisqu'il transperce le quartz, mais est retenu par le verre de verre. (d'après Gurwitch, 1926)

