



- Article
- Autour de l'article

## PRÉFORMATION ET ÉPIGÉNÈSE

### Sommaire

#### Introduction

1. De la spéculation à l'observation scientifique des embryons
2. Triomphe des « œufs »
3. Domination de la préformation oviste
4. Observations en faveur de la préformation
5. Crépuscule de la préformation
6. Déploiement de la néo-épigenèse
7. La résolution des énigmes

#### Sources

Selon le dictionnaire Le Robert, la préformation est « une des deux théories biologiques en lutte aux xvii<sup>e</sup> et xviii<sup>e</sup> siècles, selon laquelle l'organisme vivant est complètement constitué dans le germe ». Son opposé est l'épigenèse, « théorie selon laquelle un embryon se développe par différenciations successives de parties nouvelles ». Ce sont des définitions actuelles, qui donnent à ces deux termes un sens tranché, à savoir celui que l'on utilise couramment dans l'enseignement des sciences biomédicales. Leur précision occulte cependant l'existence d'une controverse longue de bien plus que deux siècles, qui a vu s'affronter des principes philosophiques et religieux, puis des conceptions et des observations scientifiques en un débat finalement sans vainqueur véritable, du moins avant le milieu du xix<sup>e</sup> siècle qui consacra l'épigenèse dans sa définition actuelle. L'analyse de l'intrication de ces différentes approches du problème de la reproduction est un exemple de la place des représentations dans la construction d'un savoir scientifique.

#### 1. De la spéculation à l'observation scientifique des embryons

De tout temps, science et philosophie ont repéré dans l'origine de la vie un enjeu crucial, où convergent et se combattent théories, croyances et idéologies, étayées de traditions historiques et d'appareils observationnels. Au xvi<sup>e</sup> siècle, presque toutes les connaissances sur la reproduction, les organes sexuels, les rôles du mâle et de la femelle et le développement de l'embryon remontent à l'Antiquité grecque, et essentiellement au Corpus Hippocraticum, à Aristote (env. 385-322 av. J.-C.) et à Claude Galien (env. 131-201). Dans la trilogie *De semine*, *De natura pueri* et *De morbis*, composée entre la fin du v<sup>e</sup> et le début du iv<sup>e</sup> siècle avant J.-C., un auteur hippocratique développe en fait une forme de pangenèse, selon laquelle les deux semences, masculine et féminine, contiennent les quatre humeurs corporelles. Sous l'action du « pneuma », les particules séminales se combinent et forment simultanément tous les organes, qui ne paraissent successivement que du fait de leurs dimensions différentes. Puisqu'il est alors impossible d'observer la formation du fœtus humain, les ovipares domestiques sont des objets de recherche idéaux, avec leur embryogenèse qui s'achève en peu de jours et dont l'observation est relativement facile. Toutefois, des considérations sur le même matériel d'observation avaient déjà été exposées dans des fragments présocratiques, si bien que l'on peut douter de l'originalité absolue de l'auteur hippocratique. Aristote, par contre, propose un modèle (dans ses *Historia animalium* et *De generatione animalium*) selon lequel les parties se forment successivement dans un ordre déterminé : chaque organe est la condition pour l'existence des autres et il n'existe pas de double semence. Le sujet actif est le mâle, qui apporte le liquide séminal, c'est-à-dire le principe formel de la génération ; la contribution féminine consiste dans l'œuf (ou dans le sang menstruel) matériel et passif, qui fournit la nourriture au nouvel être vivant. Le corps féminin possède une chaleur qui ne permet pas au sang menstruel d'atteindre un niveau d'élaboration semblable à celui du sperme. Le liquide séminal masculin déclenche le processus de la génération, qui se poursuit selon les lois de la physique aristotélicienne. L'organe qui se forme le premier est le cœur, siège de la sensibilité, source du mouvement et origine du sang dont dérive la forme particulière de toutes les autres parties du corps. Ainsi, dans des œufs incubés depuis trois jours, le premier signe de vie est une tache rouge et battante, bien visible dans la substance encore indifférenciée du jaune. Galien essaie quant à lui de concilier Aristote et Hippocrate, reprenant du premier l'idée de la

formation successive des organes de l'embryon et du second le principe du rapport entre l'ordre d'apparition et les proportions de l'organe.

À l'époque moderne, les recherches sur la reproduction se déploient presque entièrement autour de deux théories qui se dégagent de plus en plus précisément : l'épigenèse et la préformation. L'épigenèse se rattache à la tradition d'Aristote, car elle explique la constitution du nouvel être vivant par l'auto-organisation d'une matière indifférenciée, grâce à l'action de principes vitaux spécifiques et au déclenchement de processus mécaniques réglés par les lois universelles du mouvement. Au contraire, pour la doctrine préformiste, dont on peut retracer l'origine dans les écrits d'Hippocrate, le germe est une miniature de l'adulte, structurée dès le début, dont il suffit que les parties préexistantes se développent et croissent.

Au cours du xvi<sup>e</sup> siècle, des recherches sur les organes et les processus de la génération sont menées par le naturaliste de Bologne Ulisse Aldrovandi (1522-1605), l'anatomiste flamand Volcher Coiter (1534-1576) et par Girolamo Fabrici d'Acquapendente (1533-1619), auteur d'un *De formatione ovi et pulli* (publication posthume en 1621), très traditionnel dans sa synthèse d'Aristote et Galien, mais surprenant par la précision et l'élégance des illustrations. Élève de Fabrici à Padoue, le médecin anglais William Harvey (1578-1657) reprend les recherches sur l'embryon au cours de la première moitié du xvii<sup>e</sup> siècle. Il accomplit des séries d'observations d'ampleur jamais atteinte auparavant sur les femelles vivipares (biches en particulier) et sur les œufs incubés de poule. Dans ses *Exercitationes de generation animalium* (1651), il présente ses résultats qui tendent à confirmer la théorie aristotélicienne, bien que sa position soit différente et nouvelle. Il rapporte en effet l'origine de la vie à un « principe oviforme » qui est produit par la matrice et se construit progressivement. Le sperme n'y agit pas de façon physique : son esprit volatil exerce plutôt une action à distance pareille à la « contagion » dont le médecin italien Girolamo Fracastoro (1478-1553) avait célébré la vertu générative.

