

NOTICE

SUR LA VIE ET LES TRAVAUX

DE

ALEXANDRE GUILLIERMOND

(1876-1945)

déposée en la séance du 21 avril 1947,

PAR

M. ROGER HEIM

Membre de l'Académie des Sciences.

On peut parfois expliquer la vocation d'un homme de science par le déclin précoce d'un enthousiasme né au contact d'une vision frappante ou accidentelle qui trouve le terrain prêt à l'accueillir — et ce sera, pour l'enfant, la décision irréductible de suivre sa voie, quitte à rompre avec les avis paternels qui le dirigeaient vers une destinée conforme à des projets familiaux déjà établis. Mais fréquemment aussi l'explication vient toute droite de l'ascendance même qui cueille l'héritier comme le fleuve au passage décroché et entraîne une

herbe aquatique: ainsi fut Alexandre Guilliermond dont la carrière a été l'aboutissement logique d'une lignée d'hommes, tous pharmaciens ou médecins, familiers de la biologie, et conquis par elle.

Son arrière-grand-père, Bruno Guilliermond, né en 1776, à Pont-Saint-Esprit, s'établit comme pharmacien dans la cité lyonnaise. Mais il est en même temps un chimiste de valeur. On lui doit des publications sur les alcaloïdes du quinquina, et encore une découverte: celle des cachets. Le grand-père de Guilliermond, André-Alexandre, reste dans le sillon paternel: il poursuit les études sur le dosage de la quinine, qu'avait inaugurées son père; en collaboration avec J.-A. Socquet, il met au point le sirop iodo-tannique qui permettait une assimilation aisée de l'iode par l'organisme, spécialité célèbre qui fut à l'origine de la fortune familiale. Mais la pharmacie du grand-père n'est pas seulement l'officine d'où rayonne l'heureuse formule; elle est le foyer vivant d'un cercle d'esprits savants, dont le souvenir est demeuré dans la science: Loir, doyen de la Faculté des Sciences de Lyon et beau-frère de Pasteur, Albin Haller, le chimiste organicien, Georges Ville qui débuta comme préparateur à la pharmacie Guilliermond avant de devenir professeur de physique végétale au Muséum National, l'illustre physiologiste Auguste Chauveau, alors professeur à l'École Vétérinaire, l'histologiste Antoine Ranvier, lyonnais lui aussi, élève de Claude Bernard, et plus tard professeur au Collège de France, que l'Académie des Sciences devait accueillir comme membre titulaire, de même que Haller et Chauveau.

Jacques Guilliermond, le père de notre confrère, était à la fois docteur en médecine et pharmacien. Esprit original, montrant une propension marquée pour la critique, un goût inné pour les discussions philosophiques, nature sérieuse, même un peu triste, il mourut très jeune — à 32 ans —, laissant à sa femme, qui était la fille du médecin Joseph Rollet, syphiligraphe réputé, chirurgien-major de l'Antiquaille, professeur d'hygiène à Lyon, élu correspondant de l'Académie des Sciences en 1893, le soin d'élever leur fils, le jeu-

ne Alexandre, âgé seulement de deux ans, puisqu'il est né à Lyon, le 15 août 1876. Jeanne-Magdeleine Rollet, mère de l'enfant, était une femme fort intelligente, d'une sensibilité accusée, peut-être un peu entêtée dans ses idées, et qui sut comprendre la nature secrète de l'enfant, presque impénétrable, d'une timidité malade. Remariée avec le célèbre médecin-légiste Lacassagne, elle devine l'inquiétude que son jeune fils ressent devant une telle transformation de la maison. Mais ce qu'elle ne sait pas, c'est l'angoisse qu'il éprouve en observant silencieusement le déclin de la santé de sa mère, qui lui est à son tour ravie par une crise cardiaque. Elle avait 37 ans, et Alexandre, resté orphelin, en a 16. Un tel événement, survenu à l'âge où l'adolescent a plus que jamais besoin de la tendresse confiante d'une mère, l'a marqué pour toujours, non seulement dans la profondeur de son âme, mais en secouant tout l'équilibre nerveux d'un organisme déjà troublé.

Car, depuis des années, l'individualité de l'enfant s'est dégagée, expliquant tout le comportement futur de l'homme. Dans sa personnalité se retrouve nettement la marque de sa double ascendance. De son père, il a reçu l'indépendance de la pensée, le goût pour la philosophie, la fidélité dans ses sentiments. Une sensibilité extrême, marquée surtout d'une excessive timidité, semble plutôt transmise par la voie maternelle. Très réservé et rêveur, tel il apparaît surtout, traits dont l'accentuation est due à l'isolement moral où son tempérament et son état d'orphelin l'ont placé très tôt. L'un de ses meilleurs élèves, qui fut son confident, L. Emberger, a rappelé que cette sensibilité et cette timidité « l'avaient prédestiné à être incompris et la victime de tant de mécomptes qu'il a endurés ou éprouvés ». On conçoit, en effet, toutes les souffrances qu'il ressentit devant certaines injustices dont il fut victime au cours de sa carrière. On conçoit aussi combien l'école fut rude pour l'enfant, jusqu'au jour où il rencontra enfin un maître qui sut le deviner, M. Bachod, son professeur de 5^{ème}, qui put obtenir de lui, par la douceur et une certaine flatterie faite d'encouragements, les premiers résultats heureux dont le jeune élève fut très satisfait.

La timidité du jeune homme n'excluait pas sa curiosité, bien au contraire. Mais une curiosité qui ne s'extériorisait nullement, et qui trouvait en lui-même à la fois ses raisons et ses appréciations. Déjà se précise cette concentration introspective, cette vie intérieure en laquelle le repli n'empêchait pas la volonté, volonté petite et tenace du craintif, qui finit par triompher grâce à une discipline de l'effort et à une louable ambition, car la vie de Guilliermond a été hérissée, sauf à la fin de sa carrière, d'obstacles et d'insuccès. Jeune, il est un élève médiocre, parce que rêveur, c'est-à-dire [distrait, et déjà marqué par la timidité inhibitrice. Nul mieux que lui ne reste associé aux souvenirs. Volontaire dans son désir, il ne saura pas toujours se décider à choisir.

