

Hervé Le Guyader (U. Paris-Sud, Laboratoire de Biologie Cellulaire)

Emmanuel Fauré-Frémiet (1883-1971) De la biologie cellulaire au problème moléculaire de la morphogenèse

E. Fauré-Frémiet a occupé la chaire d'Embryogénie Comparée au Collège de France de 1928 à 1955 ; cette position éminente l'amena à être, à cette époque, l'un des "décideurs" de la politique de recherche et en fait donc un excellent représentant des responsables des sciences biologiques en France, entre 1930 et 1950.

Les fées s'étaient penchées sur son berceau : du compositeur Fauré et du sculpteur Frémiet, il hérite des indéniables dons d'artiste ; c'est un excellent musicien amateur, mais c'est surtout sa virtuosité en arts plastiques qui lui sera d'une grande utilité dans son travail scientifique. Ses dessins de microscopie comme le buste d'Henneguy, son prédécesseur au Collège de France, sont là pour en témoigner.

La carrière de Fauré-Frémiet a été continuellement ascendante : sa thèse, "Contribution à la connaissance des infusoires planktoniques" est soutenue en 1924. Il est alors, depuis 2 ans, suppléant du professeur d'Embryogénie Comparée au Collège de France. En 1928, il hérite de cette chaire, mais devient également chargé de service à l'Institut de Biologie Physico-Chimique (IBPC) - poste qu'il occupera jusqu'en 1940 - et directeur du laboratoire de cytologie de l'Ecole Pratique des Hautes Etudes (EPHE). Enfin, en 1939, il est au CNRS membre du Conseil Supérieur de la Recherche Scientifique, puis, après la guerre et jusqu'à sa retraite en 1957, membre de la Commission de Biologie Cellulaire.

Ces positions sont les témoins de l'importance institutionnelle d'E. Fauré-Frémiet. Pourtant ce dernier n'était pas qu'un gestionnaire de la recherche. Parallèlement, sa production scientifique est extrêmement abondante : son "Titres et Travaux scientifiques" (1), rédigé en 1958 pour sa candidature - couronnée de succès - à l'Académie des Sciences, compte 406 références pour lesquelles il est auteur ou coauteur ; à sa mort, le total atteindra 472 ; il faut également tenir compte des 213 travaux qui ont été effectués sous sa direction au Collège de France, mais qu'il n'a pas cosignés.

Vu l'enthousiasme et la largeur de vue d'E. Fauré-Frémiet - soulignés par de nombreux auteurs (2), (3) -, il est clair qu'une telle littérature scientifique doit pouvoir permettre de cerner ses intérêts profonds, et peut-être de suivre l'influence qu'il a dû avoir sur la biologie française de l'époque.

De la protistologie au problème de l'organisation biologique

E. Fauré-Frémiet est habituellement considéré comme un seul protistologue; un tel diagnostic est inexact tant ont été variés ses matériels d'étude ; il est sûr que ses travaux de microscopies optique et électronique sur les Ciliés - qu'il poursuit d'ailleurs bien après sa retraite - sont encore cités. Bien que publiés tard, ceux-ci sont souvent

l'aboutissement de recherches commencées dès le début de sa carrière. En effet, de 1904 à 1910, E. Fauré-Frémiet publia pas moins de 94 articles, tous exclusivement consacrés aux protistes et plus particulièrement aux ciliés. Soulignons qu' on y trouve déjà trois articles concernant la structure du cytoplasme de telles cellules. On trouve très tôt son intérêt pour le problème de la structuration cellulaire, intérêt qui ne le quittera jamais.

En 1912, apparaît un nouveau matériel : pendant 2 ans, il travaillera préférentiellement sur l'ascaris (16 publications sur 30), et plus particulièrement sur la spermatogenèse de cet animal. Il étudie en particulier les mitochondries des gamètes et les processus de la fécondation.

A la Première Guerre Mondiale, il est mobilisé au laboratoire de physiologie des études chimiques de guerre, où, en plus des problèmes d'asepsie, il s'intéresse à la cicatrisation, en particulier aux lois mathématiques qui la gouvernent. De telles recherches l'amènent à étudier, après l'armistice, la croissance de l'épithélium pulmonaire chez le mouton. ce choix paraît être dicté par (i) le rôle joué par les gaz de combat pendant la guerre, et (ii) l'analogie immédiate qui peut être faite entre la croissance d'un épithélium cicatrisant et la croissance naturelle de l'épithélium pulmonaire. Pendant ce temps, la protistologie n'est pas oubliée : les vorticelles, en particulier, sont très étudiées. D'autres matériels font également leur apparition : oeufs de sabelle, de carpe, de truite, de grenouille : on se rapproche pas à pas d'une embryologie classique.

