

# NOTICE

SUR LA VIE ET LES TRAVAUX

D'

## ÉMILE GUYÉNOT

(1885 - 1963)

Membre non résidant

déposée en la séance du 15 février 1965

PAR

**M. PIERRE DANGEARD**

Membre de l'Académie des sciences.

---

Le 20 mars 1963 est mort à Genève Émile Guyénot, un très grand zoologiste et biologiste français dont les écrits ont eu une large audience en France et à l'étranger.

Émile Guyénot naquit le 9 juin 1885 à Lons-le-Saulnier. Son père était magistrat, son grand-père médecin. Il se destinait tout d'abord lui-même à la carrière médicale en vue de laquelle il s'inscrivit à l'École de Médecine de Besançon pour terminer plus tard

ses études à Paris, mais en même temps, son goût pour les Sciences Naturelles, éveillé de bonne heure au cours d'excursions dans le Jura, le conduisait à fréquenter le Laboratoire de zoologie de l'Université de Besançon, puis à suivre à Paris les enseignements des Maîtres de cette époque, les Giard, les Lacaze-Duthiers, les Le Dantec.

Il est attiré de bonne heure par le côté expérimental de la Biologie animale et, tout jeune étudiant de l'Université de Besançon, il entreprend un premier travail sur la vessie natatoire des poissons.

En 1908 il est préparateur à l'École des Hautes Études et quelques années plus tard, en 1912, il devient le préparateur du Professeur Caullery au Laboratoire d'Évolution des Êtres organisés. C'est dans ce laboratoire et sous la direction de ce Maître qu'il poursuit des recherches en vue de sa Thèse de Doctorat soutenue en 1917 et intitulée: *Recherches expérimentales sur la vie aseptique et le développement d'un organisme en fonction du milieu*. Entre temps ses recherches avaient subi l'interruption due à la guerre de 1914-1918, pendant laquelle il exerça les fonctions de médecin militaire, d'abord dans des unités combattantes, puis comme Chef de service dans des laboratoires de Bactériologie et de Sérothérapie.

C'est en 1918, peu après la soutenance de sa thèse, très remarquée à l'époque, que se produisit un tournant décisif dans l'orientation de sa carrière: il accepte en effet, sur la recommandation de ses Maîtres, la nomination de Professeur titulaire à l'Université de Genève, passant ainsi directement des fonctions de préparateur, on dirait aujourd'hui assistant, à celles de Professeur dans une grande Université. Mais en même temps Émile Guyénot conservait un titre et une fonction dans l'Université française en devenant sous-directeur de la Station zoologique de Wimereux que dirigeait alors le successeur d'Alfred Giard, le Professeur Caullery.

Professeur à l'Université de Genève, Émile Guyénot y donna un enseignement très brillant suivi par des étudiants de divers pays,

dont beaucoup devinrent par la suite des Maîtres. En outre son laboratoire, sous son impulsion, fut le point de départ de multiples travaux originaux qu'il avait inspirés et dont il avait suivi de près la réalisation. Enfin sa vaste culture et ses dons d'écrivain le conduisirent à rédiger des mises au point et même de véritables traités sur les grands problèmes de la Biologie, tels que ceux de l'hérédité, de la variation, en même temps que maints ouvrages sur l'histoire et la philosophie des Sciences et l'idée d'évolution.

Émile Guyénot était correspondant de notre Académie depuis 1932 et il était devenu membre non résidant en 1951.

Il nous appartient maintenant, périlleux honneur, d'analyser l'œuvre scientifique de notre Confrère, œuvre considérable et de premier plan dans les domaines toujours très actuels de la Biologie expérimentale et de l'Endocrinologie. Nous insisterons ensuite sur la valeur et l'originalité des ouvrages de base qu'il publia en particulier sur la Génétique mendélienne.

Le premier grand travail de Guyénot, celui qui le mit en vedette a été la suite d'essais de jeunesse entrepris chez le Professeur L. Charbonnel-Salle à la Faculté des Sciences de Besançon sur les conditions de nutrition des larves de la mouche *Lucilia*. Il est alors préoccupé de l'intérêt qu'il y aurait à réaliser des élevages aseptiques de ces larves sur des milieux nutritifs artificiels dont on pourrait faire varier à volonté la composition. Il ambitionnait ainsi de pouvoir étudier avec précision l'influence des conditions de milieu sur la morphologie et la biologie d'un organisme.