Il est grand admirateur de Napoléon, et songe à suivre la carrière militaire: passion d'enfant, toute fugitive, et surtout reflet d'un complexe d'infériorité dont il sera toute sa vie la victime. Ayant des dispositions pour la peinture, il entre ensuite dans l'atelier de Tony Tolley, mais il se sent moins d'attraits que de mérites pour cet art. Alors les sciences biologiques sont en plein essor. La microbiologie vient de naître. Chaque jour on s'en entretient autour de lui dans une ambiance un peu sévère où résonnent sans cesse les noms de Pasteur et de Claude Bernard. C'est donc le milieu familial, responsable de son orientation définitive, qui prend en charge involontairement son avenir.

*
* *

Il entre à la Faculté des Sciences de Lyon pour suivre l'enseignement du P. C. N. et de la licence. Il y rencontrera les deux maîtres qui décideront définitivement de son orientation: M. Maurice Caullery et Camille Sauvageau. Des leçons de ce dernier, Guilliermond garde une vision suggestive sur la sexualité des Champignons et des Algues dont la richesse des dispositifs reproducteurs tient pour lui du merveilleux, et il se passionne de suite pour ces groupes. M. Caullery s'intéresse plus spécialement au jeune homme, devine

qu'il ira loin, le met en relation avec l'Institut Pasteur de Paris, et ne le perdra jamais de vue. Les leçons de Le Dantec l'ont conquis aussi, comme pouvait le faire un esprit brillant dont les théories trop personnelles ne devaient séduire que des étudiants scientifiquement candides, plus aptes à enregistrer qu'à critiquer.

La lecture du *Traité de microbiologie* de Duclaux conduira Guilliermond au sujet de sa thèse de doctorat. Il s'étonne de ne rien trouver dans cet ouvrage qui le satisfasse sur les affinités systématiques des Levures. Fraîchement nourri du souvenir des cours de Sauvageau sur la reproduction des Thallophytes, il se persuade qu'il conviendrait de rechercher les véritables particularités et la nature précise de celles-là. Mais il ne pourra aborder fructueusement ce domaine que s'il a pu percevoir auparavant dans leur détail les caractères cytologiques de ces microorganismes. Ainsi Guilliermond a-t-il été conduit à la cytologie: par son désir d'éclairer la systématique d'un groupe encore mystérieux de Champignons. Et il peut paraître, en vérité, quelque peu paradoxal de lui attribuer ce désir préalable, cette première tendance à se livrer à la taxonomie, quand on sait combien il était facile de lui reprocher, trente années plus tard, de sacrifier la forme et l'espèce à la poursuite de découvertes intracellulaires, toujours poussé qu'il était à entrer plus complètement dans l'intimité même du protoplasme par suite de l'entraînement forcé où le conduisaient sa perspicacité et sa curiosité de cytologiste.

Mais, dès le départ, de sérieuses difficultés semblaient devoir s'opposer au programme ambitieux qu'il s'était fixé. Les travaux sur la structure cellulaire des Levures révélaient à cette époque des opinions bien diverses quoiqu'on admettait de préférence que ces Champignons se distinguassent de tous les autres par une structure primitive qui leur était propre. Certes, les idées de Brefeld, qui s'efforçaient d'identifier les Levures à de simples formes de développement de Champignons plus évolués, étaient-elles très attaquées. Et les recherches, déjà classiques, du Danois Hansen sur le développe-

ment des Levures dont il faisait un groupe autonome proche des Exoascées paraissaient appartenir à cette sorte de travaux complets qui apportent, dans leur creuset, tout l'essentiel d'un domaine, né ainsi de la découverte d'un seul homme. Il fallait beaucoup d'ardeur et une louable témérité pour rêver y ajouter un jour une contribution de poids.

Cependant, le jeune Guilliermond attaque le problème difficile de l'origine et de la structure des Levures avec la hardiesse d'un débutant, servi par la volonté d'aboutir. Mais les difficultés ont été sous-estimées; les techniques d'observation sont délicates, les interprétations épineuses. C'est alors que la chance intervint pour le jeune homme sous la forme des conseils réfléchis de Louis Matruchot. Avec bienveillance, celui-ci examine les préparations du jeune Guilliermond; sans doute éprouve-t-il aussi quelque peine à en tirer des déductions solides. Mais le maître et l'élève ajoutent leurs propres acquisitions, l'un sa compétence née d'une pratique déjà plus longue, l'autre son acuité. Ainsi Guilliermond, devenu le disciple de Matruchot après avoir subi l'influence maîtressée de Sauvageau, pourra-t-il conduire à son terme une thèse de doctorat qui semble annoncer une brillante carrière et qui lui ouvre en même temps une place dans le Laboratoire de l'École Normale dont on venait de confier la direction à Matruchot. Des obstacles avaient été franchis. La voie semblait désormais libre.

Le jeune docteur aura donc la faculté de partager son temps d'études, pendant plusieurs années, entre Lyon et Paris, entre l'Université Lyonnaise et la rue d'Ulm. Peu à peu, des repères essentiels sont acquis au milieu d'un vaste domaine. Durant dix ans Guilliermond en tirera la substance essentielle de ses publications. D'abord, il met en évidence la structure des Levures, analogue à celle des autres Champignons, munies d'un noyau caractéristique se divisant par amitose et d'une vacuole principale contenant des corpuscules métachromatiques dont grande est l'affinité pour les colorants basiques, et qui, peu à peu transmissibles dans les spores, se comportent

comme des produits de réserve, de même que les graisses et le glycogène qui les accompagnent dans l'épiplasme. L'étude de la formation des spores révèle à Guilliermond un mode tout à fait comparable à celui qui s'applique à la naissance des ascospores chez les Ascomycètes supérieurs. Celles-ci se montrent d'ailleurs souvent en nombre constant: 8 dans le *Schizosaccharomyces octosporus*, 4 dans le *Saccharomyces Ludwigii*. Si l'on observe de fréquentes variations dans ces chiffres, c'est en raison de la dégénérescence de certains noyaux au cours de deux mitoses successives. Mais, en général, c'est autour de 4 qu'ils oscillent.