Peut-on trouver une unité dans tout ce foisonnement ? E. Fauré-Frémiet, conscient des reproches de saupoudrage qu'on pouvait lui adresser, a répondu lui-même à une telle question, et ceci dès le premier paragraphe de son "Titres et Travaux" (1) de 1958 : *"Les recherches commencées, voici plus de 50 ans, avec l'observation de quelques protozoaires, m'ont rapidement conduit, par différents chemins, jusqu'aux frontières communes à la cytologie et la chimie physique, à l'embryologie et la biochimie, à la morphogenèse et à l'écologie, à l'histoire naturelle et à l'évolution. Si j'ai, de ce fait, dispersé quelque peu mes efforts, c'est d'une manière que je crois plus apparente que réelle ; j'ai toujours cédé, en effet, à une même tentative : celle d'entrevoir à travers les multiples perspectives ouvertes sur la cellule vivante, les questions posées par son unité dans sa diversité, sa complexité structurale dans son exigüité spatiale, la continuité de ces caractères à travers sa multiplication et son évolution. Ce sont là quelques aspects d'un seul et même problème, celui de l'organisation."*

Une telle idée est en fait déjà présente lors de sa leçon inaugurale au Collège de France de 1928 (4) : *"Le fonctionnement de l'être vivant étudié pendant un temps court, est lié à sa structure, dont on suit l'édification et les transformations progressives en étudiant le développement de cet être pendant un temps très long ; quel que soit celui du point de vue sous lequel on aborde les phénomènes biologiques, il existe un problème de l'organisation qui reste commun à tous."*

Ainsi, au moment de sa thèse, on peut dire que l'idée de l'étude de l'organisation vivante est parfaitement ancrée dans l'esprit d'E. Fauré-Frémiet. Mais, malgré tout, n'est-ce pas un trop vaste problème ? Le mot n'est-il pas trop flou ou trop polysémique ? En fait, tout biologiste n'étudie-t'il pas de fait un problème d'organisation ? La réponse à une telle question est certainement à chercher dans le travail publié.

1925 à 1944 : la recherche d'une base moléculaire à l'organisation

Les travaux de 1925 à 1933 paraissent exemplaires et peuvent être considérés comme la recherche - un peu chaotique - du problème de l'organisation à travers diverses approches, tant expérimentales que théoriques.

L'année 1925 est fructueuse - 13 publications - mais ô combien hétérogène :

- un livre - la cinétique du développement (5) - fait le point sur l'approche théorique qui le mène tout droit à l'étude de la cellule : "Un certain nombre de problèmes embryologiques et histogénétiques peuvent être abordés par des mesures de vitesses, et leur interprétation semble directement liée à nos connaissances sur la composition du système cellulaire."

- il étudie l'action de différents facteurs sur la multiplication cellulaire, aussi bien des protistes que des cellules d'animaux pluricellulaires comme l'arénicole, ou encore que des cultures de tissus *in vitro*. Ces facteurs sont principalement la température et les cations (6), (7), (8).

Ces approches très diverses tendent en fait à participer à la définition d'un invariant qui puisse s'appliquer à toutes les cellules, qu'elles proviennent d'organismes unicellulaires comme pluricellulaires. En fait, on observe qu'E. Fauré-Frémiet a l'intuition qu'un tel invariant n'est pas à chercher obligatoirement au niveau structural, mais plutôt dynamique.

Pendant ce temps, il ne se désintéresse pas des problèmes techniques. C'est ainsi qu'il invente, en collaboration avec Ephrussi et Rapkine (9), un ancêtre du microscope interférentiel qui lui permettra quelques années plus tard d'étudier la structure de certains voiles cellulaires et d'en mesurer l'épaisseur (10).

E. Fauré-Frémiet se trouve donc être un homme combinant recherches théoriques et expérimentales, essayant de nouveaux matériels comme mettant au point de nouvelles techniques.