En 1909 il entreprend la réalisation d'élevages aseptiques de la mouche du vinaigre, *Drosophila ampelophila* (*Drosophila melanogaster*). Après plusieurs années d'efforts et après avoir dû triompher de nombreuses difficultés matérielles, Guyénot put obtenir de nombreuses générations de mouches sans microbes. Comme il le note lui-même: « Pour la première fois, la preuve était apportée que la vie en condition aseptique était possible, de l'œuf à l'adulte et à

travers de nombreuses générations consécutives, représentant quelque 500 000 individus ». Ce résultat était important car beaucoup pensaient, à la suite de Pasteur, que si l'on nourrissait de jeunes animaux avec des aliments complètement privés de microbes, la vie dans ces conditions, deviendrait impossible.

Cette réussite dans l'élevage aseptique des *Drosophiles* devait conduire Guyénot à une découverte importante dans le domaine de la nutrition. En effet les premiers élevages de la mouche *Drosophile* étaient obtenus au moyen de levure de boulangerie stérilisée qui se révélait un aliment excellent. Cependant, lorsque Guyénot voulut réaliser des élevages sur un milieu chimiquement défini, les échecs apparurent. Malgré l'utilisation tour à tour de plus de 400 formules différentes de milieux, dont on faisait varier les composants, les larves ne vivaient en général que peu de semaines et n'arrivaient pas à se métamorphoser. Visiblement il manquait à leur nutrition ce qu'on appelait alors un « indéterminé alimentaire ». C'est alors que, recherchant en quoi pouvait consister cet indéterminé, Guyénot parvint à extraire de la levure une fraction qui, ajoutée à un milieu peptone-lécitine, permit un développement régulier des larves et la production de mouches qui purent éclore normalement. Pour la première fois il obtenait un milieu nutritif artificiel permettant le développement complet de nombreux individus. Le résultat était dû à l'addition d'un autolysat de levure fraîche dont Guyénot entreprit de déterminer la composition. Malheureusement les recherches commencées en vue de caractériser cette substance furent interrompues en 1914 par la mobilisation et c'est seulement en 1927 que fut précisée par M<sup>me</sup> Randoïn et R. Lecocq, la nature et la composition d'une vitamine B<sub>12</sub> d'utilisation nutritive, résistant à la chaleur, dont il avait montré la nécessité pour l'alimentation des *Drosophiles*.

Guyénot résolvait incidemment, peu après, un problème de physiologie générale, en montrant que, chez la *Drosophile*, les graisses pouvaient être synthétisées aux dépens des protéides. En effet un

milieu qui ne contient ni glucides, ni lipides, mais qui est riche en peptones et en acides aminés permet aux larves d'emmagasiner dans leurs cellules adipeuses une notable quantité de globules graisseux.

Son habileté d'expérimentateur devait permettre à Guyénot d'obtenir des résultats de grande portée dans l'étude de la régénération chez les Batraciens et chez le Lézard. On sait que chez ces animaux, particulièrement à l'état larvaire, la régénération d'organes entiers est possible après leur ablation.

Étudiant tout d'abord les conditions de régénération de la queue, puis de la patte, chez les larves de Salamandre, Guyénot montre qu'il y a, dans ce phénomène, superposition de deux processus. Les parties molles sont capables, par autodifférenciation, de produire des organes caudiformes; par contre, la présence des parties axiales (squelette, moëlle épinière) est nécessaire pour que les parties similaires se forment dans le régénérat par un processus de complètement. Ainsi s'expliquent que des bourgeons de queue, transportés sur le dos, soient incapables de poursuivre leur différenciation à moins qu'ils ne soient accompagnés d'une tranche suffisante de base. Les transplantations de régénérats de patte ont donné des résultats superposables. Cependant la régénération de la patte pose des problèmes particuliers relatifs à la néoformation du squelette après ablation du squelette préexistant. Guyénot est arrivé aux conclusions suivantes concernant les potentialités des segments du membre. D'une façon générale, on peut dire qu'après ablation du squelette, il n'y a néoformation que des os correspondants aux segments distaux par rapport à celui qui est amputé.