## 2. Triomphe des « œufs »

Après la découverte de l'« œuf » des vivipares (observé et décrit par les anatomistes Niels Steensen [1638-1686] et Reinier de Graaf [1641-1673]) et des « animalcules » de la semence masculine (identifiés au microscope par Antonie Van Leeuwenhoek [1632-1723] en 1677), l'une et l'autre théories de la reproduction vont être déclinées en version « oviste » ou « animalculiste », selon que la tâche de contenir le germe préformé ou le principe informe est confiée aux « œufs » ou aux « animalcules ».

L'ovisme conquiert rapidement la faveur de la communauté scientifique, qui abandonne la doctrine de la double semence. Mais cette nouvelle théorie n'est pas non plus exempte de difficultés. On ne sait notamment pas détecter les œufs, dont on accepte l'existence sans les avoir jamais vus avec certitude. Disséquant des lapines fécondées, de Graaf constate la transformation en corps jaunes de quelques vésicules bien évidentes sur leurs ovaires et il remarque la correspondance entre le nombre des embryons et celui des follicules qui avaient éclaté en atteignant leur maturité. Mais il n'arrive pas à saisir le moment où les œufs sont libérés, et c'est seulement sur la base de cette coïncidence numérique qu'il identifie les corps jaunes avec les œufs. La « chasse » à l'œuf des vivipares se poursuit durant deux siècles sans succès, confortant la conviction que l'œuf existe nécessairement dans le corps jaune, mais qu'il est, tout aussi nécessairement, invisible. De même, personne ne réussit à expliquer de façon convaincante son arrivée dans la matrice à travers les trompes de Fallope. Le mécanisme de la fécondation reste également inexplicable.



Anatomie de l'ovaire et d'une trompe de Fallope, gravure

PH190134

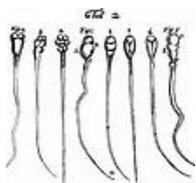
Cette gravure de l'anatomiste Reinier de Graaf montre la coupe longitudinale d'un ovaire féminin, *testiculum seu ovarium*, attaché à une trompe utérine. Les lettres « B » (en rouge) identifient *ova diversae magnitudinis*, des œufs de taille diverse, en réalité des vésicules connues sous le nom de « follicules de De Graaf ». L'augmentation de taille des follicules a incité de Graaf à supposer que ces formations gonflées de liquide et qui dépassent de la surface de l'ovaire étaient l'œuf en cours d'expulsion, et que le trou visible dans la membrane de l'organe était consécutif à l'expulsion. De Graaf souligne les remarquables analogies morphologiques entre ces protubérances et les œufs immatures des oisillons. Il développe l'analogie en comparant les changements de ces derniers (qui acquièrent de l'albumine et de la coquille lors de leur passage par les oviductes) et ceux des œufs fécondés des vivipares qui, après avoir traversés les trompes, atteignent l'utérus et s'y développent. De Graaf a alors proposé le terme « ovaire » (de *ovum*, l'œuf des oiseaux en latin) pour désigner les gonades féminines au lieu du mot « testicule » traditionnel. Extrait de

la planche XVI de l'ouvrage de Reiner de Graaf, *De mulierum organis generationi inservientibus tractatus novus : demonstrans tam homines & animalia caetera omnia, quae vivipara dicuntur, haud minus quàm ovipara ab ovo originem ducere*, Lugduni Batav, 1672.

BIU Santé, Paris, cote : 034292

Malgré ces difficultés, l'ovisme emporte une large adhésion dans le milieu scientifique et, dans les années 1740, le naturaliste genevois Charles Bonnet (1720-1793) le rend encore plus crédible en découvrant la parthénogenèse de certains insectes parasites des plantes : que les femelles de ces pucerons se reproduisent sans accouplement semble confirmer parfaitement l'origine de l'embryon dans les œufs, et donc la reproduction par la seule voie maternelle.

Le germe peut-il cependant se trouver dans la semence du mâle ? Jusqu'au milieu du xvii<sup>e</sup> siècle, les connaissances relatives à la composition et à la fonction du sperme ne connaissent pas de progrès substantiels depuis l'Antiquité. Les choses changent radicalement lorsque le liquide séminal est examiné au microscope et quand Van Leeuwenhoek décrit les spermatozoïdes. Après avoir observé leur cycle vital et leur morphologie, il affirme sans hésitation qu'ils sont de vrais animaux, des vers spermatiques. S'agit-il pour autant de germes ? La théorie animalculiste de la génération reste d'influence marginale par rapport à l'ovisme, parce que trop de doutes grèvent la crédibilité scientifique du système des vers spermatiques. Des animalcules presque identiques se trouvent en effet chez des espèces animales très différentes ; leur nombre est sans rapport avec celui des organismes conçus ; le mécanisme de leur production est obscur (d'autant qu'on les tient pour une véritable espèce animale), tout autant que celui de leur transformation en embryons. Même un microscopiste virtuose comme Van Leeuwenhoek ne parvient pas à voir (avec les instruments de l'époque, il ne le peut pas) la pénétration de l'animalcule dans l'œuf des ovipares. En ce qui concerne les vivipares, Van Leeuwenhoek ne réussit pas à déceler les œufs dans la matrice des animaux disséqués et remarque plutôt des spermatozoïdes qui remplissent même les trompes de Fallope ; il n'accepte donc pas que les « testicules » féminins soient des ovaires produisant des œufs et il affirme plutôt que le vermisseau se greffe directement sur la paroi utérine. Une théorie « ovo-vermiste » est élaborée vers la fin du xvii<sup>e</sup> siècle par l'ecclésiastique écossais George Garden (1649-1733), le physicien hollandais Nicolas Hartsoeker (1656-1725) et le médecin français Nicolas Andry de Boisregard (1658-1742). Elle soutient que l'embryon existe préformé dans le spermatozoïde, mais que cet « homoncule » spermatique (décrit en 1694 et illustré par Hartsoeker dans une gravure fameuse) doit nécessairement rencontrer l'œuf pour assimiler les substances qui permettent son développement. Le physicien hollandais ne se limite pas à soutenir que chaque animalcule contient la miniature d'un animal, mâle ou femelle, de la même espèce que celui dans lequel il se trouve. Il affirme que chacun des mâles recèle une infinité de germes de la même espèce, en sorte que, en même temps que les premiers mâles, ont été créés tous les mâles qui seront générés jusqu'à la fin des siècles. D'ailleurs, le polygraphe français François de Plantade (1670-1741) prétend avoir vu distinctement au microscope l'« homoncule » se délivrer des membranes du vermisseau. Comme il écrit sous un pseudonyme, on ne peut toutefois pas exclure une machination pour discréditer la thèse vermiste... Quoi qu'il en soit, au début du xviii<sup>e</sup> siècle, l'animalculisme est abandonné par la communauté intellectuelle parce qu'il ne supporte plus le poids des objections scientifiques que l'on vient d'énoncer. Les difficultés théologiques sont plus graves encore. Elles consistent avant tout dans un sentiment d'horreur devant l'énorme gaspillage d'animalcules, c'est-à-dire d'individus adultes potentiels, mais parfaits, que cette théorie suppose : on n'y trouve pas d'explication plausible, sans remettre en doute la sagesse de Dieu ni l'ordre de la nature.



