

ALFRED GIARD.

ŒUVRES DIVERSES

RÉUNIES ET RÉÉDITÉES

par les soins

D'UN GROUPE D'ÉLÈVES ET D'AMIS

I.

BIOLOGIE GÉNÉRALE

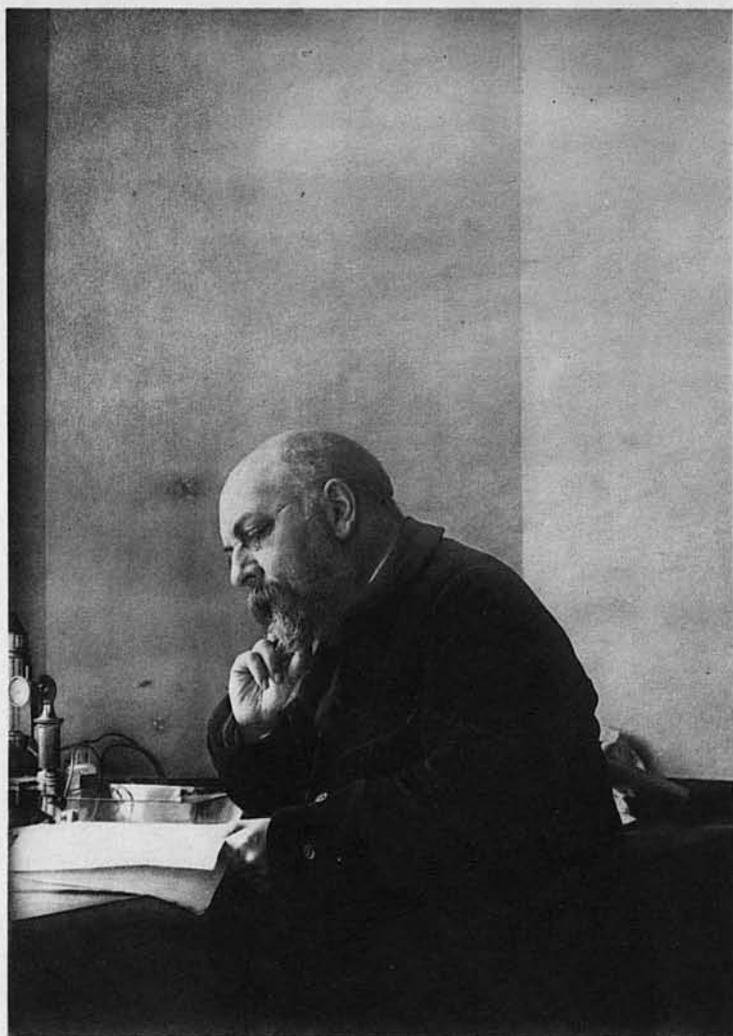
PARIS

LABORATOIRE D'ÉVOLUTION DES ÊTRES ORGANISÉS

3, rue d'Ulm.

1911.





Aliauw

0006014
2001

E000
GIA
04

ALFRED GIARD.

ŒUVRES DIVERSES

RÉUNIES ET RÉÉDITÉES

par les soins

D'UN GROUPE D'ÉLÈVES ET D'AMIS

I.

BIOLOGIE GÉNÉRALE

PARIS
LABORATOIRE D'ÉVOLUTION DES ÊTRES ORGANISÉS
3, rue d'Ulm.

1911.



AVANT-PROPOS

Quelques élèves et amis d'Alfred GIARD, réunis en Comité pour rechercher les moyens de perpétuer le souvenir du maître, ont estimé qu'en outre d'une médaille frappée à son effigie, il importait de grouper et de rééditer le plus grand nombre possible de ses travaux. La souscription (1) ouverte à cet effet a permis d'atteindre ce double but et le Comité publie aujourd'hui un premier volume. Ce volume répond, dans une certaine mesure, au regret exprimé de divers côtés, dès le lendemain de la mort d'Alfred GIARD, que le maître n'eût point condensé, sous forme de livre, l'ensemble des idées générales qui animaient ses leçons et ses conversations. Regret d'autant plus légitime que l'œuvre entière se trouve fragmentée en de multiples notes ou articles dispersés. Par cela même, quelques personnes de bonne foi ont pu ne pas mesurer l'ampleur de l'œuvre de GIARD et

(1) La souscription a été faite sous le patronage de MM. P. APPELL, G. BONNIER, CH. BOUCHARD, E. BOUTROUX, E.-L. BOUVIER, J. CHATIN, A. CHAUVEAU, G. DARBOUX, A. DASTRE, D. GERNEZ, L. GUIGNARD, F. HENNEGUY, L. LIARD, G. LIPPMANN, ÉM. PICARD, L. RANVIER et F. WALLERANT, membres de l'Institut, BAYET directeur de l'Enseignement supérieur, E. ALGLAVE, professeur à la Faculté de droit de Paris, LANDOUZY, président et C. GARIEL, vice-président de l'Association française pour l'avancement des sciences, E. SIMON, président d'honneur de la Société entomologique de France, ALF. GIRARD, sénateur du Nord et E. DEVILLERS, maire de la ville de Valenciennes.

Elle a été réalisée par les soins d'un Comité d'initiative présidé par M. L. MALASSEZ, président de la Société de Biologie de Paris et composé de MM. G. BOHN, H. FISCHER, E. GLEY, F. LE DANTEC, L. MATRUCHOT, F. MESNIL, M. MOLLIARD, ÉT. RABAUD, A. DELCOURT, trésorier et M. CAULLERY, secrétaire. — Ce Comité a chargé de préparer la publication une commission composée de MM. CAULLERY, FISCHER, MOLLIARD, RABAUD et CH. PÉREZ.

penser qu'ayant vécu sans exercer une influence étendue il était mort sans laisser un patrimoine scientifique important.

Le livre que GIARD songeait à rédiger est évidemment perdu pour nous. Mais ne serait-il pas possible, en collationnant des travaux épars, d'y suppléer en une certaine mesure? Écrits spéciaux, écrits généraux, chacun d'eux renferme une parcelle des idées de GIARD; en les groupant, en les ordonnant, sa pensée ne se développerait-elle pas d'elle-même, sa conception du transformisme ne ressortirait-elle pas dans toute son ampleur?

De cette conception générale on a pu dire qu'elle était éclectique.

Il est vrai; mais à la condition que le qualificatif d'éclectique perde le sens péjoratif qui est ordinairement le sien. L'éclectisme de GIARD ne consiste pas, ainsi qu'il est habituel, en un assemblage plus ou moins arbitraire et cohérent de pièces et de morceaux. Bien au contraire, l'éclectisme de GIARD, plus apparent que réel, procède d'une compréhension très pénétrante des phénomènes naturels. Vivant à leur contact immédiat, s'efforçant constamment d'en démêler le sens, il a nécessairement acquis la conception très nette de leur extrême complexité et, partant, il n'admet pas que le système du monde vivant puisse s'enfermer dans une formule simple. Cependant, il ne rejette pas d'emblée ni totalement les théories plus ou moins étroites et exclusives qui prétendent résoudre le problème de l'évolution. Dans chacune d'elles, GIARD cherche et souvent trouve l'expression d'une possibilité; il la retient avec d'autres comme se rapportant à l'une des multiples faces du problème général. Lui-même d'ailleurs apporte son appoint personnel en généralisant sur ses propres observations.

Généraliser, c'est-à-dire embrasser dans une conception aussi compréhensive que possible le plus grand nombre de faits

d'observation, tel est le souci constant de GIARD. Même lorsqu'il paraît le plus attaché à l'étude d'un détail de Zoologie ou de Botanique, c'est vers une question de Biologie générale que tend sa recherche. Cette tournure de son esprit se révèle dès sa thèse, en 1872 ; on la retrouve s'accroissant dans ses divers mémoires, surtout dans ses travaux, devenus classiques, sur les *Épicarides* et dans une foule de notes que d'aucuns pourraient être tentés de prendre pour de la description pure. En fait, c'est toujours une idée générale qu'il poursuit et qu'il dégage ou que, tout au moins, il essaie de dégager. Par là, d'ailleurs, on s'explique ce que les descriptions de GIARD paraissent avoir d'incomplet et comme de hâtif : il a saisi le point de vue intéressant et ce point de vue domine sa description. Il néglige les autres détails, car ce qu'il décrit, ce qu'il nomme, souvent, ce n'est point, en réalité, une bête, nouvelle ou non, mais une idée (1).

Constamment, il saisissait au passage l'occasion d'insister sur ce point : « les faits que je vous cite importent peu ; je pourrais en ajouter beaucoup d'autres ; seule importe l'interprétation qui découle de ces faits. Et je voudrais vous persuader de procéder vous-même ainsi, de diriger dans ce sens vos observations personnelles, afin que vous ou d'autres parviennent à construire une hypothèse générale féconde ». Ainsi, les données générales sur le parasitisme, la castration parasitaire, le mimétisme, la *pœcilogonie*, l'anhydrobiose, etc., dérivent d'observations et d'études originales que l'esprit puissant de GIARD savait rattacher à d'autres observations recueillies dans la bibliographie.

A ses généralisations propres, GIARD confronte les généralisations d'autrui. Celles-ci passent au crible de la critique acérée

(1) Les travaux sur les *Épicarides* sont faits au double point de vue de Zoologie spéciale et de Biologie générale. La collaboration de BONNIER fut effective, elle complétait heureusement la manière de GIARD.

du maître. Il ne les accueille pas d'emblée ni en bloc ; de chacune d'elles il conserve ce qui lui paraît cadrer avec l'ensemble. En fait, il reprend à son compte tel ou tel point de vue, il le fait sien, il le moule dans sa pensée, lui enlevant son caractère exclusif, l'accordant avec les faits plus généraux que l'auteur n'a point aperçus, le remplaçant, en somme, dans la logique des phénomènes.

La théorie des mutations constitue, à cet égard, un exemple véritablement typique : GIARD accepte le fait morphologique, mais il lui refuse une importance générale et un sens étroit ; pour lui, la mutation n'est qu'un aspect particulier de la variation. De même, la théorie simpliste de l'orthogénèse d'EIMER devient un épisode, une simple possibilité de l'évolution ; le fond même de la théorie primitive ne joue aucun rôle ; encore une fois GIARD conserve le fait, qu'il ne croit pas devoir révoquer en doute, mais de ce fait découlent pour lui d'autres conséquences que celles qu'en tirait l'auteur lui-même.

Tout prend ainsi place dans une conception générale qui est bien une conception originale.

Le cadre n'est autre que le principe de LAMARCK, considéré comme le fondement même d'une théorie de l'évolution, mais auquel vient s'ajouter, se subordonner la sélection de DARWIN. Dans ce cadre se disposent les points de vue secondaires d'origine diverses, GIARD trouvant partout des éléments de connaissance. Loin de ressembler à une mosaïque, l'ensemble forme un tout cohérent, homogène où l'on ne relève, croyons-nous, aucune contradiction de principe. A lire les morceaux, en apparence détachés, qui constituent l'œuvre de GIARD, on sent vraiment se dégager un Transformisme largement conçu, constamment éloigné de l'esprit finaliste, dans lequel les forces mystérieuses, inaccessibles à notre entendement, ne trouvent

aucune place ; où l'auteur prend pour tâche de ramener les phénomènes au jeu des facteurs externes actuels ou passés. Il ne semble pas que GIARD, morphologiste, se soit, par l'apparence pure, laissé dévier de son point de vue général. Sous la traduction visible des phénomènes, il s'efforce de voir l'essence même : sa façon de comprendre l'orthogénèse ou les mutations en est une preuve frappante.

*
* *

En groupant les notes ou mémoires de la présente réédition (1), nous avons eu la préoccupation constante de les placer dans l'ordre le plus favorable pour faire ressortir la méthode et la pensée de GIARD. Nous ne pouvions éviter certaines répétitions, sauf à pratiquer des coupures : rien ne nous autorisait à mutiler une œuvre, sous le prétexte d'effectuer le travail que l'auteur seul était en droit de faire. Tous les mémoires sont donc rigoureusement conformes à l'original.

Parmi eux, quelques-uns sont assez anciens ; ils portent nécessairement la marque de l'époque où ils furent composés ; on doit, en les lisant, songer aux connaissances et à l'esprit

(1) En dehors des raisons d'ordre général qui ont guidé notre choix des travaux réédités dans ce volume, nous nous sommes trouvés limités par la nécessité d'écarter certains mémoires volumineux. On ne pouvait véritablement songer, à cause du prix de revient, à reproduire tel travail accompagné de nombreuses planches. D'ailleurs c'est la partie de toute œuvre qui se défend le mieux contre l'oubli, par sa masse matérielle même. Ainsi nous laissons de côté la thèse de GIARD sur les Synascidies, la série de ses mémoires *in extenso* sur les Épicarides etc... Nous avons au contraire retenu beaucoup de courtes notes à la fois plus faciles à reproduire et plus utiles à grouper, parce que l'idée s'y exprime d'une façon plus condensée et qu'isolées elles se perdent dans la masse de ce qui les environne. GIARD avait, de son vivant, réuni en un volume, sous le titre de *Controverses Transformistes* (Paris, 1904), une série d'articles généraux, que nous n'avons pas réimprimés, l'ouvrage n'étant pas épuisé, et qui forment le complément essentiel de la publication actuelle.

Nous espérons pouvoir faire suivre ce volume d'un autre renfermant des articles et notes d'un caractère plus spécial et en particulier la plupart de ceux que GIARD a publiés sur la faune et la flore de Wimereux.

du moment. Ce ne sont peut-être pas, d'ailleurs, les moins intéressants, car, en dehors de leur valeur historique, ils permettent de suivre le développement de la pensée du maître.

D'autres mémoires parurent à l'occasion de controverses ; eux aussi portent leur date. Nous n'en saisissons pas toujours aujourd'hui tout le sens ni toute la portée ; mais ils nous rappellent que GIARD a lutté pour propager le Transformisme en France et qu'à cette période de discussions remonte la très grande influence exercée par GIARD sur une génération, à l'étranger comme en France.

Tous ces mémoires, d'ailleurs, œuvres de jeunesse ou de polémique ont-ils vraiment perdu toute actualité ? Si nous en exceptons les préoccupations de phylogénèse qui hantaient les premiers transformistes et dont l'intérêt nous paraît aujourd'hui diminué, on peut avancer que le plus grand nombre des travaux composant ce volume conservent toute leur valeur actuelle en présence des tentatives néo-finalistes conscientes ou inconscientes de l'heure présente.

A ce propos, une remarque importante s'impose : par endroits, GIARD se sert d'un langage finaliste qu'un lecteur non averti pourrait considérer comme une contradiction : ce n'est là qu'une forme extérieure qui ne change rien au sens profond de la pensée. Parfois, dans ses cours, GIARD employait ce langage ; mais il se reprenait aussitôt : « Vous n'êtes point dupes, disait-il, de cette expression à allure finaliste ; c'est un langage parfois commode, l'essentiel est de ne pas s'y laisser prendre. » Mieux vaut, sans doute, éviter la confusion qui peut résulter de ces manières de dire ; mais il importait de spécifier qu'elles n'ont aucun lien véritable avec la pensée même de GIARD ; elles ne sont que la survivance, dans le langage, de l'esprit qui régnait avant le Transformisme.

Quoi qu'il en soit, l'œuvre que laisse GIARD ne donne qu'une idée fort incomplète de ce qu'il était vraiment. Dans les excursions qu'il dirigeait à Wimereux, dans ses conversations comme dans ses leçons il semait les idées sans compter. Et beaucoup s'en sont inspirés qui ont négligé de lui en rapporter le mérite. GIARD a beaucoup écrit, mais il n'a pas tout écrit...

INTRODUCTION

I. — Préface de la Notice sur les Titres et Travaux Scientifiques de A. GIARD (1896).....	page 3
II. — L'éducation du Morphologiste.....	page 41

I.

PRÉFACE

DE LA

Notice sur les Titres et Travaux Scientifiques

de A. GIARD (1896).

Il n'y a plus aujourd'hui d'hommes encyclopédiques, et même les différentes branches d'une science particulière ont pris depuis le commencement du siècle un tel développement, que la spécialisation s'est imposée de plus en plus, faisant disparaître chaque jour les compétences étendues. Tout en comprenant les raisons qui ont amené un pareil état de choses, il est permis de le déplorer au point de vue du progrès des idées générales. Aux seuls esprits synthétiques il appartient en effet d'utiliser les matériaux accumulés, de les mettre en valeur et de perfectionner ainsi la philosophie de la science. Aussi ai-je cherché pour ma part à devenir un zoologiste aussi complet que possible. D'heureuses circonstances m'ont aidé à réaliser peut-être, dans une faible mesure, ce rêve trop ambitieux.

Passionné dès le jeune âge pour les sciences naturelles, j'étais rompu vers la quinzième année aux difficultés de la nomenclature par la détermination des Insectes indigènes et aussi des Phanérogames, car l'entomologie m'avait démontré la nécessité de l'étude des plantes.

Aussi quand, après mes humanités, j'eus acquis à l'École normale des connaissances plus sérieuses dans les divers ordres de sciences, je me trouvais avoir, ainsi que me l'écrivait en 1871 mon illustre Maître, M. de LACAZE-DUTHIERS, une forte avance dans le vaste champ de la systématique, et je savais me servir de ce terrible alphabet taxonomique, terreur de tant de débutants. Je savais également que cette connaissance des espèces ne constitue pas la science, encore bien qu'elle en donne parfois l'illusion, et qu'elle retienne certains travailleurs à un stade de culture intellectuelle qui ne devrait être que transitoire. Loin de moi cependant la pensée de considérer comme négligeables les travaux relatifs à la classification ou à la zoologie descriptive. L'observation détaillée et consciencieuse de faits

en apparence futiles dans leur extrême minutie peut éveiller chez un esprit sagace des conceptions d'une haute portée philosophique. Les exemples d'ÉT. GEOFFROY SAINT-HILAIRE et de DARWIN sont très instructifs à cet égard, et pour ma part je mets au nombre des découvertes dont je suis le plus fier celle de la *castration parasitaire* et des lois morphogéniques qui en découlent. Or, j'ai été conduit à cette découverte par la connaissance précise des caractères sexuels secondaires de certains Crabes, connaissance acquise par des recherches purement taxonomiques.

L'obligation de professer à la fois la zoologie et la botanique dans la chaire d'histoire naturelle de la Faculté des Sciences de Lille m'imposa le devoir de ne négliger aucune étude relative soit aux animaux, soit aux végétaux. Plus tard l'enseignement très *compréhensif* que je devais donner à l'École normale supérieure m'empêcha également de me spécialiser trop étroitement. Mes préférences personnelles me portaient toutefois vers les problèmes si importants de l'embryogénie générale et de l'éthologie des parasites. Les travaux des successeurs de CUVIER et des disciples de Joh. MÜLLER avaient produit un amoncellement énorme d'observations nouvelles insuffisamment coordonnées et cet amoncellement allait croissant avec les perfectionnements de l'outillage. J'avais été bien vite frappé de la nécessité d'entrer dans la voie de la synthèse : « Dans l'état actuel des sciences biologiques, écrivais-je en 1879, n'importe qui avec quelques efforts, et un peu de chance, pourra accumuler rapidement de nombreuses découvertes dans le domaine des faits. C'est ainsi qu'en organisant le travail des laboratoires les Allemands sont arrivés, en ces derniers temps, à une énorme production scientifique. Il est plus difficile d'avoir des idées ¹... ». La théorie de la descendance modifiée me sembla le fil directeur qui permettrait de s'orienter dans ce labyrinthe, et, reprenant la tradition de LAMARCK, j'essayai de pénétrer dans cette terre promise révélée par DARWIN, d'où, comme l'a si bien dit une voix autorisée, *les premiers explorateurs avaient rapporté les plus magnifiques moissons.*

Bientôt la ville de Paris, s'intéressant à mes efforts, proposa la création à la Sorbonne d'une chaire de Philosophie biologique que la Faculté des Sciences s'empressa d'accepter en lui donnant le titre plus précis de cours d'Évolution des êtres organisés. Désigné pour occuper cette chaire, j'ai

¹ Quelques années plus tard et à propos d'un autre ordre de sciences, M. E. LAVISSE exprimait la même pensée : « Tenez pour certain que si l'Allemagne l'emporte sur nous par le nombre et la variété de ses productions, c'est parce qu'elle a trouvé moyen de concilier l'enseignement avec la recherche, *parce qu'elle a organisé systématiquement le travail.* » (Discours prononcé à l'inauguration du buste d'Albert DUMONT le 15 novembre 1891.)

dirigé de plus en plus mes recherches vers les problèmes de biologie générale qui passionnent aujourd'hui le monde scientifique.

Mon passage à la Faculté de Médecine de Paris comme élève, à la Faculté de Médecine de Lille comme maître, a naturellement attiré mon attention sur les points les plus variés de la physiologie et de la pathologie.

D'autre part, dans une région où l'agriculture et l'industrie occupent une place prépondérante, il m'était impossible de me désintéresser des applications de la science, et d'ailleurs un des premiers professeurs de la Faculté de Lille, le glorieux PASTEUR, avait laissé à cet égard des traditions et des exemples qui s'imposaient à tous ses successeurs.

J'ai donc été amené à chercher aussi les moyens de combattre les ennemis de nos récoltes, et j'ai fait tous mes efforts pour adapter les méthodes pasteurienues à la lutte contre les insectes nuisibles.

Enfin les séjours fréquents que je faisais à Wimereux, dans le voisinage immédiat du grand port de pêche de Boulogne-sur-mer, m'ont conduit à l'étude des questions de zoologie aquicole et de pisciculture.

Ces études de zoologie appliquée, j'ai dû les continuer depuis ma nomination à Paris, dans les deux directions où je les avais entreprises, comme membre du Comité consultatif des pêches maritimes, et comme membre de la Commission technique pour l'étude des insectes nuisibles, près le ministère de l'Agriculture.

C'est ainsi que pas à pas j'ai parcouru à peu près tout le cycle des études biologiques. Que je ne l'aie pas fait infructueusement, c'est ce qui résultera, je l'espère, des nombreuses appréciations élogieuses que je relèverai au cours de l'exposé de mes travaux.

On permettra ces citations à un candidat dont beaucoup d'œuvres techniques offrent un intérêt difficilement appréciable pour qui n'est pas spécialiste. Il nous a paru utile d'invoquer en pareil cas les témoignages d'approbation des savants autorisés de tous les pays.

Si j'emprunte le plus souvent ces témoignages à des étrangers, c'est que les représentants les plus éminents de la biologie française sont en ce moment mes juges et qu'ils comprendront la réserve qui m'est par cela même imposée.

Le résumé qui va suivre ne doit être considéré que comme une table détaillée, mais incomplète des sujets que j'ai traités. Je prie le lecteur de se reporter, pour plus amples renseignements, à la partie analytique de cette *Notice*. J'attire particulièrement l'attention sur les points de mon œuvre

qui me paraissent les plus originaux : la *castration parasitaire*, la *pæcilogonie*, les modifications de l'organisme dues à la vie pélagique et au parasitisme, etc.

I. — ZOOLOGIE, ANATOMIE COMPARÉE ET PHYSIOLOGIE.

Il serait évidemment très injuste de mesurer la valeur d'un zoologiste par le nombre des formes intéressantes qu'il a pu rencontrer et décrire. Le hasard joue à coup sûr un grand rôle dans les découvertes de cette nature, et un simple coup de drague peut donner parfois ce qu'on n'aurait pas obtenu par de longues années de patientes recherches. On peut dire, cependant, que ces chances favorables ne se reproduisent pas fréquemment et que, pour en tirer parti, il faut aussi, en général, une certaine éducation de l'œil et une perspicacité qu'on n'acquiert qu'au prix de sérieux efforts. En outre, il ne suffit pas de découvrir des types remarquables, il faut encore savoir les mettre en valeur par une étude judicieuse portant à la fois sur l'anatomie et la biologie de l'être considéré. Envisagées ainsi, les recherches de zoologie et d'anatomie ne sont pas seulement un simple emmagasinement de faits nouveaux : elles fournissent la base solide sur laquelle doivent s'édifier les considérations philosophiques, couronnement de la science.

En 1877, j'eus la bonne fortune de découvrir, non pas un animal nouveau, mais toute une classe d'animaux nouveaux que j'ai appelés les *Orthonectidés*. Parasites des Échinodermes, des Turbellariés, des Némertiens et des Annélides, ces organismes présentent, au point de vue de leur organisation et de leur développement, des particularités si remarquables que leur découverte provoqua un vif mouvement de curiosité dans le monde de la zoologie. Un mémoire accompagné de planches fut publié dans le *Journal de l'anatomie et de la physiologie* de ROBIN et POUCHET et, à la demande du professeur RAY-LANKESTER, je dus faire paraître une traduction de ce travail et des notes complémentaires dans le *Quarterly journal of microscopical science*.

HÆCKEL crut trouver dans les Orthonectidés des représentants du groupe des *Gastréades*, c'est-à-dire des animaux qui gardent d'une façon permanente la structure à deux feuillets possédée momentanément par l'embryon de tous les Métazoaires. Ed. van BENEDEN, de son côté, considéra les Orthonectidés réunis aux Dicyémidés comme un ensemble de premier ordre, les Mésozoaires, intermédiaires entre les animaux monocellulaires (Protozoaires) et les animaux pluricellulaires (Métazoaires).

La complication anatomique de ces êtres, en apparence si simples, leur dimorphisme sexuel joint à un dimorphisme plus étonnant encore du sexe femelle, leur double évolution sexuelle et gemmipare (dans des sporocystes), m'ont conduit à rejeter ces deux manières de voir. Les Cyémariés (Orthonectidés et Dicyémidés) sont des Gastréades par régression parasitaire. Mais leur existence même est un argument en faveur de l'existence de vrais Gastréades (actuels ou disparus), puisqu'on ne peut *revenir* en un endroit que si l'on y a déjà passé.

La ressemblance très grande des Orthonectidés avec les embryons de Trématodes (*Distomes*), la présence de bâtonnets semblables à ceux des Turbellariés chez le *Dicyema* de la Seiche, le développement asexué dans des sporocystes, sont autant de faits qui rapprochent les Cyémariés des Vers plats, et nous ont déterminé à ranger ces animaux avec les Trématodes, les Cestodes, les Turbellariés et les Némertiens dans un embranchement unique, les *Platyelmia*.

Le *Fecampia erythrocephala*, que j'ai fait connaître en 1886, n'est pas moins remarquable à d'autres égards. C'est le premier exemple d'un Turbellarié parasite des Crustacés supérieurs (Crabes et Pagures). La vie parasite a amené la disparition complète du tube digestif, modification réalisée d'une façon générale chez d'autres vers plats (Cestodes). Mais comme *Fecampia* doit émigrer activement de son hôte à l'état adulte, il a conservé le revêtement ciliaire des Planariés. Redevenue libre, cette étonnante Planaire secrète une coque résistante dans laquelle elle s'enferme pour pondre, phénomène absolument inconnu chez les autres animaux de ce groupe.

Je rappelle seulement en passant la découverte du *Cerebratulus Priei*, Némertien géant qui peut atteindre 1 m. 20 de longueur; du *Phreoryctes endeka*, représentant, en France, une forme américaine de l'Illinois; du *Photodrilus phosphoreus* DUGÈS, curieux ver de terre acclimaté en divers points de notre territoire et originaire de l'Uruguay et de la Plata. Le *Photodrilus* est un ver de terre doué d'une phosphorescence normale et permanente: son organisation aberrante le rapproche des *Pontodrilus* que les recherches de M. Edmond PERRIER nous avaient fait connaître d'une façon approfondie.

Parmi les Annélides, j'ai décrit, en 1880, le *Linotrypanc erythrophthalma* et montré que les Polygordiens, considérés à tort comme les Annélides

les plus primitives, n'étaient, en réalité, que des *Opheliadés* modifiés par le genre de vie très particulier qu'ils mènent dans le sable à *Amphioxus*. Les *Polynoe* commensales des Échinodermes et des Annélides m'ont fourni un certain nombre de types nouveaux intéressants pour la morphologie de ce groupe d'Aphroditiens.