Dans tous les cas le squelette régénéré résulte d'une autodifférenciation, facile à suivre sur les coupes, à l'intérieur des tissus primitivement indifférenciés du bourgeon de régénération. Il s'agit d'une formation nouvelle comparable à une nouvelle embryogénie.

Enfin le résultat le plus important de ses recherches sur la régénération fut la découverte de l'existence de ce que Guyénot appelle

des *territoires de régénération*, c'est-à-dire des régions ayant des potentialités morphogènes spécifiques et des limites nettes, si bien que l'organisme est, en ce sens, une mosaïque de territoires ayant des capacités régénératives propres. Cette notion résultait en particulier, d'expériences entreprises en déviant certains nerfs pour les faire aboutir en des régions variées. C'est ainsi, qu'avec le nerf sciatique, Guyénot constate que s'il fait se développer une patte lorsqu'il affleure dans la région du bassin, il provoque la croissance d'une crête s'il arrive dans la crête, celle d'un organe caudiforme ayant la forme et les téguments d'une queue (sans squelette, ni moëlle) s'il aboutit dans la queue. En somme le nerf dévié agit en tant que facteur local d'excitation à la croissance « sur un territoire qui répond spécifiquement suivant ses propres potentialités ». Deux ordres de faits permettaient encore à Guyénot de fonder cette notion de territoires: la conservation des potentialités morphogènes spécifiques après transplantation et la suppression de la régénération correspondante après ablation.

En outre, ajoute Guyénot: « Ces territoires présentent des limites que l'on ne peut définir ni d'après l'anatomie, ni d'après la structure histologique. Seule la déviation d'un nerf, faisant pousser des chimères à leur frontière, permet d'en reconnaître les contours ».

Dans un domaine tout différent, l'endocrinologie, Guyénot, devait, soit par lui-même, soit le plus souvent en collaboration avec ceux de ses élèves qu'il avait dirigés dans cette voie, obtenir des résultats nouveaux en particulier sur les hormones hypophysaires et préhypophysaires et leur action sur les ovaires des femelles adultes ou immatures (action gonadotrope). Il montre que les extraits d'hypophyses exercent sur l'ovaire une action dite *crinogène*, qu'ils exercent en outre sur la glande thyroïde une action stimulante et il sépare ces deux effets apportant la preuve que l'hormone thyroïdienne est indiscutablement différente de l'hormone gonadotrope crinogène. Il montre en outre que l'hypophyse antérieure exerce sur

l'ovaire une action qu'il appelle *auxogène* et qui correspond à la « croissance folliculaire » des auteurs.

Sur la base de ces résultats Guyénot a été amené à conclure à l'existence de deux hormones gonadotropes préhypophysaires, l'hormone *auxogène* (ou de maturité folliculaire) et l'hormone *crinogène* (ou de lutéinisation). Des expériences avec des extraits d'urine de femme castrée apportent une nouvelle preuve de l'existence de ces deux hormones. Étudiant ensuite l'action des extraits d'urine de femme enceinte, sur des femelles immatures, il provoque un rut physiologique, d'où le nom d'*acmogène* (qui engendre la puberté) donné à cette réaction.

Admettant ensuite comme vraisemblable que les actions *crinogènes* (action directe sur l'ovaire) et *acmogène* (efficace seulement en présence de l'hypophyse) pouvaient être dues à deux hormones différentes, Guyénot entreprend un travail considérable dans l'espoir de les séparer et il ajoute: « Si l'on songe que l'on utilise en thérapeutique des extraits d'urine de femme enceinte contenant les deux activités antagonistes, on se rendra compte qu'il y aurait intérêt, sur la base des expériences précédentes à tenter de les disjointre ». S'il n'y réussit pas lui-même entièrement il avait su montrer la voie.

Dans les problèmes concernant la sexualité et qui étaient alors en pleine évolution, Guyénot apporte beaucoup de clarté en appliquant au cas du sexe quelques notions fondamentales de Génétique. Il formule dans cette question la distinction essentielle entre le génotype et le phénotype sexuel et il est amené à définir, d'une part, les mâles et les femelles vrais: mâles génotypiques ayant un phénotype sexuel mâle; femelles génotypiques ayant un phénotype sexuel femelle et, d'autre part, les faux mâles et les fausses femelles: femelles génotypiques ayant par inversion un phénotype mâle; mâles génotypiques ayant par inversion un phénotype femelle. Ces notions sont devenues classiques.