Spermatozoïdes humains et canins, A. Van Leeuwenhoek

PH190135

Ce dessin d'Antonie Van Leeuwenhoek montre des spermatozoïdes humains (1-4) et de chien (5-8). Il s'agit de la première et de la plus célèbre représentation des « petits animaux », dont l'observation avait déjà été communiquée par Van Leeuwenhoek à William Brouncker, président de la Royal Society, dans une lettre de novembre 1677, traduite en latin et publiée sous forme d'extrait seulement dans l'édition de décembre-janvier-février 1678 des *Philosophical transactions* de la Royal Society. Antonie Van Leeuwenhoek, *Alle de brieven*, vol. II, cit., pp. 276-299 (d'après la lettre d'Antonie Van Leeuwenhoek à Nehemiah Grew, le 18 mars 1678).

Wellcome Collection ; CC-BY 4.0

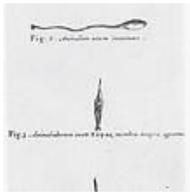


L'homoncule humain, N. Hartsoeker

PH190136

Dans son *Essay de dioptrique* (1694), Nicolas Hartsoeker décrit un fœtus humain replié dans la tête d'un animalcule spermatique. En réalité, Hartsoeker ne prétend pas avoir réellement observé la miniature d'homme repliée sur elle-même, mais il affirme que « si l'on pouvait voir le petit animal au travers de la peau qui le cache, nous le verrions peut-être comme cette figure le représente ». N. Hartsoeker, *Essay de dioptrique*, J. Anisson, Paris, 1694.

BIU Santé, Paris, cote : 07012



Métamorphose d'un animalcule spermatique, F. de Plantade

PH190137

Sous le pseudonyme de *Dalenpatius*, François de Plantade annonce (en latin, parce que sa lettre « contient un sujet qui ne peut être traité en français ») avoir observé la « métamorphose » d'un « animalcule » qui se débarrasse de sa cuticule et apparaît comme un « corps humain », vite mort, mais doté de tous les organes vitaux, même s'il est trop petit pour que son sexe puisse être reconnu. François de Plantade, « Extrait d'une lettre de M. Dalenpatius à l'auteur de ces *Nouvelles*, contenant une découverte curieuse, faite par le moyen du microscope », in *Nouvelles de la République des lettres*, mai 1699, pp. 552-554.

Wellcome Collection ; CC-BY 4.0

### 3. Domination de la préformation oviste

À partir de la seconde moitié du xvii<sup>e</sup> siècle, le cadre philosophique dominant va profondément évoluer. Le triomphe du modèle mécaniciste cartésien provoque l'écroulement, même dans les sciences de la vie, du paradigme aristotélien, et avec lui le rejet de facultés occultes et de vertus formatrices. Anatomie et physiologie en profitent, mais les choses se passent différemment dans le domaine de l'embryologie. La raréfaction et la fermentation, réglées par les lois universelles du mouvement, doivent expliquer la naissance de la vie dans une symétrie parfaite entre épigénèse cosmique et épigénèse embryonnaire. Pour René Descartes (1596-1650), la génération des animaux supérieurs demande encore le mélange des deux semences, mais la force qui organise la matière et dirige le développement de l'embryon n'est pas du tout une âme ni un principe vital : c'est la chaleur. La formation du fœtus est une épigénèse mécanique qui se déploie par la formation successive des parties. L'origine de la vie ne semble donc pas susciter de questions théoriques particulières mais, bien que le philosophe s'attache aux dissections et à l'observation des œufs, sa théorie est un échec : si l'on considère la complexité de l'organisme vivant, c'est mission impossible que d'expliquer sa production avec les seuls rouages que Descartes emploie pour la construction de son Monde et de son Homme.

Dans la théorie préformationniste, le problème de la formation du vivant, de ses règles et de leur spécificité éventuelle est éliminé, puisque les organes préexistent avant de devenir visibles au long du développement. Au sein de cette doctrine, il existe pourtant deux prises de position différentes, dont on verra plus loin les représentants les plus significatifs. Selon l'une, l'ébauche existe au stade de l'incubation/gestation, mais n'existe pas avant. En d'autres termes, elle ne préexiste pas à la fécondation et se forme donc lors d'un processus tout à fait naturel comme l'accouplement. Selon l'autre, l'ébauche préexiste même à la fécondation et, de ce fait, sa préexistence remonte à un acte divin qui crée et emboîte tous les germes de toutes les générations de tous les êtres vivants dans les organes sexuels de la première femelle de chaque espèce. Cette variante du préformisme résout au moyen d'une « métaphysique de l'embryon » tous les problèmes inhérents à l'origine et à la transmission de la vie. Du même coup, elle vide de son contenu la

reproduction elle-même, puisque rien ne se génère mais tout se développe en grandissant, selon les lois mécaniques universelles.