Profitant du séjour dans le Haut Tonkin d'un de mes anciens élèves, le docteur BILLET, j'ai découvert en 1893, dans les coquilles de *Melania* du fleuve de Cao-Bang, une Sabellide perforante à caractères très archaïques. C'est le second exemple d'une Polychaète d'eau douce, et, depuis LEIDY, personne n'avait réétudié le curieux *Manayunkia speciosa* de l'Amérique du Nord.

Pendant plusieurs années nous avons, en collaboration avec M. J. BONNIER, recherché les Épicarides parasites des Crustacés supérieurs. Un heureux hasard m'avait fait retrouver en 1878, sur la côte ouest de France, la première forme décrite de ce groupe d'animaux, l'*Entoniscus Cavolinii*, que personne n'avait revu depuis près d'un siècle et que CAVOLINI n'avait fait connaître que d'une façon très insuffisante, prenant la femelle adulte pour la ponte d'un autre Crustacé.

Des recherches persévérantes nous ont révélé l'existence dans nos mers d'une série nombreuse d'Entonisciens, de Cryptonisciens, d'Ioniens, de Céponiens, dont l'étude morphologique présente des problèmes aussi imprévus que variés. Plusieurs mémoires importants et accompagnés de planches coloriées ont été consacrés à l'histoire de ces animaux. On aura quelque idée des difficultés pratiques qu'il nous a fallu surmonter, si nous disons que, pour trouver le matériel de nos dissections, nous avons dû ouvrir plus de 10.000 crabes de tous genres et que ce travail devait être exécuté la loupe en main pour ne pas laisser échapper les formes jeunes des parasites que nous poursuivions.

La publication des premiers résultats obtenus nous valut les encouragements les plus flatteurs et le concours d'un grand nombre de zoologistes. Bientôt, le professeur A. AGASSIZ nous confiait les Épicarides du Muséum d'Harvard College, le docteur DOHRN ceux de la station zoologique de Naples, les professeurs MEINERT et H.-J. HANSEN la collection du Musée de Copenhague, M. A. MILNE-EDWARDS plusieurs formes intéressantes recueillies dans la campagne du Talisman; dès envois nous étaient également adressés d'Angleterre, par MM. NORMAN, STEBBING, HOYLE, Th. SCOTT; de la Méditerranée, par MM. della VALLE et W. MÜLLER; de l'Océan Atlantique, par MM. CHEVREUX et VIALLANES; de Norvège par le

professeur G. O. Sars; d'Amérique, par le Dr Fewkes; des Indes et d'Océanie, par MM. Max Weber, Henderson, Geo. Thompson, etc. Grâce à ces richesses, nous avons pu étendre nos investigations et les faire porter sur des groupes absolument nouveaux pour la science: les Épicarides parasites des Arthrostracés (Amphipodes et Isopodes) et nous avons même signalé le cas singulier d'un Isopode, parasite d'un Isopode vivant lui-même dans la cavité incubatrice d'un Amphipode.

Les modifications de l'organisme de ces animaux sont absolument déconcertantes pour le morphologiste. Un même organe, d'une importance physiologique capitale, la cavité où se développeront les embryons, peut être produit tantôt par des lamelles homologues de celles qui existent chez tous les Arthrostracés, tantôt par les épimères, tantôt par des replis de la partie latérale du corps.

Le dimorphisme sexuel, le développement successif des deux sexes chez un même individu, les modifications que l'âge entraîne dans la morphologie si complexe de ces parasites, constituent autant de points sur lesquels nous nous sommes efforcé de jeter quelque lumière. Et nous croyons y avoir en partie réussi, de l'aveu même des juges les plus compétents.

En effet, le Rév. Th. Stebbing, membre de la Société royale de Londres, le savant auteur de la monographie des Amphipodes du *Challenger*, déclare que, si dans ces trente dernières années divers zoologistes ont jeté quelque lumière sur divers points de l'histoire des Épicarides, c'est surtout vers la fin de cette période que les travaux de MM. Giard et Bonnier ont introduit l'ordre et la clarté dans la question. « Les mémoires de ces observateurs, ajoute-t-il, ne seront pas facilement surpassés et feront longtemps autorité pour ce groupe zoologique¹. »

D'autre part, Dallas, rendant compte de nos *Contributions à l'étude des Bopyriens* dans le journal anglais *Annals and magazine of natural history*, écrivait en 1888 :

« Autant que j'en puis juger, cet ouvrage est admirable. Le sujet est traité si complètement et d'une façon manifestement si consciencieuse, que ce travail rappelle beaucoup (*not a little*) les œuvres du grand natu-

1. « ... And in the latter part of that period the labours of MM. GIARD and BONNIER have introduced order and clearness into its arrangement. The writings of these last-named observers will not soon or easily be superseded as the leading authorities on this tribe. » (STEBBING, *History of Crustacea*, 1893, p. 392.) Le chapitre xxvi (p. 392-420) du livre de STEBBING est un résumé très complet et très exact de nos recherches sur les Épicarides.

raliste anglais, dont nous déplorons si vivement la perte. *En fait, c'est un livre que Charles DARWIN eût accueilli à bras ouverts* ¹. »

Un autre groupe d'Arthropodes également intéressants par les modifications dues au parasitisme, les Cirripèdes Rhizocéphales, ont depuis longtemps attiré mon attention. Mes publications de 1873, 1874 et 1888 ont apporté un large contingent de faits nouveaux sur l'anatomie et le développement de ces formes dégradées. En montrant que la Sacculine des Brachyours présente une symétrie réelle, différente de la symétrie apparente à laquelle on s'était attaché jusqu'alors, en indiquant son orientation constante par rapport à l'hôte qu'elle infeste, j'ai rendu possible une comparaison rationnelle et une homologation avec le *Peltogaster* parasite des Pagures et, par suite, avec les Cirripèdes Pédonculés normaux, dont les Rhizocéphales ont tiré leur origine.

Parmi mes nombreuses publications relatives au vaste ensemble des Insectes, je retiendrai seulement celles qui ont trait au *Margarodes* des vignes du Chili. L'histoire de cette Cochenille souterraine a embarrassé bien des zoologistes. Un entomologiste renommé l'avait considérée comme la femelle d'un Nématode (*Heterodera*) enkystée; un autre, non moins expert, la prenait pour une jeune larve de Cigale; un troisième, enfin, croyait avoir sous les yeux une ponte de Lombriciens. Il s'agissait, en réalité, d'un Homoptère voisin de la Cochenille de Pologne, le *Porphyrophora*, dont le cycle évolutif était, d'ailleurs, très insuffisamment connu.

Je devrais rappeler encore ici mes mémoires sur l'anatomie comparée, l'embryogénie et la classification des Synascidies, qui m'ont demandé plusieurs années de travail opiniâtre. Mais les résultats que j'ai obtenus dans cette direction sont depuis longtemps devenus classiques et les belles monographies de DELLA VALLE, de HERDMAN, de VON DRASCHE, comme les recherches plus récentes de mon élève M. CAULLERY, n'ont fait que confirmer, en les étendant et les généralisant, les conclusions principales auxquelles j'étais arrivé dès 1872.

Si je n'ai pas cité dans ce titre la note que j'ai publiée sur le *Lithocystis*

¹. « So far as one can judge the authors' work has been most admirably done; in fact, in some respects, in its thoroughness and evident truthfulness, especially, it reminds one not a little of the works of the great English naturalist whose loss we all still regret so heartily. It is, in fact, a book, that Charles DARWIN would have welcomed with open arms. » (*Annals and Mag.*, 6 ser., vol. 1, 1888, p. 52.)

Schneideri, Myxosporidie parasite des Oursins irréguliers (*Echinocardium cordatum*), c'est que les caractères des Sporozoaires me paraissent les rapprocher plutôt des végétaux que des animaux. Le *Lithocystis* occupe, évidemment, une position tout à fait à part dans ce groupe très aberrant et, par son action sur l'organisme des Oursins, il fait songer aux parasites du même ordre qui déterminent l'infection paludéenne chez les animaux supérieurs.

II. — EMBRYOGÉNIE CELLULAIRE.

S'il est toujours nécessaire, pour apprécier les travaux d'un homme de science, de se reporter à l'époque où ces travaux ont été publiés et de tenir compte de la façon dont se posaient alors les questions étudiées, cela est bien plus indispensable encore lorsqu'il s'agit de publications relatives à des problèmes récemment abordés, mais dont la solution a fait de rapides progrès grâce aux perfectionnements incessants de la technique.

Telles sont les recherches touchant la division de la cellule et les phénomènes initiaux du développement des êtres vivants.

A l'époque où parurent mes premiers mémoires sur la fécondation et la cytologie embryonnaire des Échinodermes, des Mollusques et des Annélides, BÜTSCHLI et STRASBURGER venaient à peine de nous faire connaître les traits généraux de la caryokinèse (division cellulaire) et la valeur importante des éléments chromatiques du noyau. Ces vues nouvelles étaient encore fortement contestées par la majorité des biologistes, et, au Congrès international de botanique tenu à Amsterdam en 1877, le professeur BÉKETOF, de Saint-Petersbourg, se fit l'interprète de ceux qui attribuaient à des artifices de préparation et à l'action des réactifs colorants les aspects décrits sous le nom d'*amphiasters*, de *figures caryolytiques*, etc.

Des observations faites sur l'œuf vivant de divers animaux (Oursins, Éolidiens, etc.) me permirent de protester contre cette opinion retardataire et j'eus la satisfaction de compter dans la minorité qui partageait mes convictions l'illustre de BARY et le professeur M. TREUB, aujourd'hui directeur du jardin botanique de Buitenzorg.

Vers le même moment, les travaux des frères HERTWIG et de H. FOEHLER démontraient que le phénomène de la fécondation consiste essentiellement dans la conjugaison de deux éléments nucléaires (*pronuclei*) provenant

l'un du noyau de l'ovule, l'autre du noyau spermatozoïdal. Mais O. HERTWIG soutenait que le *pronucleus* femelle n'était autre que le nucléole de l'œuf survivant à la dissolution de la vésicule germinative. Ainsi, ni le protoplasme ovulaire ni même la plus grande partie du noyau ne jouaient aucun rôle dans la formation de l'être nouveau. J'ai montré que chez l'*Amphidontus cordatus* il existait entre le nucléole (*tache de Wagner*) et le *pronucleus* femelle une telle différence de taille que l'opinion de HERTWIG devenait difficilement acceptable et qu'il convenait de faire intervenir le réseau de la vésicule (c'est le nom qu'on donnait alors aux éléments chromatiques) dans la constitution du *pronucleus*.

L'œuf avant la fécondation donne naissance à des productions singulières désignées sous le nom de *globules polaires* ou de *corpuscules de direction*. L'origine et le mode de formation de ces éléments avaient suggéré les hypothèses les plus variées et les plus contradictoires. En dehors de leur signification topographique, leur valeur morphologique était entièrement inconnue.

En étudiant les débuts de l'évolution chez un grand nombre d'animaux appartenant à des groupes différents, j'ai montré dès 1876 que les globules polaires naissaient par le procédé de division cellulaire indirecte et qu'on devait les considérer comme des *cellules rudimentaires* présentant avant tout une signification atavique. Ils rappellent dans le développement des êtres pluricellulaires la reproduction par cellules libres des Protozoaires.

Dès 1877, le professeur BÜTSCHLI se ralliait à cette manière de voir. « Il ressort de tout cela, écrivait-il, que l'opinion émise par GIARD sur l'origine de ces corps problématiques, opinion dont la grande vraisemblance m'a frappé aussi de mon côté, s'accorde très facilement avec mes observations antérieures ¹. »

WHITMAN, O. HERTWIG, BOVERI, JULIN, ont depuis confirmé mes premières recherches et FLEMMING les a appuyées de sa haute autorité.

Dans de nouvelles publications, j'ai complété ma démonstration en prouvant : 1° que les globules polaires secondaires naissent souvent par le procédé de division directe, c'est-à-dire par un mode abrégé et condensé si on le compare à la *mitose* ; 2° que ces globules peuvent faire défaut ; 3° que l'absence du second globule primaire chez les œufs

¹ « Es geht daraus jedenfalls hervor dass die von GIARD geäußerte Ansicht über die Entstehung der fraglichen Körper auf dessen grosse Wahrscheinlichkeit ich nun auch unabhängig von ihm aufmerksam, wurde sich mit meinen früheren Beobachtungen leicht in Einklang bringen lässt. » (*Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd XXIX, 1877, p. 216.)

parthénogénétiques n'est également qu'un fait de condensation embryogénique auquel on ne peut attribuer l'importance *actuelle* que lui attribue WEISMANN pour la théorie de l'hérédité.

Enfin, la naissance des globules polaires peut être mise en parallèle avec certains phénomènes découverts par MAUPAS chez les Infusoires ciliés au moment où se prépare la conjugaison. Mais je n'ai vu dans ces faits qu'une intéressante homologie et me suis refusé à considérer les Infusoires ciliés comme les ancêtres directs des Métazoaires. Leur constitution *monocellulaire*, mais *plurinucléée* et la haute différenciation de leurs éléments plastidulaires indiquent suffisamment que ces animaux représentent non des formes ancestrales, mais un groupe terminus.

Comme corollaire de cette étude des *globules polaires* j'ai été conduit à m'occuper d'autres productions d'apparence cellulaire qui naissent de l'œuf de certains animaux au moment même où apparaissent les corpuscules de direction. De là des erreurs et de fausses homologations qu'il importait de rectifier.

C'est ainsi que j'ai fait connaître l'origine vitelline des sphères hyalines observées à la périphérie de l'œuf mûr de quelques Méduses Phanérocarpes et rapproché ce processus de celui signalé par WEISMANN pour la formation de la coque de l'œuf chez les Cladocères.

Chez les Tuniciers, j'ai repris l'étude des singuliers éléments connus sous le nom de *cellules du testa* ou *cellules granuleuses* et qu'à l'exemple de KUPFFER j'avais considérés d'abord comme dérivant aussi du *vitellus*. Depuis, FOL et SABATIER les faisaient au contraire sortir de la vésicule germinative. J'ai reconnu qu'il s'agissait de cellules folliculaires absorbées par l'œuf à une époque très précoce et rejetées plus tard après avoir subi une fragmentation en deux ou quatre morceaux. Contrairement à l'opinion émise par SEMPER, ces prétendues *cellules granuleuses* ne sont donc pas les homologues des globules polaires et n'ont pas individuellement la valeur d'une cellule.

Sur l'œuf de plusieurs Annélides de la famille des Spionidiens, il existe un cercle équatorial de sphérules transparentes signalées par les anciens observateurs (CLAPARÈDE, etc.), et dont la signification demeurerait énigmatique. J'ai fait voir que ces sphérules sont des invaginations de la coque de l'œuf et restent en communication avec l'extérieur par un fin canal débouchant à la surface; on doit les considérer comme jouant un rôle dans la dissémination de la ponte, peut-être aussi comme servant à l'entrée des spermatozoïdes.

En étudiant avec soin l'œuf ovarien d'une de ces Annélides (*Spio bombyx* CLAP.), j'ai été témoin d'un très curieux phénomène absolument inconnu jusqu'alors. Un petit élément nucléé situé dans la vésicule germinative s'approche du nucléole de l'œuf, s'applique sur ce nucléole en se déformant peu à peu et finit par disparaître par une sorte de conjugaison. Les diverses phases de ce phénomène ne pouvant être observées que sur des œufs différents obtenus par dilacération ou par des coupes de l'organisme maternel, il est évident que l'ordre dans lequel je les ai exposées pourrait être renversé et que l'on pourrait considérer le corps nucléé intravésiculaire comme une émanation du nucléole.

Quoi qu'il en soit, il s'agit là d'un phénomène qui n'a pas suffisamment attiré l'attention des embryogénistes et dont l'importance est peut-être très grande. Car des faits plus ou moins semblables ont été décrits naguère dans l'œuf de certains Mollusques Acéphales (*Unio*, *Dreissensia*, etc.), et plus récemment VEJDOWSKY (*Sternaspis*), ROUZAUD (*Zonites*), KORSCHULT (*Spinther*), ont figuré des productions du même genre sans insister sur leur signification.

Enfin, le premier, je crois, j'ai signalé les phénomènes d'histolyse et de phagocytose qui se produisent dans les glandes génitales des Synascidies et des Échinodermes, lorsque ces glandes cessent de fonctionner. ANT. SCHNEIDER devait bientôt étendre ces observations à d'autres animaux. Mais ce sont surtout les admirables travaux de METCHNIKOFF qui ont mis en évidence la généralité et la haute importance de ces processus embryologiques.

III. — EMBRYOGÉNIE DESCRIPTIVE ET COMPARÉE.

Jusque dans ces trente dernières années on connaissait très peu les premiers stades évolutifs des animaux inférieurs. En dehors des Arthropodes et plus spécialement des Insectes, les documents les plus complets se trouvaient dans les mémoires de J. MÜLLER sur les Échinodermes. Pour les autres Invertébrés marins les chapitres qui les concernaient dans les traités de zoologie ou d'anatomie comparée se terminaient invariablement par la phrase suivante :

« Ces animaux ont un *embryon infusoriforme*. »

Grâce à la création des laboratoires maritimes, sous la vigoureuse impulsion des disciples immédiats de J. MÜLLER et surtout dans l'espoir d'apporter un faisceau de preuves nouvelles soit pour, soit contre les

doctrines transformistes remises en honneur par les livres de Ch. DARWIN, un grand nombre de zoologistes ont depuis 1860 environ dirigé leurs efforts vers l'étude des développements larvaires.

Dès le début de ma carrière scientifique, je suis entré résolument dans cette voie et je me suis efforcé plus tard d'y entraîner mes élèves. C'est ainsi que j'ai provoqué les recherches de Ch. BARROIS sur les Éponges, celles de J. BARROIS sur les Némertiens et les Bryozoaires, celles de P. HALLEZ sur les Turbellariés, celles de R. MONIEZ sur les Cestodes, celles de E. CANU sur les Copépodes, etc.

Pour ma part je me suis occupé plus spécialement de l'embryogénie des Tuniciers, des Mollusques et des Annélides et je me suis attaché de préférence à l'étude des formes qui présentaient quelque particularité remarquable dans leur organisation ou dans leur manière de vivre. J'espérais ainsi, tout en découvrant des états larvaires jusqu'alors inconnus, apporter en outre quelque lumière sur les problèmes les plus difficiles de l'embryogénie générale.

Le développement de *Lamellaria perspicua*, que j'étudiai en 1878, me révéla des faits très curieux. Mon attention avait été attirée sur les pontes de ce Mollusque en étudiant les Ascidies composées dans lesquelles il creuse son nid. En les faisant éclore en aquarium et élevant les embryons jusqu'à l'état de larve mobile, je reconnus que celle-ci avait été décrite sous le nom d'*Echinospira* et classée parmi les Mollusques Hétéropodes. La ressemblance est d'ailleurs si grande que plus récemment encore MAC INTOSH l'a figurée de nouveau comme une *Atlanta*, erreur qu'il a bien vite reconnue d'ailleurs sur mes indications. On comprend quelle lumière cette découverte peut jeter sur la parenté des Hétéropodes et des Gastéropodes, les premiers représentant la phase embryonnaire des seconds adaptée à la vie pélagique.

Parmi les Mollusques j'ai observé de préférence les Nudibranches. S'il est très difficile en captivité de faire franchir aux larves de ces animaux le stade critique où elles perdent leur coquille embryonnaire, on peut facilement combler cette lacune en recherchant sur les Hydraires du littoral les jeunes Mollusques récemment transformés. La plage de Wimereux fournit d'ailleurs à profusion presque toutes les espèces décrites dans la magnifique monographie de ALDER et HANCOCK, et ce riche matériel facilite singulièrement le travail.

Entre les diverses Annélides très communes sur les côtes du Boulonnais, j'ai choisi pour en étudier le développement *Salmacina Dysteri*, Annélide

bourgeonnante appartenant au groupe des Serpuliens dont les larves étaient presque inconnues. Avec quelques précautions faciles à prendre on peut faire vivre facilement les embryons de *Salmacina* et obtenir en aquarium même très loin de la mer de jeunes colonies dérivant de larves fixées.

La comparaison des stades évolutifs des Annélides et des Mollusques m'a conduit à ce résultat imprévu qu'il fallait abandonner la séparation de ces animaux en deux embranchements proposée par CUVIER et revenir aux idées plus anciennes de LINNÉ et de BRUGUIÈRE ou mieux encore établir pour ces Invertébrés réunis à un certain nombre de groupes satellites (Brachiopodes, Siponculides, Bryozoaires, etc.), un embranchement nouveau caractérisé surtout par l'embryon *Trochosphæra*. C'est à cet embranchement que j'ai donné, dès 1876, le nom de *Gymnotoca* (en raison de l'absence presque générale d'enveloppes fœtales).

HATSCHK, ROULE, DADAY, etc., ont défendu depuis la même manière de voir et proposé pour ce groupe fondamental des noms différents (*Trochozoa*, *Trochophora*, etc.). Peu importe la désignation qui obtiendra la faveur des zoologistes. L'essentiel est pour moi le triomphe de l'idée à laquelle ces noms servent d'étiquette.

On sait quelles discussions passionnées a soulevées la brillante découverte de A. KOWALEVSKY lorsque, en 1867, il reprit et illustra par de nouvelles et très intéressantes observations une vue ancienne de GOODSIR et rapprocha l'embryon des Tuniciers de celui des Vertébrés. Le trait d'union était le merveilleux *Amphioxus* qui, sortant de son énigmatique obscurité, allait bientôt devenir, grâce aux efforts d'une pléiade d'habiles investigateurs, l'animal le mieux connu de la création.

Dans une série de publications j'ai pris part à ces discussions et apporté dans le débat un grand nombre de faits nouveaux tirés de mes recherches sur le développement des Ascidies simples et des Synascidies.

Tout en admettant les liens les plus étroits entre les Vertébrés et leurs ancêtres les Tuniciers, je cherchai à déduire cette parenté surtout des premiers états embryonnaires (ligne primitive de la *lordula*, canal neurentérique, etc.), plutôt que de l'appendice caudal, dont la naissance pouvait être attribuée à des nécessités mécaniques et n'être dans les deux groupes qu'un organe *homomorphe* mais non *homophyle* (comme par exemple la queue des Cercaires de Trématodes). Cette position me valut d'abord des

critiques de la part des deux camps opposés. Mais j'eus bientôt la satisfaction de voir rendre justice à mes travaux.

Le savant Oscar SCHMIDT écrivait en 1878 dans la 3^e édition de son livre *Descendance et Darwinisme* :

« Divers adversaires de la descendance, voyant qu'on faisait remonter l'arbre souche des Vertébrés et par conséquent aussi celui de l'homme au delà des Vertébrés et jusqu'à des animaux aussi inférieurs que les Ascidiens, ont laissé éclater leur colère en expressions tranchantes, excluant toute discussion scientifique. Il en est autrement de ceux qui ont critiqué les observations de KOWALEVSKY et de KUPFFER et qui, reconnaissant les faits, croient devoir s'écarter dans l'interprétation. Parmi ceux-ci j'avais cru, lorsque j'écrivais la première édition de mon livre, qu'il me fallait compter A. GIARD. Mais je n'avais lu de lui à ce moment qu'une critique relative à la parenté soupçonnée des Vertébrés et des Ascidiens. Cette supposition, je le déclare avec plaisir, était erronée : A. GIARD a beaucoup contribué à élucider l'histoire naturelle des Ascidiens et il s'est montré transformiste déclaré. »

« Encore à présent A. GIARD prétend que les homologies de l'appendice des *Cynthia* avec la queue des jeunes poissons résultent peut-être d'une tendance à la production de parties homologues sous des influences identiques. C'est cette assertion que je ne puis admettre ; mais, sans entrer dans les détails, j'avoue que l'interprétation fournie par A. GIARD du développement condensé de la *Molgule* me plaît beaucoup. » (l. c. p. 227.)

IV. — EMBRYOGÉNIE GÉNÉRALE.

Toutes ces recherches d'embryogénie spéciale et comparée m'ont naturellement conduit à des conceptions plus nettes et plus précises des lois générales du premier développement des Métazoaires. Ce n'est pas le lieu d'exposer ici la théorie des feuilletts blastodermiques telle que je la comprends et que je l'enseigne dans mes cours. Je dirai seulement que je considère la *gastrula* par invagination (*archigastrula* de HAECKEL) comme la forme primitive des animaux diblastiques et triblastiques. Les autres procédés de formation de la *gastrula* (épibolie, délamination, immigration, etc.), doivent être considérés selon moi comme des modes abrégés et condensés dont l'origine est due surtout à l'accumulation des réserves nutritives embryonnaires et à la façon dont ces réserves sont emmagasinées.

L'amphigastrula est le mode le moins modifié et celui qui se relie le plus directement à l'*archigastrula*.

Le troisième feuillet (feuillet mésodermique proprement dit) dans son développement typique prend naissance par deux invaginations latérales au voisinage du *prostome* (bouche de la *gastrula*). Les initiales mésodermiques, les bandes mésodermiques primitives, etc., représentent des modifications cœnogénétiques du cas normal. Il en résulte que la cavité du corps définitive (cœlome) est constituée originellement par *entérocoëlie* et que les formations schizocœliennes sont pour nous des états secondaires.

Depuis longtemps l'étude comparative du développement embryonnaire d'animaux de la même famille, parfois même du même genre, mais habitant les uns l'eau de mer, les autres les eaux douces ou la terre ferme, m'a permis d'énoncer la loi générale suivante :

Dans un groupe déterminé la condensation embryogénique va en croissant des types marins aux types d'eau douce ou terrestres.

Le Dr V. WILLEM, de l'université de Gand, dans ses belles recherches sur l'anatomie et l'embryogénie des Littorines, s'exprime ainsi : « Le phénomène que je signale chez les Littorines (la viviparité des espèces terrestres et la condensation graduelle de l'embryogénie dans la série des diverses espèces de ce genre et aussi de *Lacuna*) n'est qu'un cas particulier d'une loi énoncée par GIARD. Le professeur GIARD en cite en dehors des Mollusques de nombreux exemples parmi lesquels celui de *Palæmonetes varians* est particulièrement intéressant, puisqu'on voit dans cette espèce la condensation s'établir actuellement, la forme de Wimereux (marine) ayant un développement plus explicite que la forme de Naples (eaux douces). Chez les formes des profondeurs qui deviennent littorales et qui par suite sont soumises momentanément à la respiration presque aérienne la condensation embryogénique apparaît aussi ¹. »

C'est pour n'avoir pas connu cette loi fondamentale que tant d'embryogénistes ont étudié péniblement et sans grand résultat utile pour la science le développement embryonnaire de formes telles que la spongille d'eau douce, l'écrevisse, la sangsue, etc. Tous ces types d'eau douce séduisaient par le volume relativement considérable de leurs œufs. Mais ce fait même résultant de l'accumulation de réserves nutritives était un indice de condensation embryogénique qui devait faire prévoir de sérieux obstacles pratiques et une interprétation plus difficile des phénomènes observés.

¹ *Bulletin Acad. de Bruxelles*, 3^e série, t. XXIX, n^o 1, janv. 1895, p. 81.

L'étude du développement de formes d'eau douce ou terrestres ne doit être abordé qu'après l'examen des formes marines correspondantes ; c'est un moyen de contrôle et un complément des données acquises grâce aux embryons palingénétiques.

Mes recherches d'embryogénie comparée m'ont conduit encore à formuler la loi suivante qui me paraît avoir une grande généralité :

Lorsque, dans le développement d'animaux voisins, un organe prend naissance, tantôt par invagination ou repliement d'un feuillet cellulaire (processus Wolfien), tantôt par formation d'une masse cellulaire pleine qui plus tard peut se cliver ou se creuser d'une cavité, ce dernier mode de formation doit être considéré comme une condensation du premier.

M. MATHIAS DUVAL, qui trouve cette loi très séduisante, a bien voulu la désigner sous le nom de *loi de GIARD* et il en a fait d'ingénieuses applications au placenta des chauves-souris (Murin) dans ses remarquables études sur l'embryogénie des Chéiroptères ¹.