Après, Guilliermond découvre chez les Levures le jeu de phénomènes sexuels, auparavant insoupçonnés. La diversité de ces dispositifs, progressifs ou régressifs, s'inscrit par certaines de ses modalités parmi les fraîches conquêtes de la biologie générale. En même temps, les observations de Guilliermond répondaient à la question restée en suspens depuis Pasteur: les Levures ne sont pas des formes momentanées se rattachant au cycle de Champignons plus évolués; elles constituent un groupe autonome d'Ascomycètes inférieurs. Il convient, certes, d'ajouter un correctif à cette conclusion fondamentale: il s'agit de distinguer les Levures vraies, auxquelles l'affirmation ci-dessus s'applique, des formes-levures, que Guilliermond a d'ailleurs en partie reconnues et définies, et qui, elles, constituent véritablement des stades blastésporés d'espèces filamenteuses qui peuvent être non seulement des Ascomycètes, mais aussi des Protobasidiomycètes — comme les Ustilaginales — ou des Hyménomycètes mêmes — comme nos *Termitomyces*.

Relatons maintenant les principales étapes qui sillonnent le développement des remarquables travaux de Guilliermond sur la sexualité des Levures, l'un des chapitres essentiels de nos connaissances actuelles sur la sexualité en général.

C'est sur du matériel tropical que Guilliermond a pu mettre en évidence le processus sexuel; les *Schizosaccharomyces octosporus*, *Pombe, mellacei* le lui ont apporté. Ainsi observa-t-il la copulation

isogamique de deux cellules qui se réunissent d'abord par un canal, puis la caryogamie. Deux ou trois mitoses successives donnent naissance, dans l'asque produit par la germination directe de la zygospore, à 4 ou 8 spores respectivement.

Après la découverte de la copulation isogamique par Guilliermond en France, et, à la même époque, par Barker en Angleterre — ce dernier sur les *Zygosaccharomyces* —, le biologiste français observait une copulation hétérogamique dans le *Debaryomyces globosus* et le *Zygosaccharomyces Chevalieri*. Cette fusion s'opère entre un macrogamète mûr, ayant terminé sa croissance, et un jeune bourgeon qui vient de se détacher de sa cellule-mère et qu'on peut assimiler à un microgamète. Ce dernier vide son contenu dans le macrogamète au sein duquel la caryogamie se produit. Alors du macrogamète émane l'asque.

Les deux types fondamentaux de sexualité chez les Levures étaient désormais connus.

Mais l'attention de Guilliermond s'était portée également sur la présence de cellules qui se transforment directement en asques sans qu'aucun contact extérieur vienne déclencher le déclic fécondateur. De plus en plus il observa la fréquence de tels cas de parthénogénèse, même chez des espèces dont les souches manifestent d'ordinaire une sexualité typique. Mieux, il découvrit, chez plusieurs espèces de Levures, des amorces de sexualité, intermédiaires entre la réussite et l'absence. Cette sexualité se traduit, en effet par trois indices: un appel, se manifestant par la production de diverticules, soumis à l'action d'un tropisme particulier correspondant à la manifestation naissante, primitive, de la sexualité proprement dite, puis une copulation, enfin une fusion nucléaire et cytoplasmique, chacun de ces phénomènes étant indispensable à la réalisation des suivants. Mais le premier de ces indices peut ne pas aboutir par suite d'une impuissance sexuelle en quelque sorte. C'est une telle régression que Guilliermond observa chez le *Zygosaccharomyces Pastori* où toutes les cellules, petites et grosses, émettent bien des tubes copula-

teurs, mais sans qu'un contact prochain puisse être réalisé: à côté de quelques copulations souvent infructueuses, la plupart des cellules renoncent à sporuler ou se transforment en asques parthénogénétiques. Et cependant, les diverticules peuvent se côtoyer, même s'accoler, mais sans que la cloison qui les sépare arrive à se résorber.

Ainsi Guilliermond est-il conduit à supposer que les Levures qui n'offrent pas trace de sexualité dériveraient de Levures primitivement douées de sexualité et qui, peu à peu, l'auraient perdue. Mais en même temps il met en lumière la diversité des processus de sexualité à l'intérieur de ce groupe.

Hansen avait remarqué, sans y découvrir un indice sexuel, que les ascospores du *Saccharomyces Ludwigii* fusionnaient deux à deux avant de germer. Reprenant en détail l'examen de ce phénomène, avec le secours des méthodes cytologiques, Guilliermond devait démontrer qu'il est accompagné d'une caryogamie et qu'il répond à la définition même d'une copulation isogamique. Mieux, il met en évidence ce même mécanisme chez plusieurs Levures rapportées des tropiques par M. A. Chevalier, comme les *Saccharomyces Mangini* et *Lindneri*. Ainsi, à côté des Levures dont la copulation précède la formation de l'asque, Guilliermond en découvrait dont la copulation était reportée à un stade ultérieur marqué par la fusion des ascospores. On voit comment ces acquisitions se traduisent dans la délimitation des cycles que Strasburger a, une fois pour toutes, définis: on peut identifier les Levures à copulation précédant la formation de l'asque à des êtres haplobiontiques, la zygospore constituant toute la diplophase, alors que ces Champignons dans lesquels la copulation tardive a lieu entre ascospores sont des êtres diplobiontiques dont l'haplophase se réduit à l'ascospore.

Par les recherches de Guilliermond, le problème de l'origine des Levures, posé mais non résolu par Pasteur, était définitivement éclairé. Le sporangé de ces organismes est bien assimilable à l'as-

que des Ascomycètes. Les Levures forment un groupe autonome, caractérisées par des particularités sporales et l'existence d'une sexualité.