« L'essentiel », écrivait-il, « est de ne jamais oublier que le type de la gonade, comme tant d'autres caractères somatiques, n'est pas nécessairement un réactif fidèle de la constitution héréditaire ».

Des recherches qu'il avait inspirées et auxquelles d'ailleurs il avait participé activement furent entreprises sur les caractères sexuels secondaires du Crapaud et sur l'organe de Bidder qui a la structure d'un ovaire rudimentaire chez ce Batracien. Contrairement à ce qu'avaient affirmé divers auteurs, l'ablation de cet organe n'influence pas les caractères sexuels secondaires, seule, l'ablation des testicules amène leur disparition. Chez un autre Batracien *Bombinator pachypus*, Guyénot montre que le fonctionnement endocrinien du testicule est stimulé par des implantations répétées d'hypophyses. Il y a là une collaboration de l'hormone testiculaire et de l'hormone hypophysaire pour la réalisation des caractères sexuels secondaires.

A l'époque de ses premières recherches, c'est-à-dire avant 1914, Guyénot était encore, nous dit-il, sous l'influence des idées régnantes dans le milieu scientifique auquel il appartenait. Aussi cherchait-il à produire, par des actions externes connues, des variations héréditaires destinées, dans sa pensée, à vérifier la thèse néo-lamarckienne. Mais il ne tarde pas à être frappé par le fait que des variations étendues du milieu et surtout du milieu nutritif dans ses élevages de *Drosophiles*, ne produisaient aucune variation durable, alors que, dans les cultures témoins, se trouvaient de temps en temps des variants.

Ces variants que, sous le nom de mutants, le grand généticien Th. H. Morgan devait étudier et croiser entre eux dans des travaux célèbres, révélèrent à Guyénot l'importance de la Génétique moderne, dite Génétique morganienne, fondée sur la stabilité des mutations et sur les résultats absolument constants et prévisibles que donnaient les divers croisements. Il comprit ainsi de bonne heure toute l'importance du mendélisme et de la théorie chromosomique

de l'hérédité et ce que les données de cet ordre apportaient de positif pour la compréhension des variations héréditaires et de l'évolution.

Cette conversion aux idées nouvelles alors très controversées, mais soutenues en France par Caullery, et l'abandon de points de vue périmés, le conduisirent d'une part à entreprendre personnellement des recherches expérimentales sur l'hérédité et d'autre part, à publier des revues, des articles et des traités sur les questions très générales en relation avec la Génétique.

Les premières recherches de É. Guyénot sur l'élevage de la mouche du vinaigre dans des conditions de milieu parfaitement définies, l'avaient mis en relation avec Th. H. Morgan qui, dès 1913, lui avait envoyé un certain nombre de races mutantes de la *Drosophile*. Parmi ces races il étudia plus spécialement la race à *œil barré* ou *Bar*, ce qui lui permit de vérifier la parfaite correspondance des résultats obtenus avec le schéma de l'hérédité liée au sexe. Toutefois la publication de ces résultats fut compromise par la guerre de 1914. Il en fut de même pour des travaux d'avant-garde sur l'action des rayons X et du Radium ou encore des radiations ultra-violettes sur la chromatine.

On sait que la théorie chromosomique de l'hérédité a été construite en grande partie avec les résultats génétiques obtenus chez *Drosophila melanogaster*. Or, en 1928, l'analyse systématique des chromosomes de cette mouche n'avait pas été réalisée. Pour combler cette grave lacune Guyénot et son élève Naville entreprirent l'étude des chromosomes de *Drosophila melanogaster*. Ayant pu suivre toute l'histoire des chromosomes dans la lignée femelle et dans la lignée mâle, les auteurs purent montrer l'absence, dans cette dernière, des stades préméiotiques allant de la leptoténie à la strepsiténie, c'est-à-dire des stades au cours desquels doit s'effectuer, chez la femelle, le crossing-over qui n'a pas lieu chez les mâles. Observation capitale pour le mécanisme des échanges entre chromosomes.