Ces applications présentent d'ailleurs dans certains cas une grande difficulté et exigent une longue expérience de l'embryogénie comparée. Il en est de même pour le principe de Fritz MÜLLER (répétition du développement de la race par celui de l'individu), principe naguère entrevu par SERRES et que HÆCKEL appelle la *loi biogénétique fondamentale*.

J'ai donné un critérium qui permet de trancher plus facilement les cas douteux. J'ai fait remarquer en effet que la disparition des organes ancestraux qui logiquement devraient réapparaître dans l'évolution ontogénique des êtres vivants, était fréquemment indiquée par des phénomènes de nécrobiose embryonnaire normale comparables aux phénomènes de nécrobiose pathologique si souvent observés comme terminaison des néoplasmes.

Et, chose intéressante et très importante à noter, les admirables recherches de METSCHNIKOFF, de KOWALEVSKY, etc., sur la phagocytose, sont venues compléter le parallèle et nous faire pénétrer plus intimement dans le mécanisme de ce processus embryogénique. Ce sont en effet des cellules migratrices du mésoderme qui, pendant l'évolution ontogénique, éliminent les organes ataviques en régression, de même que les phagocytes débarrassent l'organisme adulte des éléments dégénérés pathologiquement.

¹ *Journal de l'Anatomie et de la Physiologie*, XXXII, 1896, n° 2, p. 112 et 117.

Le critérium de la *nécrobiose phylogénique* a d'ailleurs été admis plus ou moins explicitement par un grand nombre d'embryogénistes, et certains d'entre eux en ont fait la même application que moi-même à la théorie de la *gastrula*¹.

On pensait généralement que le développement d'un animal déterminé ne présentait chez les divers individus que des variations légères de même ordre que celles observées chez l'animal adulte. Si des modifications plus considérables intervenaient, on était habitué à ne les voir se produire que d'une façon périodique dans un cycle déterminé de générations, comme cela a lieu pour les animaux dits à générations alternantes.

J'ai montré que dans une espèce, même aussi peu variable que possible à l'état adulte, on rencontre parfois des formes embryonnaires très différentes les unes des autres lorsqu'on étudie le développement des embryons en divers points de l'habitat de l'espèce considérée ou dans des milieux différents. Ainsi un joli crustacé voisin de nos crevettes comestibles, le *Palæmonetes varians*, présente des larves tout à fait dissemblables selon qu'on l'étudie à Naples dans les lagunes d'eau douce ou à Wimereux dans les étangs saumâtres en communication avec la mer.

Ces faits étonnants, que j'ai désignés sous le nom de *pæcilogonie*, s'observent dans un grand nombre de groupes zoologiques. Ils se rattachent à une autre particularité non moins remarquable et que j'ai aussi longuement étudiée, la *progénèse*, c'est-à-dire la reproduction à l'état larvaire de formes parfois susceptibles de continuer leur évolution et de se reproduire ensuite sous la forme adulte typique du groupe auquel elles appartiennent.

Les recherches fondamentales de C.-Fr. WOLF ont établi que les animaux se forment par *épigénèse* et que les divers systèmes d'organes, tout en étant liés par une dépendance réciproque plus ou moins étroite dans leur évolution embryonnaire, ne sont nullement prédéterminés. Il en résulte que des hétérochronies et même des hétérotopies sont

¹ « Foi tentando a resolução d'estas dificuldades, que inteiramente tendiam a relegar as questões d'esta natureza para o campo do subjectivismo por falta de criterio positivo, que GIARD concebeu a sua theoria da *degeneração gordurosa normal* ou *necrobiosis phylogenica*,... A applicação do *princípio de GIARD* indica nos que é na archigastrulação que devemos procurar as normas do desenvolvimento phyletico da gastraea. » (EDUARDO BURNAY, *Morphogenia animal*, Lisboa, 1883, p. 16 et 38.)

possibles et l'on comprend aisément que ces hétérochronies soient surtout fréquentes lorsqu'il s'agit de la formation de l'appareil reproducteur qui, nécessaire surtout à la vie de l'espèce, jouit d'une indépendance très grande par rapport aux organes indispensables à la vie de l'individu.

De là ces phénomènes de maturité sexuelle précoce (progénèse) qui ont d'ailleurs un retentissement considérable sur le développement de l'individu, le modifient et même l'arrêtent soit temporairement (néoténie, dissonomie), soit d'une façon définitive (mâles pygmées ou complémentaires). Ainsi s'expliquent aussi ces singulières successions de phases sexuelles dont nous avons signalé l'existence chez les *Entoniscus*. Un *Entoniscus* à l'état jeune ne possède que les glandes génitales mâles. En grandissant et en trouvant, grâce à la vie parasitaire, une nourriture plus abondante, il devient hermaphrodite ; enfin les jeunes mâles complémentaires le suppléant dans sa fonction testiculaire il termine sa carrière comme femelle, transformé en un vaste sac ovigère.

A cet ordre de questions se rattachent encore les transformations de l'organisme résultant de ce que j'ai appelé la *castration parasitaire* et qui, à un autre point de vue, peuvent être rangées, comme je l'ai fait ci-dessous, dans l'Éthologie générale des êtres vivants. Dans ces cas de castration la faculté génératrice disparaît sans que le développement soit interrompu. Mais la forme de divers organes est souvent profondément modifiée.

V. — TAXONOMIE : CLASSIFICATIONS PHYLOGÉNIQUES.

Dire que l'embryogénie fournit à la systématique les données les plus utiles et que toute classification pour être naturelle doit être généalogique, c'est à l'heure actuelle affirmer une vérité banale et qui n'est plus sérieusement contestée par aucun biologiste. Il n'en était pas de même il y a une vingtaine d'années. Les méthodes subjectives étaient alors triomphantes ou plutôt chacune d'elles triomphait de son côté et chaque taxonomiste se croyait en possession du talisman précieux qui devait lui permettre de repenser la pensée du créateur. En présence du désarroi qui régnait dans la systématique et du chaos dans lequel était tombée cette partie de la science depuis que les grands cadres établis par le génie autoritaire du CUVIER avaient été reconnus insuffisants, on s'étonne des objections qui ont été faites si longtemps aux partisans de la théorie de la

descendance par ceux qui les accusaient de rendre impossibles et méprisables tous les travaux des classificateurs.

Évidemment les *arbres généalogiques* que nous cherchons à établir aujourd'hui ne peuvent retracer d'emblée l'histoire complète et rigoureuse de l'évolution phylogénique des divers groupes. Ils nous donnent seulement une orientation pour la recherche et ils présentent sur les anciens systèmes deux avantages énormes : 1° nous ne croyons pas à leur immutabilité et nous ne nous illusionnons pas sur leur valeur purement transitoire ; 2° nous y trouvons fréquemment d'heureuses suggestions et l'indication de travaux à entreprendre pour le plus grand profit de la science.

Encore faut-il que ces arbres généalogiques ne soient pas uniquement le produit d'une imagination plus ou moins ingénieuse à grouper les faits acquis. Il est prudent d'abord de s'attacher, comme le recommandait LAMARCK, à la considération des *masses*, car pour les groupes secondaires rien n'est possible tant que les études ontogéniques n'auront pas été multipliées avec autant d'ardeur qu'on en a déployé si longtemps au profit de l'anatomie pure.

En outre il faut dans ces travaux sur la phylogénie suivre pas à pas le développement parallèle des embryons en tenant compte des causes perturbatrices dues à l'action des milieux sur l'embryon lui-même, surtout quand celui-ci doit mener une existence indépendante plus ou moins prolongée.

Voici comment dès 1876 j'exposais mes idées sur ce sujet :

Le principe qui m'a guidé pour cet essai de classification est ce qu'on pourrait appeler la méthode de *superposition embryogénique*. Prenant deux embryons au même stade, je les place l'un sur l'autre, de façon que les parties homologues coïncident avec les parties homologues. Si en un point apparaît à un moment donné un organe qui n'est pas morphologiquement équivalent à l'organe superposé, j'attends jusqu'au stade suivant pour me prononcer ; si la superposition redevient possible, j'en conclus qu'il y a eu abréviation de l'embryogénie et je cherche à me rendre compte des conditions qui ont déterminé cette abréviation. Si la divergence morphologique s'accroît, j'en tire cette déduction, qu'à partir de ce moment les deux types sont deux rameaux différents du tronc commun, et je les suis chacun dans leur branche spéciale jusqu'à de nouvelles bifurcations.

Il faut évidemment procéder avec une extrême prudence et ne pas prendre pour une divergence morphologique importante ce qui peut être le résultat d'une adaptation transitoire à un genre de vie spéciale : par exemple les nageoires quelquefois soutenues par des parties solides qui apparaissent chez les embryons menant pendant quelque temps une existence pélagique.

Il ne faut pas non plus négliger les résultats que peut fournir l'anatomie ; ces résultats auront toujours pour nous la valeur d'une preuve d'arithmétique, et même,

en certaines circonstances, ils nous permettront d'interpréter ce qu'il y a souvent d'obscur et de difficile dans les cas d'embryogénie condensée.

Un exemple fera mieux saisir notre pensée :

La concordance parfaite que fournit la superposition des premiers stades embryonnaires et la présence générale du stade *Trochosphæra* chez les Mollusques, les Annélides polychètes, les Rotifères, les Brachiopodes et les Bryozoaires, nous montre de la façon la plus évidente que ces différents groupes appartiennent à une même *masse*.

Que si l'on objecte que l'embryogénie des Oligochètes, des Hirudinées, des Céphalopodes, des Nématoides présente des dissemblances considérables avec celle des types précédemment énumérés, je répondrai que ces groupes sont tellement unis aux précédents par une série de formes voisines au point de vue anatomique et organogénique, que nous devons les considérer comme les extrémités de ces séries rameuses dont LAMARCK signalait déjà l'existence au sein de ses masses fondamentales. Peut-être même quelques-uns de ces groupes (Nématoides, Oligochètes) ont-ils divergé de la souche commune avant le stade *Trochosphæra*. Il ne faut pas en effet nous en laisser imposer par la forme extérieure et il y a plus de différence entre un *Asearide* et une *Serpula* qu'entre une *Serpula* et une *Terebratula*.

Mais il est infiniment plus probable, en raison de la conformité anatomique des *Oligochètes* et des *Polychètes*, que dans ce cas, au moins, il y a eu simplement falsification de l'embryogénie chez les premières. L'*Euaxes* et le *Lumbricus* devant sortir de l'œuf presque avec la forme de l'adulte, le stade *Trochosphæra* a été supprimé. Chez *Limnæus*, où l'embryon mène encore une vie semi-libre dans le liquide albumineux qui l'entoure, on trouve une trochosphère réduite en proportion de la liberté des mouvements.

De même pour les *Céphalopodes*, que l'anatomie démontre être très voisins des Mollusques, il est fort probable que l'embryogénie a été successivement condensée jusqu'au point où elle se présente aujourd'hui, ce qu'on s'explique facilement par la longue série de modifications qu'a subies ce type si ancien, depuis les premiers temps de l'époque silurienne jusqu'à nos jours.

Une des plus grandes difficultés de la méthode embryogénique que nous suivons est la rencontre possible de convergences dues à des conditions d'existence similaires, convergences qui, s'exerçant sur des organismes peu différenciés, leur impriment une similitude telle que les seules réactions chimiques pourraient peut-être mettre en évidence les qualités héréditaires des éléments, différentes chez les deux embryons comparés.

C'est ainsi que je me suis longtemps demandé si le stade trochosphère des larves de Bryozoaires est bien l'homologue de la trochosphère des Mollusques des Brachiopodes et des Annélides.

En effet, la superposition n'est plus possible après ce stade et les belles recherches de J. BARROIS ont montré que la segmentation avait lieu par un processus très particulier et différent de celui observé dans les groupes dont nous venons de parler.

C'est en m'appuyant sur des considérations de cette nature que j'ai pu établir la parenté très proche des Annélides et des Mollusques et créer le phylum des *Gymnotoca*. C'est aussi en suivant cette méthode que je me suis efforcé de dresser l'arbre généalogique des Tuniciers, des Épicarides, des Lombriciens, etc.

L'étude précise de la constitution chimique des divers protoplasmes fournirait aussi d'excellentes indications pour la mesure des affinités et

pour la phylogénie. C'est ainsi qu'on peut dire que l'organisation des Arthropodes est dominée par l'existence chez ces animaux d'un protoplasme *chitinogène*, celle des Tuniciers par l'existence d'un protoplasme producteur de *tunicose*, etc.

VI. — ÉTHOLOGIE OU MŒURS DES ANIMAUX.

« Il me semble que, depuis quelques années, on néglige trop les recherches éthologiques pour donner une importance exclusive à l'anatomie et à la physiologie proprement dites; il serait peut-être temps de revenir un peu à ce qu'on a appelé la *physiologie extérieure*, c'est-à-dire à l'étude des mœurs des animaux et de leurs rapports mutuels. Cette étude peut jeter parfois une certaine lumière sur des questions en apparence bien étrangères au but immédiat qu'on se propose, car tout s'enchaîne dans nos sciences de la nature et le développement d'un membre profite à l'organisme tout entier. »

C'est par ces mots que je terminais en 1875 une courte note, dans laquelle je montrais que l'observation attentive des mœurs des guêpes aurait dû mettre, depuis bien longtemps, les physiologistes sur la piste de la découverte si importante de la glycogénèse du foie.

Dans la plupart de mes travaux, et surtout dans mes monographies des Synascidies et des Épicarides, je me suis efforcé de remettre en honneur ces recherches éthologiques, qui ont fait la gloire de RÉAUMUR, de HUBER, de DICQUEMARE, et dont la tradition ne s'est pas entièrement perdue en France, grâce surtout aux belles et captivantes publications de M. FABRE de Sérignan.

A ce genre d'études se rattachent également mes observations sur les parasites des Insectes et des Araignées, sur les migrations des Libellules, sur les commensaux des Spatangues, etc.

Je pourrai également citer ici mes divers mémoires sur la ressemblance protectrice et le *mimétisme* que j'ai cru devoir placer sous un titre différent (voir ci-après X, *Biologie générale*).

Enfin comme appendice à ce chapitre, je citerai quelques notes sur de *faux parasites* des Crustacés et des Insectes, notes dans lesquelles j'ai montré comment ce faux parasitisme pouvait s'expliquer par le genre de vie ou les particularités de reproduction des animaux chez lesquels on l'observe.

VII. — ÉTHOLOGIE GÉNÉRALE.

Approfondir de plus en plus nos connaissances sur la morphologie et l'embryogénie, séparer ce qui, dans le développement, revient à l'action des milieux et ce qui est l'héritage d'ancêtres disparus de façon à établir l'arbre généalogique des animaux et des plantes, tel est le but que se proposent tous les naturalistes modernes. Mais dans cette tentative, rendue déjà si difficile par l'insuffisance des données paléontologiques, un obstacle énorme surgit à chaque instant : la *convergence* des espèces, c'est-à-dire le fait très remarquable que des types phylogénétiquement bien séparés deviennent, grâce à certaines influences biologiques, tellement semblables dans leur apparence extérieure que non seulement l'œil inexpérimenté est induit en erreur, mais encore que les zoologistes les plus exercés apprécient d'une façon inexacte les affinités réelles.

En 1874, j'ai indiqué des exemples de convergence de ce genre chez les Crustacés parasites et bientôt après Carl Vogt exposait des idées analogues comme conclusion de ses recherches sur les mêmes animaux.

En 1875, je signalai les ressemblances étonnantes qui existent entre certains animaux modifiés par la vie pélagique. Depuis, j'ai souvent cité dans mes cours l'exemple des Ctenophores que l'on a rapprochés des Cœlentérés à cause de leur aspect et de leur structure médusoïde et qui sont cependant de proches parents des Platyelmes, puisqu'ils représentent la forme pélagique des Turbellariés auxquels les relie des types de passage *Cœloplana* et *Ctenoplana*.

Carl Vogt (1887), et Huth (1888), ont insisté comme moi sur l'importance de la *convergence*, et Mivart, qui s'est occupé du même problème, a également opposé ce qu'il appelle la *ressemblance induite* (induced resemblance) à la *ressemblance héréditaire*.

Les phénomènes de ressemblance protectrice et de mimétisme entrevus par Bernardin de Saint-Pierre et mis en valeur surtout par les admirables travaux de Wallace ont, dès 1872, attiré mon attention.

Je me suis efforcé de prouver qu'il n'était pas nécessaire d'aller chercher sous les tropiques des exemples de ce genre et que beaucoup d'animaux et de végétaux indigènes nous fournissaient, à ce point de vue, d'intéressants objets de démonstration.

Bien avant Poulton j'ai fait voir l'importance de l'étude de la mimique des insectes pour un grand nombre de problèmes de biologie générale, et

j'ai tenté une classification rationnelle des faits nombreux et variés que l'on groupait sous la rubrique *mimétisme*.

Tout récemment encore, j'ai signalé sous le nom de *mimétisme parasitaire* une sorte de mimique inconnue jusqu'à présent : sous l'influence de certains parasites l'être parasité, une chenille par exemple, prend un aspect tout différent de celui qu'il avait, devient semblable à un Mollusque et fournit ainsi au parasite une défense précieuse contre ses ennemis.

Je ne puis insister ici, malgré l'intérêt qu'elle présente, sur l'étude approfondie que j'ai faite de la *castration parasitaire*. On sait que sous cette désignation je comprends tous les phénomènes d'ordre morphologique ou physiologique qu'entraîne dans l'organisme d'un être vivant la présence d'un parasite qui, soit directement, soit indirectement, agit sur la fonction génitale de l'hôte considéré (cette action pouvant aller d'ailleurs de la castration complète à un simple affaiblissement de la puissance génératrice).

Parmi les modifications dues à la castration parasitaire, les plus étonnantes à coup sûr sont celles qui atteignent les caractères sexuels secondaires, c'est-à-dire les attributs extérieurs des sexes. Sous l'influence d'un parasite, une femelle d'oiseau prendra le plumage du mâle ; un crabe mâle verra ses fortes pinces diminuer et sa queue s'élargir comme celle des femelles pour abriter non des œufs puisqu'il ne pondra pas, mais le parasite lui-même auteur de cette transformation. Une abeille mâle acquerra les brosses qui servent à la femelle pour la récolte du pollen, besogne qu'il n'accomplira jamais, etc., etc.

Tous ces faits si singuliers ont une telle évidence qu'on doit s'étonner surtout qu'ils aient si longtemps échappé à la sagacité des observateurs. C'est qu'on ne voit bien que ce que l'on veut voir et que nous pouvons appliquer à ces problèmes de biologie ce que JACOBI disait à propos de certains théorèmes de mathématiques : *Habemus hic præclarum exemplum, nisi animo præformata sint problemata, fieri posse ut vel ante oculos posita, gravissima inventa non videamus.*

La castration parasitaire permet aussi d'appliquer la méthode expérimentale à tout un ordre de sujets très complexes et très obscurs où il semblait que cette méthode ne dût pas avoir prise de longtemps. Il est inutile d'insister sur la lumière que ces expériences délicates, réalisées sous nos yeux par la nature, peuvent jeter sur les questions de physiologie sexuelle et sur la morphogénie. Ne semble-t-il pas aussi que dans ces cas curieux

le parasite modifie dans une certaine mesure la constitution du protoplasme de son hôte ?

La castration parasitaire nous apporte enfin tout un contingent de données nouvelles sur l'origine des instincts, et en particulier sur les origines de l'amour maternel.

Ce sentiment si noble et si perfectionné chez les animaux supérieurs, n'est dans le début que le résultat d'avantages réciproques symbiotiques entre la mère et le fœtus parasite de celle-ci. Lorsque ces rapports s'établissent non entre la mère, mais entre le père et le produit (comme chez certains poissons, chez certains batraciens et même certains animaux inférieurs), l'instinct maternel est remplacé par l'instinct paternel.

On peut même, par la castration, transformer les instincts d'un animal et lui faire acquérir ceux du sexe opposé.

On savait depuis RÉAUMUR que certains Crustacés peuvent abandonner tout ou partie de leurs membres par une amputation spontanée qu'on a désignée sous le nom d'*autotomie*. M. le professeur FRÉDÉRICQ, de l'université de Liège, a étudié avec beaucoup de soin ce curieux phénomène chez les crabes brachyours. J'ai fait voir que l'autotomie était très fréquente dans tout le règne animal et qu'elle était liée tantôt à la défense de l'organisme (*autotomie évasive*), tantôt à certains modes de reproduction (*autotomie génératrice* ou *schizogonie*). Depuis, les expériences que j'ai entreprises sur la polymélie provoquée chez divers animaux m'ont révélé une nouvelle cause déterminante de l'autotomie. Les sections artificielles opérées soit sur les pattes de certains batraciens ou de certains crustacés, soit sur la queue des lézards, déterminent fréquemment le dédoublement des parties régénérées, et cette régénération tératologique est évidemment désavantageuse pour ces animaux. Elle ne se produit pas et la régénération est normale quand l'animal s'est autotomisé, la section ayant lieu alors dans des conditions toutes spéciales évidemment fixées par la sélection.

De nombreux animaux présentent la particularité éthologique très importante de pouvoir perdre une grande partie de l'eau contenue dans leur organisme et de vivre plus ou moins longtemps dans un état de vie ralentie ou d'*anhydrobiose*. Cet état, connu depuis longtemps chez les Rotifères, les Tardigrades et les Nématodes, peut s'observer dans des groupes beaucoup plus élevés.

La Cochenille des vignes du Chili, dont j'ai déjà parlé et que j'ai décrite

sous le nom de *Margarodes*, peut rester, sous la forme de larve pupe, sept ans et peut-être plus en cet état de vie ralentie, et on peut l'en faire sortir à volonté en lui rendant l'eau qu'elle a perdue par déshydratation graduelle.

Plusieurs cas de sommeil estival signalés, soit chez les Insectes, soit même chez les Vertébrés, peuvent sans doute s'expliquer par l'anhydrobiose.

VIII. — GÉONÉMIE OU DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE DES ÊTRES VIVANTS.

Sous l'influence des idées de DARWIN et de WALLACE la géonémie ou étude de la distribution géographique des êtres vivants a pris une importance considérable. Au lieu d'être un simple objet de curiosité, cette partie des sciences biologiques nous fournit un nouvel ensemble de documents pour ou contre la parenté présumée de telles ou telles formes d'animaux ou de végétaux.

Il est évident tout d'abord que la géonémie zoologique est étroitement liée à la géonémie botanique et cette dernière doit être nécessairement connue du zoologiste qui veut étudier la distribution géographique de certains groupes, des Insectes, par exemple.

C'est ce qui m'a déterminé à attacher depuis longtemps une grande attention aux modifications que je voyais se produire graduellement dans la flore des régions que j'habitais.

Les relations économiques aujourd'hui si faciles entre les diverses contrées du globe, même les plus éloignées, apportent chaque jour de rapides changements dans l'équilibre biologique des pays où les conditions cosmiques sont assez voisines pour permettre l'adaptation par l'acclimatement des espèces introduites.

Les faits de cet ordre sont souvent très curieux et très instructifs, et il importe de les étudier rapidement, si l'on ne veut pas en perdre la signification. On peut même regretter que l'attention n'ait pas été depuis plus longtemps attirée sur ce genre de questions et que beaucoup de changements dans les faunes et les flores aient sans doute ainsi passé inaperçus.

Il convient aussi de s'adresser de préférence pour de semblables recherches à des groupes jouissant naturellement de moyens de dispersion assez restreints. Les Vers de terre m'ont paru spécialement favorables en raison de leurs migrations exclusivement passives, et aussi parce que nos

connaissances taxonomiques sur ce groupe d'Annélides sont aujourd'hui assez complètes. Les travaux de M. E. PERRIER ont ouvert une voie féconde où se sont précipités de nombreux naturalistes, BENHAM, BEDDARD, HORST, etc.

Je me suis efforcé d'élucider la distribution géographique du *Photodrilus phosphoreus*, et j'avais cru d'abord pouvoir attribuer à ce type introduit dans nos jardins une origine australienne. Mais une heureuse découverte de SPAGAZZINI et de ROSA a montré que les genres *Photodrilus* et *Microscolex* sont originaires de l'Uruguay, apportant ainsi un nouvel argument en faveur de la théorie de l'Archiplata émise récemment par VON JHERING.

IX. — TÉRATOLOGIE.

La nécessité de recueillir et de décrire avec soin tous les cas tératologiques qui peuvent se présenter dans la nature a été reconnue depuis longtemps et le beau livre de BATESON, *Materials for study of variation*, prouve assez tout le parti qu'on pourrait tirer du rapprochement des divers cas d'anomalie, si l'on en possédait de plus nombreux exemples. J'ai, depuis bien des années, rassemblé tous les spécimens de ce genre que je rencontrais dans mes récoltes ; j'en ai décrit un certain nombre et j'en ai communiqué plusieurs soit au professeur BATESON, soit au professeur Hugo DE VRIES (pour les végétaux).

Je me suis occupé aussi du déterminisme expérimental de certaines anomalies, notamment de la production des *tétrastères* dans les œufs en segmentation et j'ai reconnu que ces tétrastères n'étaient pas toujours l'indice d'un développement pathologique, mais qu'ils pouvaient, dans certains cas, résulter uniquement d'une abréviation dans les processus embryogéniques et de la concomitance de deux mitoses.

J'ai repris également les expériences de BARFURTH sur la polymélie provoquée chez les Batraciens (*Pleurodeles*) et j'ai indiqué les conditions qui, selon moi, déterminent une régénération anormale des parties supprimées.

Enfin, l'étude d'un cas très complexe de tératologie végétale (chez *Pulicaria dysenterica*) m'a fourni de nouvelles données sur le problème des origines de l'hermaphroditisme que j'avais déjà dû aborder antérieurement par un autre côté en étudiant les Rhizocéphales et les Épicarides,

X. — BIOLOGIE GÉNÉRALE.

La Biologie générale constitue, depuis huit ans, l'objet de mes cours dans la chaire d'Évolution des êtres organisés que j'occupe à la Sorbonne. Mes nombreuses publications sur l'origine des espèces, les adaptations, l'hérédité, avaient produit dans l'opinion publique un mouvement assez important pour que le Conseil municipal s'y intéressât et voulût que ces grandes questions de philosophie biologique fussent exposées aux étudiants de la Faculté des sciences de Paris.

Désigné par le Ministère et par la Faculté elle-même pour donner ce haut enseignement, je me suis efforcé de traiter chaque année des sujets nouveaux choisis parmi ceux qui étaient l'objet des recherches les plus actives de la part des biologistes contemporains et j'ai eu la satisfaction de voir les idées que j'avais défendues pénétrer rapidement dans les esprits, gagnant ceux-là même qui s'étaient, dans le principe, opposés à la création de la chaire demandée par la ville de Paris.

Naturellement, j'ai de plus en plus orienté mes recherches en vue de préparer la solution des problèmes discutés : l'ensemble de mes travaux sur le mimétisme, sur la castration parasitaire, sur la phylogénie, énumérés ci-dessus, se rattache très directement à la Biologie générale. Il en est de même de mes études sur le dédoublement des courbes de GALTON sous l'influence de certains parasites, dédoublement qui présente un si grand intérêt au point de vue de la loi mathématique de la disjonction des variétés et des espèces. Mais, pour me borner ici à la partie purement synthétique et spéculative de mes œuvres, je rappellerai seulement mes leçons sur les facteurs primaires et sur les facteurs secondaires de l'évolution, sur l'hérédité des modifications acquises, sur l'histoire des théories de l'évolution, etc.

Dans ces diverses publications, je me suis constamment élevé contre les exagérations des sectateurs outranciers de DARWIN et contre l'abus des mots *sélection*, *hérédité*, qui ne possèdent nullement la vertu explicative qu'on leur attribue.

Ai-je besoin de dire en effet qu'on n'hérite que lorsqu'il y a un héritage ; que, pour faire un choix, il faut qu'il y ait des objets différents ; que, pour placer certains êtres dans des conditions particulières, il faut que ces conditions existent et que, par conséquent, la première tâche qui s'impose au naturaliste est de savoir en quoi consiste et comment s'est formé l'héritage que se transmettent les êtres vivants, comment sont nées

les particularités favorables ou défavorables à telle ou telle espèce, comment l'amixie, c'est-à-dire l'absence d'union entre individus de même race, a pu se produire et déterminer, sous l'influence des milieux, la formation de races nouvelles.