Il restait à découvrir les affinités précises de ces Champignons dans le cadre des Ascomycètes. Tout d'abord, Guilliermond critique la conception de Hansen qui les rapprochait des Exoascées, et il montre que ces dernières se rapprochent plutôt des Ascomycètes supérieurs. Par contre, les Endomycétacées vont lui livrer la clé du problème de la phylogénie des Levures, grâce à l'analyse cytologique approfondie de leurs organes. Chez l'*Eremascus fertilis*, Guilliermond confirme l'existence d'une copulation isogamique, entrevue par M^{lle} Stoppel, et qui se manifeste par la jonction entre de courts rameaux latéraux formés par deux cellules contiguës du même filament; dans la zygospore apparue ainsi, à l'extrémité conjuguée de ces rameaux-gamètes, se produit une caryogamie qui conduira finalement par trois mitoses successives, à la production d'un asque octosporé.

Chez certains *Endomyces*, comme le *fibuliger*, dont on fait maintenant le genre *Endomycopsis* caractérisé par la formation consécutive et réversible d'arthrospores et de blastospores, l'acte sexuel n'est qu'amorcé, ou, mieux, il est relictuel, indicatif: l'un des diverticules s'atrophie et ne participe au phénomène sexuel que par sa présence; l'autre diverticule forme un œuf parthénogénétique qui donnera un asque tétrasporé. Ici, par conséquent, les asques naissent par parthénogénèse, dans des gamètes qui ont cherché à se conjuguer, comme chez certaines Levures. Mais la parthénogénèse peut être installée définitivement, les asques naître dans des cellules isolées, sans qu'aucune tentative de copulation se manifeste: tel est le cas de l'*Endomyces capsularis*.

Par contre, une sexualité typiquement hétérogamique caractérise certains *Endomyces*, comme *E. Magnusii*: deux gamètes se forment respectivement à l'extrémité d'un rameau, l'un, allongé et ample, équivalent au gamète femelle, l'autre, court et petit, assimilable au

mâle; ce dernier déverse son contenu dans le premier où s'opère la caryogamie, qui conduit à une zygospore produisant un asque tétrasporé.

On voit la parenté étroite, mise en évidence par Guilliermond, entre les Levures vraies et les Endomycétacées: dans les deux groupes pareille existence de formes à blastospores, ou spores levures, et à oïdies, provenant d'une fragmentation du thalle; dans les deux groupes, même tendance évolutive vers la parthénogénèse, même possibilité de saisir la marque d'une sexualité relictuelle parmi des espèces régressives, mêmes dispositifs, iso et hétérogamiques. La différence entre les unes et les autres se découvre surtout dans les caractères du mycélium, qui s'affirme chez les Endomycétacées, alors qu'il reste rudimentaire, quand il existe, chez les Levures vraies. On conçoit donc que chez les premières les asques puissent se former par copulation entre cellules mycéliennes, tandis que chez les secondes ce sont les blastospores qui se rapprochent et s'unissent. Guilliermond pourra tracer toute la phylogénie de ces groupes en s'appuyant sur ces distinctions et ces rapprochements. Il voit l'ancêtre dans un *Eremascus* d'où se seraient détachés deux rameaux, l'un réunissant des formes à conidies-levures, l'autre des formes à oïdies. Par régression du mycélium, le premier aurait conduit aux *Zygosaccharomyces*, l'autre aux *Schyzosaccharomyces*.

Ces travaux fondamentaux et leurs solides déductions sont vite devenues classiques. De nombreux auteurs, entraînés à la suite de Guilliermond par la fécondité du domaine qu'il avait ouvert, en confirmaient bientôt les conclusions. De nouveaux exemples venaient répéter, sans jamais infirmer, les observations du cytologiste français. Chez les Endomycétacées, Nadson et Konokotine mettaient en évidence la copulation isogamique du *Guilliermondella selenospora*, Saïto découvrait des *Endomyces* où la sexualité se réduisait à des vestiges, quand toute trace n'en avait pas disparu.

Cependant, le point de vue ancien de Hansen sur les relations entre les Levures et les Exoascées devait être réexaminé, et par Guilliermond lui-même, qui trouvait là l'affinité permettant de rompre

l'apparent isolement des Levures diplobiontiques dont le *Saccharomyces Ludwigii* formait l'un des types les mieux connus.

Si Guilliermond a pu conduire au terme ses remarquables travaux sur les Levures, c'est que non seulement il leur a appliqué des techniques cytologiques précises, mais aussi en raison du fait qu'il a examiné méthodiquement un nombre considérable de ces organismes. Car il avait compris alors qu'aucune acquisition d'envergure n'était possible en biologie sans une connaissance approfondie des formes. Et si peu à peu il a dû se laisser orienter vers la cytochimie et la cytologie pure, son œuvre peut-être la plus originale et la plus solide se place dans le domaine des Levures. Il eût sans doute réagi, par un réflexe d'homme de bon sens, s'il avait assisté de plus près en ces dernières années, à l'hypertrophie prise en marge de toute raison morphologique par la génétique, à la base de laquelle ses propres travaux se sont placés. En publiant, en 1912, dans *l'Encyclopédie scientifique*, son livre classique sur les Levures, Guilliermond faisait figure de taxonomiste et donnait en quelque sorte à ses travaux leur consécration. Il prouvait la solidité de l'édifice qu'il avait construit et la valeur d'une classification que les recherches ultérieures ont enregistrée ou confirmée. Il avait compris que l'étude cytologique d'un groupe d'organismes, sans la connaissance critique et précise de ceux-ci, c'eût été un peu comme le parcours incertain et inutile d'un aéronef privé d'observateur.

*
* *

A partir des Levures, Ascomycètes inférieurs, Guilliermond peu à peu aborde l'examen de Champignons plus évolués, transportant avec lui ses techniques et son désir de fouiller intimement le secret des cellules. Né naturaliste, il a vite été entraîné vers la cytologie, et il restera désormais attaché à ce domaine.