On sait que dans les ovocytes de Batraciens les chromosomes peuvent devenir invisibles pendant de longues périodes au cours de la croissance et de la vittellogénèse. Or Guyénot, en collaboration avec plusieurs de ses élèves réussit à les mettre en évidence par divers artifices et surtout avec le microscope électronique. Il prouvait ainsi que les stades où les chromosomes sont invisibles correspondent à un état dans lequel ceux-ci sont complètement déroulés et réduits à leurs chromonèmes, trop fins pour être observés au microscope photonique. Ainsi, par des manipulations fort délicates, Guyénot et ses collaborateurs apportaient la preuve de la continuité de l'élément chromosomique au cours de l'ovogénèse.

Guyénot peut donc être considéré comme un précurseur dans l'étude de l'hérédité chez la *Drosophile*. En outre il a contribué sur des points essentiels à la théorie chromosomique de l'hérédité.

La grande érudition de ce savant, son talent d'exposition des questions les plus difficiles, devaient se manifester dans des ouvrages très divers, mais surtout dans les traités qu'il consacra aux problèmes les plus généraux de la Biologie, comme l'hérédité, la variation, la sélection, l'adaptation, l'évolution.

Les principaux de ces ouvrages sont *l'Hérédité*, paru en 1923 et qui a connu de nombreuses éditions, preuve de son grand succès. L'auteur y expose les éléments du mendélisme classique et de la théorie chromosomique de l'hérédité. *La variation*, parue en 1930, est surtout l'étude des variations évolutives, c'est-à-dire des mutations. Dans *l'Évolution*, paru en 1930 également, Guyénot s'attache à la critique de certaines théories comme la thèse de l'hérédité des caractères acquis et tente d'expliquer l'évolution à l'aide des seuls faits connus de variations héréditaires ou mutations. Un petit volume, *l'Origine des espèces*, paru en 1944, expose les théories en présence et leurs difficultés.

É. Guyénot ne fut pas seulement un savant, un expérimentateur hors de pair, un biologiste capable des vastes synthèses, il fut aussi un Professeur très brillant et un Chef d'École. C'était, pour ses

élèves, un patron très cher sachant créer autour de lui des vocations et les stimuler. Sa formation d'humaniste, la clarté française qui surabondait dans ses écrits lui attachaient de nombreux disciples, mais pendant une partie de sa vie il dut lutter pour exposer les théories morganiennes de l'hérédité contre ceux qui se faisaient les défenseurs d'une hérédité des caractères acquis. « Époque violente, nous dit son élève K. Ponse, où, dans ses leçons et ses écrits, il enfonce les bastions les plus hermétiques, en France, en Suisse, en Belgique ». Son éclectisme, à mi-chemin entre le matérialisme stupide et les exagérations du finalisme, souleva en maintes occasions des discussions passionnées avec les plus grands biologistes de l'époque.

Il fut de ces savants de la première moitié du siècle qui ne craignaient pas, entre leurs expériences et leurs observations, d'envisager les grands problèmes que pose la vie, son origine, ses mécanismes, ses inventions. De là ces titres que nous relevons parmi la masse de ses publications : Déterminisme et finalité en Biologie, l'énigme de la vie, la vie comme invention, la renaissance du transformisme, l'origine des espèces.

É. Guyénot ne recherchait pas les honneurs et dans les dernières années de sa vie, nous dit son biographe, É. Wolff, il se retirait volontiers dans une indifférence un peu hautaine, évitant les Congrès, les Colloques où, bien souvent, disait-il, ne s'élaborent pas les travaux fondamentaux.

Son œuvre lui avait valu cependant de nombreuses distinctions : il était membre titulaire de la Société de Biologie (1918). L'Académie lui avait décerné deux de ses prix et nous avons vu qu'elle fit de lui un Correspondant puis un Membre non résidant.

Il était officier de la Légion d'Honneur et la Suisse ne lui avait pas ménagé les titres honorifiques.

Au terme de cet exposé trop bref il apparaît que l'œuvre de Guyénot occupe dans la Biologie contemporaine une place de premier plan, tant par des travaux personnels que par le nombre et

la valeur des élèves qu'il a formés, enfin par les ouvrages de synthèse qui ont multiplié son influence. Comme le marquait son Maître, M. Caullery, on doit admirer « l'ampleur, la variété de ses recherches comme la profondeur des conceptions qui l'ont guidé ». Les ouvrages généraux dont il est l'auteur ont rendu son nom familier aux biologistes de tous les pays.

C'est un biologiste de grande classe qui nous a quittés. Il a bien servi la science française et il a contribué efficacement à son prestige à l'étranger.