À partir des années 1670, chez les partisans de la préexistence s'impose donc un mécanisme beaucoup moins audacieux que celui de Descartes. Pour conserver la possibilité d'une science de la génération, ils renoncent à questionner l'origine du vivant, qui échappe à la science et relève de la seule action créatrice de Dieu. Pour qui n'accepte pas l'existence de forces ou vertus plastiques, la thèse de l'« emboîtement » des germes les uns dans les autres depuis l'origine paraît la seule issue possible. La fécondation se réduit à la simple activation d'un dispositif mécanique, invisible certes, mais complet et prêt à fonctionner. Les interrogations s'arrêtent à la machine organique déjà structurée : c'est donc une renonciation (partielle) à la recherche. Puisqu'il est impossible de donner au problème de la génération des réponses cohérentes avec le modèle mécaniciste, le seul reconnu, c'est donc qu'il n'est pas du pouvoir des sciences d'enquêter sur l'origine de la vie et qu'il n'est pas du pouvoir de la nature de la réaliser. De cette façon toutefois, on sauvegarde la possibilité d'appliquer au développement de la vie les méthodes et les normes qui se sont affirmées et qui sont valables dans la lecture du monde physique.

#### 4. Observations en faveur de la préformation

Le naturaliste hollandais Jan Swammerdam (1637-1680) est en général considéré comme l'auteur de l'apport le plus significatif à la théorie de l'emboîtement. Car, en disséquant la chrysalide du ver à soie, il y décèle les organes enveloppés de l'insecte achevé. De cette découverte, il ne tire qu'une conséquence, toutefois révolutionnaire du point de vue scientifique : chrysalide et papillon ne sont que des formes diverses du même individu, dont la structure définitive se cache dans la forme transitoire de la chrysalide. Le savant en conclut que, dans la nature, il n'existe pas de métamorphose (selon la signification aristotélicienne du mot) ni de génération spontanée. Swammerdam ne donne pas la preuve observationnelle de l'emboîtement et il semble bien conscient des modifications profondes que les dispositifs de la larve subissent pendant le développement. Il est un observateur trop habile pour affirmer que le papillon adulte complet existe sous la cuticule de la chrysalide. Et, à plus forte raison, il ne démontre pas qu'on y trouve toutes les miniatures des insectes parfaits jusqu'à la fin des siècles. En outre, il connaît un ordre d'insectes où la métamorphose (selon la signification moderne du terme) entraîne la dissolution complète des parties larvaires, qui ne contiennent aucune structure de l'insecte achevé. Certes, Swammerdam cite la doctrine de l'emboîtement en 1672, lorsqu'il rapporte ses observations sur les œufs de grenouille, et il conclut à la preuve visible de la préexistence du têtard à la fécondation. Pourtant, en cette occasion, il réfère le système à un personnage bien plus autorisé que lui, qu'il ne nomme pas, mais dont on peut aisément comprendre qu'il s'agit de Nicolas Malebranche (1638-1715). De fait, en 1674, ce philosophe est le premier à formuler de façon complète et radicale la théorie préformationniste. Ce prêtre oratorien associe les observations des scientifiques avec les développements récents du calcul infinitésimal mais, surtout, sa philosophie créationniste et antinaturaliste nie aux causes secondes le pouvoir de produire la vie, et fonctionne comme un « microscope » bien plus puissant que tous les instruments du scientifique. Le travail d'interrogation de la nature passe ainsi chez Malebranche des yeux à l'esprit, des sciences à la métaphysique.

On présente aussi les observations embryologiques du microscopiste italien Marcello Malpighi (1628-1694) comme les preuves factuelles de la préexistence, alors qu'elles sont favorables à une position beaucoup moins radicale. Le savant parvient à voir les organes essentiels d'un embryon de poulet dans des œufs fécondés et pas encore incubés ; mais lorsqu'il ouvre des œufs vierges, il n'y trouve qu'un amas de matière informe. Malpighi s'abstient d'avancer toute interprétation, se contentant de confier à sa correspondance privée son aversion pour l'emboîtement. Cela n'empêche pas les préformationnistes d'affirmer que l'embryon invisible existe déjà dans l'œuf vierge (et d'annexer Malpighi à leur parti) et les épigénistes d'arguer que le germe se forge au temps de la fécondation (et d'annexer Malpighi à leur parti). En réalité, le savant italien avance une forme de préformation « naturaliste » (préformation à l'incubation, mais non à la fécondation), qui en général n'a pas été reconnue par les historiens des sciences, mais qui aura un certain nombre de partisans dans la communauté scientifique italienne.



Marcello Malpighi et le développement précoce de l'œuf de poule

PH190133

Cette planche décrit les trente premières heures du développement de l'embryon de poule. La figure 2 (mentionnée en rouge) reproduit les « cicatricules » d'un œuf de poule fécondé mais non incubé. La cicatricule est la petite tache blanche sur le sommet du jaune des œufs d'oiseaux : la place du germe (« B »).

La lettre « L » indique le « fœtus » inclus dans le *sacculus* (c'est-à-dire la zone pellucide selon l'appellation actuelle). La figure 3 (également mentionnée en rouge) montre la cicatricule d'un œuf non fécondé, au centre de laquelle il n'y a qu'un corps globuleux (« B ») qui, déchiré, ne montre aucune ébauche structurée. Marcello Malpighi, *Dissertatio epistolica de formatione pulli in ovo: Regiæ Societati, Londini ad scientiam naturalem promovendam institutæ, dicata*, 1673.