Il étudie les mitoses qui se produisent dans l'asque, décrit les figures cinétiques, les centrosomes, fuseaux achromatiques et asters.

Il compte des chromosomes. Il établit que chez le *Peziza rutilans* la première mitose est hétérotypique, la seconde homéotypique, la troisième typique, et qu'ainsi l'asque est le siège d'une seule réduction chromatique, et non de deux comme le croyait Harper; c'est-à-dire qu'on ne saurait admettre deux caryogamies successives dans le cycle évolutif des Ascomycètes supérieurs.

Mais c'est surtout par l'étude de certaines Hémiascées que Guilliermond a apporté à la phylogénie des Ascomycètes une contribution notable. Il a pu établir notamment que le *Spermophthora Gossypii*, parasite des graines de cotonnier, découvert par Ashby et Nowell, pouvait être interprété comme une forme ancestrale située à l'origine des Ascomycètes et formant un lien entre ceux-ci et les Siphomycètes.

Le Champignon présente un mycélium primaire non cloisonné et ramifié, qui se renfle en un lieu subterminal selon une sorte d'ampoule se séparant par deux cloisons du reste du filament. Enfermés dans leur prison, les noyaux, au nombre de 5 à 15, se divisent deux fois chacun, les noyaux-fils se plaçant au centre. Ainsi ce renflement polynucléé correspond-il à un gamétange à cytoplasme très dense au centre, alvéolaire à la périphérie, où bientôt naissent autant de gamètes que de noyaux. La destruction de la paroi du gamétange libère ceux-là. Un court filament rappelant un trichogyne surmonte chacun des gamétanges. On voit que la formation de ces organes rappelle les Péronosporées, et l'individualisation des gamètes au sein du gamétange les Algues.

Chacun de ces gamètes enverra vers un autre gamète un prolongement par lequel leur contact s'établira. La fusion a lieu dans le canal copulateur lui-même. L'isogamie est absolue: aucune différence n'est décelable entre les éléments opposés. Après la fusion se forme une zygospore qui germe en un tube équivalent au sporophyte. De ce mycélium secondaire, vite ramifié, naissent des asques à huit spores.

Guilliermond a observé que cette espèce cultivée durant plusieurs années perdait sa sexualité en donnant naissance à des gamétanges vides ou impuissants à se conjuguer. On peut dire que ces gamètes se comportent comme des spores et reproduisent directement le mycélium primaire. On observe donc à la fois perte de sexualité et absence de sporophyte.

La découverte de Guilliermond donnait à l'hypothèse formulée précédemment par Dangeard sur la dérivation d'Ascomycètes à partir des Hyphomycètes une sanction définitive. Le *Spermophthora* au point de vue de l'alternance des générations fait le passage entre les formes haplobiontiques que constituent les Champignons inférieurs — dont l'œuf résume tout le stade diploïde — et les Ascomycètes supérieurs.

*
* *

Sans consacrer à l'étude cytologique des Algues une part d'originalité comparable à celle qu'il a apportée aux Champignons ascomycètes, Guilliermond a su préciser que les cellules des Cyanophycées sont constituées d'une mince couche de cytoplasme dépourvue de chondriosomes et de plastes, renfermant les pigments — chlorophylle et phycocyanine — à l'état diffus, et par un corps central volumineux qui a la valeur d'un noyau à structure primitive, formé d'un réseau chromatique net, mais non ceint d'une membrane nucléaire. C'était la confirmation du point de vue de Bütschli. Pareillement, les observations de Guilliermond sur les Bactéries apportaient leur soutien à la théorie du noyau diffus de Schaudinn: pas de noyau figuré, seulement de petites vacuoles polaires à métachromatine concentrée accompagnées de guttules lipidiques. La chromatine, diffuse dans le protoplasme, se concentre au moment où la spore se forme. Parfois, elle se condense en un filament chromatique axial rappelant le corps central des Cyanophycées, similitude qui ne peut que confirmer le voisinage phylétique des unes et des autres.

*
* *

Si la première partie de la carrière d'Alexandre Guilliermond est occupée presque exclusivement par l'étude des Levures, la seconde moitié de sa vie est consacrée strictement à la cytologie végétale. Il aura perdu tout contact avec la Systématique. Il l'aura peut-être même reniée, et désormais ayant pénétré à l'intérieur du globe cellulaire, il s'attachera dans sa sphère nouvelle à en creuser de plus en plus la structure.

Il a décrit et suivi les corpuscules métachromatiques chez les Levures, les Ascomycètes supérieurs, les Protistes. Il appartenait à Arthur Meyer de montrer qu'ils étaient des produits de réserve, et à P.-A. Dangeard que ce sont les colorants vitaux et les fixateurs qui précipitent la métachromatine primitivement en solution colloïdale dans les vacuoles.

Avec Beauverie, à qui le liait une solide amitié, il étudie les grains d'aleurone chez les Graminées, et il vérifie que ces corps sont le résultat de la deshydratation des vacuoles qu'ils reproduisent à nouveau lors de la germination. L'emploi des colorants vitaux a permis à Guilliermond de mener à bien cet examen et beaucoup d'autres.

Fort de l'expérience acquise dans l'étude approfondie des Levures, Guilliermond aborde, vers 1910, sur le conseil de Regaud et d'Heneguy, l'examen des organites en suspension dans le cytoplasme végétal. On ne connaît à peu près rien sur ce domaine à cette époque, alors qu'au contraire les recherches de Benda, de Regaud, de Meves, de Fauré-Frémiet, mettaient en lumière, par de nouvelles techniques de fixation, l'existence dans le cytoplasme animal de minuscules chondriosomes ou mitochondries, retrouvées par Meves dans les cellules nourricières des grains de pollen des Nymphéacées. Guilliermond, dès 1911, signalait la généralité de la présence d'un chondriome dans tout le règne végétal, notamment chez les Champignons, sauf chez les Cyanophycées et les Bactéries où de tels organites ne pouvaient être décelés, et il établissait en même temps

l'exacte concordance d'aspect et de comportement histochimique entre les mitochondries des cellules végétales et des cellules animales.