A ce point de vue, les successeurs de DARWIN, ses disciples trop exclusifs, ont fait un tort énorme à la doctrine et suscité de nombreuses et légitimes objections. En négligeant complètement les facteurs primaires et paraissant s'en remettre au hasard pour l'explication des variations individuelles, ils ont évidemment méconnu les idées de DARWIN lui-même. Par réaction contre les tentatives parfois trop hasardées de LAMARCK et de GEOFFROY, ils sont tombés dans des exagérations plus dangereuses encore et plus nuisibles aux progrès de la science.

On peut démontrer que, contrairement à l'opinion de DARWIN, l'action des facteurs primaires est suffisante, dans la plupart des cas, pour produire la transformation des espèces, en ne tenant compte que du seul facteur secondaire hérédité; encore ce dernier n'est-il, comme nous l'avons dit, que l'intégrale des modifications dues aux facteurs primaires. Les autres facteurs secondaires, et en particulier la concurrence vitale et la sélection, agissent uniquement comme accélérateurs de l'évolution. Étant donnée la lenteur ordinaire avec laquelle se manifestent les variations, surtout à leur début, ces facteurs secondaires accélérateurs ont certainement une importance colossale, mais ils ne doivent pas nous faire perdre de vue les causes premières, dont ils ne sont que les adjuvants.

Les facteurs secondaires peuvent être comparés au prisme qui, dans un faisceau lumineux, sépare les rayons de diverses réfrangibilités, ou à la lame de cristal qui ne laisse passer que le rayon polarisé. Mais les facteurs primaires sont, avec l'hérédité, les vrais créateurs des formes nouvelles, les agents primordiaux de la transformation.

J'ai ainsi été conduit à consacrer plusieurs leçons à l'examen des idées de WEISMANN. Avec PACKARD et l'école néo-lamarckienne d'Amérique, mais en m'appuyant sur d'autres arguments, j'ai maintenu le principe de l'hérédité des caractères acquis si clairement énoncé par LAMARCK et protesté contre la théorie de l'isolement des plasmas germinaux qui nous ramènerait à la préformation et à l'emboîtement des germes de BONNET.

Un des biologistes contemporains les plus éminents, le regretté ROMANES, le disciple et le continuateur de DARWIN, celui *sur les épaules duquel était tombé le manteau du maître*, m'écrivait après avoir lu les leçons de mes cours de 1889 :

. « Vos idées me paraissent tout à fait justes.... En particulier je suis très

heureux de ce que vous dites de la *vertu magique* qu'on attribue aux *simples mots* sélection, hérédité, etc., qu'on fait intervenir pour remplacer toute explication. On cause ainsi grand dommage aux belles généralisations de DARWIN qui eut toujours grand soin de ne pas se payer de phrases.

« Je trouve aussi admirable votre appréciation de la valeur relative des *facteurs* de l'évolution, conditions extérieures, réaction des organismes, etc. C'est exactement ce que j'enseigne dans mes cours à l'université d'Edimbourg et à l'Institution royale de Londres. Ces leçons seront publiées l'année prochaine et je me réjouis de voir combien d'après tout ce que j'ai lu de vous, vos idées se rapprochent des miennes ¹.

Mes leçons seront bientôt aussi réunies sous le titre *Controverses transformistes*, dans un volume spécial actuellement en préparation chez l'éditeur Carré.

En 1877, j'ai publié comme introduction à l'*Anatomie comparée des Invertébrés* par HUXLEY (traduction française du D^r DARIN), un résumé des principes de la Biologie générale. L'édition de ce livre fut rapidement épuisée et je me propose de reproduire cet exposé en le développant et en le mettant au niveau de la science actuelle.

XI. — PATHOLOGIE COMPARÉE.

Je groupe sous ce titre un certain nombre de mémoires qui, à bien des égards, pourraient être considérés comme rentrant plutôt dans le titre *Biologie générale* ou qui, à d'autres points de vue, se rangeraient facilement sous le titre *Zoologie appliquée*.

En 1878, un heureux hasard me fit rencontrer sur la plage de Wimereux un petit crustacé (*Talitrus* ou *puce de mer*) d'une admirable

¹ Your lecture appears to me full of wisdom throughout.... In particular, I am most glad to see what you say about the *magical virtue* which is now so frequently attributed to the *mere terms* natural selection, heredity, etc., with the result of making words stand for impossible explanations, thereby really doing harm to the great generalisations of DARWIN who was always so careful not thus to cheat himself with short-hand phrases.

Again I think very admirable your estimate of the relative importance of the different *factors*, external conditions, reaction of organism and natural selection. Indeed you here say in effect exactly what I am myself saying in my long course of lectures on Darwinism in the University of Edinburgh and the Royal Institution of London. These lectures will be published this time next year. Therefore I cannot say how glad I am that so far as I can judge from what I have hitherto seen of your writings our views are so closely similar.

phosphorescence bien qu'il appartint à un groupe d'animaux où les phénomènes de luminosité ne se produisent pas normalement. L'expérience me démontra qu'il s'agissait d'une maladie microbienne dans laquelle l'activité du microbe se révélait par l'émission de lumière, comme dans d'autres maladies infectieuses on observe une élévation de température, des changements de couleur, etc. *Cultivée sur milieux artificiels la bactérie photogène des Talitres garde plus ou moins longtemps sa luminosité suivant la composition du milieu, et quand elle l'a perdue elle cesse en même temps d'être pathogène pour les Crustacés.* L'étude histologique des animaux inoculés permet de constater l'existence, le long des vaisseaux, de grosses cellules phagocytaires dont le rôle physiologique peut être mis en évidence également dans une autre maladie des Talitres causée par un *Saccharomyces*.

Un autre cryptogame appartenant à une famille différente, le *Nephromyces molgularum*, Chytridinée parasite du rein des Molgules (Ascidies simples), nous a présenté des faits très intéressants. L'appareil rénal des Molgulidés est entièrement clos, et les produits excrétés (guanine, etc.) s'y accumulent rapidement. Arrivés à l'âge adulte, ces Tuniciers ont tous le rein obstrué par d'énormes concrétions. Mais tous également possèdent les Chytridinées commensales que nous avons décrites, et grâce à ces cryptogames les produits d'excrétion sont en partie détruits à mesure qu'ils se forment. Nous n'avons pu constater comment les zoospores mobiles des *Nephromyces* pénètrent dans le rein des Molgules, mais il est vraisemblable que cette pénétration se fait par diapédèse à travers l'enveloppe fine et transparente de la capsule rénale. Quant à la sortie des zoopores mûres, elle peut avoir lieu par le même procédé ou par la rupture de l'organe à la mort de l'animal infesté. On sait en effet que ces Ascidies sont annuelles, et peut-être même cette brièveté d'existence est-elle due à l'imperfection de l'appareil excréteur.

Les huîtres de notre littoral ouest sont atteintes depuis quelques années par une maladie microbienne qui envahit la coquille au voisinage du muscle, comprime et use celui-ci et détermine l'amaigrissement et la mort du Mollusque. Cette affection connue des ostréiculteurs sous le nom de *maladie du pied* a fait l'objet de nos études pendant plusieurs années. Elle sévit principalement sur les huîtres d'Arcachon chez lesquelles la sécrétion calcaire est souvent insuffisante. La mortalité peut atteindre 10 pour 100. L'huître atteinte par le *Myotomus ostrearum* (c'est le nom que nous avons donné au parasite) pousse lentement : elle reste *boudeuse* ; la coquille

épaissit et présente des excroissances internes d'un vert bouteille; la *dentelle* se développe mal; la croissance paraît entravée; 50 pour 100 des huîtres malades meurent plus ou moins vite, les autres guérissent spontanément avec des cicatrices aux valves. L'affaiblissement du muscle fait que l'huître demeure entr'ouverte et exposée aux attaques de ses ennemis.

Le seul remède à employer paraît être l'enlèvement des huîtres malades pour éviter la contagion. On reconnaît facilement la maladie du pied soit à la percussion, soit à la présence sur le bord de la coquille d'un rideau faisant un angle obtus avec les valves, rideau que l'huître sécrète pour fermer la coquille constamment entre-bâillée.

Je citerai encore ici mes recherches sur le *Crenothrix polyspora*, qui pendant plusieurs années infesta les eaux potables de la ville de Lille. J'étais alors conseiller municipal de cette ville, et dans un rapport spécial dont je fus chargé j'indiquai les travaux qui me paraissaient nécessaires pour isoler les sources contaminées et empêcher la pénétration du parasite dans les tuyaux de distribution. La dépense fut de 200.000 francs environ, et depuis cette époque les eaux de Lille sont toujours demeurées pures, sans qu'on fût obligé de recourir à l'établissement très coûteux de filtres à sable comme on a dû le faire à Berlin et dans d'autres grandes villes où le même fléau a été signalé.

Le professeur VEJDovsky a dû plus récemment s'occuper de la même question pour les eaux de Prague et il m'a demandé pour guides mes publications scientifiques sur le *Crenothrix* et mon rapport au Conseil municipal de Lille.

Mais les travaux de pathologie les plus importants que j'aie publiés tant au point de vue de leur intérêt théorique qu'en raison des applications pratiques possibles sont peut-être les recherches très nombreuses que j'ai entreprises sur les cryptogames parasites des insectes.

Guidés par les recherches antérieures de BALSAMO, d'AUDOUIN, de TURPIN et par les travaux classiques de PASTEUR sur les maladies du ver à soie, divers naturalistes se préoccupèrent dès 1878-79 de tirer parti des maladies cryptogamiques des insectes qui jusque-là n'avaient été qu'un sujet d'inquiétudes parce qu'on les étudiait chez des insectes précieux. On songea que pour quelques insectes utiles il y en a des milliers de nuisibles et l'on essaya d'employer contre ces derniers les redoutables cryptogames parasites qu'on avait appris à connaître.

E. METSCHNIKOFF est certainement le premier qui soit entré pratiquement dans cette voie féconde en publiant dès 1879 son mémoire très important (en langue russe) sur les *Maladies des Hanneçons du blé*. Aidé du botaniste CIENKOWSKY et du chimiste WERIGO d'Odessa, il démontra bientôt la possibilité de cultiver sur le moût de bière l'*Isaria destructor* et d'infester avec ce champignon les *Anisoplia* qui ravageaient les champs de la Russie méridionale.

De notre côté et d'une façon tout à fait indépendante nous nous occupions dès 1878 de recherches de même nature, mais au lieu de recourir comme METSCHNIKOFF et CIENKOWSKY aux Entomophytes du groupe des Ascomycètes nous avons porté notre attention sur les parasites de la famille des Entomophthorées.

Les épidémies occasionnées par ces Oomycètes sont tout aussi meurtrières que celles produites par les Isariées ; peut-être même amènent-elles plus rapidement la mort de l'insecte infesté. Mais le maniement pratique de ces champignons est plus difficile et la transmission du contagion doit se faire directement d'insecte à insecte, parce que les cultures artificielles ne réussissent pas.

Depuis je me suis également adressé aux Isariées et j'ai obtenu dans cette direction des résultats qui ne sont pas sans importance.

Je me suis efforcé de me tenir également à distance des exagérations de toute nature. Les champignons parasites ne peuvent avoir dans certains cas l'efficacité absolue qu'on leur a prêtée un peu trop à la hâte ; mais d'autre part il est facile d'expliquer certains échecs sans en rendre responsable la méthode en elle-même. Chaque cas doit être étudié d'une façon particulière en tenant compte du genre de vie de l'insecte qu'on veut détruire, des conditions climatiques, du mode d'emploi du parasite, de l'état des cultures artificielles des cryptogames employés, etc., etc.

Pour mener à bien ces recherches difficiles j'ai eu à vaincre des difficultés de toute nature. Les champignons parasites des Insectes ont été peu étudiés par les botanistes qui, pour la plupart, connaissent mal les hôtes infestés. Les entomologistes de leur côté ne s'en préoccupent en général que fort peu et les considèrent soit comme des curiosités sans importance, soit comme des ennemis dont ils cherchent à se débarrasser dans leurs élevages. Les agriculteurs n'ont accueilli qu'avec méfiance ou indifférence les essais d'application tentés sur nos instances par quelques-uns d'entre eux.

C'est avec bonheur que j'ai pu enregistrer cependant l'approbation

d'hommes éminents comme le cryptogamiste REHM de Ratisbonne et de spécialistes distingués : le professeur HORVATH, directeur de la Station entomologique de Buda-Pest et le docteur KRASSILTSCHIK de Kichineff qui s'est acquis dans ces questions une juste notoriété par la création de l'usine cryptogamique de Smela et par les brillants résultats qu'il a obtenus également contre les insectes nuisibles en Bessarabie ¹.

En France même un critique doublement autorisé par sa compétence zoologique et par ses connaissances botaniques, le professeur J. CHATIN, s'exprime ainsi :

« Par les belles et patientes recherches qu'il a consacrées aux Isariées et aux types voisins, M. GIARD a rendu un double et signalé service : d'une part, il a révélé aux naturalistes des infestations parasitaires trop souvent méconnues ; d'autre part, il a montré comment nous pourrions provoquer expérimentalement ces faits de concurrence vitale et nous en servir pour lutter victorieusement contre de redoutables fléaux. *Si le principe de la méthode s'impose aux méditations du biologiste, ses résultats pratiques ne tarderont pas à mériter la reconnaissance de l'agriculteur ; là même ne se limitera vraisemblablement pas son aire d'action....*

« Ce n'est pas seulement à l'attention des zoologistes, mais à celle des agriculteurs et à la sollicitude des pouvoirs publics, que s'imposent les belles recherches de M. GIARD sur les champignons entomophytes ². »

XII. — ZOOLOGIE APPLIQUÉE.

Pendant longtemps il n'existait en France aucun service de renseignements pour indiquer aux cultivateurs, soit de la métropole, soit de nos colonies, les moyens les plus efficaces pour lutter contre les insectes et autres animaux qu' dévastent les récoltes. Fréquemment consulté, soit par les agriculteurs de la région du nord, soit par d'anciens élèves ou des collègues résidant dans les colonies, soit enfin par les directeurs de journaux d'agriculture, j'ai dû à plusieurs reprises m'occuper de ces

¹ Le 10 mars 1893, en m'adressant un agriculteur qui lui témoignait le désir d'essayer dans ses domaines l'emploi du champignon parasite du hanneton, M. PASTEUR m'écrivait : « Je prie M. GIARD, passé maître en la question, de répondre directement à la lettre ci-jointe. »

² J. CHATIN, *Revue des travaux scientifiques français*, t. XIII, 1893, n° 6, p. 418-419.

questions de zoologie appliquée dans lesquelles les professeurs départementaux d'agriculture montrent souvent une insuffisance regrettable.

C'est ainsi que j'ai étudié les insectes de la betterave, de la canne à sucre, de l'arachide, de la vigne, etc.

On a vu ci-dessus par quels procédés généraux j'ai proposé de lutter contre ces redoutables ennemis de l'agriculture. L'emploi des cryptogames parasites est certainement assez délicat et exigera de longs essais préalables avant de pouvoir entrer dans la pratique courante. Mais il offre au point de vue économique et hygiénique des avantages si considérables sur les insecticides chimiques et sur les procédés mécaniques qu'on ne peut trop en recommander l'étude. C'est ce que j'ai exposé dans plusieurs rapports présentés à M. le Ministre de l'Agriculture au nom du Comité technique présidé par M. Ém. BLANCHARD.

Les recherches fauniques poursuivies dans les laboratoires de zoologie maritime constituent certainement la meilleure préparation à la solution des questions si complexes relatives aux divers genres de pêche et aux industries qui s'y rattachent.

Aussi pourrai-je citer dans ce *titre* les nombreux mémoires que j'ai publiés sur la faune de la Manche et de l'Atlantique et d'une façon plus spéciale mes études sur les poissons du Boulonnais, sur les saumons de la Canche, sur les mœurs de la truite de mer, etc.

Mes travaux sur les invertébrés marins, leurs larves, leur lieux de ponte, leurs époques de reproduction, ont aussi un intérêt considérable au point de vue de la nourriture des poissons et surtout des alevins, qui, on le sait, fréquentent surtout telle ou telle zone du littoral à la recherche de leur aliment de prédilection.

Grâce aux observations de cette nature que j'ai continuées depuis plus de vingt ans, j'ai pu acquérir dans ces questions une compétence que M. le Ministre de la Marine a bien voulu reconnaître en m'appelant en 1888 à faire partie du comité consultatif des pêches maritimes.

C'est en qualité de membre de ce comité que j'ai été amené à étudier pour en faire l'objet de rapports spéciaux la protection des jeunes poissons, la réglementation de la coupe de goémons, les dégâts causés par certains engins de chalutage, la surveillance des lieux de pêche, les conditions dans lesquelles doivent être établis les cantonnements et les réserves, l'organisation des recherches scientifiques concernant la pisciculture marine, les amorces, etc.

XIII. — VARIA.

Après avoir énuméré quelques publications relatives à la paléontologie des insectes tertiaires, à des questions d'enseignement ou à des sujets scientifiques sans rapports directs avec la biologie, je rappelle dans ce dernier titre un certain nombre d'articles de polémique écrits aux diverses périodes de ma carrière.

Ces discussions un peu vives ne me paraissent pas inutiles pour le progrès de la science et il me serait facile de montrer par d'illustres exemples qu'elles ont été fréquentes, surtout aux époques où l'humanité faisait en avant les pas les plus décisifs. En science, comme en d'autres matières, l'indifférence est un fâcheux symptôme. Que si l'on m'objecte que les polémiques prennent vite un caractère personnel, je répondrai que cela doit être forcément, car les idées ne circulent pas librement dans l'espace et, quand nous voulons les combattre, nous trouvons devant nous le cerveau pensant qui les a formulées. La courtoisie ne doit pas aller jusqu'à l'effacement du caractère. Malgré leurs inconvénients passagers, les luttes scientifiques ont toujours un résultat avantageux : elles empêchent certaines erreurs de se perpétuer indéfiniment grâce au prestige des noms connus leur servant d'abri et de pavillon. Or détruire l'erreur, n'est-ce pas faciliter la recherche de la vérité ? « Cultivons notre jardin », soit, mais, avant tout, n'y laissons pas croître les mauvaises herbes.

XIV. — ENSEIGNEMENT PRATIQUE. CRÉATION DU LABORATOIRE
DE WIMEREUX.

Fermeement convaincu que l'enseignement des sciences naturelles pour être fructueux doit avoir un caractère essentiellement pratique, je me suis astreint à travailler le plus possible au milieu de mes élèves et à diriger personnellement leurs essais.

J'ai, dans le même esprit, multiplié les excursions soit dans l'intérieur des terres, soit au bord de la mer sur les points les plus riches des côtes de la Manche ou de l'Océan, profitant du concours de l'État pour entreprendre des dragages à bord du *Moustique* et de la *Perle* au large de Concarneau, acceptant aussi avec reconnaissance l'aide des particuliers (de la Compagnie du Pont sur la Manche par exemple), pour étudier la faune des Invertébrés marins du Pas-de-Calais.

En 1874 j'ai créé la Station zoologique de Wimereux. Cet établissement fondé et entretenu d'abord avec mes seules ressources fut bientôt encouragé par l'Association française pour l'avancement des sciences, puis par le Conseil municipal de la Ville de Paris. Depuis vingt ans j'y consacre tous les loisirs que me laissent mes fonctions universitaires. Ce qu'il a produit comme hommes et comme travaux on pourra en juger par les Rapports publiés chaque année depuis 1876 au nom du Comité des Hautes-Études (section des sciences naturelles) actuellement présidé par M. H. de LACAZE-DUTHIERS.

On en jugera mieux encore en parcourant les deux recueils scientifiques de la Station de Wimereux-Ambleteuse.

Les *Travaux de la station zoologique de Wimereux* forment une collection de six volumes grand in-4^o édités pour la plupart aux frais du Directeur.

Le *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique* compte aujourd'hui vingt-sept volumes. Son caractère international s'explique par le grand nombre des zoologistes belges qui fréquentent le laboratoire de Wimereux.

Un des grands avantages de la méthode d'enseignement en plein air que je préconise est d'intéresser plus vivement les débutants et d'amener à la zoologie de nombreux adeptes.

Pendant les douze années que j'ai passées à Lille, sept thèses de doctorat ont été préparées sous ma direction et soutenues avec succès devant la Faculté des Sciences de Paris, et lorsque j'ai quitté la grande Université du Nord, j'ai eu la satisfaction d'y voir la plupart des chaires de Biologie occupées par mes anciens élèves, MM. Ch. BARROIS et P. HALLEZ à la Faculté des Sciences, R. MONIEZ, Th. BARROIS, H. LENOIR à la Faculté de Médecine.

Après avoir créé et développé ce qu'on a appelé l'École zoologique de Lille, j'ai pu dans le milieu très favorable où j'enseigne à Paris, diriger les débuts d'un grand nombre de jeunes biologistes dont la plupart ont déjà bien servi la science, chacun dans la mesure de ses forces et avec ses tendances particulières toujours scrupuleusement respectées.

Je rappellerai en effet les paroles que je prononçais en 1874, lors de l'inauguration de la Station de Wimereux, et qui n'ont jamais cessé d'être ma règle de conduite :

« Réduits à nos propres forces, et avec le seul concours de l'initiative privée, nous marchons confiant dans l'avenir ; l'établissement que nous

organisons ne sera ni un aquarium de parade, ni un de ces laboratoires où l'on n'entre qu'en aliénant une partie de son individualité. Nous nous inspirerons de ces belles paroles de l'immortel SAVIGNY : « Des obligations trop impérieuses paralysent les facultés ; elles semblent altérer la volonté même. Si les bonnes observations sont le fruit de la patience, elles sont aussi celui de la pleine et entière liberté. *Venena servitus, libertas poma.* »

II

L'ÉDUCATION DU MORPHOLOGISTE ¹

« Pour devenir un bon naturaliste, il faut vivre avec les animaux, les aimer, s'amuser à les observer, s'y intéresser en dehors de toute préoccupation lucrative. Vous le savez tout comme moi, Rommel, on peut faire un professeur d'histoire naturelle, mais un naturaliste se fait tout seul... »

MAURICE MAINDRON. *L'Arbre de Science*, 1906, p. 14.

Quoi qu'on en puisse écrire, dire ou penser, le vrai naturaliste, au sens complet du mot, celui qui personnifie le mieux tout un groupe de sciences parallèles aux sciences mathématiques et aux sciences physiques, mais ayant ses tendances et, dans une certaine mesure, ses méthodes propres et distinctes, c'est incontestablement le morphologiste.

L'étude des formes innombrables des êtres vivants, envisagées, soit dans leur état actuel, soit dans leurs incessantes métamorphoses et rapportées aux causes internes ou externes, actuelles ou anciennes, qui les déterminent, exige un état d'esprit très spécial, des qualités très particulières qu'on peut développer à coup sûr, mais qui, le plus souvent, sont congénitales; elle suppose aussi un sens esthétique très aigu, une soif du beau dont les aspirations jamais assouvies sont les meilleurs excitants aux progrès de cette branche des sciences naturelles.

Si la morphologie est rarement comprise comme elle devrait l'être et si les bons naturalistes sont rares, ce n'est pas, à mon avis, par défaut de vocations ou parce que les questions dont s'occupe le morphologiste présentent de trop grandes difficultés ou un trop faible intérêt. Il suffit d'avoir observé un certain nombre d'enfants pour constater combien

¹ La Méthode dans les Sciences : Morphologie, p. 149. F. Alcan, 1908 et *Revue du Mois*, t. VI, p. 22, 10 juillet 1908.

est vif chez la plupart d'entre eux le goût des choses de la nature. Ils veulent connaître et apprécier les êtres vivants qui les entourent. Leur curiosité toujours en éveil les porte irrésistiblement à développer cette tendance qu'ils apportent en naissant. La mémoire, en quelque sorte indéfiniment extensible dans le jeune âge, permet de meubler sans effort le cerveau infantile des connaissances nominales, qui deviennent plus tard d'une acquisition si pénible et qui ont contribué souvent à faire considérer par les esprits superficiels les sciences morphologiques comme des sciences de mots.

On peut affirmer que plus de la moitié des enfants de nos lycées et même de nos écoles primaires pourraient devenir d'excellents naturalistes.

Malheureusement les excellentes dispositions qu'ils apportent en naissant sont rarement cultivées. Bien plus, on s'efforce trop fréquemment de tuer les vocations dans l'œuf et les détestables pratiques de la pédagogie traditionnelle détruisent rapidement les germes précieux d'une initiative qu'il eût suffi d'encourager pour en obtenir les meilleurs résultats.

Les premiers pédagogues que l'enfant rencontre sur son chemin sont ses parents et en particulier sa mère. Or la femme, si curieuse à beaucoup d'égards, attache en général peu d'importance à la connaissance des plantes et des animaux. La vieille histoire biblique de la pomme et du serpent semble lui avoir laissé une perpétuelle défiance qu'elle cherche à communiquer à sa progéniture. Des prohibitions inspirées par un amour maternel inéclairé viennent à chaque instant troubler l'apprenti naturaliste dans ses premières expériences : « Ne touche pas à cette bête, elle mord ! » « Ne touche pas à cette plante, c'est un poison ! » « Ne va pas au ruisseau, tu pourrais te noyer ! » « Ne grimpe pas à l'arbre, tu tomberais ! »

Et je ne veux même pas envisager les cas, hélas trop nombreux, où ces défenses sont inspirées par un sentiment moins noble et plus prosaïque : « Laisse cet insecte, c'est une bête malpropre, elle va te salir ! » ou « Tu vas tacher ta veste et déchirer ton pantalon ». C'est pis encore naturellement, quand père et mère, se désintéressant de tout rôle pédagogique, transmettent leur autorité à des mercenaires d'une culture inférieure et l'esprit farci de préjugés ridicules.

Il est fort heureux pour le progrès des sciences naturelles qu'il y ait encore pas mal d'enfants désobéissants.

Il est fort heureux aussi que certains comprennent tout ce qu'on peut attendre de vertu éducatrice de ces premiers contacts d'une intelligence qui s'éveille avec le milieu si complexe dans lequel elle devra évoluer. On

peut dire sans exagération que les cinq ou six premières années de l'existence sont celles pendant lesquelles le cerveau humain est capable d'acquérir, par l'observation des êtres vivants, les notions les plus utiles pour la conduite de la vie.

C'est ce qu'ont bien compris les grand penseurs qui, comme RABELAIS, F. BACON, J.-J. ROUSSEAU, ont dénoncé ce qu'il y a de factice et de contraire au développement normal des facultés humaines dans les procédés pédagogiques généralement usités.

C'est ce que proclament aussi, avec plus de force encore, les esprits positifs, parfois un peu frustes, mais dégagés de préjugés et de routine, que nous voyons surgir, chaque jour plus nombreux, dans le nouveau monde.

Qu'il me soit permis d'invoquer à titre d'exemple le témoignage d'un grand praticien, d'un homme qui, dans ces derniers temps, s'est fait une belle renommée parmi les horticulteurs et les botanistes américains, LUTHER BURBANK, de Santa-Rosa (Californie).

Après avoir enrichi l'humanité d'une foule de fleurs et de fruits nouveaux qu'il a créés par des croisements ingénieux, des mutations heureuses ou d'habiles sélections, BURBANK vient de publier sous ce titre suggestif : *L'élevage de la plante humaine* (*The training of the human plant*) un petit livre fort intéressant, d'où j'extrais la pensée suivante, très juste sous son apparente trivialité :

« Tout enfant devrait avoir à sa disposition des criquets, des têtards de grenouilles, des punaises d'eau douce, des colimaçons, des fraises de bois, des châtaignes, des glands de chêne, des cônes de pin, des arbres auxquels il pourrait grimper, des ruisseaux où il aurait le droit de patauger, des rochers à escalader... et un enfant qui n'a pas eu tout cela a été privé de la meilleure part de son éducation. »

Il a surtout été privé de la meilleure part de son éducation de morphologiste et a subi de ce chef un dommage qu'il ne pourra jamais réparer complètement plus tard.