Wellcome Collection ; CC-BY 4.0

Au début du xviii<sup>e</sup> siècle, la majorité des savants se range désormais en faveur de la préexistence et, outre les recherches de l'entomologiste français René Antoine Ferchault de Réaumur (1683-1757) et de Charles Bonnet, une « preuve » de la préexistence oviste semble être apportée par le médecin suisse Albrecht von Haller (1708-1777). Haller part d'une sympathie déclarée pour l'épigénèse avant d'évoluer en faveur de la préformation. Ce qui est décisif dans son changement d'avis, c'est sa découverte, en 1758, du fait que la membrane intérieure du jaune des œufs fécondés et incubés est continue avec la membrane intérieure des intestins, pharynx, bouche et épiderme du poussin. Ainsi, la membrane extérieure n'est qu'une extension de la membrane extérieure des intestins continue avec mésentère et péritoine. Le jaune et ses membranes, qui existent déjà dans l'œuf avant la fécondation, se présentent alors comme une sorte d'énorme hernie de l'embryon, qui donc préexiste, bien qu'invisible.

## 5. Crépuscule de la préformation

Ce qui est une preuve pour Haller sera radicalement contesté par le jeune embryologiste allemand Caspar Friedrich Wolff (1733-1794), qui reprend de façon systématique les observations sur les œufs de poulet et donne en 1759 une interprétation rigoureusement épigénétique de la formation de l'embryon. Il réfute même les résultats de Malpighi : toutes les parties de l'embryon se façonnent progressivement au cours de l'incubation. Cependant, la grande autorité scientifique de Haller l'emporte, d'autant qu'à sa démonstration s'ajoute bientôt celle de la préexistence du têtard « mise en évidence » par Lazzaro Spallanzani (1729-1799). Le biologiste italien compare des œufs de grenouille avant et après la copulation et son microscope n'y décèle aucune transformation, à savoir aucune trace d'organisation ni avant ni après l'accouplement. Sur la base de ces (non-)observations, Spallanzani estime en 1768 avoir atteint une démonstration concluante de la préexistence : si, après la fécondation, on ne voit pas d'ébauche structurée, il faut conclure qu'il n'y a aucune force épigénétique en mesure de permettre la formation de l'embryon. Le têtard est donc préformé dans l'œuf vierge, où il n'est rendu invisible que par sa transparence. De plus, Spallanzani est convaincu d'avoir réfuté l'animalculisme et il dénie à la semence masculine un rôle biologique en soi : puisque les œufs de grenouille se développent de façon plus que remarquable avant la fécondation, il n'est pas admissible que le liquide du mâle exerce une autre fonction que la stimulation physico-chimique d'un germe déjà parfaitement préformé. Après avoir réussi à féconder des batraciens (1777), Spallanzani réfute la thèse traditionnelle de l'« aura spermatica », c'est-à-dire l'action d'une mystérieuse partie volatile de la semence. Il rattache la fécondation à la partie « concrète » du liquide et essaie d'isoler sa fraction active. À l'intérieur de l'œuf, il ne voit pourtant aucun vermisseau spermatique, ni juste après la fécondation ni au cours de l'embryogenèse. Néanmoins, des échantillons de sperme qu'il tient pour dépourvus de spermatozoïdes se révèlent efficaces et Spallanzani conclut que les animalcules n'interviennent pas dans les processus de la reproduction. Les expériences continuent en 1780-1781 avec les mêmes résultats et elles sont étendues aux mammifères, que Spallanzani insémine avec succès. Il faut expliquer l'erreur commise par Spallanzani de considérer les « vermisseaux » comme tout à fait inopérants dans la fécondation. La solution se trouve dans les carnets de laboratoire de 1777, où le scientifique note l'efficacité du sperme sans animalcules en mouvement. De l'observation de spermatozoïdes immobiles, il déduit leur mort et, lorsqu'il publie ses résultats, l'absence de vermisseaux mobiles devient absence d'animalcules tout court : toutes les pièces du puzzle trouvent alors leur place dans la préexistence oviste. On comprend ainsi pourquoi les filtrations et les nombreux traitements que Spallanzani pratique ensuite sur le liquide séminal (séchage, pulvérisation, etc.) ne viseront plus à vérifier le rôle biologique des spermatozoïdes, puisqu'il l'a désormais exclu.

La préexistence a donc beaucoup pour séduire scientifiques et philosophes, au moins jusqu'aux découvertes biomédicales de la seconde moitié du xviii<sup>e</sup> siècle (l'irritabilité et la sensibilité des fibres vivantes avant tout), qui imposent finalement la mise au point d'un modèle épistémologique restituant son autonomie à la nature et permettant de l'aborder avec des critères nouveaux. C'est que, à l'aune de ces découvertes, la préformation accumule les contradictions et les incohérences. L'hérédité des caractères et les phénomènes d'hybridation et de croisement entre les animaux, par exemple, sont inintelligibles si tous les embryons existent dès la création. Si l'on essaie de résoudre la question en reconnaissant une plasticité du germe aux influences extérieures (comme le postule Bonnet), on admet alors un dynamisme qui menace la solidité du système préformationniste. Non moins problématiques sont les phénomènes de régénération animale, observés par Réaumur sur les écrevisses, par le naturaliste genevois Abraham Trembley (1710-1784) sur l'hydre d'eau douce, par Bonnet sur les vers de terre et par Spallanzani sur les têtards, escargots et tritons. La régénération d'un organe ou même d'un organisme complet ne peut pas être – écrit encore Bonnet – une formation ex novo. Dans un cadre de pensée préformationniste, chaque partie en mesure de se régénérer doit contenir une quantité de germes qui attendent l'amputation pour reproduire la partie ou le tout. Il faut donc

supposer une sorte d'architecture de plus en plus complexe de germes emboîtés (germes d'une partie ou de la totalité).

L'origine des monstres est un autre problème non moins épineux et débattu. Puisque Dieu a produit en une fois tous les germes, il devient précisément responsable des malformations, même les plus cruelles. On peut bien sûr attribuer l'erreur au hasard : l'embryon est créé parfait, mais il subit l'action d'événements naturels qui en affectent l'organisation vitale. Mais alors, si Dieu n'est pas malveillant, il devient impuissant dans la réalisation de ses desseins. Des solutions plus subtiles (par exemple celle discutée entre Bonnet et Haller) distinguent les monstruosité incompatibles avec la vie, que l'on peut attribuer sans problème à l'accident naturel et à la plasticité du germe, des monstruosité qui sont fonctionnelles à un certain niveau de vie, issues de germes monstrueux dès leur origine et donc créés par Dieu pour l'accomplissement d'un certain projet providentiel. Enfin, trop de formes insolites et bizarres de génération animale (division, régénération, parthénogenèse, etc.) révèlent dans la matière organique des dynamismes inattendus.