L'une des acquisitions les plus remarquables que la cytologie doit à Guilliermond concerne la formation de l'amidon au sein des chondriosomes. Il a montré, dès 1912, que les chondriocotes des plantes supérieures produisaient sur leur trajet de petits renflements vésiculeux dont le centre incolore correspondait au grain naissant d'amidon, qui se gonfle peu à peu, toujours enserré dans une pellicule mitochondriale. Ainsi, Guilliermond démontrait le bien-fondé de l'hypothèse de Schimper selon laquelle l'amidon résulte de la condensation des hexoses par les plastes et ne se forme pas au sein même du cytoplasme. Aux plastes qui désignaient depuis Schimper des éléments cellulaires, apparus par division des mêmes éléments préexistants, soit incolores (leucoplastes), soit chlorophylliens (chloroplastes), soit pigmentés (chromoplastes), s'ajoutaient ainsi les amyloplastes.

Guilliermond s'efforce ensuite de donner une démonstration plus précise de cette existence des plastes à amidon par l'observation vitale. Il se sert à cet effet des cellules épidermiques de certaines Monocotylédones. C'est ainsi que l'épiderme des bractées et des pièces florales de *Iris germanica* permettait à cet auteur d'observer sur le vivant tous les processus de la formation de l'amidon au sein des chondriocotes. Il suit l'évolution des chondriosomes en chloroplastes et la formation des pigments caroténoïdes, notamment dans les cellules épidermiques du glaïeul. Il a démontré que ces pigments naissent directement dans des chondriocotes ou bien dans des chromoplastes déjà gros, que ce soit à l'état diffus — xanthophylle —, ou à l'état d'aiguilles cristallines — carotène. En général, ce sont les chloroplastes, surtout dans les monocotylédones et de nombreux fruits, qui se transforment progressivement en chromoplastes par apparition de ces pigments.

Mais bientôt Guilliermond se rendait compte que le problème était plus compliqué qu'on pouvait le penser. Car, si certains chondrio-

contes se transforment, dans les cellules des végétaux supérieurs, en chloroplastes ou en plastes à carotène, d'autres subsistent auprès d'eux sans subir d'altération visible, sans paraître participer à l'élaboration de produits du métabolisme. Chez certaines Algues, toutes les cellules renferment des chloroplastes et des chondriosomes, selon deux catégories bien distinctes, sans lien génétique, chaque groupe se recrutant en quelque sorte sur lui-même. Deux théories s'affrontaient: Arthur Meyer voyait là deux catégories d'organites, morphologiquement voisins, mais chimiquement tout différents, les plastes et les chondriosomes. Pour Meves, au contraire, les éléments qui se transforment en plastes correspondent, à eux seuls, aux chondriosomes des cellules animales, alors que les autres éléments ne sont que des grains de métaplasme.

Guilliermond va s'efforcer de résoudre ce problème à une époque où sa réputation grandissante, son autorité incontestée de cytologiste, attirent autour de lui des élèves dont il fera plus tard des maîtres. Il voit la complexité de la question à laquelle ses travaux sur les chondriocotes devait fatalement l'amener, et il admet que seule une vaste enquête réalisée par le moyen des divers types de la série végétale lui permettra de baser solidement ses conclusions. Lui-même se réservera l'examen des cellules des Phanérogames, et il confie à ses élèves Louis Emberger et Georges Mangenot le soin d'étudier respectivement les Ptéridophytes et les Algues.

Mais, en même temps, Guilliermond, par l'examen de l'asque, de la baside et des sporanges de divers Champignons, montrait l'existence générale des chondriosomes dans ces organismes, sans leur attacher une responsabilité dans l'élaboration des produits du métabolisme cellulaire.

Et comme il arrive le plus souvent en pareille matière, aucune des deux théories entre lesquelles on hésitait ne se révèle la bonne. C'est une troisième qui s'impose. Le comportement de certaines Algues excluait la tendance à admettre que les plastes dérivent d'un chondriosome véritablement homogène. Contrairement à l'opinion de

Meves, les organites qui subsistent après la différenciation des plastes sont, eux aussi, de véritables chondriosomes. Contrairement à la théorie d'Arthur Meyer, les chondriosomes qui ont donné naissance aux chloroplastes, à l'amidon et au carotène ont non seulement la même forme mais les mêmes propriétés chimiques, et ce sont celles des chondriosomes des cellules animales. La question se révélait difficile et complexe.

Sans insister ici sur les étapes qui l'ont mené à ses conclusions, nous nous contenterons de dire que Guilliermond, par l'étude des Phanérogames, a été conduit à admettre l'existence de deux lignées distinctes de chondriosomes, évoluant parallèlement, et sans aucun lien entre elles. L'une comporte de vrais chondriosomes, assimilables à ceux des animaux et des Champignons, et qu'on rencontre dans toute cellule. L'autre est propre seulement aux plantes à chlorophylle: ce sont des plastes, en relation directe avec la photosynthèse, les plastes de Schimper. Par ailleurs, Emberger et Mangenot établissaient chez toutes les Fougères et chez quelques Algues la réversibilité de la forme chloroplaste et de la forme chondriosome, par perte ou gain de chlorophylle, alors que la plupart des Algues montrent une apparition continue de chlorophylle dans des cellules où coexistent chloroplastes et chondriosomes.

Ainsi les plastes sont des chondriosomes d'une lignée supplémentaire et ne sont que cela. A l'état de repos, il ne se distinguent pas des autres chondriosomes, ils en ont les caractères physiques et histochimiques. C'est seulement à l'état fonctionnel que le produit élaboré détermine la modification de leurs formes, soit définitivement, soit momentanément.

La solution d'une des questions-clés de la cytologie générale était acquise.