1933 semble être une année charnière : en effet, on y voit poindre une nouvelle piste de recherche en passe d'être extrêmement fructueuse. Seulement 3 publications, mais d'importance : l'une étudie les constituants cytoplasmiques de l'oeuf de Raie (11), tandis que les deux autres traitent du collagène (12), (13). En fait, E. Fauré-Frémiet a trouvé un modèle, une hypothèse de travail qui, tranchant avec le flou de "l'organisation biologique", semble prometteuse. Dans les constituants cytoplasmiques, il y a des protéines, dont certaines sont peut-être fibreuses. Le collagène est une protéine fibreuse extracellulaire. On peut alors émettre l'idée que celle-ci, facile à obtenir en grande quantité, pourrait devenir un bon modèle pour l'étude des protéines intracellulaires, pour le moment très difficiles à obtenir.

Une telle voie de recherche va accaparer E. Fauré-Frémiet jusqu'aux confins de la deuxième Guerre Mondiale ; entre 1933 et 1938, sur 36 publications, 22 ont rapport avec la structure du collagène, de la kératine ou de l'élastoïdine, qui est une protéine fibreuse extraite des nageoires de sélaciens. Mais 2 ont également rapport avec la structure d'une protéine intracellulaire.

Il convient de souligner qu'E. Fauré-Frémiet s'intéresse à ce fascinant problème d'une manière extrêmement moderne : il va utiliser au mieux les compétences de l'IBPC, par l'intermédiaire de G. Champetier ; en effet, il a sous la main un physicien spécialiste de la diffraction par rayons X, technique qui commence alors à s'appliquer aux molécules de la matière vivante.

Pour préciser la modernité d'une telle approche, rappelons que si Bragg (15) a assis théoriquement ses travaux de diffraction vers les 1912 / 1913 en utilisant des cristaux simples (NaCl,...), et que si Herzog et Janke donnent dès 1921 les premiers diagrammes de diffraction de rayons X pour le collagène (16), ce n'est qu'en 1928 que Meyer et Mark ont commencé à étudier de cette manière la fibroïne de la soie (17), idée qui sera poursuivie par Ashbury et ses collaborateurs à partir de 1931 sur les cheveux, la laine et "autres fibres" (18) (pour plus de détails, voir (14), p. 206-211). Les protéines globulaires sont étudiées que bien plus tard : si Bernal et Crowfoot publient en 1934 le

spectre de la pepsine cristallisée (19), ce n'est qu'en 1938 que Bernal, Fankuchen et Perutz montrent les premiers diagrammes de diffraction de l'hémoglobine (20).

Ainsi publier en 1937 une "étude roentgéno-graphique de la structure des fibres d'élastoïdine" (21) après avoir passé l'année 1936 à en caractériser certaines propriétés mécaniques et biochimiques, ce n'est être ni très en avance, ni réellement en retard : c'est prendre quand il le faut un train en marche, mais un train cheminant cheminant lentement parmi de multiples difficultés et nécessitant une bonne dose de persévérance. N'oublions pas que ce n'est qu'en 1960 que Perutz publie une esquisse de la structure de l'hémoglobine (voir (14) p. 256-263) !

Naturellement, le travail sur les protéines fibreuses est plus simple. Mais le problème était-il vraiment résolu en deux publications (22) ? Dans son "Titres et Travaux", E. Fauré-Frémiat se sent justement le besoin de se justifier ((1) p. 14) : "La réalisation de ce programme de recherches fut interrompu par les événements de 39 ; plus tard, la microscopie électronique commençait de renouveler le problème des ultra-structures, comme la chromatographie renouvelait les procédés d'analyse chimique, et d'importants progrès dans la connaissance de ces scléroprotéines avaient été obtenus ailleurs."

Il est évident que pendant la Deuxième Guerre Mondiale, l'activité scientifique s'est trouvée ralentie par la force des choses. Il continue des études sur les ciliés - principalement les vorticelles -, quelques études de diffraction par rayons X ; mais son travail principal semble tourner autour d'une réflexion théorique, dont le point d'orgue paraît être la publication de 1943 sur le problème de l'organisation (23).