## 6. Déploiement de la néo-épigenèse

Certes, les auteurs de ces découvertes travaillent à une réforme du système préformiste pour pouvoir y incorporer tous ces faits étonnants. Mais ils n'empêchent pas que la préexistence perde inexorablement du terrain face à la marée montante des nouvelles tendances épigénétiques de la fin du xviii<sup>e</sup> siècle. La matière cartésienne, passive et indifférenciée, cède la place à l'idée d'une nature parcourue par d'infinis processus énergétiques, dans laquelle le problème de la reproduction ne demande plus une intervention ni un projet divins. La matière est désormais perçue comme composée de « molécules organiques », c'est-à-dire de points physiques doués de force et de sensibilité. Tandis que la préformation exprimait une conception statique et fixiste de la nature créée par un acte unique et instantané, cette nouvelle épigenèse devient cohérente avec la conception d'une histoire de la nature et de la vie, terreau idéal pour les transformismes naissants.

Puisque le point faible de l'épigenèse avait été la nécessité d'admettre l'action de forces formatrices et régulatrices à l'œuvre dans l'ontogenèse, toutes les tentatives de refondation de la théorie insistent sur cette question, soit qu'elles restent, à différents égards, liées à une perspective mécaniciste, soit qu'elles s'aventurent dans une direction vitaliste. En réalité, personne (et les savants qui s'orientent dans la première direction pas plus que les autres) ne relance l'idée d'une épigenèse complètement mécaniciste. De ce point de vue, la position du philosophe et naturaliste Pierre-Louis Moreau de Maupertuis (1698-1759) est exemplaire. Fin connaisseur de Newton, il remplace en 1745 les « facteurs cartésiens » du mouvement par l'attraction entre « molécules organiques » et il conçoit l'embryogenèse comme un processus fondé sur le modèle des agrégations moléculaires. Avec l'union d'éléments similaires des deux semences (masculine et féminine), sa théorie des « affinités organiques » explique le concours des deux sexes à la génération, les phénomènes d'hérédité et les monstres. Les molécules organiques sont issues de chaque partie du corps des parents et elles se disposent pour reconstruire dans l'embryon les organes dont elles proviennent. En 1751, Maupertuis accepte pourtant l'existence de forces attractives spécifiques et exclusives du vivant, sélectives et même psychiques (sympathie, antipathie, mémoire), qui dirigent l'organisation des molécules. Il évite ainsi le recours à une intelligence extranaturelle, mais non à une faculté mystérieuse animant la nature. Cette solution rappelle celle du philosophe Denis Diderot (1713-1784) qui, à la fin des années 1770, confie l'organisation du développement à un point de matière vivante, une sorte d'embryon vital et sensible, auquel s'ajustent progressivement d'autres molécules jusqu'à la formation du système nerveux puis du corps entier. Mais la sensibilité de la matière comme critère directeur de l'épigenèse soulève de nombreux problèmes, avant tout celui du rapport entre la somme des sensibilités moléculaires et l'unité psychique de l'individu.

Pour sa part, le naturaliste Georges Louis Leclerc de Buffon (1707-1788) insère la théorie des molécules organiques dans un modèle physico-mécaniciste. En 1750, il positionne la préformation (c'est-à-dire pour lui la capacité de diriger et sélectionner les molécules) non pas dans un obscur psychisme de la matière, mais dans des dispositifs mécanicistes et des forces physiques. Le germe est produit lors de la fécondation par agrégation de molécules qui proviennent des organes des parents et en reçoivent l'empreinte (le « moule intérieur »). De cette façon, Buffon rend compte non seulement des phénomènes de ressemblance et d'hérédité, mais surtout de la régularité du développement embryonnaire. La préformation agit donc au niveau moléculaire ; elle permet ensuite une épigenèse parfaitement mécaniciste et il ne faut donc recourir ni à Dieu ni à des facultés vitales. Pourtant, Buffon lui-même finit par admettre l'intervention de mécanismes mystérieux (qu'il nomme « forces pénétrantes »). Tout cela explique, d'une part la vigoureuse contre-offensive préformiste de Haller et de Spallanzani que l'on vient de voir, et de l'autre l'avènement de perspectives épigénétiques totalement nouvelles.

La néo-épigenèse est développée dans des contextes culturels et scientifiques très divers par le microscopiste anglais John Turberville Needham (1713-1781) et les médecins allemands Caspar Friedrich Wolff et Johann Friedrich Blumenbach (1752-1840). Elle ne doit rien ni au mécanicisme classique ni aux visions « corpuscularistes » que l'on vient d'examiner. Elle accepte des forces naturelles invérifiables de façon empirique, mais dont l'existence et l'activité sont déduites a posteriori de leurs effets. Needham observe les infusoires microscopiques, ces animacules présents dans l'eau croupie, de 1745 à 1769 et il propose que leur génération soit causée par l'« exaltation » de la matière vitale, produisant l'agrégation spontanée de ses