Mis à l'école, l'enfant est soumis à de nouvelles épreuves et c'est merveille si le régime disciplinaire qui lui est imposé ne détruit pas chez lui, d'une façon irrévocable, le sens inné des choses de la nature.

Un verbalisme outrancier, les raisonnements faussement déductifs, le mépris des réalités concrètes, l'emploi des causes finales comme un moyen d'explication, tels sont les vices principaux de l'enseignement dit classique. Pendant longtemps il y avait au moins une compensation à ce

triste état de choses. Au sortir des humanités, le jeune homme possédait une certaine connaissance des langues anciennes (latin et grec) et cela, en dehors d'une utilité morale supérieure, n'était pas sans de sérieux avantages pour le futur naturaliste. Habilement conduites, ces études littéraires pouvaient même fournir à l'esprit de l'apprenti morphologiste une excellente préparation pour ses futurs travaux. L'analyse linguistique révèle bientôt, à une intelligence avertie, des lois de structure et d'évolution des formes du langage tout à fait comparables à celles qu'on peut déduire de l'observation des êtres vivants.

Mais combien des maîtres s'inspirent dans leur enseignement des méthodes d'un Auguste SCHLEICHER ou d'un Arsène DARMESTETER ? Et avec les idées actuelles, faussement démocratiques, d'utilitarisme outrancier et de nivellement par le bas, c'est à peine si l'étude du latin et du grec est poussée assez loin pour assurer le minimum de savoir indispensable à l'acquisition de la nomenclature binaire et de la taxonomie, cet inévitable alphabet chinois du morphologiste.

Les sciences mathématiques n'exigent pour être abordées avec fruit qu'un très petit nombre de données préalables, la plupart très facilement et très rapidement abstraites du monde matériel. De là l'étonnante précocité des grands mathématiciens : PASCAL, ABEL, ÉVARISTE GALOIS...¹

Très différentes sont les conditions requises pour la culture et pour le progrès des sciences naturelles. Avant de travailler à faire avancer la science, le morphologiste doit avoir emmagasiné un ensemble énorme de données concrètes qu'il lui faut apprécier, étiqueter et classer dans son esprit. Et ce travail préliminaire n'exigera pas seulement un effort de mémoire considérable. Il ne suffit pas de lire et de retenir ce qu'ont écrit les prédécesseurs. En cela, comme en beaucoup d'autres choses, l'expérience d'autrui compte pour peu. Il est indispensable que, par un effort personnel, le morphologiste ait lui-même appris à voir, qu'il ait acquis une connaissance spéciale très affinée des objets de ses observations, qu'il

¹ De là aussi le caractère simpliste et, à certains égards, enfantin de beaucoup de mathématiciens. Il y a quelques années, un nommé V.... élève de mathématiques spéciales d'un de nos grands lycées de province, a réussi à se faire accepter de plusieurs mathématiciens notoires comme l'auteur de théorèmes importants, qu'il n'avait fait qu'emprunter à diverses publications connues et même aux Comptes rendus de l'Académie des Sciences. Il a pu soutenir plusieurs semaines, sans être démasqué, le contact des analystes et des géomètres les plus éminents. Pareille mésaventure n'aurait pu arriver à des naturalistes ; l'insuffisance des connaissances concrètes nécessaires pour la pratique des sciences naturelles aurait vite décelé la fraude, si même celle-ci avait été possible dans l'état actuel de la bibliographie.

sache interpréter et dégager des contingences perturbatrices les multiples expériences que lui présente la nature, expériences souvent bien plus précises que celles péniblement réalisées dans les laboratoires.

C'est seulement après ce long apprentissage, rendu plus long et plus difficile encore par la mauvaise préparation dont nous avons parlé, c'est seulement après plusieurs années d'essais et de tâtonnements que le morphologiste peut tenter, avec quelque espoir de réussite, l'application des méthodes qui lui permettront peut-être d'arriver à quelque découverte sensationnelle.

Aussi n'est-ce jamais avant un âge déjà avancé (rarement avant la cinquantaine) que les naturalistes les plus éminents ont produit leurs œuvres capitales. Qu'on se rappelle les exemples de LAMARCK, de DARWIN, etc., et qu'on songe à l'énorme quantité de faits concrets lentement découverts ou péniblement contrôlés, sur lesquels ces puissants esprits ont construit leurs théories générales.

Les méthodes usitées en morphologie ne sont d'ailleurs nullement différentes de celles employées dans les autres sciences naturelles et plus spécialement dans les sciences biologiques. Les procédés expérimentaux sont, en grande partie, ceux mis en œuvre en géologie, en minéralogie et même dans les sciences physico-chimiques.

Le morphologiste devra d'abord s'exercer, comme nous l'avons dit, à la connaissance des formes extérieures des êtres vivants. Après avoir acquis, dès sa première enfance, les notions générales que donne le contact de la nature, il suivra le goût qui l'entraîne vers tel ou tel groupe d'êtres vivants en particulier. Il faut que le morphologiste soit collectionneur ! Collectionneur de plantes, d'insectes, de coquilles, d'oiseaux, de mammifères, peu importe ! Mais l'étude systématique de séries de formes d'un ensemble déterminé est absolument nécessaire pour donner le sens de l'espèce et permettre de comprendre les grands problèmes que soulève cette question fondamentale de la biologie, qu'on l'aborde soit du côté statique comme il convient au début, soit du côté dynamique lorsqu'on est suffisamment armé pour le faire.

Et ici encore, que de critiques ne pourrait-on adresser à nos modernes pédagogues, et que de trésors intellectuels on laisse se gaspiller en pure perte ! Il y a dans tout adolescent un homme de sport et un collectionneur en germe. A cette double tendance la pratique des sciences naturelles donne la plus complète et la meilleure des satisfactions. Les exercices physiques que nécessitent la recherche des matériaux d'étude, les navigations, les courses en campagne, les excursions dans les bois, dans les

montagnes, sur les grèves maritimes, constituent les éléments d'une excellente culture somatique.

L'examen des objets recueillis vivants, dans leur pleine activité éthologique, leur préparation, leur détermination par comparaison avec les formes déjà classées en collections est la plus saine des distractions en même temps qu'elle donne à l'esprit des qualités d'ordre, de jugement, d'esthétique visuelle, susceptibles d'applications nombreuses dans les domaines les plus divers de l'art et de la science.

Un snobisme regrettable a disjoint aujourd'hui cet ensemble éducateur si admirablement fécond. D'une part, la bicyclette, l'automobilisme ou quelque autre sport pour le sport, pratiqué d'une façon peu intelligente, d'autre part la collection de timbres-poste ou de cartes postales illustrées, ont la vaine prétention de donner satisfaction à toutes les aspirations de nos jeunes étudiants.

Le résultat le plus immédiat de cette fâcheuse disjonction est la disparition, chaque jour plus accentuée, de ces chercheurs si intéressants, que les Anglais désignent du nom expressif de *Field-naturalists*, qu'on pourrait traduire par naturalistes de plein air. Parmi eux cependant se recrutent d'utiles auxiliaires de la biologie, ceux auxquels on décernait souvent en France, non sans quelque injuste mépris, le titre d'amateurs: francs-tireurs de la science qui ont fourni plus d'une fois d'importantes découvertes, qui toujours ont enrichi la moisson de faits particuliers servant de base aux plus hautes spéculations.

Même limitée à l'étude des formes extérieures, la morphologie comporte en effet des généralisations d'un ordre très élevé: Un LINNÉ, un TOURNEFORT, un LAMARCK, un Bernard de JUSSIEU ont pu déduire du simple examen externe les premiers linéaments de la classification naturelle des animaux et des végétaux. Mais il faut se garder de croire qu'il soit impossible de rien attendre de plus de cette méthode beaucoup plus délicate qu'on ne le croirait *a priori*.

Chaque jour les progrès de la science ont rendu plus utiles et plus indispensables les descriptions et les figures soignées, non seulement pour l'établissement d'une systématique plus précise, mais pour la solution des questions si vivement débattues aujourd'hui de l'origine des espèces par fluctuations et par mutations.

Une branche nouvelle de la morphologie, la biométrie si en honneur, surtout en Angleterre, depuis quelques années, exige l'examen très minutieux et la mensuration détaillée de milliers d'individus d'une forme déterminée, et cette besogne en apparence bien plus fastidieuse et

bien plus futile que la comparaison de types spécifiques voisins passionne à juste titre de nombreux travailleurs. Ceux-là seuls toutefois en tireront tout le parti désirable qui sauront apprécier d'avance la valeur dominante de tel ou tel élément dans la corrélation des organes.

Une autre branche de la science, la *promorphologie*, de E. HAECKEL, qui est aux êtres organisés ce que la cristallographie est aux corps inorganiques, constitue aussi un champ plein de promesses. Elle est à peine abordée aujourd'hui, bien qu'elle n'exige, elle aussi, d'autres connaissances préalables que celle de la morphologie externe et les éléments de la géométrie. Mais elle ne prendra toute son importance que lorsqu'elle sera combinée avec les données de l'éthologie et celles-ci également ne peuvent être obtenues que par l'observation prolongée de la nature *in vivo*.

Si les formes extérieures des êtres vivants portent l'empreinte des milieux auxquels elles sont adaptées et sont dans une certaine mesure la traduction des actions cosmiques auxquelles elles sont soumises, elles sont déterminées d'autre part non moins efficacement par les réactions éthologiques que l'ambiance provoque dans l'organisme.

Le morphologiste sera donc rapidement conduit à faire appel à l'anatomie interne envisagée sous toutes ses formes (organologie, histologie, cytologie). On sait les obstacles que de vieilles superstitions ont longtemps opposés au progrès de l'anatomie humaine. L'histoire de VÉSALE est connue de tous. On sait aussi l'influence que les études anatomiques ont eue sur l'admirable épanouissement artistique d'un LÉONARD DE VINCI, d'un MICHEL-ANGE, d'un RAPHAËL, d'un ALBRECHT DÜRER.

L'anatomie comparée n'a pas eu une influence moins favorable sur le développement de la morphologie zoologique et de la morphologie botanique, et il est ridicule de prétendre qu'elle ait aujourd'hui épuisé sa fonction.

Elle a pris d'ailleurs une signification plus haute et une valeur philosophique de premier ordre depuis l'avènement des théories transformistes de LAMARCK et de DARWIN qui, au point de vue statique jusque-là prédominant, ont ajouté le point de vue dynamique et les innombrables problèmes qu'il soulève.

Savoir par quelle série de transformations successives l'être vivant sorti d'un œuf arrive à une forme adulte déterminée était déjà sans doute une question intéressante pour les morphologistes prédarwinien.

Il y eut certainement des embryogénistes avant LAMARCK, mais combien les recherches ontogéniques sont devenues plus passionnantes depuis que

nous connaissons les rapports de causalité entre les divers stades évolutifs et les formes ancestrales correspondantes !

Le morphologiste a été ainsi amené à un examen plus attentif des fossiles, et la paléontologie, jusque-là simple objet de curiosité, est devenue, elle aussi, une science indispensable à celui qui veut retracer l'histoire, au sens propre du mot, des êtres organisés.

Les parties solides qui seules nous attestent l'existence des animaux ou des plantes des âges anciens sont, ainsi qu'on le dit justement, les *médailles de la création*. Elles portent inscrites en caractères indélébiles les marques irrécusables de la vie qu'ont menée leurs antiques possesseurs.

Entrevues par des hommes de génie, Bernard PALISSY et le danois Nicholas STENSEN, la signification et la valeur scientifique des fossiles furent comprises d'abord par les anatomistes VICQ D'AZYR, PALLAS, CAMPER, CUVIER, et le développement des idées transformistes amena un progrès corrélatif dans ce domaine de la morphologie rétrospective.

Mais, comme le remarquait il y a quelques années un éminent paléontologiste, « ce qu'il y a de désappointant dans les résultats obtenus par l'étude des fossiles, c'est le manque absolu de renseignements sur l'origine des grandes subdivisions ou phylums des animaux et des végétaux. » (WOODWARD, 1898).

Cela tient à ce que même les couches fossilifères les plus anciennes ne renferment que des êtres déjà hautement évolués. Toute une série antérieure de terrains métamorphisés ne nous laisse aucun espoir de rencontrer des organismes moins différenciés. Et d'ailleurs, même si les conditions de conservation avaient été meilleures, la simplicité de ces êtres, l'absence probable de toute partie squelettique ou leur faible consistance auraient certainement empêché la fossilisation de ces êtres primordiaux.

C'est grâce à l'embryogénie comparative que nous arriverons à combler en partie cette lacune à tout jamais irréparable de la paléontologie et à nous figurer approximativement ce qu'ont dû être des formes dont les gastrœades actuels, les trochosphères et autres larves pélagiques peuvent seules nous donner quelque idée.

Nous devons donc, ainsi que le demande justement RITTER¹, cesser de cultiver exclusivement l'anatomie, l'embryogénie, la paléontologie, mais utiliser à la fois les données de ces trois sciences, si nous voulons obtenir de nouveaux et sérieux progrès en morphologie.

¹ W.-E. RITTER. The place of comparative anatomy in general biology. (*Congress of arts and science, Universal Exposition of Saint-Louis, V. 1906, p. 330*).

On ne saurait trop insister sur ce point, à une époque où l'amoncellement des faits chaque année plus abondants contraint les travailleurs à une spécialisation précoce, spécialisation nécessaire et avantageuse à beaucoup d'égards, mais dont la conséquence la plus fâcheuse est que chaque spécialiste arrive trop vite à considérer comme seuls dignes d'intérêt les objets dont il s'occupe et la manière dont il s'en occupe.

« Quelle est la méthode la plus correcte, écrivait récemment MONTGOMERY¹ ? » Cela a été et cela sera sans doute longtemps encore l'occasion de bien des débats contradictoires. Les anatomistes comparatifs soutiennent une thèse, les embryogénistes une autre, et cela probablement parce que les premiers sont moins familiers avec les faits d'embryogénie et les seconds moins instruits des détails de la structure des animaux adultes. » Rien n'est plus juste et la remarque s'applique à toutes les disciplines dont l'ensemble constitue ce qu'on appelle de nos jours la biologie. Chacune d'elles s'applique au même objet : l'être vivant ; le point de vue auquel on l'examine caractérise seul les divers compartiments scientifiques. Loin de demeurer étanches, ceux-ci doivent communiquer largement entre eux et permettre un continuel échange des résultats obtenus séparément pour les faire converger vers un but commun.

La physiologie elle-même ne peut être raisonnablement opposée à la morphologie, comme on l'a fait trop souvent en France, sous l'influence, en ce point regrettable, de l'illustre Claude BERNARD. Que pour faciliter l'enseignement on distingue la science des formes et qu'on mette en regard la science des fonctions, cela peut être de quelque utilité. Mais à la condition de ne pas masquer les rapports intimes qui unissent ces deux ordres de connaissances. Tout organe implique une fonction et tout caractère morphologique correspond à un caractère physiologique. La transmission héréditaire des caractères physiologiques entraîne l'apparition dans la progéniture de particularités morphologiques d'importance variable et dont l'existence nous est parfois révélée uniquement par les phénomènes dynamiques (physico-chimiques) qu'ils traduisent.

Inversement l'étude attentive de légères variations morphologiques a permis, grâce à la merveilleuse activité d'un GALTON, d'un PEARSON, d'un BATESON, etc., de créer une science nouvelle, la Biométrie, dont les indications sont souvent de grande valeur pour le physiologiste.

L'étude de la variabilité de certains caractères dans un lot homogène

¹ MONTGOMERY (Thomas-H.). On phylogenetic classification. (*Proceedings of the Academy of natural science of Philadelphia*, avril 1902, p. 225).

d'un grand nombre d'individus nous révèle dans quel sens nous pouvons espérer développer cette variabilité pour la création de races nouvelles. Au simple examen d'un polygone de variation, un morphologiste expérimenté verra si une race est équilibrée ou, si l'équilibre est rompu, quelles sont les causes de cette rupture. On a pu reconnaître ainsi que les conditions de nutrition dans le sol règlent le nombre des fleurs ligulées d'une marguerite, que la profondeur des eaux amène une diminution de la taille des pagures mâles, que la présence de parasites entonisciens modifie les dimensions relatives de la carapace des crabes infestés, etc.

Tout le chapitre si intéressant des régénérations et des autorégulations qui les accompagnent est encore une preuve excellente de la nécessité d'envisager à la fois le côté physiologique et le côté morphologique des problèmes, et c'est ainsi que MORGAN, PRZIBRAM, KAMMERER et BARFURTH ont pu jeter une vive lumière sur ces passionnantes questions.

L'expression de *morphologie expérimentale*, que DAVENPORT a le premier employée comme titre d'un livre admirable et que LACAZE-DUTHIERS aurait certainement accueillie avec enthousiasme, n'est-elle pas la traduction de cette nécessité reconnue par tous les biologistes de supprimer toute barrière entre les deux aspects statique et dynamique de l'étude des êtres vivants ? C'est, comme nous l'avons souvent répété, par une fausse interprétation du mot expérience et en cherchant à monopoliser à leur profit la méthode expérimentale que les physiologistes de la vieille école cherchaient à légitimer leur prétention d'être des créateurs, tandis que les morphologistes devaient se contenter d'être des contemplateurs de la nature ¹.

D'un seul mot on peut dire que la morphologie équivaut dans les sciences naturelles à la méthode graphique dans les sciences physiques. En enregistrant l'action des facteurs externes ou internes qui agissent sur les êtres animés, elle nous permet de formuler plus complètement certaines lois physiologiques et nous pose des problèmes dont sans elle nous ne soupçonnerions pas l'existence.

Quel étonnant complexe de connaissances morphologiques très précises et d'habileté expérimentale de premier ordre chez ces naturalistes qui, à la suite de G. MENDEL, de H. de VRIES, de CORRENS, de TSCHERMAK, de BATESON, ont établi une théorie de l'hybridité aussi féconde en biologie que l'a été la théorie atomique en chimie ! Grâce au

¹ A. GIARD. Les tendances actuelles de la morphologie et ses rapports avec les autres sciences. (*Bulletin scientifique de la France et de la Belgique*, t. XXXIX, 1905, p. 471 et suiv.).

mendélisme, en effet, le biologiste peut combiner à son gré les particularités élémentaires d'un grand nombre de types morphologiques et façonner en quelque sorte sur commande des formes nouvelles, comme le chimiste produit des corps nouveaux à l'aide des corps simples qu'il a su distinguer. Le morphologiste est donc bien lui aussi un créateur.

Mais nulle part la connexion intime de la morphologie et de la physiologie n'apparaît plus nettement que dans les études éthologiques qui, comme nous l'avons dit, ont dès la plus haute antiquité constitué le champ propre du naturaliste par excellence et doivent être la base de son éducation ontogénique, comme elles ont été historiquement le point de départ de toute la biologie.

Le naturaliste doit, après un examen suffisant, distinguer un être vivant et le situer à la place qui lui convient dans les innombrables séries des formes réalisées; mais il doit aussi retrouver dans cet être l'ensemble des causes actuelles et passées dont il est l'expression morphologique. Toute l'histoire de l'univers est écrite sur les ailes d'une mouche.

Éclairée et mise en valeur par les doctrines transformistes, l'éthologie nous apparaît comme la science des équilibres réalisés à chaque instant entre les êtres vivants et les milieux cosmiques ou biologiques au sein desquels ils évoluent.

Considérée à l'état statique, à un moment donné, toute forme organisée est fonction des autres êtres qui l'entourent et des conditions climatologiques, géologiques et orologiques, etc., de la partie de la terre où elle est placée.

Au point de vue dynamique et en vertu de leur multiplication intense et variée, les animaux et les végétaux sont condamnés à une lutte perpétuelle pour la possession des conditions les plus favorables à leur existence. Leur plasticité et leurs adaptations tendent à rendre de plus en plus parfaits les équilibres à chaque instant ébranlés par les changements de l'ambiance.

La mobilité des équilibres biologiques nous est clairement démontrée par les fluctuations des caractères morphologiques dont la sélection peut et doit s'emparer pour leur imposer les directions les plus avantageuses.

C'est le point de vue si admirablement mis en lumière par Ch. DARWIN dans son livre sur l'origine des espèces. Et il n'y a rien de contradictoire entre l'action de la sélection, facteur secondaire d'une puissante activité et celle des facteurs primaires et des causes ataviques qui déterminent la variabilité.

Pas plus qu'il n'y a contradiction entre l'action actuelle des facteurs primaires et l'intégration dans les gonades des modifications déterminées dans la série des temps et traduites par une modification indélébile des plasmas ancestraux.

D'autre part nous constatons chaque jour plus nettement que si les états d'équilibre biologique à chaque instant donné sont rigoureusement déterminés par les causes actuelles et l'indestructible passé, le problème peut comporter parfois des solutions multiples souvent inégalement avantageuses et par conséquent soumises au jeu de l'inexorable sélection.

C'est ce que nous prouvent les cas très fréquents de polymorphisme sexuel (dans l'un ou l'autre sexe) et, plus généralement, les mutations si bien étudiées par HUGO DE VRIES. On n'a pas assez insisté à mon avis sur les ressemblances de toute nature qui existent entre les mutants spécifiques et les formes sexuelles d'une même espèce, les unes et les autres étroitement déterminées.

C'est en effet une grande erreur de penser (comme cela paraît être l'idée de nombreux naturalistes contemporains) que les mutations peuvent être quelconques et en nombre indéfini à une époque arbitrairement choisie. DE VRIES lui-même a fait voir dans le cas classique de l'*Oenothera lamarckiana* que les mutants existent en petit nombre (une dizaine au plus), inégalement armées pour la lutte pour la vie, et que par conséquent elles correspondent à quelques formes d'équilibre possible avec une plus ou moins grande stabilité. Certaines d'entre elles échapperaient certainement à l'observation et seraient éliminées à l'état jeune, si le botaniste ne prenait soin de les placer dans des conditions artificielles qui en permettent l'éducation jusqu'à l'âge adulte.

Les faits de pœcilogonie ¹, ou mutations évolutives dont je me suis efforcé de révéler l'importance, montrent aussi que la pluralité des états d'équilibre morphologique n'est pas réalisée seulement chez les formes parfaites, mais qu'elle peut exister aussi aux divers stades de l'embryogénie sans empêcher l'identité finale du résultat de l'évolution. Les belles recherches de PRZIBRAM et de KAMMERER, justifiant les prévisions que m'avait inspirées l'observation de faits très nombreux, ont prouvé qu'ici encore le morphologiste peut intervenir expérimentalement pour modifier à volonté la série des formes évolutives en changeant les conditions qui règlent les équilibres ontogéniques successifs.

¹ A. GIARD. La pœcilogonie (*Bulletin scientifique de la France et de la Belgique*, t. XXXIX, 1904, p. 153-188).

Toutes ces considérations me paraissent justifier amplement ce que j'ai dit de l'étendue de la sphère d'action qui est dévolue au morphologiste et de la nécessité qu'il y a pour lui de se tenir en contact permanent avec les objets de ses études envisagés dans le vaste laboratoire de la nature, en dehors de tout préjugé religieux et de toute conception métaphysique ¹.

Elles justifient aussi le conseil que j'ai fréquemment donné et sur lequel j'ai encore insisté dans les pages précédentes, de ne pas limiter nos procédés de recherche à telle ou telle instrumentation au détriment de toute autre. Ce n'est pas un vain désir de critique qui m'a fait jeter le cri d'alarme et dire les craintes que j'éprouvais en constatant le mépris non déguisé de certains naturalistes pour d'anciennes disciplines considérées par eux comme épuisées ². Aussi ai-je entendu avec grand plaisir les spirituelles objurgations que mon ami le professeur RITTER, de l'Université de Berkeley, prononçait récemment dans une circonstance solennelle:

« Gardons-nous bien, disait-il, de détourner les débutants de telle ou telle ligne de travail, l'embryogénie ou l'histologie, par exemple, sous prétexte que c'est *une branche morte* ou qu'il n'y a *plus rien à faire de ce côté*. Ne jetons pas une goutte de cocaïne sur l'ambition du jeune morphologiste ou du taxonomiste en lui disant: « Qui a souci de telles matières? » Une semblable attitude peut faire du mal, beaucoup de mal. Elle nuit aux individus; elle nuit à la science...

« Il semble que les biologistes américains soient plus enclins que ceux des autres nations à suivre les variations d'une certaine mode dans leurs goûts scientifiques. Qu'on se rappelle combien la phylogénie faisait fureur il y a une quinzaine d'années: combien paraîtrait étrange et singulier celui qui s'occuperait aujourd'hui de questions de cet ordre! Mieux vaudrait se présenter dans une soirée en tenue de chasse que de s'aventurer à discuter un arbre phylogénique en présence d'un biologiste dernier cri. Et cependant qui pourrait prétendre de sang-froid que les problèmes de cet ordre sont sans importance, ou qu'ils sont tous résolus, ou qu'ils sont insolubles? Qu'est devenue la méthode purement morphologique si en vogue il y a quelques années et si ignorée maintenant? Et la segmentation de l'œuf? Toutes les questions extrêmement intéressantes qui ont provoqué pendant une courte période de si bons travaux sur les divers modes de clivage ont-elles été résolues? D'où vient qu'aucune voix

¹ A. GIARD. L'évolution dans les sciences biologiques en France. (*Bulletin scientifique de la France et de la Belgique*, t. XLI, 1907, p. 435 et suiv.)

² A. GIARD. La direction des recherches biologiques en France. (*Bulletin scientifique de la France et de la Belgique*, t. XXVII, 1896, p. 432-458).

ne se fait plus entendre de ce côté? Combien de temps faudra-t-il pour que le domaine de la régénération, aujourd'hui si activement exploité, devienne aussi désert que les temples de Pæstum? Combien de temps la biométrie restera-t-elle en faveur? Nous voudrions espérer que ce sera pour plusieurs décades; mais, instruits par l'histoire, nous craignons bien qu'elle ne soit rapidement reléguée dans le grenier aux vieux habits.

« Par ces doléances nous n'entendons nullement empêcher qu'on aborde de nouvelles directions de travail et de nouvelles méthodes, ni qu'on le fasse avec un vigoureux enthousiasme; mais nous voudrions combattre cette étroitesse d'esprit qui fait mépriser les vieux problèmes et les méthodes anciennes et surtout qui les fait abandonner avant qu'on n'en ait tiré tout ce qu'on en peut attendre. En même temps que le champ de nos recherches, élargissons le champ de notre intelligence ¹. »

Oui, élargissons notre intelligence et n'oublions pas que selon le mot de PASCAL, *l'homme ne connaît le tout de rien*.

Reprenons la tradition encyclopédique de nos grands philosophes qui furent de grands philosophes, parce qu'ils furent surtout de grands hommes de science dans la complète acception du mot: DESCARTES, LAMARCK, d'ALEMBERT, CONDORCET, et disons avec un excellent morphologiste qui des détails minutieux de la conchyliologie avait su s'élever aux plus hautes conceptions générales :

« Toutes les branches des connaissances humaines se réunissant à un tronc commun, exercent les unes sur les autres la plus active influence et concourent à se perfectionner mutuellement. Il n'y a point de science que l'on puisse regarder comme essentiellement libre et indépendante des autres; la physique, la chimie, l'histoire naturelle, la médecine, ne sont que la nature sous ses différents aspects.