Le plan de cette publication de synthèse est logique, et montre parfaitement le cheminement de la pensée d'E. Fauré-Frémiat vis-à-vis de ce difficile problème. Après avoir rapidement rappelé quelques éléments essentiels de la morphogenèse, - en particulier la gastrulation et les territoires présomptifs -, il montre qu'organisation et cellularisation ne vont pas obligatoirement de pair : on peut trouver des organismes unicellulaires très compliqués, mais également des glandes unicellulaires... Le problème de la structuration n'est donc pas à chercher au niveau de la cellule, mais plutôt à celui d'un niveau infracellulaire - en un mot celui du protoplasme. E. Fauré-Frémiat montre alors que celui-ci ne peut être structuré que par les protéines : "Une image objective, mais probablement limitée dans sa signification, est donnée par diverses structures protéiques d'ordre microscopique ; nombre de cellules possèdent une sorte de squelette fibrillaire dont la disposition détermine et maintient la forme de l'élément ; (...) Mais nos connaissances sont encore trop limitées, en ce qui concerne les protéines de structure, pour que l'on puisse faire plus que de soupçonner le rôle joué par les charpentes de macromolécules protéiques dans la réalisation d'une anisotropie cellulaire, montrant, comme celle de l'oeuf, un certain degré de complexité."

Puis, après une approche historique, il montre l'existence quasi-continue "d'une ultrastructure, d'une charpente invisible et déformable, qui peut être brisée par une action mécanique brutale". Le concept de biocristallisation apparaît alors dans toute son importance, pour se trouver illustré par les résultats obtenus sur les macromolécules fibrillaires : "Les caractères généraux de la structure se résument par une anisotropie de la répartition spatiale des constituants de l'organisme, et cette anisotropie se manifeste par les caractères d'orientation des structures moléculaires, bien définies lorsque celles-ci sont d'ordre cristallin."

La "charpente moléculaire protoplasmique"

A la libération, le rôle institutionnel d'E. Fauré-Frémiet est extrêmement important. Par sa série de cours au Collège de France (24), il remet à flot la communauté scientifique en biologie cellulaire. De plus, de manière extrêmement constructive, il est l'un des instigateurs du développement de la microscopie électronique en France.

Dès 1945, il publie une "application du microscope électronique à l'étude des problèmes de la biologie cellulaire et bactérienne" (25), où il expose - tant pour les physiciens que pour les biologistes -, l'intérêt de cette nouvelle technique en particulier pour analyser la structuration de la cellule. Parallèlement, il initie certains travaux (26) tout en publiant un mémoire de synthèse (27) dans lequel les apports comme les limites de l'outil sont détaillés : "Sans doute encore cette nouvelle microscopie rencontre, avec l'analyse des structures organisées, des difficultés très sérieuses qui rétrécissent quelque peu son champ d'utilisation. Mais il serait aussi imprudent qu'inopportun de juger sur les conditions d'un moment les possibilités futures d'une méthode nouvelle. Il n'importe que de savoir lui demander aujourd'hui ce qu'elle peut actuellement nous donner. L'ingéniosité des chercheurs a déjà obtenu du microscope électronique une ample moisson de faits biologiques nouveaux ; les moyens actuels permettent de pousser beaucoup plus loin et beaucoup plus largement encore l'exploration des ultra-structures qui relie l'organisation de la cellule à celle des molécules plus complexes ; le plus difficile sera moins, peut-être, d'obtenir ces nouvelles données, que de savoir les utiliser et les interpréter correctement."

Donc le voici passant à cette nouvelle technique éminemment prometteuse, et qui, pour lui, est en passe de faire découvrir la structuration intime de la cellule après laquelle il court.

Ce courant de pensée est parfaitement illustré par l'important article de revue (28) qu'il fit pour ce colloque international sur la morphogenèse qui se tint à Strasbourg en juillet 1949.

Plusieurs remarques s'imposent :

1- Dans cet article intitulé "problème de la morphogenèse", il est stupéfiant de ne pas lire un seul mot de génétique. Le problème n'est vu que du point de vue de la structuration du cytoplasme: "Au cours du développement embryonnaire, les ébauches organiques montrent, dans nombre de cas (...), une polarité axiale qui n'est expliquée par aucune différenciation structurale visible ; on peut supposer, dans ce cas, l'existence d'une ultra-structure orientée d'ordre moléculaire."

2- le déroulement de l'étude est attendu, et précise bien la pensée de l'auteur ; le plan est : les "structures et systèmes moléculaires orientés cytoplasmiques", les "protéines fibreuses intercellulaires", et enfin les "structures moléculaires interfaciales et mouvements morphogénétiques". Il est à souligner que des résultats de diffraction par rayons X sont continuellement cités, principalement pour préciser l'orientation des structures étudiées.