*
* *

Le problème controversé de l'origine et de la signification des plastes se retrouve, aussi délicat, aussi complexe, quand on aborde les vacuoles. Même divergence d'opinions. Même apparente inconciliabili-

té des théories. Et bientôt même acharnement des auteurs à s'en tenir à des définitions personnelles qu'un examen objectif permettait d'interpréter comme non incompatibles. Ici se place une controverse animée entre les chefs des deux Écoles cytologiques françaises, qui toutes deux ont influencé profondément l'évolution de la science de la cellule: Guilliermond et P.-A. Dangeard.

La théorie de De Vries et de Van Tieghem voyait dans les vacuoles des sortes de plastes liquides se transmettant par division de la cellule qui les contenait.

Tout d'abord Guilliermond étudie le mode de formation de l'anthocyane, et il lui assigne une origine mitochondriale: les mitochondries s'imprégneraient d'anthocyane pour se transformer ensuite en vacuoles qui renferment de ce même pigment. Mais Pensa montrait plus tard que cette hypothèse ne pouvait être adoptée, les figures anthocyaniques miment des mitochondries, mais elles ne se conservent pas par les méthodes qui fixent ces dernières. Dangeard établissait de son côté que le système vacuolaire apparaissait toujours, après coloration vitale, sous une forme semblable à des mitochondries, et que l'origine de l'anthocyane participait à ce cas général de formation de vacuoles. Constituées par de la métachromatine en solution très concentrée, ces dernières se gonflent par absorption d'eau, s'anastomosent en réseaux qui par agrégation constituent en définitive de grosses vacuoles faites de métachromatine fortement diluée. Ainsi Dangeard donnait l'explication définitive du phénomène observé par Guilliermond, et les auteurs, y compris celui-ci, s'y ralliaient. Par contre, Dangeard, entraîné par sa découverte, croyait pouvoir généraliser celle-ci à l'ensemble du chondriome, qui, pour lui, ne correspondait plus qu'à certaines phases du vacuome. Ici ont retenti les âpres discussions entre les deux cytologistes, dont l'objet était donc les relations exactes entre vacuome et chondriome.

Pour Guilliermond, ces deux systèmes sont entièrement indépendants, et les ressemblances entre les vacuoles chondriosomiformes et les chondriosomes ne traduisent qu'une simple convergence morphologique, se superposant à une viscosité voisine. Mais une qualité

reste déterminante: les vacuoles se teignent intensément par la plupart des colorants vitaux, les chondriosomes non. Au contraire, le vert Janus colore ces derniers, et non les autres. Enfin, pour Guilliermond le terme de vacuoles s'applique à des entités bien diverses, chimiquement différentes, et naissant *de novo*. Elles n'ont de commun que la propriété d'absorber les colorants vitaux. Mais leur composition révèle la présence, non pas seulement de métachromatine, mais aussi de protéides, de tanins, de complexes phospholipidiques. «Le vacuome n'est que l'expression d'un état physique spécial». Mieux, Guilliermond croit découvrir dans certaines cellules végétales deux catégories distinctes de vacuoles.

Ainsi devient-il bien difficile de caractériser le vacuome. Les propriétés qui semblaient tout d'abord le définir — substances colloïdales en suspension, pouvoir accumulateur vis-à-vis des colorants vitaux — ne sont pas constantes, et cependant sa valeur s'impose au sein de la cellule. Pour Guilliermond, le vacuome est l'intégration de tous les produits du paraplasme capable de donner avec l'eau des solutions ou des pseudo-solutions. Il caractérise, dans le cytoplasme, une phase aqueuse particulière.

*
* *

Nous ne saurions nous appesantir maintenant sur les autres travaux de Guilliermond qui ont trait à des questions incidentes de cytologie ou de cytophysiologie. Rappelons-en les objets: relations de l'appareil de Golgi et des canalicules de Holmgren avec le vacuome et avec le chondriome, hétérogénéité de cet appareil de Golgi formé d'éléments disparates se rattachant soit au chondriome, soit au vacuome, soit à des formations spéciales, mise en évidence des granulations lipidiques ou microsomes qui constituent une phase hydrophobe qui draine les produits liposolubles du métabolisme, mode de formation du glycogène, des graisses, des essences, caractères microchimiques de certains pigments — anthocyane, composés oxyflavoniques, flavine —, action du pH sur la coloration vitale, etc...

Par la diversité de ces sujets et la valeur des acquisitions qui sont dues à Guilliermond et à ses élèves, on peut dire que l'éminent cytologiste a apporté une part essentielle dans la contribution scientifique de notre pays depuis le début de ce siècle.

Cette influence a pénétré loin, parmi les biologistes du monde entier, grâce non seulement aux multiples notes originales de Guilliermond, mais aux ouvrages de synthèse qu'il a rédigés: *Les Levures* (Doin éd., 1912), son *Introduction à l'étude de la Cytologie* (Hermann éd., 1938), le monumental *Traité de Cytologie végétale* (Le François éd., 1933) auquel L. Plantefol, et surtout G. Mangenot — son plus intime élève, son confident et son successeur —, ont apporté leur collaboration, enfin, avec G. Mangenot encore, ce *Précis de Biologie végétale* (Masson, éd., 2^e éd., 1941) qui est aujourd'hui entre les mains de tous les étudiants des Facultés. Il devient directeur de la *Revue générale de Botanique*, qu'avait fondée Gaston Bonnier, et il crée la *Revue de Cytologie et Cytophysiologie végétales* qu'il dirige également. C'est ainsi que, par son action et celle de ses écrits et de ses livres, l'influence de Guilliermond sur l'instruction et la vocation des jeunes chercheurs a été essentielle durant ces quinze dernières années.