particules. Même dans les fragments les plus petits de la matière, il existe une « force végétative » qui est le principe du développement organique à tout niveau de l'échelle des êtres. Cette force est équilibrée par le principe opposé, la « force de résistance », qui contrôle la tendance à l'expansion de toutes les formes vitales. Wolff, par contre, conduit sa recherche en se limitant à la microphysiologie embryonnaire. En 1759 et en 1764, il décrit avec la plus grande exactitude les phénomènes d'absorption et de développement qui se déroulent dans la matière indifférenciée. Il prétend qu'ils ne peuvent être expliqués que par la présence d'un principe vital (« vis essentialis ») intrinsèque aux liqueurs primordiales, agissant avant toute différenciation organique (dont il est par ailleurs la cause) et capable de durcir et forger les tissus et les organes. Encore différente est la position de Blumenbach qui, entre le milieu des années 1770 et la fin des années 1780, remplace le germe préformé par une force formative métémpirique. Le « nisus formativus », c'est-à-dire une formulation assez floue de la force vitale, n'existe pas séparément de sa base matérielle, mais il ne peut être réduit aux éléments constitutifs de cette base, ni expliqué par eux. Il a un pouvoir d'organisation architectonique, responsable non seulement de la reproduction, mais aussi de la croissance, de la nutrition et de la régénération, donc de toute la séquence épigénétique. Le nisus peut s'écarter de la règle, mais ses déviations incarnent toujours des régularités qui encadrent, expliquent et classent les monstres, les hermaphrodites, les bâtards et les dégénérescences de la race. Avec le temps, Blumenbach semble accentuer la dimension newtonienne de son principe qui, tout comme la force de Newton, échappe à l'observation et se révèle par ses manifestations macroscopiques. Mais, malgré son adhésion déclarée à l'épistémologie newtonienne, il s'adonne en fait à une physiologie spéculative qui produit des théories audacieuses dont le contenu objectif est médiocre, la méthode faible et la technique expérimentale décidément inférieure aux standards élevés de Haller ou de Spallanzani. Néanmoins, son épistémologie sera bientôt largement considérée comme la plus intéressante des théories de la génération, et comme la réfutation définitive du préformisme mécaniciste.

## 7. La résolution des énigmes

Épigenèse et préformation s'opposent et se combattent donc non seulement sur le problème spécifique de la génération, mais aussi sur toutes les questions, scientifiques et épistémologiques, qui lui sont associées. Ni l'une ni l'autre ne constitue un édifice théorique rigide et compact, s'adaptant aux découvertes et interagissant enfin avec les nouveautés scientifiques des Lumières. La guerre entre les deux systèmes ne couronnera pas un vainqueur, car ils sont confrontés tous les deux à des difficultés insurmontables mais qui n'apportent pas pour autant de réponses univoques à l'appui de l'un contre l'autre. Au cours du xviii<sup>e</sup> siècle, on a ainsi vu des épigénistes qui ont accueilli des éléments de la préformation pour résoudre les difficultés notoires d'une ontogenèse entièrement mécanique, mais des préformationnistes ont aussi accepté l'idée d'une plasticité des structures embryonnaires pour rendre compte de phénomènes d'adaptation et d'hérédité.

C'est en répétant les procédures expérimentales mises au point par Spallanzani sur les vermissex spermatisés qu'en 1824, les biologistes français Jean-Louis Prevost (1790-1850) et Jean-Baptiste André Dumas (1800-1884) réexaminent tous les problèmes anatomiques et physiologiques liés à cette dispute séculaire sur la génération. Ils contribuent de manière décisive à encadrer le mécanisme de la fécondation. Les deux scientifiques parviennent enfin à observer les spermatozoïdes pénétrant la capsule gélatineuse des œufs de grenouille et entrant en contact avec la membrane vitelline. Ils démontrent que les acteurs de la fécondation sont les « animalcules », que tous les préformationnistes avaient considérés comme de vrais animaux.

D'autres problèmes, soulevés depuis le milieu du xvii<sup>e</sup> siècle, vont être résolus. Le cas le plus connu est sans doute celui des œufs des mammifères, dont l'existence était admise de tous, mais que personne n'avait jamais vus. En 1827, le biologiste allemand Karl Ernst von Baer (1792-1876) isole et observe finalement à l'intérieur du follicule de Graaf une formation ovulaire identique à celles qu'il trouve dans les trompes et dans la matrice. Enfin, l'application de la théorie cellulaire (1839) à l'embryologie n'est pas immédiate, mais se révèle finalement décisive pour dépasser l'antagonisme séculaire entre préformisme et épigenèse. En 1841, le physiologiste suisse Rudolf Albert von Kölliker (1817-1905) propose que l'œuf et le spermatozoïde aient une nature cellulaire, et démontre que leur fusion est à l'origine d'une cellule nouvelle qui, par des divisions successives, détermine la formation de l'embryon. L'énigme de la fécondation est définitivement résolue par le zoologiste et biologiste allemand Oscar Hertwig (1849-1922), qui met en évidence la fusion des pronucléus masculin et féminin. La théorie monoparentale de la génération – maternelle dans le cas de l'ovisme, paternelle dans celui de l'animalculisme – est donc ruinée : mâle et femelle participent de façon égale à la génération du vivant. La préexistence invisible d'un germe miniature de l'organisme adulte est également démentie. Sous le microscope de von Baer, les phénomènes qui suivent la fécondation ne manifestent pas du tout le développement d'une organisation préexistante, mais une séquence de processus par laquelle se forge graduellement la structure du nouvel individu. L'œuf se segmente, les feuillettes se forment et glissent les uns sur les autres, les couches de tissu naissent indifférenciées et se spécialisent ensuite jusqu'à produire les structures complexes. Le processus de la morphogénèse n'est donc ni le développement d'une miniature ni l'auto-organisation d'une matière tout à fait informe. À la base de l'embryogenèse, il y a plutôt un plan qui se reproduit dans le temps, qui se cache à l'intérieur de la cellule et que la seule découverte des chromosomes (1882) et des gènes (1909) permettra d'encadrer pleinement.