« Livrez-vous avec zèle à l'observation et à l'expérience et ne vous reposez pas sur de vains mots pour l'interprétation de la nature... La perfectibilité de l'homme est indéfinie... Les progrès des sciences sont illimités et il n'est rien dans la nature dont on ne parvienne un jour à connaître les causes. Ne prononcez point avant d'avoir observé et rejetez vos anciennes opinions quand il sera prouvé qu'elles sont erronées,

¹ W.-E. RITTER. The place of comparative anatomy in general Biology. (*Congress of arts and sciences. Universal Exposition of Saint-Louis, V. 1906, p. 325*). Ritter est sévère pour ses compatriotes, les mêmes critiques ne seraient pas déplacées chez nous.

adoptez les nouvelles quand elles seront plus exactes ; une telle doctrine est propre à accélérer les progrès des connaissances et la perfectibilité de l'esprit humain ¹. »

Après avoir critiqué la pédagogie de la première enfance et celle de l'enseignement secondaire, on s'étonnera peut-être que je ne dise rien de l'éducation du naturaliste dans l'enseignement supérieur. Je me suis expliqué ailleurs sur ce sujet et je ne puis que renvoyer le lecteur à ce que j'en ai dit dans l'introduction de mes *Controverses transformistes*. Pour ma part, dans une carrière déjà longue du professorat, je ne crois pas avoir formé un seul naturaliste. Peut-être, et c'est là mon espoir, en ai-je empêché un certain nombre de se déformer ! Peut-être aussi ai-je été pour beaucoup de jeunes un entraîneur utile, en leur faisant comprendre par mon exemple tout ce qu'on peut trouver de joie et de réconfort dans l'étude de la biologie.

Par là, j'ai conscience d'avoir rendu service à plusieurs de mes camarades de lycée et de l'École normale et à beaucoup des élèves et des auditeurs de mes cours. Je leur ai fait entrevoir une vie digne d'être vécue.

Je ne saurai trop insister sur ce rôle moralisateur et bienfaisant de la culture des sciences naturelles.

Il y a une trentaine d'années, mon ami bien regretté A.-F. MARION, m'avait invité à une campagne de pêches dans le port de Marseille et au large des îles de Pomègues et Ratonneau. MARION était alors un des très rares zoologistes français avec lesquels je fusse en parfaite communion d'idées. J'aimais à m'entretenir avec lui du développement rapide que les doctrines darwinistes allaient imprimer à la morphologie en particulier, à la science en général.

Après une journée de pénibles dragages, récompensés par une récolte particulièrement riche, nous nous étions attardés au laboratoire des allées de Meilhan, dans la contemplation admirative des formes merveilleusement adaptées de la faune marine. Et, la nuit venue, dans les ruelles pittoresques qui avoisinent le vieux port, nous devisions longuement encore sur les jouissances intellectuelles que nous procurait la science à laquelle nous avions voué toutes nos énergies.

« Ne pensez-vous pas, me disait MARION, qu'au fond nous sommes des égoïstes et que toute la peine que nous prenons n'est par nous supportée que dans l'espoir de satisfactions esthétiques aussi vives que celles que

¹ DRAPARNAUD. *Discours d'ouverture du cours de zoologie de l'an X.*

nous avons éprouvées tout à l'heure et que nous éprouvons chaque fois que nous revivons l'œuvre de la nature créatrice ! »

Peut-être, lui répondis-je ; mais il est certain que pareilles sensations nous rendent indifférents à bien des choses qui font le bonheur du plus grand nombre et même aux plus belles manifestations de l'art humain si inférieures aux spectacles qui nous charment. Ce serait là notre châtement si nous n'avions le droit de penser que le culte du beau dans la nature nous conduit à la pratique du bien et que nous collaborons ainsi au grand œuvre de l'heure présente, l'établissement de la religion de l'avenir.

BIOLOGIE GÉNÉRALE

III. — Principes généraux de la Biologie.....	page 59
IV. — Classification du règne animal.....	— 88
V. — Le darwinisme n'est pas l'évolutionnisme	— 97
VI. — L'évolution dans les sciences biologiques.	— 101
VII. — Préface à « l'Individualité et l'erreur individualiste »	— 131
VIII. — Préface à la « Dynamique des phéno- mènes de la vie »	— 135
IX. — Avant-propos de la réimpression du Dis- cours d'ouverture de J. B. Lamarck....	— 143
X. — Les tendances actuelles de la morpho- logie.....	— 151
XI. — Une théorie nouvelle de la vie.....	— 181
XII. — Néovitalisme et finalité en Biologie.....	— 187
XIII. — La méthode expérimentale en entomo- logie	— 195
XIV. — Caractères dominants transitoires chez certains hybrides.....	— 203
XV. — Les origines de l'amour maternel.....	— 207

III

PRINCIPES GÉNÉRAUX DE LA BIOLOGIE ¹

CORPS ORGANISÉS ET CORPS INORGANIQUES.

Les corps que nous voyons autour de nous ont été divisés en organiques et inorganiques, division qui répond à des caractères bien distincts lorsqu'on envisage les choses d'une manière superficielle, mais qui perd beaucoup de sa valeur pour le naturaliste philosophe. Ce n'est pas toutefois dans les cristaux qu'il faut chercher, comme l'ont fait certains minéralogistes, les points de rapprochement entre les individus organiques et ce que l'on nomme des individus inorganiques. Le cristal ou plutôt la molécule intégrante est la plus haute expression du règne minéral, le sommet de la branche qui s'écarte des règnes organiques.

L'individu minéral peut en effet se caractériser par une forme de plus en plus géométrique, une composition chimique de plus en plus simple et de plus en plus stable, une indépendance très grande par rapport au milieu dans lequel il prend naissance, tandis que l'individu organique présente au fur et à mesure qu'on s'élève dans la série une forme de plus en plus variable, une composition chimique complexe et instable, une dépendance très grande par rapport aux milieux ambiants. Si nous cherchons le point de contact entre le monde organique et le monde inorganique, nous le trouvons dans les corps qui sous l'influence de conditions extérieures affectent des formes plus ou moins régulières, mais non absolument géométriques (Prismes de basalte, nodules pisolithiques, cellules artificielles de TRAUBE, etc.); ou encore à un autre point de vue dans les composés si complexes et si peu stables de la chimie dite organique, laquelle ne peut plus être aujourd'hui séparée de la chimie minérale.

ORGANISATION ET VIE.

Il résulte de ce qui précède que l'on peut trouver l'organisation sans la vie, l'organisation n'étant qu'une certaine adaptation parfois transitoire,

¹ Introduction aux *Éléments d'Anatomie comparée des Invertébrés*, par HUXLEY, traduits par le Dr DARIN, 1876.

parfois durable des corps à un ensemble de conditions physico-chimiques définies (fausses cellules, caillots organisés du sang, etc.). Inversement la vie peut se produire avec un degré d'organisation très inférieur, mais en général elle est une cause de complication de cette organisation.

PROTOPLASME OU MATIÈRE VIVANTE.

Le protoplasme, appelé si justement par HUXLEY la *base physique de la vie*, n'est pas, comme on l'a souvent répété, une matière albuminoïde homogène. Une matière albuminoïde isolée n'est pas vivante, de même qu'un acide ou une base également isolés ne sont pas des corps chimiquement actifs. Mais le mélange de deux ou plusieurs substances albuminoïdes (le protoplasme en contient au moins deux) peut être vivant, de même que le mélange d'un acide et d'une base peut démontrer l'activité chimique de ces deux corps. Mais, tandis que dans la combinaison d'un acide et d'une base, la formation d'un corps nouveau met fin aux manifestations dynamiques du mélange, les matières albuminoïdes qui par leur réunion donnent naissance à un protoplasme, c'est-à-dire à une matière vivante, sont susceptibles de se régénérer aux dépens du milieu dans lequel elles sont placées au fur et à mesure que les manifestations dynamiques qu'elles produisent donnent naissance à des excréta rejetés dans ce milieu.

La matière vivante peut donc être comparée grossièrement à une pile électrique dont les éléments seraient capables de se régénérer indéfiniment. Cet échange continu d'éléments entre le corps vivant et le milieu dans lequel il est placé est une des conditions de la vie. La vie est l'organisation se continuant pendant que les molécules constituant le corps organisé (organisme) sont dans un état d'équilibre mobile ou de rénovation continue. Les graines des végétaux, les animaux lentement desséchés (Rotifères), qui peuvent pendant longtemps ne manifester aucune propriété vitale, loin de constituer des exemples à opposer à notre définition, viennent au contraire la corroborer. Pour que les éléments chimiques qui les composent puissent agir les uns sur les autres, il faut qu'ils soient dissous : *Corpora non agunt nisi soluta*. On peut comparer ces organismes à une pile dans laquelle il ne manquerait que le liquide.

Les œufs de certains animaux (oiseaux, etc.), qui exigent une certaine chaleur pour se développer entièrement nous fournissent un cas analogue à ces réactions chimiques qui ne s'accomplissent d'une façon parfaite que si l'on élève la température d'une manière suffisante.

ORIGINE DE LA VIE : GÉNÉRATION SPONTANÉE OU HÉTÉROGÉNIE.

Les longues discussions auxquelles cette question a donné lieu jusque dans ces dernières années, les efforts tentés pour démontrer ou réfuter les doctrines hétérogéniques ont fort médiocrement servi aux progrès de la science. Elles nous ont du moins fait voir d'une manière très nette l'impuissance de la chimie et de la physiologie à résoudre seules les problèmes biologiques. Les arguments les plus sérieux que l'on peut opposer aux travaux de POUCHET, JOLY et autres hétérogénistes, sont tirés de considérations purement morphologiques. Il est impossible pour quiconque a étudié avec soin l'organisation des Infusoires et même des Protistes d'admettre que des êtres aussi complexes se soient formés par génération spontanée. La taille d'un animal ou d'un végétal ne signifie rien dans cette question, et l'imperfection des recherches micrographiques a seule pu faire admettre la genèse d'êtres tels que les Paramécies, les Mucédinées, etc. Même pour les Protistes les plus inférieurs, les bactéries et autres Schizomycètes, l'hypothèse de l'hétérogénie est renversée par cette simple observation que ces êtres présentent des métamorphoses très compliquées. C'est ce qu'ont prouvé les recherches de RAY LANKESTER et les miennes propres sur les Vibrioniens chromogènes. Une évolution, c'est-à-dire une série de métamorphoses suppose forcément un état spécial du germe, résultat de l'hérédité, et prouve par conséquent une génération dépendante d'autres organismes antérieurs.

Cependant le raisonnement nous démontre d'une façon irrécusable que les premiers êtres vivants ont dû se former indépendamment de tout organisme préexistant et que ces êtres ont dû être aussi peu organisés que possible.

Les derniers progrès de la chimie et de la biologie nous permettent de lever une partie du voile qui recouvre ces origines obscures de la matière vivante.

THÉORIE DU CARBONE.

Lorsque le globe terrestre commença à se refroidir, les matières qui prédominaient dans l'atmosphère étaient l'eau ou ses éléments (hydrogène et oxygène), l'acide carbonique et l'azote; sous l'influence de la haute température et des sources puissantes d'électricité, de nombreuses combinaisons ont dû se produire entre ces éléments: d'abord des carbures d'hydrogène, puis des combinaisons azotées plus ou moins analogues aux matières albuminoïdes que nous connaissons.

Les admirables recherches de BERTHELOT ont montré que le chimiste peut reproduire au moyen des corps de la chimie minérale les principaux composés de la chimie organique, et les dernières recherches de SCHÜTZENBERGER sur les matières albuminoïdes, en élucidant d'une manière remarquable la composition chimique de ces corps si complexes, font prévoir le moment où leur synthèse sera réalisée dans les laboratoires ¹.

Parmi les innombrables combinaisons de cette sorte que la nature a produites pendant la série indéfinie des âges où la terre se refroidissait, plusieurs ont dû subsister durant la période où déjà, l'eau s'étant condensée, il existait des océans à la surface du globe. Le mélange de ces substances ou de celles d'entre elles qui pouvaient agir chimiquement les unes sur les autres, et se régénérer aux dépens de celles qui les entouraient, ou peut-être même aux dépens de composés plus simples ², a constitué les premiers êtres vivants, êtres d'une simplicité excessive et à peine comparables aux organismes que nous appelons les monères.

Peut-être aujourd'hui encore les conditions nécessaires à la production de tels êtres se trouvent-elles réunies quelquefois. Peut-être aussi, connaissant mieux la composition chimique des divers protoplasmes et de leurs éléments, arriverons-nous, comme l'a prédit notre illustre physiologiste Claude BERNARD, à conquérir la nature et à créer des organismes vivants comme le chimiste crée à volonté les produits élaborés dans les animaux et les plantes.

ANIMAUX, VÉGÉTAUX, PROTISTES.

Si l'on ne considère que les animaux supérieurs et les plantes usuelles qui nous entourent, la distinction entre le règne animal et le règne végétal est en quelque sorte intuitive, et c'est perdre son temps et sa peine que d'indiquer les caractères qui séparent ces deux ensembles. Il n'en est plus

¹ SCHÜTZENBERGER a montré que les diverses albumines sont constituées par un noyau amidé autour duquel viennent se grouper des principes divers : Urée, oxamide, acide acétique, etc.

Le mélange amidé est formé par divers corps appartenant à deux séries :

1° $C_n H^{2n+1} Azo^2$ ($n = 7, 6, 5, 4, 3$) leucine, butalanine, acide amidobutyrique.

2° $C_n H^{2n-1} Azo^2$ ($n = 6, 5, 4$).

Les corps des deux séries se trouvent en proportions moléculairement équivalentes dans le mélange amidé. Les différences observées dans les matières albuminoïdes dépendraient de la nature et des quantités des principes étrangers (urée, etc.) qui viennent se grouper autour de ce noyau commun.

² Les beaux travaux de PASTEUR, J. RAULIN, U. GAYON ont montré que les organismes les plus simples peuvent vivre dans des milieux exclusivement composés de substances chimiques définies,

de même lorsque, descendant l'échelle des organismes, nous arrivons dans les régions inférieures de l'un et l'autre règne. Les distinctions savamment établies disparaissent alors graduellement, et l'on conçoit bientôt l'existence d'une zone frontière entre les animaux et les végétaux, sorte de territoire neutre qu'on a désigné sous le nom de règne des *Protistes*.

On a reproché aux naturalistes qui admettent le règne des Protistes de doubler les difficultés au lieu de les supprimer, puisqu'il faut établir la distinction des Protistes d'une part avec les animaux, d'autre part avec les végétaux. Cette objection pourrait être faite chaque fois que l'on établit une division nouvelle dans les règnes organiques. Elle ne signifie rien pour ceux qui savent que toute division tranchée en biologie est chose purement subjective et que la nature ne se plie pas à nos systèmes étroits de classification. *Natura non facit saltus*.

L'un des caractères sur lequel on a surtout insisté pour séparer les plantes des animaux, c'est que ces derniers sont obligés de prendre toutes formées les matières protéiques ou albuminoïdes dont ils se nourrissent, tandis que les végétaux peuvent former directement de semblables matières. Voici comment le professeur HUXLEY a montré récemment le peu de valeur de ce caractère :

« Certains organismes qui traversent une phase d'existence où ils sont monades, les Myxomycètes par exemple, semblent à un certain moment de leur vie avoir besoin de puiser leur matière protéique à des sources extérieures — autrement dit ils sont animaux ; et pendant l'autre ils fabriquent eux-mêmes cette matière, — autrement dit, ils sont plantes. Et puisque toute la marche de la science moderne vient à l'appui de la doctrine de la continuité, on est fondé à émettre une hypothèse aussi raisonnable et aussi probable que peut l'être une hypothèse : de même qu'il y a des plantes capables de fabriquer de la protéine avec des matières minérales aussi intraitables en apparence que l'acide carbonique, l'eau, l'azotate d'ammoniaque et les sels métalliques ; de même que d'autres ont besoin que leur carbone et leur azote leur soient fournis sous la forme un peu moins brute de tartrate d'ammoniaque et de composés analogues, de même il peut y en avoir, comme c'est peut-être le cas pour les plantes vraiment parasites, qui soient incapables de se passer de matériaux encore mieux préparés, encore plus près d'être transformés en protéine ; et nous arrivons ainsi à des organismes tels que les Psorospermies qui appartiennent autant aux plantes qu'aux animaux par leur structure, mais qui sont animaux en ce qu'ils dépendent d'autres organismes pour leur nourriture.

« La circonstance bizarre observée par MEYER que la *Torula* de la levûre, bien qu'incontestablement une plante, fructifie cependant mieux quand on lui fournit la substance azotée complexe appelée pepsine; la probabilité que le *Peronospora* se nourrit directement du protoplasme de la pomme de terre, enfin les faits étonnants récemment découverts sur les plantes carnivores, tout vient confirmer cette idée; tout tend à la conclusion que la différence existant entre la plante et l'animal est une différence de degré plutôt que de nature, et que le problème de décider si un organisme est une plante ou un animal peut dans un cas donné être absolument insoluble ¹. »

Nous ne parlons pas du prétendu criterium qu'on a cru trouver dans la solubilité ou l'insolubilité des éléments animaux ou végétaux dans tel ou tel réactif. Il est démontré aujourd'hui que dans l'un et l'autre règne se rencontrent des éléments présentant les mêmes réactions chimiques (cellulose des Tuniciers presque identique à celle des plantes, glycogène ou amidon animal, etc.).

PLASTIDES, CELLULES.

Tout corps vivant peut se décomposer en éléments visibles seulement au microscope qu'on nomme *plastides* ou *cellules* en employant ce mot dans le sens le plus général. La plastide la plus simple est le *cytode* formé par un amas de protoplasme sans noyau ni membrane d'enveloppe. On l'appelle *gymnocytode*. Un cytode pourvu d'une membrane limitante est un *lépocytode*.

On nomme *cellule* dans le sens restreint du mot un cytode présentant un noyau, c'est-à-dire un amas de protoplasme au sein duquel se trouve une partie différenciée distincte de la substance ambiante par son aspect et ses propriétés.

Une cellule nue est une *gymnocelle*; une cellule pourvue d'enveloppe, une *lépocelle*.

La *plastide* peut quelquefois être très hautement différenciée (infusoires, éléments musculaires, éléments nerveux); elle possède dans ce cas des propriétés spéciales en rapport avec son organisation plus élevée.

MULTIPLICATION DES PLASTIDES.

Un cytode se multiplie par division de sa substance en deux parties plus ou moins égales (scissiparité).

¹ On peut encore citer l'identité d'action des réactifs physiologiques et en particulier des anesthésiques sur les animaux et les végétaux.

La multiplication des cellules est plus complexe. Elle peut se faire par bourgeonnement ou par rénovation nucléaire.

Il y a bourgeonnement quand une partie plus ou moins grande du noyau entourée d'une partie plus ou moins grande du protoplasme se sépare de la cellule mère pour former une nouvelle cellule (bourgeonnement des *Podophrya*, etc.).

La division par rénovation nucléaire peut se produire de deux façons :

1^o La cellule mère n'emprunte aucun élément extérieur (division cellulaire simple) ¹.

Le noyau de la cellule semble acquérir deux pôles : il devient ovoïde fusiforme et paraît strié dans le sens de son grand axe, le petit axe est marqué par une bande obscure (plaque nucléaire) qui ne tarde pas à se diviser en deux bandes parallèles entre lesquelles s'étendent des filaments (fils nucléaires) parallèles au grand axe. Les deux extrémités polaires de l'ancien noyau devenues punctiformes agissent comme centres d'attraction sur les granulations protoplasmiques. Autour de ces centres se produisent ainsi des étoiles à rayons très nombreux. La cellule présente en ce moment un aspect identique à la figure connue en physique sous le nom de *spectre magnétique*. Dans la zone neutre ou de moindre attraction il se reforme une plaque (plaque cellulaire) qui acquiert bientôt la solidité d'une paroi et se relie d'une façon ou d'une autre à la paroi de la cellule mère. En même temps, de chaque côté de la cloison nouvellement formée, un nouveau noyau est constitué par suite de l'attraction des granulations protoplasmiques, attraction qui cesse après la formation de la cloison.

2^o La cellule mère avant de se diviser mêle ses éléments à ceux d'une autre cellule (conjugaison, phénomène fondamental de la reproduction sexuée).

Dans ce cas chaque cellule peut, en apparence, perdre momentanément son noyau. Puis, deux noyaux de nouvelle formation vont à la rencontre l'un de l'autre sous forme d'étoiles rayonnantes. La fusion de ces deux étoiles constitue un noyau unique qui se comporte à son tour comme dans le cas de la division cellulaire simple.

La formation de cellules à l'intérieur d'une cellule (formation endogène) n'est qu'une abréviation et une condensation du processus de la division

¹ Les phénomènes que nous allons décrire ont été vus en partie par DERBÈS en 1844 et depuis par KOWALEVSKY, FLEMMING, FOI et un grand nombre d'observateurs. Mais ce sont les recherches simultanées de STRASBURGER sur les végétaux et de BÜTSCHLI sur l'œuf animal qui nous les ont fait connaître entièrement et nous ont démontré la généralité du processus.

cellulaire. On dit qu'il y a *formation libre* quand tout le protoplasme de la cellule mère n'est pas employé à la formation des éléments nouveaux.

Le noyau semble, dans certains cas, jouer un rôle moins important dans les phénomènes de division cellulaire. Dans les *Spirogyra* et quelques autres algues, une partie du protoplasme reste adhérente à la paroi de la cellule sur le point de se diviser et semble échapper, partiellement du moins, à l'influence du noyau. Chez d'autres algues, le noyau occupe dans la cellule une position latérale, et son rôle est encore plus effacé. Enfin, chez les *Cladophora*, le noyau a complètement disparu, et le rôle le plus important appartient au protoplasme pariétal. Il faut encore citer les cas où, le noyau persistant, les centres attractifs se forment à côté de lui et en dehors de son influence. C'est ce qui a lieu, par exemple, dans la formation des spores des *Anthoceros* et des macrospores de l'*Isoetes Durieui*. Le noyau inactif finit par être résorbé. Peut-être faut-il interpréter de la même façon les faits singuliers signalés par BALBIANI dans les œufs de certaines araignées et de quelques autres animaux chez lesquels la vésicule germinative paraît déçue de son rang de directrice de l'embryogénie et remplacée par un noyau de nouvelle formation (vésicule embryogène), qui devient le point de départ des phénomènes évolutifs.

En résumé, ce processus de la division cellulaire présente une diversité si grande sous son apparente uniformité, qu'on doit y voir une évolution acquise par hérédité, plutôt qu'un phénomène immédiatement réductible à des causes physico-chimiques.

ORGANE, PERSONNE, CORMUS.

La réunion des *plastides* constitue les *organes* qui peuvent être formés par des plastides de même espèce ou d'espèces différentes.

Une *personne* ou un *individu* au sens restreint du mot est un assemblage d'organes disposés dans un certain ordre. La *personne* est réductible au type *Gastrula*.

Dans un sens plus général le mot *individu* désigne tout être ayant une existence morphologique et physiologique distincte, que cet être soit monocellulaire ou pluricellulaire.

La réunion de plusieurs individus gardant entre eux des relations morphologiques et souvent physiologiques porte le nom de *cormus*.

La sphère du *Magosphaera* est un cormus de Catallactes monocellulaires. Les colonies de coraux sont des cormus d'Anthozoaires; le ruban d'un Ténia est un cormus de Vers plats.

Plusieurs individus forment un *cænobium* quand ils se fusionnent en partie et mettent en commun une portion de leur individualité (étoiles des Botrylles, etc.).

Il existe des passages par gradations insensibles entre les personnes et les organes. La première personne d'une colonie de *Pyrosoma* devient un organe, le cloaque commun du cormus. Les diverses personnes d'un cormus de siphonophores ont aussi le plus souvent la valeur de simples organes. Dans cette question de l'individualité comme partout ailleurs la nature procède par transitions infiniment petites et jamais par sauts.

DISPOSITIONS RELATIVES DES INDIVIDUS.

On appelle parties *centromériques* celles qui sont distribuées symétriquement par rapport à un point, par exemple, les différents individus d'un *Magosphæra* sont des plastides centromériques.

On nomme parties *antimériques* ou *antimères* celles qui sont disposées symétriquement par rapport à un axe. Exemple : les divers tentacules d'un polype, les individus formant les cœnobiums des botrylles, les bras d'une astérie.

Enfin on donne le nom de parties *métamériques* ou *métamères* à celles qui sont situées les unes à la suite des autres comme les anneaux d'une chaîne (les différentes cellules d'un filament de nostoc, les personnes formant la chaîne d'un ver rubané, les segments d'un arthropode, les vertèbres d'un vertébré, etc.). Les mots centromères, antimères, métamères désignent donc de simples rapports de position et nullement des ordres spéciaux d'individualité.

MORPHOLOGIE ET PHYSIOLOGIE. — HOMOLOGIE ET ANALOGIE.

La *morphologie* est l'étude des formes que présentent les êtres organisés.

La *physiologie* est l'étude des fonctions, c'est-à-dire des manifestations vitales que l'on observe chez les êtres vivants.

Deux organes sont *analogues* quand ils ont le même rôle physiologique, c'est-à-dire quand ils remplissent la même fonction. Exemple : l'aile de l'oiseau et celle de la chauve-souris, le poumon des mammifères et la branchie des poissons.

Deux organes sont *homologues* quand ils ont la même valeur morphologique, c'est-à-dire quand ils sont formés en des points correspondants de l'embryon et suivent un développement parallèle. Exemple : le poumon

des mammifères et la vessie natatoire des poissons ; les plumes des oiseaux et les écailles des reptiles, etc.

Il faut distinguer deux sortes d'*homologies* :

1° Les homologies ataviques (*homophylies*) qui ont leur cause dans l'hérédité. Telles sont celles que nous avons citées ci-dessus.

2° Les homologies par adaptation (*homomorphies*). Par exemple : les palmures interdigitales des oiseaux, des batraciens et des mammifères aquatiques sont des parties homologues par adaptation.

Ces dernières homologies sont parfois très difficiles à distinguer des premières, surtout quand elles se produisent sur des larves ou des êtres peu différenciés.

DIVISION DU TRAVAIL PHYSIOLOGIQUE ; DIFFÉRENCIATION ; PERFECTION ET ÉLÉVATION PLUS OU MOINS GRANDE DANS LA SÉRIE ANIMALE.

La différenciation consiste dans l'adaptation morphologique à une fonction spéciale d'une partie primitivement employée à des fonctions multiples. La différenciation des organes est donc une conséquence immédiate de la division du travail physiologique : *la fonction crée l'organe*. Un animal est d'autant plus parfait que ses divers organes sont mieux différenciés. Mais la perfection n'est pas nécessairement en rapport avec l'élévation dans la série animale. Une abeille est un animal plus parfait que l'amphioxus, quoique beaucoup moins élevé dans la série.

La perfection est une qualité objective ; l'élévation dans la série dépend de considérations subjectives, l'homme regardant comme plus élevés les animaux qui s'écartent le moins du tronc de son arbre généalogique ou de son propre plan d'organisation.

Quand un organe a une fonction très importante à remplir, il arrive souvent que cet organe se développe d'une façon excessive, les organes voisins sont dans ce cas fréquemment atrophiés ; c'est ce que Ét. GEOFFROY SAINT-HILAIRE appelait *principe de balancement des organes*.

Le développement ou l'atrophie d'un organe, et en général toute modification de cet organe peut être accompagné de modifications corrélatives dans des organes qui n'ont avec le premier aucuns rapports apparents (par exemple : larynx et organes génitaux). C'est ce que DARWIN appelle le *principe de corrélation de croissance*.

PRINCIPE DE LA CORRÉLATION DES FORMES.

Ce principe a été énoncé par CUVIER de la façon suivante : « Tout être organisé forme un ensemble, un système unique et clos dont les parties

se correspondent mutuellement et concourent à la même action définitive par une action réciproque. Aucune de ces parties ne peut changer sans que les autres changent aussi, et par conséquent chacune d'elles prise séparément indique et donne toutes les autres... tout comme l'équation d'une courbe entraîne toute ses propriétés; et de même qu'en prenant chaque propriété séparément pour base d'une équation particulière on retrouverait et l'équation ordinaire et toutes les autres propriétés quelconques, de même l'ongle, l'omoplate, le condyle, le fémur et tous les autres os pris chacun séparément donnent la dent ou se donnent réciproquement et en commençant par chacun d'eux celui qui posséderait rationnellement les lois de l'économie organique pourrait refaire tout l'animal. » (*Révolutions du globe.*)

Le principe de la corrélation des formes rend de très grands services, il est indispensable pour saisir certaines dispositions complexes; mais, comme le fait très judicieusement remarquer CLAUS, on doit bien se garder d'y chercher, ainsi que l'entendait CUVIER, une fin placée en dehors de la nature. Il faut le considérer comme une expression *anthropomorphique* pour désigner les rapports nécessaires entre la forme et les fonctions des parties et du tout, à peu près comme en astronomie on explique les phénomènes au moyen du mouvement apparent, c'est-à-dire par des expressions *géocentriques* uniquement pour la facilité de certaines démonstrations.