Ou bien l'homme de science se révèle par la stricte valeur de ses propres travaux, ou bien il rayonne par le développement, autour de lui, d'une ambiance d'études qu'il inspire et dont il saura faire son École. Question de tempérament. Marin Molliard a joué son rôle par le seul poids de ses publications; passionné de recherche, il a suivie sa voie égoïstement pourrait-on dire, ou peut-être, en d'autres termes, modestement, sans chercher à s'entourer d'élèves. Guilliermond, au contraire, ne s'est pas contenté de réunir son édifice, avec ses seuls matériaux; il y a joint constamment les moyens de l'élever par les concours qu'il enflammait ou dirigeait. Il a été, en même temps qu'un chercheur remarquable, un incomparable chef d'École. Bien des cytologistes ou des physiologistes français, aujourd'hui professeurs de Faculté, furent ses élèves: G. Mangenot, L. Emberger, J. Turchini, A. Eichhorn, J. Chaze, R. Gautheret, Ma-

dame G. Hurel-Py. Nombreux sont ceux qui ont tiré de leur séjour auprès de Guilliermond la meilleure part de leur formation, nombreux les savants étrangers qu'il a accueillis, venant de Belgique, du Portugal, d'Amérique du Sud, et d'ailleurs.

*

* *

Car, peu à peu, lentement, difficilement, par à-coups, la carrière d'Alexandre Guilliermond, s'est déroulée, semée d'embûches.

Ce n'est qu'en 1913 qu'une charge de cours de Botanique agricole lui est consentie à la Faculté des Sciences de Lyon. Il échoue comme maître de conférences en cette ville, puis encore à Strasbourg au lendemain de la première guerre mondiale. La succession de Girard, à Lyon, s'avère impossible. Il sent le découragement le saisir. Et cependant, à l'étranger, ses travaux pénètrent, s'imposent, ouvrent la voie.

En 1923, Guilliermond perce enfin en s'évadant de Lyon où une campagne de discrédit l'a miné: grâce à l'appui de Marin Molliard surtout, il est nommé chargé du cours de Botanique au P. C. N., à Paris. Sans doute doit-on se féliciter que l'opposition rencontrée dans sa ville natale ait permis, par ricochet, à Paris de le recevoir, et à Guilliermond d'y trouver des moyens de travail et des collaborations qu'il eût difficilement réunis à Lyon.

En 1927, il est titulaire de la chaire de Botanique du P. C. N., puis il succède à la Sorbonne à P. - A. Dangeard. En quatre années, il a franchi les derniers échelons de l'échelle professorale. Alors lui viennent les honneurs, en une gerbée. De nombreuses Sociétés et Académies étrangères l'inscrivent sur leur palmarès. Les Sociétés Botanique et Mycologique de France le désignent comme Président. En février 1935 enfin, il succède à Henri Lecomte à l'Académie des Sciences dans le fauteuil de Lamarck; il y retrouvera le souvenir lointain de quelques-uns des hommes qui se réunissaient chez son grand-père, dans l'officine lyonnaise, un demi-siècle aupa-

ravant, et que l'Institut devait honorer par la suite.

Il se remarie avec M^{lle} Hélène Popovici et deux charmantes filles bientôt éclairent son foyer.

*
* *

La guerre est venue. Elle éprouve déjà l'homme sensible et nerveux, peu capable de résister à des temps tragiques qui allaient bientôt obliger beaucoup de Français à prendre une position à la fois solide et tendue. Il pressent le désastre, par pessimisme naturel, mais aussi par perspicacité. Le désastre survient, et, avec lui, une sorte de nuit qui l'enveloppe. Il ne rentre pas à Paris, mais reste à Saint-Simon, dans la maison de famille. Il ressent vivement l'écho de chaque événement et cette répétition lancinante, que seuls des hommes forts pouvaient enregistrer, le brise. En 1942, le gouvernement de Pétain le met à la retraite d'office, pour la raison qu'il ne veut pas regagner la capitale où il sait trouver les troupes étrangères et de multiples difficultés et dangers que son organisme supporterait mal. Cette sorte de blâme universitaire, qu'il aurait pu apprécier, et les restrictions auxquelles il doit pour la première fois s'efforcer de s'adapter sans bien y parvenir, le minent profondément. La maladie vient alors le frapper.

Septembre 1944: La famille Guilliermond est réfugiée à Villerest. La Libération l'y trouve et apporte bientôt à Guilliermond la nouvelle de sa réintégration comme Professeur à la Sorbonne.

Mais l'homme est définitivement touché. Il le sait. Lucide, il analyse l'évolution du mal dans un pessimisme qui ravage douloureusement son moral. Il est mort presque subitement au matin de Pâques 1945, dans une clinique de Lyon.

*
* *

Je garde d'Alexandre Guilliermond le souvenir d'un homme du monde, d'une distinction rare, élégant par l'esprit et dans le geste, accueillant aux jeunes, doué d'une prodigieuse mémoire qui ne lais-

sait perdre le moindre détail d'une conversation ou d'une lecture, très attentif à tout ce qui l'entourait peut-être en raison même de son caractère où l'inquiétude constamment perçait, souvent sans raison. Il jugeait les hommes avec beaucoup de perspicacité et se montrait à ce propos rarement en défaut. Psychologue né, il était aussi à l'occasion d'une causticité d'où le mot heureux n'était pas exclu.

Sans être son élève, j'eus le privilège de pouvoir compter toujours sur son amitié agissante. Puis, une parenté, en nous liant plus intimement, venait s'ajouter à nos raisons de sympathie. Fréquemment, je conversais avec lui sur des sujets dont la cytologie était exclue. Alors je découvrais, derrière ses préoccupations scientifiques, son aptitude à juger lumineusement toutes sortes d'activités humaines, politiques et philosophiques. Peu à peu se dévoilait, à mes yeux, l'intensité d'une vie intérieure insoupçonnée.

Alexandre Guilliermond a disparu, mais le rayonnement de son action se prolonge. Ses élèves le continuent. Ainsi restera-t-il dans l'histoire de la biologie végétale à la fois comme un pionnier et comme un maître. Ainsi apporte-t-il aux jeunes l'exemple d'un homme qui a fait de la recherche un apostolat.