3- La conclusion est un relatif constat d'échec de l'ensemble d'une telle démarche : on ne peut qu'"imaginer" ce qui existe : "Il est donc possible d'imaginer l'existence de charpentes moléculaires de grande dimension, possédant une structure entièrement déterminée et des possibilités d'activités chimiques spécifiques localisées en des points définis. Les données actuelles ne permettent guère d'approfondir l'hypothèse d'une charpente moléculaire protoplasmique ; elles autorisent tout au plus quelques remarques." Celles-ci portent principalement sur des propriétés dynamiques des molécules, comme une absence de rigidité, une souplesse...

On retrouve les mêmes idées dans un article de 1954, consacré plus particulièrement aux protistes (29) : "Restant dans le domaine de l'hypothèse, (...), il est permis d'imaginer que des macromolécules polypeptidiques et nucléoprotéiques, avec leurs structures, leurs périodicités, leurs enchaînements définis, avec la multiplicité de leurs groupements réactifs de la diversité des types de liaison qu'ils autorisent, puissent constituer une sorte de charpente orientée, polarisée, anisotrope en un mot, capable de maintenir l'unité de la masse protoplasmique et d'orienter les effets de distribution sélective et de différenciation biochimique et structurale." Mais comment confirmer ou infirmer une telle hypothèse ? Le texte de cette revue se termine par cette remarque ambiguë : "L'idée du réseau cristallin s'impose encore, mais d'une manière toute intuitive, et en lui accordant une complexité structurale qui échapperait, d'ailleurs à toute possibilité de représentation."

Pourtant c'est cette voie qu'il suivra avec bonheur pour la description de nombreux ciliés pour lesquels il fera pendant longtemps la microscopie électronique.

Pour la petite histoire, soulignons qu'il vivra la découverte des microtubules, et par là même du cytosquelette : il saura que la charpente moléculaire protoplasmique qu'il aura contribué à imaginer existe réellement. Un an avant sa mort, il publiera "Microtubules et mécanismes morphogénétiques" (30).

Conclusion

L'étude de l'oeuvre scientifique d'E. Fauré-Frémiet mène à une attitude mitigée : l'oeuvre est prolifique ; elle va de la théorie à l'expérimentation, par l'étude de matériels multiples. Mais il est clair que c'est le protistologue qui reste ; et, paradoxe, c'est plutôt la structure que la dynamique - mis à part l'évolution des doublets de ciliés - qui est retenue.

Pourtant on ne peut malgré tout s'empêcher d'arriver à un certain constat d'échec. En effet, si de nombreux sujets sont abordés, on a l'impression que peu de choses ont été réellement approfondies : de la cinétique du développement, mais sans allométrie ; des diffractions par rayons X, mais pas de structures protéiques ; de la microscopie électronique, sans aller jusqu'aux microtubules ; de l'écologie, mais pas de généralisation. Enfin, ce n'est ni lui ni ses élèves qui amèneront les éléments-clés de la structuration du protoplasme.

Où en est l'explication ? Est-elle à rechercher dans une dimension sociale, ou "typiquement française" ? On peut quand même faire un constat, qui ne prétend pas expliquer les choses : la plupart des grandes découvertes de cette époque ont été réalisées par la combinaison de plusieurs techniques nouvelles (microscopie électronique et ultracentrifugation, enzymologie et chromatographie, diffraction et biochimie, génétique et nutrition,...). Or remarquons que, dans la plupart des cas, E. Fauré-Frémiet a essayé de nouvelles techniques de manière séquentielle, et non de manière combinée. N'est-ce pas l'indice d'un certain cloisonnement des disciplines ? Ce cloisonnement qui ne s'estompait, dans la France de l'époque, qu'à l'Institut Pasteur ?

Quoiqu'il en soit, E. Fauré-Frémiet a été certes un excellent scientifique, dynamique et enthousiaste ; mais certainement pas le précurseur que demandait l'Après-Guerre en biologie cellulaire.