EMBRYOGÉNIE : L'ŒUF ET LES DÉBUTS DE L'ÉVOLUTION.

L'ovule ou œuf ovarien, animal ou végétal, est une cellule simple. Le noyau de cette cellule porte le nom de vésicule de PURKINJE, ou vésicule germinative; le nucléole est appelé tache germinative ou tache de WAGNER. Le contenu protoplasmique de l'ovule constitue le jaune ou vitellus.

L'œuf pondu possède rarement cette simplicité primitive; généralement un certain nombre de cellules de la glande ovarienne ou d'organes glandulaires accessoires, ajoutent leur contenu au contenu de l'ovule, et produisent ainsi ce qu'on a nommé *deutoplasma*, *vitellus nutritif*, *léciithe*, etc.

Ce processus de nutrition de l'ovule, tout en modifiant son état physiologique actuel et son évolution ultérieure, n'altère en rien sa valeur morphologique: c'est toujours une cellule simple, comme le prouvent d'ailleurs, les phénomènes qui suivent la fécondation.

La façon dont l'ovule s'assimile les éléments cellulaires nécessaires à sa nutrition, le nombre des éléments ainsi surajoutés, leur situation relative, etc., sont choses excessivement variables. Nous citerons seulement, en passant, l'œuf des rhizocéphales, où une seule cellule (dite cellule polaire), est absorbée, celui des insectes ou des crustacés où plusieurs cellules (trois ou quatre en général) s'adjoignent à chaque ovule; les œufs des Turbellariés, des Trématodes et des Cestodes, auxquels une glande spéciale (vitellogène), fournit une abondante matière nutritive; enfin les œufs des Tuniciers, des Oiseaux et des Mammifères qui sont entourés d'une couche cellulaire spéciale (*follicule*) à laquelle ils empruntent des matériaux nécessaires à leur évolution. Chez les oiseaux l'œuf reçoit même des éléments nutritifs empruntés à des organes extra-ovariens (*albumen* ou blanc de l'œuf).

Quand l'œuf ne s'assimile pas de bonne heure des matériaux nutritifs suffisants, l'embryon qui n'est que l'œuf à un état plus avancé, s'acquitte lui-même de cette fonction. Les coques renfermant la ponte de certains mollusques (*Buccins*, *Murex*, *Lamellaria*) renferment un grand nombre d'œufs dont quelques-uns seulement arrivent à l'état d'embryon, les autres vaincus dans la concurrence vitale servent à la nourriture des jeunes larves. Les petits de la Salamandre noire formés à l'intérieur du corps maternel dévorent également un certain nombre d'œufs non développés. De là à la nutrition par endosmose des œufs du *Pipa* greffés sur le dos de la mère il n'y a qu'un pas, et ce pas franchi nous arrivons à la placentation des squales, à celle plus parfaite des mammifères, à la lactation mammaire ou à la régurgitation des liquides nutritifs de certains oiseaux (Pigeons, etc.).

Partout où l'embryon à l'état d'œuf non encore fécondé, ou à une phase ultérieure, se nourrit ainsi aux dépens de l'organisme parent, cette nutrition se fait toujours par absorption d'éléments entrés en dégénérescence grasseuse, et cette nécrobiose physiologique est le critérium le plus sûr d'une embryogénie condensée, d'une absence de métamorphoses libres chez la larve. Un vitellus nutritif abondant est donc en général une circonstance défavorable pour l'étude embryogénique d'un être, et sa présence fait présager de nombreuses hétérochronies dans son évolution ¹.

¹ Il y a *hétérochronie* dans le développement d'un type déterminé quand la formation d'un organe se fait plus tôt ou plus tard que dans le développement normal des autres espèces du même groupe. Par exemple, dans l'embryogénie des Synascidies comparée à celle des Ascidies simples, si l'on prend pour échelle de comparaison les différents stades de l'évolution de la corde dorsale, il n'y a pas synchronisme dans les deux groupes pour les stades correspondants

Le phénomène de la fécondation est au fond une conjugaison entre l'amibe ou les amibes formés par les spermatozoïdes introduits dans l'ovule et nourris de la couche superficielle de cet ovule (noyaux spermatisques) et l'amibe ovulaire sorti à ce moment de son état d'enkystement (disparition apparente de la vésicule germinative).

La sortie des globules polaires (corpuscules de direction) s'effectue, d'après BÜTSCHLI, comme une simple division cellulaire dans laquelle l'une des cellules formées serait très petite. Il ne faut sans doute voir dans ce phénomène qu'une répétition ontogénique de la phylogénie. Chez les Protozoaires inférieurs quand il y a division cellulaire, les deux produits de la division s'écartent l'un de l'autre. C'est seulement chez les Catalactes (*Magosphæra*) que les cellules filles gardent une adhérence temporaire avec leurs parents. Dans la production des globules polaires l'élément qui se sépare est très petit et en régression, parce que le processus n'a plus qu'une signification atavique; il est abrégé, parfois même supprimé. Le globule polaire est une cellule rudimentaire, résultant le plus souvent de la conjugaison sexuelle, mais pouvant aussi se former avant la fécondation.

La division cellulaire continue ensuite régulièrement. Nous avons fait connaître plus haut, d'après STRASBURGER et BÜTSCHLI, les traits fondamentaux de ce phénomène important, et cela dans le règne végétal aussi bien que dans le règne animal. L'amas de cellules formé par l'œuf en voie de segmentation s'appelle masse framboisée ou *morula*.

Au centre de la *morula* il existe une cavité qui porte le nom de cavité de segmentation ou cavité de BAER.

Quand les cellules de la *morula* sont distribuées autour de cette cavité sur un plan unique, elles forment une sphère creuse nommée *blastosphæra* ou *blastula*.

En un point de cette sphère il se produit bientôt un enfoncement, une invagination qui réduit peu à peu à une fente la cavité de segmentation et transforme la *blastula* en une sphère à double paroi nommée *gastrula*.

La paroi interne est l'endoderme, la paroi externe l'exoderme. La cavité endodermique est le tube digestif primitif. L'ouverture de la

de l'évolution du tube digestif et des autres organes. Il y a retard de l'Ascidie simple sur l'Ascidie composée et au moment de l'éclosion du têtard chez cette dernière, la queue ne doit plus être considérée que comme le véhicule qui transporte l'animal adulte déjà tout formé au point où il doit passer son existence (Voy. A. GIARD, *Embryogénie des Tuniciers. Archives de zoologie expérimentale*, t. I, 1872, p. 422).

gastrula a été appelée bouche primitive, prostome, archæostome, blastopore, anus de RUSCONI, etc.

Lorsque la *gastrula* se constitue, comme nous venons de le voir, par une invagination de la *blastula* ou *blastosphæra*, on dit qu'elle se forme par *embolie*.

Mais la *gastrula* peut aussi prendre naissance par d'autres procédés.

Souvent, après la formation des quatre premières sphères de la *morula* il se forme quatre blastomères beaucoup plus petites et constituées uniquement par du vitellus formateur. Dès le stade 8, il y a donc séparation entre l'exoderme et l'endoderme : le premier s'accroît beaucoup plus rapidement que le second, le recouvre peu à peu et l'on a alors une *gastrula* née par *épibolie*.

D'autres fois encore, les cellules de la *blastula* se divisent dans le sens radial, et il se produit ainsi deux sphères se recouvrant l'une l'autre. Une ouverture se forme en un point et l'on arrive encore à la forme *gastrula* par un procédé qui a reçu le nom de *délamination*.

Nous verrons plus loin que ces procédés et d'autres analogues dérivent tous de la formation typique par invagination.

L'exoderme et l'endoderme sont encore appelés feuillet blastodermique externe et feuillet blastodermique interne ou épiblaste et hypoblaste.

HOMOLOGIE DES FEUILLETS BLASTODERMIQUES.

THÉORIE DE LA GASTRÆA.

En 1849, dans un remarquable Mémoire sur l'anatomie et les affinités des Méduses, HUXLEY tenta le premier d'établir une comparaison entre les feuillets primitifs de ces zoophytes et ceux des animaux supérieurs. « Une complète identité de structure rapproche les membranes fondamentales des médusaires des membranes correspondantes dans le reste de la série animale, et il est curieux de remarquer que partout les membranes externe et interne semblent avoir entre elles les mêmes rapports physiologiques que les feuillets séreux et muqueux (exoderme et endoderme) de l'embryon ; la couche externe donne naissance au système musculaire et aux organes d'attaque et de défense ; la couche interne paraît spécialement affectée aux appareils de la nutrition et de la génération. »

En 1870, après une série de mémoires embryogéniques des plus instructifs, KOWALEVSKY démontre de la façon la plus nette l'homologie des feuillets blastodermiques chez tous les *Metazoa* et déclare insoutenable

l'opinion des zoologistes qui veulent n'établir de comparaison qu'entre des animaux appartenant à un même type.

En 1872, HÆCKEL a donné un exposé magistral de la théorie des feuillettes (qu'il nomme théorie de la *Gastræa*).

Parmi les zoologistes qui, par leurs travaux d'embryogénie spéciale et générale, ont cherché à confirmer et à répandre cette vue si importante de l'homologie des feuillettes blastodermiques, il convient de citer, en Allemagne, G. JÆGER; en Angleterre, RAY-LANKESTER; en Belgique, Ed. VAN BENEDEN; en France, A. GIARD.

Un des arguments les plus probants qu'on puisse faire valoir en faveur de la théorie de la *Gastræa* est que partout dans le règne animal, depuis l'éponge jusqu'à l'homme, les deux premiers feuillettes donnent naissance aux mêmes organes fondamentaux. Les cellules de l'exoderme forment d'abord l'enveloppe externe du corps, la peau avec ses dépendances (cheveux, ongles, etc.), puis le système nerveux et la portion la plus importante des organes des sens; enfin une grande partie du système musculaire (muscles du tronc et des membres) et le squelette: en un mot, les organes de la sensibilité et du mouvement. Aussi BAER appelait-il déjà l'exoderme le *feuillelet animal*. REMAK le nommait feuillet *sensoriel*; on l'a aussi quelquefois désigné sous le nom de feuillet *cutané* et de feuillet *nerveux*.

Les cellules de l'endoderme constituent: d'abord tout le revêtement épithélial du tube digestif et les glandes qui en dépendent (foie, poumon, glandes salivaires, etc.); en second lieu, les muscles qui forment la paroi du canal digestif, ensuite le cœur et les vaisseaux, enfin les rudiments des organes sexuels (peut-être de l'ovaire seulement). Le feuillet endodermique sert donc surtout aux fonctions végétatives, d'où le nom de *feuillelet végétatif* qui lui a été donné par BAER. REMAK le nommait *feuillelet trophique*.

L'embryogénie vient donc confirmer, au point de vue morphologique, la grande distinction établie physiologiquement par BICHAT entre la vie végétative et la vie animale.

PASSAGE DE LA GÉNÉRATION ASEXUELLE A LA GÉNÉRATION SEXUELLE.

Le bourgeon dans son évolution reproduit les différentes phases du développement de l'œuf, mais le plus souvent avec abréviation et condensation de ces différentes phases. Au moment où il devient visible, le bourgeon est en général une gastrula dont les deux feuillettes sont en

rapport plus ou moins évident avec les feuilletts correspondants de l'organisme maternel (bourgeons des méduses, des stolons du *Perophora*, etc.). D'autres fois, le premier rudiment du bourgeon peut être envisagé comme une *Morula*, c'est-à-dire un simple amas de cellules détachées de l'organisme maternel (rédies et sporocystes). D'autres fois encore le bourgeon n'est d'abord qu'une cellule unique qui se comporte absolument comme un œuf (ascidies du groupe des pseudodidemniens). Ce cas nous conduit à la parthénogénèse. La seule différence consiste en ce que dans la parthénogénèse proprement dite la cellule génératrice est produite dans un ovaire, c'est-à-dire, dans une partie spéciale du corps, au lieu de se détacher d'un point indifférent de l'organisme.

La parthénogénèse paraît en rapport avec certaines conditions d'existence et notamment avec l'abondance plus ou moins grande de la nourriture. Les pucerons présentent pendant tout l'été des générations parthénogénétiques, et les individus mâles n'apparaissent qu'en automne au moment où la nourriture devient moins abondante. On peut même prolonger la parthénogénèse en transportant dans une serre le végétal qui les nourrit.

Les chenilles de certains lépidoptères, nourries d'une façon surabondante, donnent parfois naissance à des femelles parthénogénétiques. Les larves mal nourries donnent le plus souvent des papillons mâles (expériences de LANDOIS que je puis confirmer).

La parthénogénèse à l'état larvaire, telle qu'on l'observe chez les diptères (Chironomes, Cécidomyies), doit probablement être attribuée à une hétérochronie qui fait développer les organes génitaux femelles avant l'époque ordinaire, grâce à l'abondance des matières nutritives. Elle peut être à cet égard rapprochée du fait si curieux de la multiplication à l'état larvaire de l'axolotl et de certains tritons (*T. alpestris*, *T. taeniatus*).

PARTHÉNOGÉNÈSE DES ÉLÉMENTS CELLULAIRES.

THÉORIE DE LA SEXUALITÉ DES FEUILLETS BLASTODERMIQUES.

Nous avons vu plus haut comment se multiplient les cellules.

On pourrait peut-être comparer la naissance des noyaux des cellules filles à celle des radiolaires, qui se reproduisent par bipartition. Les pseudopodes rayonnants servent aux jeunes noyaux à absorber leur nourriture, puis, quand celle-ci a été prise en quantité suffisante, les noyaux s'enkystent et se préparent à une nouvelle division. Dans l'œuf en général la première division seule est la suite d'une conjugaison (entre le

noyau spermatique et le noyau ovulaire). Cependant, les recherches de BOBRETZKY sur le fractionnement des Gastéropodes semblent indiquer chez ces animaux une série de conjugaisons entre les sphères de la *morula* avant la formation des premières sphères nouvelles.

Après une série de divisions parthénogénétiques (c'est-à-dire sans conjugaison) le pouvoir générateur des éléments cellulaires paraît épuisé, et il devient nécessaire pour l'activer que deux cellules à protoplasme aussi différent que possible entrent en conjugaison. Or, quelle est la première différenciation qui s'accomplit dans les cellules de l'embryon? C'est, évidemment, celle qui transforme ces cellules les unes en cellules exodermiques, les autres en cellules endodermiques. Cette différenciation est même parfois sensible dès la formation des deux premières sphères de segmentation. Nous parlerons plus tard de ce phénomène que nous ne faisons qu'indiquer ici en passant; ce que nous venons de dire suffit pour montrer que la conjugaison devra se faire entre une cellule endodermique et une cellule exodermique. La première prendra le nom d'élément femelle, la seconde sera l'élément mâle. Ainsi s'expliquerait la loi de la sexualité des feuillettes démontrée par E. VAN BENEDEEN chez les Hydraires et confirmée par mes recherches sur les Rhizocéphales et celles de H. FOL sur les Mollusques ptéropodes et gastéropodes.

Les cellules de l'exoderme les plus différentes des cellules de l'endoderme sont celles qui dérivent des premières cellules exodermiques, c'est-à-dire celles qui ont pris naissance dans le voisinage des globules polaires. De là le rôle important attribué par BALBIANI AUX corpuscules de direction dans leurs rapports de position avec les organes génitaux. On comprend aussi la mobilité des éléments reproducteurs si l'on songe que ces éléments dérivent de cellules dont les produits de division avaient une tendance héréditaire à se détacher de la cellule productrice. Les globules polaires nous ont déjà fourni un exemple de cette tendance.

DE L'ESPÈCE.

Les êtres vivants, animaux ou plantes, se divisent en une foule de groupes distinctement définissables que l'on appelle *espèces morphologiques*. Ils se divisent aussi en groupes d'individus qui s'accouplent facilement entre eux et reproduisent leurs semblables; ce sont les *espèces physiologiques*.

Le critérium de la diversité spécifique, c'est l'impossibilité de passer graduellement et par transition insensible d'un groupe d'individus à un

autre, fût-il très voisin ; c'est en un mot la *discontinuité*, et toute collection ou suite d'individus nettement distincte est une espèce. Cette définition, que nous donnons d'après HUXLEY et Is. GEOFFROY SAINT-HILAIRE, étant purement empirique, ne laisse prise à aucune récrimination.

Il y a une foule de raisons qui nous portent à admettre que les espèces ainsi entendues présentent, dans leur accouplement entre elles, tous les degrés de fécondité depuis la stérilité absolue jusqu'à la fécondité parfaite.

Les rejetons des membres d'une espèce ressemblent normalement à leurs parents ; mais ils peuvent néanmoins varier, et les variations sont susceptibles de se perpétuer par hérédité, si l'on fait une sélection, c'est-à-dire si l'on prend soin d'accoupler entre eux les individus présentant une même variation : c'est ainsi que se constituent ce que l'on appelle les *variétés* et les *races*.

ORIGINE DES ESPÈCES.

THÉORIE DE LA FIXITÉ. THÉORIE DU TRANSFORMISME.

Les hypothèses relatives à l'origine des espèces, faisant profession de reposer sur une base scientifique et qui seules sont dignes de notre attention, sont de deux sortes :

La première que l'on appelle l'*hypothèse de la création spéciale* ou de la *fixité* suppose que chaque espèce provient d'un ou de plusieurs couples qui ne résulteraient de la modification d'aucune autre forme vivante, que n'auraient déterminés aucune action extérieure, aucune condition de milieu, mais qui, invariables et capables de reproduire des êtres semblables à eux, auraient été produits par un acte créateur surnaturel. Ils ne seraient même, d'après l'un des plus éminents champions de cette doctrine, L. AGASSIZ, que des incarnations de la pensée créatrice.

Cette hypothèse, après avoir eu longtemps la valeur d'un dogme, est en train de disparaître de la science. Elle sera dans quelques années matière à plaisanterie, comme nous rions aujourd'hui de l'*horreur du vide*, des *forces catalytiques*, etc.

L'autre hypothèse, l'*hypothèse de la transmutation*, considère toutes les espèces existantes comme résultant des modifications d'espèces antérieures et de modifications qui se sont produites dans des êtres vivants avant celles-ci, sous l'influence de causes semblables à celles qui produisent aujourd'hui les variétés et les races, c'est-à-dire que ces espèces se sont produites tout à fait naturellement.

L'hypothèse de la variabilité a été émise par de nombreux naturalistes

penseurs. LAMARCK et surtout DARWIN lui ont donné une base solide et en ont fait une théorie aussi suggestive que celle de l'attraction universelle ou que la théorie des ondulations de l'éther.

PRINCIPES DE LA THÉORIE DE L'ÉVOLUTION OU DE LA DESCENDANCE
MODIFIÉE.

Théorème de MALTHUS. — Tout individu qui, pendant le cours naturel de sa vie, produit plusieurs œufs ou plusieurs graines, doit être détruit à un certain moment de son existence, car, autrement, le principe de l'augmentation en progression géométrique étant donné, le nombre de ses descendants deviendrait si considérable qu'aucun pays ne pourrait les nourrir.

Corollaire I. — Comme il naît plus d'individus qu'il n'en peut vivre, il doit y avoir dans chaque cas lutte pour l'existence, soit avec un autre individu de la même espèce, soit avec des individus d'espèces différentes, soit avec les conditions physiques de la vie. C'est le principe de la *concurrence vitale*.

Corollaire II. — La concurrence vitale force les êtres vivants à employer plus spécialement certains organes. Or, dans tout animal qui n'a point dépassé le terme de ses développements, l'emploi plus fréquent et soutenu d'un organe quelconque fortifie peu à peu cet organe, le développe, l'agrandit et lui donne une puissance proportionnée à la durée de cet emploi ; tandis que le défaut constant d'usage de tel organe l'affaiblit insensiblement, le détériore, diminue progressivement ses facultés et finit par le faire disparaître. C'est la *loi d'adaptation* ou première loi de LAMARCK.

Corollaire III. — Comme la lutte pour l'existence se renouvelle à chaque instant, il s'ensuit que tout être qui varie quelque peu que ce soit d'une façon qui lui est profitable, tout être mieux adapté que ses voisins aux conditions d'existence, dans lesquelles il se trouve placé, a une plus grande chance de survivre. Cette survivance du plus apte est ainsi le résultat d'une *sélection naturelle*, dont l'être mieux adapté est l'objet. C'est le *principe de DARWIN* ou de la *sélection naturelle*.

Principe de l'hérédité ou deuxième loi de LAMARCK. — Tout ce que la nature a fait acquérir ou perdre aux individus par l'influence des circonstances où leur race se trouve depuis longtemps exposée et par conséquent par l'influence de l'emploi prédominant de tel organe ou par celle d'un

défaut constant d'usage de telle partie, elle le conserve par la génération aux nouveaux individus qui en proviennent, et qui par suite se trouvent immédiatement mieux adaptés que leurs ancêtres si les conditions d'existence n'ont pas changé.

Loi de DELBŒUF. — Quand une modification se produit chez un très petit nombre d'individus, cette modification fût-elle avantageuse, il semble que l'hérédité doit la faire disparaître, les individus avantageés devant s'unir forcément avec des individus non transformés. Il n'en est rien cependant. Quelque grand que soit le nombre d'êtres semblables à lui, et si petit que soit le nombre des êtres dissemblables que met au monde un individu isolé, on peut toujours, en admettant que les diverses générations se propagent suivant les mêmes rapports, assigner un nombre de générations au bout desquelles la totalité des individus variés dépassera celle des individus inaltérés.

Cette loi a été démontrée mathématiquement par M. DELBŒUF¹.

PRINCIPE FONDAMENTAL DE L'EMBRYOGÉNIE.
RÉPÉTITION DE LA PHYLOGÉNIE PAR L'ONTOGÉNIE.

L'ontogénie (développement de l'individu) est une courte récapitulation de la phylogénie (développement de l'espèce).

Ce principe qui découle immédiatement des propositions exposées ci-dessus peut encore s'énoncer de la manière suivante :

La suite des formes que présente l'organisme individuel, pendant son évolution depuis l'état d'ovule jusqu'à l'animal parfait, est la répétition abrégée et condensée de la longue suite de formes qu'ont présentées ses ancêtres, depuis la formation des êtres organisés jusqu'à nos jours.

Ce principe complète et éclaire d'un jour nouveau une loi importante due à BAER et qui peut s'énoncer comme il suit :

Le développement d'un individu appartenant à une forme animale est déterminé par deux conditions : d'abord par une formation progressive du corps de l'animal, résultat d'une différenciation histologique et morphologique croissante ; deuxièmement aussi par le passage d'une forme plus générale du type à une forme plus particulière.

Le *degré d'organisation* du corps d'un animal consiste dans la plus ou moins grande hétérogénéité des éléments et des parties qui composent

¹ Voy. *Revue scientifique*, n° 29, 13 janvier, et n° 33, 10 février 1877.

les appareils, en un mot *dans la plus ou moins grande différenciation histologique et morphologique.*

Le *type*, au contraire, résulte des connexions, c'est-à-dire *des rapports de position des éléments organiques et des organes.* Le type est donc entièrement différent du degré d'organisation, tellement que le même type peut exister à des degrés très divers d'organisation, et inversement le même degré d'organisation peut être atteint dans plusieurs types différents.

Les connexions sont fixes dans un même type (principe des connexions d'ÉT. GEOFFROY SAINTE-HILAIRE). Mais les divers types de métazoaires se confondent à leur base dans la forme *Gastræa.*

La théorie des types a été établie simultanément par CUVIER et BAER. Le premier la fondait sur l'anatomie comparée ; le second sur l'embryogénie. L'hypothèse du transformisme a pu seule lui donner sa vraie signification.

La loi fondamentale de la biogénie a encore deux conséquences importantes :

1^o L'embryon se formant peu à peu par différenciation progressive doit, à chaque stade de son évolution, correspondre à des animaux moins élevés dans la série zoologique. De là un parallélisme remarquable entre la série systématique et la série embryogénique.

2^o Les espèces anciennes ou paléontologiques doivent également former une série parallèle à la série du développement embryogénique. De là les prétendus *types prophétiques* d'AGASSIZ. Les *types synthétiques* du même naturaliste sont simplement des formes souches communes à deux rameaux divergents de l'arbre zoologique.

PRINCIPE DE FRITZ MÜLLER.

Ce principe peut s'énoncer de la manière suivante :

La série des phases que présente le développement d'un embryon peut être peu à peu abrégée parce que l'évolution de l'être parfait tend à se faire le plus vite possible ; elle peut être faussée dans la lutte pour l'existence quand l'embryogénie se fait par larves menant une vie indépendante.

C'est là en quelque sorte la substance de l'admirable petit livre intitulé *Pour Darwin*, que tout zoologiste devrait connaître par cœur.

Dans la pratique, l'application du principe de MÜLLER n'est pas sans difficultés, et l'on en a fait parfois d'étranges abus. Il ne suffit pas, en

effet, d'affirmer que telle ou telle disposition est *primitive* et telle autre le résultat d'une *abréviation* ou d'une *falsification* de l'ontogénie : il ne suffit pas de considérer selon notre bon plaisir une forme embryonnaire comme typique et les autres comme des *adaptations secondaires* à des conditions de milieux ; nous devons chercher ailleurs que dans notre imagination un guide et des règles précises pour diriger notre raisonnement.

Or, jusqu'à présent, on s'est peu préoccupé de chercher un *criterium* qui réponde à ce besoin des études embryogéniques. Ce *criterium*, je crois qu'on pourrait le trouver surtout dans un processus que j'appellerai *dégénérescence graisseuse normale* ou *nécrobiose phylogénique*.

Quand, par suite d'une embolie ou de toute autre cause pathologique, un tissu normal ou un néoplasme n'est plus nourri que d'une façon insuffisante, ce tissu ou cette tumeur subissent dans leurs éléments une modification spéciale qui aboutit à la mort de ces éléments, à leur transformation en granulations graisseuses et à leur fonte ou leur résorption par les tissus voisins. C'est ce qui constitue la dégénérescence graisseuse ou nécrobiose pathologique. De même, quand un organe a joué un rôle important dans la phylogénie d'un groupe zoologique, il arrive souvent que cet organe réapparaît par hérédité dans l'ontogénie d'un animal de ce groupe, bien qu'il soit devenu complètement inutile à l'embryon, mais alors cet organe est toujours essentiellement transitoire : il présente une tendance marquée à la réduction, et les cellules qui le composent entrent rapidement en régression et dégénérescence granulo-graisseuse, parce que le développement des organes directement utiles à la nouvelle forme embryonnaire détourne les principes nutritifs de leur direction première : l'absence de fonction atrophie l'organe insuffisamment nourri, et souvent même cet organe n'est plus représenté dans l'évolution que par un amas graisseux, comme cela se voit pour l'embryon anoure de la molgule, où la chorde dorsale n'est plus indiquée que par l'amas appelé *sphères de réserve*.

L'étude de cette nécrobiose peut jeter une grande lumière sur une foule de phénomènes importants de l'embryogénie en rendant claire et légitime l'application du principe de MÜLLER. C'est par ce phénomène qu'on peut expliquer par exemple la période de nymphe immobile chez les insectes à métamorphoses complètes. On peut comparer dans ce cas l'évolution de l'animal à la course d'un anneau auquel on imprime à la fois un mouvement de rotation d'avant en arrière et un mouvement de translation d'arrière en avant. Quand ce dernier cesse d'agir, l'anneau s'arrête un moment, puis se dirige en sens contraire de sa direction première : le

mouvement de rotation correspond à l'hérédité; le mouvement de translation, c'est l'adaptation de la larve à un genre de vie spécial; souvent, comme chez les larves des papillons, à la vie de parasite.