## Bibliographie

Ä. Bäumer-Schleinkofer, Die Geschichte der beobachtenden Embryologie. Die Hühnchenentwicklung als Studienobjekt über zwei Jahrtausende, Peter Lang, Francfort, 1993

W. Bernardi, Le metafisiche dell'embrione. Scienze della vita e filosofia da Malpighi a Spallanzani (1672-1793), Leo Olschki, Florence, 1986

T. Bilikiewicz, Die Embryologie im Zeitalter des Barock und des Rokoko, Georg Thieme, Leipzig, 1932

F. J. Cole, Early Theories of Sexual Generation, Clarendon Press, Oxford, 1930

F. Duchesneau, Les Modèles du vivant de Descartes à Leibniz, Vrin, Paris, 1998

E. Gasking, Investigations into Generation, Hutchinson, Baltimore, 1967

É. Guyénot, Les Sciences de la vie aux xvii<sup>e</sup> et xviii<sup>e</sup> siècles, Albin Michel, Paris, 1957

A. W. Meyer, The Rise of Embryology, California University Press, Stanford, 1939

J. Needham, A History of Embryology, Cambridge University Press, 1934

J. Roger, Les Sciences de la vie dans la pensée française du xviii<sup>e</sup> siècle. La génération des animaux de Descartes à l'Encyclopédie, Armand Colin, Paris, 1963

J. Rostand, La Formation de l'être. Histoire des idées sur la génération, Hachette, Paris, 1930

J. E. H. Smith, The Problem of Animal Generation in Early Modern Philosophy, Cambridge University Press, 2006

R. Stephanson & D. N. Wagner dir., The Secrets of Generation. Reproduction in the Long Eighteenth Century, University of Toronto Press, Toronto-Buffalo-Londres, 2015.

- lien(s) : [Axeloscope 2D](#)  
[afficher les liens hypertextes](#)

nref : C180055

signes : 36061

édité par : GG

date de création : 2019-04-11

contextes ouvrages : WEB; cd25-cd25

catégorie :

chemin du fichier : \\production\bases\CD\textes\xml\C180055.xml

Auteurs

MONTI Maria Teresa (professeur d'histoire des sciences à l'université du Piémont oriental, Verceil (Italie))

Medias

PH190136 L'*homoncule* humain, N. Hartsoeker

PH190137 Métamorphose d'un animalcule spermatique, F. de Plantade

PH190134 Anatomie de l'ovaire et d'une trompe de Fallope, gravure

PH190135 Spermatozoïdes humains et canins, A. Van Leeuwenhoek

PH190133 Marcello Malpighi et le développement précoce de l'œuf de poule

Entrées d'index

31928 [ACQUAPENDENTE GIROLAMO FABRICI D' \(1533-1619\)](#)

19716 [ALDROVANDI ULISSE \(1522-1605\)](#)

16236 [ANIMALCULISME](#)

815 [ARISTOTE \(env. 385-322 av. J.-C.\)](#)

10534 [BAER KARL ERNST VON \(1792-1876\)](#)

99773 [BIOLOGIE HISTOIRE DE LA](#)

16235 [BONNET CHARLES \(1720-1793\)](#)

2133 [BUFFON GEORGES LOUIS LECLERC comte de \(1707-1788\)](#)

88481 [CELLULAIRE THÉORIE](#)

32518 [CORPUS HIPPOCRATIQUE](#)

28 [DESCARTES RENÉ \(1596-1650\)](#)

99158 [DÉVELOPPEMENT, biologie](#)

73 [DIDEROT DENIS \(1713-1784\)](#)

10026 [DUMAS JEAN-BAPTISTE \(1800-1884\)](#)

88369 [EMBRYOGENÈSE ANIMALE](#)

88353 [EMBRYOLOGIE](#)

16222 [EMBRYON](#)

88824 [ENTOMOLOGIE](#)

10383 [ÉPIGENÈSE](#)

4022 [ÉPISTÉMOLOGIE](#)

88751 [EXPÉRIMENTATION ANIMALE](#)

2124 [FÉCONDATION](#)

10458 [FŒTUS](#)

2145 [FOLLICULE OVARIEN ou FOLLICULE DE DE GRAAF](#)

6562 [FRACASTORO GIROLAMO \(1478-1553\)](#)

8053 [GALIEN CLAUDE \(131 env.-env. 201\)](#)

32302 [GÉNÉRATION SPONTANÉE](#)

92967 [GERMES, biologie](#)

28204 [HALLER ALBRECHT VON \(1708-1777\)](#)

57414 [HARTSOEKER NICOLAS \(1656-1725\)](#)

10382 [HARVEY WILLIAM \(1578-1657\)](#)

6963 [HÉRÉDITÉ](#)

30993 [HERTWIG OSKAR \(1849-1922\)](#)

88753 [HUMEURS THÉORIE DES](#)

7864 [INCUBATION](#)

57419 [KÖLLIKER RUDOLF ALBERT VON \(1817-1905\)](#)

27 [MALEBRANCHE NICOLAS \(1638-1715\)](#)

1889 [MALPIGHI MARCELLO \(1628-1694\)](#)

20705 [MAUPERTUIS PIERRE LOUIS MOREAU DE \(1698-1759\)](#)

841 [MICROSCOPES](#)

16195 [MORPHOGENÈSE ANIMALE](#)

57417 [NEEDHAM JOHN TURBERVILLE \(1713-1781\)](#)

16271 [ŒUF](#)

17407 [ORGANISME VIVANT](#)

84440 [ORIGINE DE LA VIE](#)

16273 [OVISME](#)

34221 [PARTHÉNOGENÈSE](#)

10532 [PRÉFORMATION THÉORIE DE LA, biologie](#)

57418 [PREVOST JEAN-LOUIS \(1790-1850\)](#)

19879 [RÉAUMUR RENÉ ANTOINE FERCHAULT DE \(1683-1757\)](#)

2480 [REPRODUCTION, biologie](#)

29298 [SCIENCES HISTOIRE DES, Antiquité et Moyen Âge](#)

36779 [SCIENCES HISTOIRE DES, Renaissance](#)

24707 [SCIENCES HISTOIRE DES, XVII<sup>e</sup> et XVIII<sup>e</sup> s.](#)

24709 [SCIENCES HISTOIRE DES, XIX<sup>e</sup> s.](#)

10533 [SPALLANZANI LAZZARO \(1729-1799\)](#)

2384 [SPERMATOZOÏDE](#)

23005 [SPERME](#)

48349 [SWAMMERDAM JAN \(1637-1680\)](#)

57416 [TREMBLEY ABRAHAM \(1710-1784\)](#)

10615 [VAN LEEUWENHOEK ANTONIE \(1632-1723\)](#)

57415 [WOLFF CASPAR FRIEDRICH \(1733-1794\)](#)