Bibliographie

- (1) Fauré-Frémiet E. (1958). *Titres et travaux scientifiques*. Masson. Paris 52p.
- (2) André J. & Dalcq A. M. (1973). Hommage à Emmanuel Fauré-Frémiet. *J. Microscopie*, 18, 1, p. 1a-42a.
- (3) de Puytorac P. (1986). *150 ans de protistologie de langue française*. Couty, Clermont-Ferrand, 31p.
- (4) Fauré-Frémiet E. (1929). La chaire d'embryogénie comparée du Collège de France et l'évolution des sciences du développement. *Revue générale des Sciences*. n° du 31 janvier 1929, 11p.
- (5) Fauré-Frémiet E. (1925). *La cinétique du développement*. PUF, 325p.
- (6) Fauré-Frémiet E. & Ephrussi B. (1925). Action de la température sur le mouvement de translation chez *Arcella vulgaris*. *C. R. Acad. Scienc.*, t. CLXXX, p. 608-611.
- (7) Fauré-Frémiet E. (1925). Actions de quelques cations sur les amibocytes d'Arénicole étudiés in vitro. *C. R. Soc. Biol.*, t. XCII, p. 1436-1438.
- (8) Fauré-Frémiet E. & Wallich R. (1925). Un facteur physique du mouvement cellulaire pendant la culture des tissus in vitro. *C. R. Acad. Scienc.*, t. CLXXXI, p. 1096-1098.
- (9) Fauré-Frémiet E., Ephrussi B. & Rapkine L. (1925). Lames minces formées par la diffluence du protoplasma cellulaire. *C. R. Soc. Biol.*, t. XCIV, p. 442-443.
- (10) Fauré-Frémiet E. (1929). Caractères physico-chimiques des choanocytes de quelques invertébrés. *Protoplasma*, VI, p. 501-609.
- (11) Fauré-Frémiet E. (1933). Les constituants cytoplasmiques de l'oeuf de raie (*Raja batis*). *Protoplasma*, XIX, p. 63-77.
- (12) Fauré-Frémiet E. (1933). Au sujet du collagène des tendons de queue de Rat. *C. R. ssoc. Anat.*, Lisbonne.
- (13) Fauré-Frémiet E. (1933). Quelques propriétés du collagène soluble. *C. R. Soc. Biol.*, CXIII, p. 715-717.
- (14) Debru C. (1983). *L'esprit des protéines*. Hermann, Paris, 365p.
- (15) Bragg W. L. (1912). The diffraction of short electromagnetic waves by a crystal. *Proceedings of the Cambridge Philosophical Society*, vol. 17, p. 46.
- (16) Herzog R. O. & Jankew (1921). *Zeitschr. d. Kaiser Wilhem Gesellschaft*, Berlin, p. 118
- (17) Meyer K. H. & Mark H. (1928). Ueber den Aufbau des Seidenfibroine. *Berichte der deutschen chemischen Gesellschaft*. 61, p. 1932.
- (18) Ashbury W. T. & Street A. (1931). X-ray studies of hair, wool and related fibres. *Phil. Trans. Royal Soc. London*; A, 230, P. 101.
- (19) Bernal J. D. & Crowfoot D. (1934). X-ray photographs of crystalline pepsin. *Nature*, 133, p. 794-795.
- (20) Bernal J. D., Fankuchen I. & Perutz M. (1938). An X-ray study of chymotrypsin and haemoglobin. *Nature*, 141, p. 523.
- (21) Champetier G. & Fauré-Frémiet E. (1937). Etude roentgénographique de la structure des fibres d'élastoïdine. *J. chimie physique*. 34, P. 197-205.
- (22) Champetier G. & Fauré-Frémiet E. (1938). Etude roentgénographique de quelques collagènes. *J. chimie physique*. 35, P. 223-232.
- (23) Fauré-Frémiet E. (1943). Le problème de l'organisation et ses aspects physicochimiques. *Revue scient.*, LXXXI, 3226, fasc. 9, p. 433-446.
- (24) Fauré-Frémiet E. (1946). La cellule et son organisation. *Revue des travaux récents de cytologie (1940-1946)*. *Ann. Biol.*, 22, fasc. 4-6, p. 58-119.
- (25) Fauré-Frémiet E. (1945). Application du microscope électronique à l'étude des problèmes de la biologie cellulaire et bactérienne. *l'Optique Electronique* (Editions de la revue d'optique). p. 55-84.
- (26) Fauré-Frémiet E., Bessis M. & Thureau J. (1948). Ultra-structure du hyaloplasme cellulaire. *Microscopie*, 1, p. 41-45.
- (27) Fauré-Frémiet E. (1948). Les applications du microscope électronique à la biologie. *Microscopie*, 1, p. 1-9.
- (28) Fauré-Frémiet E. (1950). Problème moléculaire de la morphogénèse. *Année Biol.*, 26; p. 361-379.
- (29) Fauré-Frémiet E. (1954). Les problèmes de la différenciation chez les protistes. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, LXXIX, 4, p. 311.
- (30) Fauré-Frémiet E. (1970). Microtubules et mécanismes morphopoïétiques. *Année Biol.*, 9, 1-161.