Quand les globules graisseux apparaissent dans les premiers phénomènes embryogéniques, ils ont la même signification: simplification et condensation de l'embryogénie. Lorsque deux processus de formation aboutissent par des modes différents au même résultat morphologique, si l'un d'eux a présenté à un moment donné la nécrobiose phylogénique, on peut affirmer qu'il est secondaire et l'autre primitif. De là une application intéressante à la théorie de la *Gastræa* et à celle de la formation des divers systèmes d'organes (moelle épinière, tube digestif, etc.). On sait que, dans un même groupe et chez des espèces voisines, la *Gastrula* se forme tantôt par invagination d'une sphère blastodermique creuse (*Blastosphæra*), tantôt par l'intermédiaire d'une *Morula*, dont les cellules centrales entrent en dégénérescence graisseuse, ou par d'autres procédés analogues présentant plus ou moins la nécrobiose. On peut affirmer dans ce cas que la *Gastrula* par invagination est primitive. C'est, je crois également, la manière de voir du professeur HÆCKEL et de RAY LANKESTER; mais aucun de ces deux zoologistes ne me paraît avoir établi son opinion sur des bases bien solides. RAY LANKESTER invoque le principe d'économie qui est manifestement favorable à la thèse qu'il soutient. Mais je crois qu'il attache trop d'importance à la présence ou l'absence d'un deutoplasme abondant, phénomène secondaire et modifié lui-même par adaptation.

On peut d'ailleurs montrer facilement que le seul principe de la moindre action (*lex parcimoniæ*) dont l'application est si générale dans la nature peut faire prévoir *a priori* les solutions que nous avons indiquées. Aucune des cellules qui constituent un embryon ne lui est inutile, et si une portion de ces éléments se transforme en un simple amas nutritif, c'est que cette portion représente une partie naguère active de l'organisme embryonnaire, partie actuellement inutile dans l'ontogénie.

Enfin, il est digne de remarque que les animaux à embryogénie dilatée, c'est-à-dire régulière, sont ceux qui présentent le plus souvent une *Gastrula* par invagination; or, dans ce cas, on a tout lieu de supposer que la régularité des processus s'étend jusqu'aux premiers phénomènes du développement. C'est ce qu'on observe, par exemple, chez les Némertes à *Pilidium*, chez les Échinodermes à larves pélagiques, chez les Batraciens, etc.

CONSÉQUENCES DU PRINCIPE DE F. MÜLLER.

Dans presque tous les groupes du règne animal, à côté d'espèces dont l'embryogénie suit un cours régulier et présente successivement la répétition explicite de toutes les formes ancestrales, on rencontre d'autres types parfois très voisins et à peine distincts au point de vue anatomique, dont le développement est au contraire abrégé et condensé de façon à laisser peu de place à ce qu'on appelle de vraies métamorphoses. Tantôt c'est le premier cas qui représente la règle générale, comme cela a lieu chez les Échinodermes, les Insectes dits à métamorphoses complètes, etc. Tantôt, au contraire, le développement condensé devient la loi du plus grand nombre, comme cela a lieu chez les Némertiens, où la larve de *Desor* paraît plus répandue que l'embryon à forme pilidienne, ou comme chez les Crustacés décapodes macroures du groupe des Carides, dont la plupart sortent de l'œuf sous la forme *Zoea* et où l'état de *Nauplius* ne se retrouve plus que chez certains *Peneus* de la côte du Brésil, ainsi que l'a signalé Fritz MÜLLER.

Bien qu'il soit en général très difficile de démêler les influences qui ont agi pour modifier ainsi l'embryogénie et la diriger dans l'un ou l'autre sens, il me paraît qu'on peut rapporter ces modifications à deux causes principales. La première est bien connue et a été souvent invoquée à juste titre : ce sont les conditions de milieu dans lesquelles doit vivre l'embryon ; la seconde, au moins aussi puissante, semble n'avoir pas attiré aussi vivement l'attention des zoologistes. Je veux parler du genre de vie de l'adulte lui-même, qui, dans un grand nombre de cas, peut avoir une influence énorme sur le développement des animaux inférieurs comme sur celui des Vertébrés. D'ailleurs cette deuxième cause renferme en général la première, l'adulte pouvant fréquemment assurer à l'embryon un milieu déterminé.

C'est ainsi que, chez deux espèces d'Astéries observées par Sars et qui présentent une embryogénie condensée, les œufs ne sont pas abandonnés au hasard dans les eaux ; « ils sont reçus dans une cavité que la mère prépare en ployant la face ventrale de son disque et rapprochant ses bras. C'est en quelque sorte une espèce de matrice externe analogue jusqu'à un certain point à la poche des Marsupiaux. Cette cavité incubatrice demeure hermétiquement fermée pendant la ponte des œufs et jusqu'au moment où les organes d'attache sont tout à fait développés chez les petits. Il est probable que, pendant tout ce temps, la mère ne peut prendre aucune nourriture, car la cavité incubatrice, close inférieurement, interrompt

toute communication avec l'extérieur ». Le développement de la jeune Astérie est complet en six à sept semaines, et pendant tout ce temps chez l'*Asteracanthion mülleri*, le jeune animal prolonge son séjour dans la poche incubatrice.

Chez les Molgules, dont certaines espèces n'ont pas de larves en têtard, nous pensons que les conditions d'existence de l'adulte ont également déterminé l'abréviation de l'embryogénie chez les espèces où il était inutile que le têtard choisît un lieu déterminé pour y subir sa métamorphose, l'adulte devant être soumis à des déplacements volontaires ou involontaires.

On a quelquefois invoqué, pour expliquer l'existence d'une embryogénie directe ou celle d'une embryogénie abrégée, l'absence ou la présence d'un vitellus nutritif volumineux. Cette explication n'est qu'une pure pétition de principe, car un vitellus nutritif est le plus souvent, sinon toujours, la marque d'une condensation, une sorte d'organe rudimentaire ovogénique.

Il existe donc dans les diverses branches de l'arbre zoologique : 1° des formes qui ne sont que la continuation ou l'exagération de l'état larvaire de la classe ; 2° des formes à embryogénie explicite et régulière ; 3° des formes à embryogénie abrégée et condensée. Le tableau suivant, où je compare ces diverses formes entre elles dans différentes classes du règne animal, fera mieux saisir ma pensée. Le lecteur pourra d'ailleurs aisément multiplier les exemples :

Appendicularia.	Ascidia.	Molgula.
Hydra.	Campanularia.	Pelagia.
Apus.	Pencœus.	Astacus.
Campodea.	Sitaris.	Nycteribia.
Proteus.	Rana.	Pipa.
Ou d'une façon plus générale chez les vertébrés.		
Téléostéens.	Batraciens.	Sauroïdes et Mammifères.

DISTRIBUTION DES ANIMAUX.

Sous ce titre se rangent tous les faits concernant les relations extérieures ou objectives des animaux, c'est-à-dire leurs rapports avec les conditions externes dans lesquelles ils sont placés.

La distribution *géographique* des animaux a trait à la détermination des surfaces où se confine actuellement chaque espèce animale. Certaines espèces se rencontrent presque partout et prennent, pour cette raison, l'épithète de « cosmopolites » ; mais, en règle générale, chaque espèce se limite à une aire restreinte et définie. Non seulement les espèces ont une répartition limitée, mais il est possible de diviser le globe en un certain nombre de régions géographiques ou « provinces zoologiques », dont chacune est caractérisée par la présence de certaines formes associées de vie animale. Il faut se rappeler, toutefois, que les provinces zoologiques actuelles ne correspondent nullement à celles des périodes antérieures et que leur origine ne remonte qu'à des époques relativement récentes.

La distribution *verticale* ou *bathymétrique* des animaux se rapporte aux limites de profondeur dans lesquelles se confine chaque espèce d'animaux marins. On constate généralement que chaque espèce a sa zone bathymétrique propre et définie, et que son existence est difficile, sinon impossible, à des profondeurs supérieures ou inférieures à celles comprises par cette zone. Les naturalistes, opérant sur un nombre de faits considérable, sont parvenus à établir et à dénommer certaines zones définies, dont chacune possède sa faune propre et spéciale.

Les quatre zones suivantes sont celles que reconnaissent la majorité des auteurs :

- 1° La zone *littorale*, limitée par les lignes de marée ;
- 2° La zone *laminarienne*, allant de la basse mer à 15 brasses ;
- 3° La zone *coralline*, de 15 à 50 brasses ;
- 4° La zone des coraux profonds, de 50 à 100 brasses ou davantage.

A ces quatre zones, il faut certainement en ajouter aujourd'hui une cinquième s'étendant de 100 à 2.500 brasses ou plus.

Cependant, de récentes recherches ont démontré qu'après une certaine profondeur, 100 brasses, par exemple, la distribution bathymétrique des animaux ne dépend pas de la *profondeur*, mais de la *température* de l'eau au fond de la mer. Ainsi, l'on trouve toujours des formes semblables vivant dans les aires où la température du fond est la même, quelle que soit la profondeur de l'eau dans les régions en question.

Il est encore d'autres éléments importants, telles sont les ressources d'alimentation et la nature de l'habitat. Si donc l'on tient compte de ces faits récents, peut-être serait-il bon d'adopter les vues de M. G. JEFFREYS, et de n'admettre avec lui que deux zones bathymétriques principales, à savoir : la zone *littorale* et la zone *sous-marine*.

Outre les deux variétés de distribution qui précèdent, le zoologiste a encore à rechercher la condition et la nature de la vie animale aux époques passées de l'histoire du monde.

Mais les lois de la *distribution dans le temps* sont, par la force des choses, moins parfaitement connues que ne le sont celles des distributions latérale et verticale, puisque ces dernières concernent des êtres que l'on peut examiner directement. Voici les faits principaux qu'il importe à l'élève de savoir :

1° Les roches qui composent l'écorce terrestre se sont formées par périodes successives et peuvent se diviser de prime abord en roches aqueuses ou sédimentaires, et en roches ignées ;

2° Les roches ignées résultent de l'action de la chaleur, sont le plus souvent *non stratifiées* (c'est-à-dire qu'elles ne sont pas disposées en couches distinctes ou *strates*) et, à peu d'exceptions près, sont dépourvues de toute trace de vie passée ;

3° Les roches sédimentaires ou aqueuses doivent leur origine à l'action de l'eau, sont *stratifiées* (c'est-à-dire se composent de couches séparées ou *strates*), et présentent pour la plupart des « fossiles », c'est-à-dire les restes ou traces d'animaux ou de plantes qui vivaient à l'époque où ces roches le déposaient ;

4° La série des roches aqueuses peut se subdiviser en un certain nombre de groupes définis de strates, que l'on désigne techniquement sous le nom de « formations » ;

5° Chacun de ces groupes définis de roches ou de « formations » est caractérisé par la présence, dans son épaisseur, de débris fossiles plus ou moins particuliers et limités à ce groupe ;

6° La majorité de ces formes fossiles sont « éteintes », ce qui signifie qu'on ne peut les rapporter à aucune des espèces vivant actuellement ;

7° Cependant, l'on ne connaît aucun fossile qui ne puisse être rapporté à l'une ou l'autre des subdivisions primitives du règne animal qui sont représentées aujourd'hui ;

8° Quand une espèce s'est une fois éteinte, elle ne réapparaît jamais ;

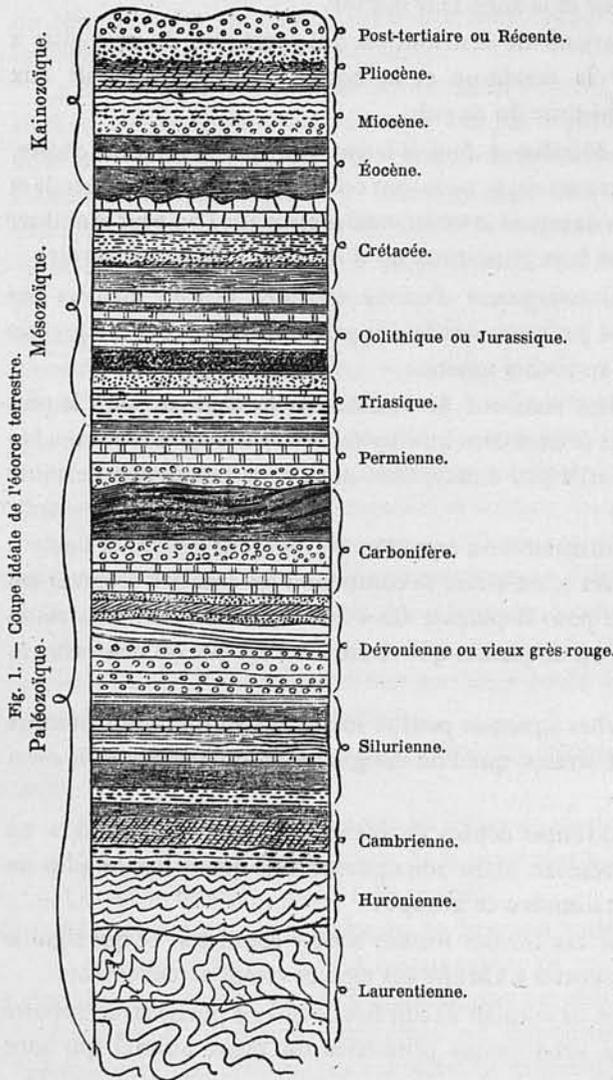
9° Plus la formation est ancienne, plus grande est la divergence entre les fossiles et les animaux et plantes existant à présent sur le globe ;

10° Toutes les formations connues se divisent en trois grands groupes, appelés respectivement *Paléozoïque* ou primaire, *Mésozoïque* ou secondaire, et *Kainozoïque* ou tertiaire.

La période Paléozoïque, ou de vie ancienne, est la plus vieille, et se caractérise par la divergence prononcée entre les êtres qui vivaient alors et toutes les formes existant actuellement.

Dans la période Mésozoïque, ou de vie moyenne, le *faciès* général des fossiles se rapproche davantage de celui de la faune et de la flore de nos jours.

Dans la période Kainozoïque, ou de vie nouvelle, les restes fossiles ressemblent encore plus aux êtres actuellement existants, et quelques-unes des formes sont alors spécifiquement identiques à des espèces récentes, leur nombre augmentant rapidement à mesure que l'on s'élève du dépôt tertiaire le plus inférieur jusqu'à la période Récente.



Le tableau ci-joint indique les subdivisions les plus importantes des trois grandes périodes géologiques, à partir des roches les plus anciennes jusqu'à nos jours (fig. 1).

I. ROCHES PALÉOZOÏQUES OU PRIMITIVES.

1. Laurentiennes (inférieures et supérieures), dans le Canada.
2. Cambriennes (inférieures et supérieures, avec des roches Huro-niennes ?), dans le pays de Galles.
3. Siluriennes (inférieures et supérieures), en Amérique.
4. Dévoniennes, ou vieux grès rouge (inférieures, moyennes et supé-rieures), en Amérique.
5. Carbonifères (calcaire de montagne, grès à meules et formations houillères), en Belgique.
6. Permienne (égale la portion inférieure du nouveau grès rouge), en Angleterre.

II. ROCHES MÉSOZOÏQUES OU SECONDAIRES.

7. Roches triasiques, en Allemagne (grès bigarré, Bunter Sandstein), ou trias inférieur; calcaire coquillier (Muschelkalk), ou trias moyen; marnes irisées (Keuper), ou trias inférieur.
8. Roches jurassiques, en Angleterre ou en France (Lias, Oolithe infé-rieure, grande Oolithe, argile d'Oxford, Coralrag, argile de Kimmeridge, pierre de Portland, couches de Purbeck).
9. Roches crétacées, en France (Wealdien, grès vert inférieur, Gault, grès vert supérieur, craie blanche, couches de Maëstricht).

III. ROCHES KAINOZOÏQUES OU TERTIAIRES.

- | | | |
|---|---|------------|
| 10. Eocène (inférieur, moyen et supérieur)..... | } | en France. |
| 11. Miocène (inférieur et supérieur)..... | | |
| 12. Pliocène (ancien et nouveau)..... | | |
| 13. Post-tertiaire (Post-pliocène et récent)..... | | |

Ces assises ne forment évidemment qu'une mince partie de l'écorce terrestre; cependant les couches qui, en Europe, renferment des restes organiques, ont plus de 6 lieues d'épaisseur, comme le montrent les chiffres suivants empruntés à M. GAUDRY :

Le tertiaire d'Europe a une épaisseur d'environ	3.000 ^m
Le secondaire — — —	4.000
Le permien (en Allemagne) — — —	1.200
Le carbonifère (en Irlande) — — —	3.000
Le dévonien (en Angleterre) — — —	3.000
Le silurien — — —	6.500
Le cambrien —peut avoir— — —	4.000
	24.700 ^m

IV

CLASSIFICATION DU RÈGNE ANIMAL ¹

Les anciennes classifications reposaient sur des caractères d'anatomie externes et tout à fait superficielle. On avait alors des groupes tels que celui des Quadrupèdes dans lequel on rangeait tous les animaux à quatre pattes. Les baleines étaient placées parmi les poissons à cause de leur forme générale et aussi parce qu'elles vivent dans l'eau. La vie dans un même milieu imprime aux êtres organisés certaines particularités d'organisation qui paraissent alors des caractères de première valeur (*Aquatilia*, *Volitantia*, etc.).

Un grand nombre de familles d'animaux peuvent contenir à la fois des êtres simples et des êtres composés. Les animaux composés présentent fréquemment une vague ressemblance avec les végétaux qui sont également des colonies d'êtres organisés. On attribua longtemps une grande importance à ces caractères de simplicité ou de complexité, et tandis que l'on séparait les Actinies des Coralliaires et les Ascidies des Salpes, on comprenait sous le nom de Zoophytes tous les animaux composés (Coraux, Synascidies, Bryozoaires), quelle que fût d'ailleurs l'organisation individuelle des composants.

Certains animaux sont composés dans un sens seulement, dans le sens longitudinal, par exemple, comme une chaîne est composée d'anneaux, (on dit alors qu'ils sont formés de métamères ou qu'ils sont métamérisés). Les naturalistes se sont laissés tromper longtemps par ce caractère sans valeur de la métamérisation qui peut se retrouver dans les groupes les plus dissemblables. En France, cette erreur persiste même de nos jours et un grand nombre de zoologistes admettent encore un prétendu groupe des Annelés, assemblage étrange de formes disparates, mais réunies par ce caractère d'avoir le corps plus ou moins nettement divisé en anneaux.

Une bonne classification ne doit tenir nul compte des formes extérieures. Elle sait ne faire intervenir les caractères tirés de l'anatomie de l'être adulte

¹ Cours de zoologie de la Faculté des Sciences de Lille (*Bulletin Scientifique*, tome X, 1878 pages 2, 47 et 203).

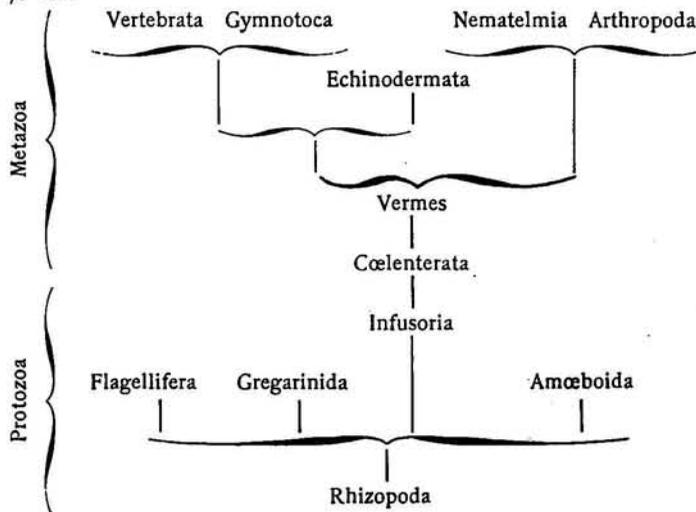
qu'autant que ces caractères ont pesé dans la balance de l'embryogénie. Les ressemblances adaptatives, résultat d'un même genre de vie et comparables à ce qu'on appelle chez l'homme les ressemblances professionnelles, n'affectent pas seulement l'aspect extérieur des individus ; elles réagissent sur tout l'organisme et dans certains cas le déforment au point de masquer entièrement les liens réels de consanguinité entre animaux de la même famille.

En nous basant sur l'embryogénie, en nous garant autant que possible des causes d'erreur que nous avons signalées ci-dessus, nous adopterons la classification suivante :

- | | | |
|-------------------------|---|---|
| 1. Vertebrata | { | Craniota (Vertébrés des Anciens). |
| | | Acrania (Amphioxus). |
| | | Protochordata (Tuniciers). |
| 2. Arthropoda | { | Crustacea. |
| | | Insecta. |
| | | Arachnida [avec Merostomata. (Trilobites, Euryptérides et Limules), Tardigrada, Pycnogonida et Linguatulida]. |
| | | Myriapoda. |
| | | Malacopoda (Peripatus). |
| 3. Gymnotoca | { | Mollusca [avec Neomenia, Polyplacophora (Chiton), Scaphopoda (Dentale).] |
| | | Annelida [avec Hirudinea, Gymnotoma (Polygordius et Rhamphogordius), Chætognatha (Sagitta), Gephyrea (avec Chaetoderma), Enteropneusta (Balanoglossus) et Myzostomida]. |
| | | Brachiopoda. |
| | | Ciliata (Bryozoa et Rotifera). |
| 4. Nematelmia | { | Nematoida [avec le genre Sphærulearia]. |
| | | Desmocoelica [Desmocoelax et Trichoderma]. |
| | | Gordiacea. |
| | | Acanthocephala. |
| | | Nematoryncha [Gastrotricha (Chaetonotus, etc.) et Atricha (Echinoderes)]. |
| 5. Echinodermata. | { | Actinozoa (Echinoidea, Asteroidea). |
| | | Scytodermata [Holothuridea (avec Rhopalodina), Apoda]. |
| | | Pelmatozoa [Crinoidea, Cystidea, Blastoidea]. |
| 6. Vermes | { | Platyelmia [Turbellaria (Planaires, Rhabdocoelès et Nemertes), Trematoda et Cestoida]. |
| | | Dicyemida. |
| | | Orthonectida (Rhopalura, Intoshia). |
| 7. Coelenterata | { | Ctenophora. |
| | | Hydromedusa. |
| | | Anthozoa. |
| | | Porifera (Spongiaria et Physemaria). |
| 8. Infusoria | { | Suctoria (Acinétiens). |
| | | Trichophora (Ciliés). |
| | | Catallacta (Magosphaera). |

- | | | |
|----------------------|---|-----------------------------------|
| 9. Rhizopoda..... | { | Monera. |
| | | Radiolaria. |
| | | Foraminifera. |
| | | Labyrinthulida. |
| 10. Amœboïda.... | { | Protoplasta (Protamœba). |
| | | Amœboïda. |
| 11. Gregarinida.... | { | Myxastrea (Myxastrum, Protomyxa). |
| | | Gregarinida. |
| 12. Flagellifera.... | { | Noctilucida. |
| | | Flagellata. |
| | | Peridinea. |

Si nous voulions indiquer par un arbre généalogique l'ordre probable de parenté de ces grands groupes ou phylums nous pourrions tracer le tableau ci-dessous. Il ne faut pas toutefois se méprendre sur la valeur de semblables tracés. Ils indiquent seulement la forme rationnelle qu'il convient de donner désormais aux classifications et l'enchaînement probable des grandes divisions d'après nos connaissances embryogéniques actuelles. Ces arbres généalogiques ont de plus l'avantage d'attirer l'attention sur les types si intéressants des formes-passages autrefois systématiquement négligées comme trop gênantes pour le classificateur. Il est facile, en effet, de trouver dans notre tableau la place à donner à des êtres tels que les Nematoryncha (à la réunion des branches Nematelmia et Arthropoda) les Myzostomes (forme-passage des Annélides aux Tardi-grades), etc.



On remarquera que dans cette classification j'ai introduit un seul mot nouveau (*Gymnotoca*), encore était-il absolument nécessaire. J'ai évité

aussi de détourner les mots anciens que j'employais de la signification qu'ils ont reçue de leurs auteurs, leur donnant seulement parfois un peu plus ou un peu moins de compréhension; enfin, lorsqu'un groupe zoologique a reçu de divers auteurs plusieurs noms successifs, je me suis efforcé d'adopter le plus ancien.

Les *Vertebrata* sont caractérisés par l'existence de la corde dorsale ou notochorde qui tantôt est permanente, bien qu'elle se modifie avec l'âge, tantôt, au contraire, n'existe que chez l'embryon (Tuniciers). On peut encore citer comme trait essentiel la communication du système nerveux avec la cavité digestive à l'état embryonnaire.

Les *Arthropoda* sont caractérisés par la forme nauplienne de l'embryon, l'absence de cils vibratiles chez l'animal, l'existence d'une cuticule résistante de chitine, la présence de membres articulés. L'embryon nauplien ou le *nauplius* est une larve pourvue de trois paires de pattes, de deux yeux rapprochés sur le milieu du corps dont l'extrémité postérieure est généralement bifurquée. Les *Cyclops* et les autres Crustacés copépodes non parasites nous donnent une idée de cette forme embryonnaire.

Les *Gymnotoca* sont caractérisés par l'embryon véligère ou larve *Trochosphaera* (gastrea pourvue d'une couronne de longs cils et présentant déjà la symétrie bilatérale). L'adulte est généralement pourvu d'organes excréteurs spéciaux (canaux en lacets ou organes segmentaires). L'établissement de ce phylum nouveau rencontrera peut-être une certaine opposition. Je suis convaincu que cette opposition cessera quand, abandonnant les idées couramment reçues sur les animaux adultes, on ne perdra pas de vue le fil conducteur de l'embryogénie. Même en considérant les animaux à l'état adulte, y a-t-il plus de différence entre un Poulpe et un ver de terre qu'entre un Papillon et une Balane ou qu'entre un Oiseau-mouche et un Amphioxus? Si l'on m'objecte l'embryogénie du Poulpe ou celle des Oligochètes qui s'écartent notablement de l'embryogénie typique des *Gymnotoca*, je répondrai que ces cas aberrants ne sont pas plus étonnants que ceux fournis par l'Écrevisse, par exemple, dans le phylum des Arthropodes ou par le Poulet chez les Vertébrés; les uns et les autres s'expliquent par la condensation de l'embryogénie.

J'ai donné à ce groupe le nom de *Gymnotoca* parce que la larve est généralement dépourvue de membranes embryonnaires, tandis que de semblables membranes s'observent d'une façon presque constante chez l'embryon des *Vertebrata*, chez celui des *Arthropoda*, chez beaucoup de *Vermes*, etc. Toutefois certaines Annélides paraissent présenter une sorte de membrane amniotique formée aux dépens de l'exoderme. Mais il est

bien évident qu'on ne peut trouver un nom convenant à tous les animaux d'un phylum sans exception. Ne dit-on pas que l'Amphioxus est un vertébré, quoiqu'il n'ait pas de vertèbres à proprement parler et n'appelle-t-on pas les Sacculines des Arthropodes, bien qu'elles ne possèdent pas de pieds articulés et même pas de trace de pieds ?

Les *Nematelmia* sont caractérisés par l'embryon en forme d'anguillule (*Rhabditis*) : l'absence de cils vibratiles, excepté chez certaines formes inférieures (*Gastrotricha*), la structure de leur tégument qui les rapproche des Arthropodes.

Les *Echinodermata* sont caractérisés par leur gastrula pélagique, qui rappelle l'embryon de certains *Gymnotoca* (*Phoronis*, Géphyriens) : c'est ce qu'on a appelé la larve en chevalet ou en forme de marquise (*Pluteus*), sur laquelle l'Échinoderme adulte apparaît par bourgeonnement latéral ; le tégument de l'animal parfait est hautement caractéristique : on y rencontre le carbonate de chaux sous forme spathique : la cristallisation s'accroît encore davantage lorsque l'animal se fossilise : ce qui permet au paléontologue de reconnaître un Échinoderme rien qu'à l'examen d'un fragment, même très petit, du test brisé.

Les Échinodermes ne sont probablement que des cœnobiums ou des cormus formés par des animaux appartenant à un rameau très spécialisés des *Gymnotoca*.

Les *Vermes* sont caractérisés par le revêtement ciliaire du tégument qui disparaît seulement chez certains groupes parasites (Cestodes et Trématodes).

Nous plaçons dans ce groupe les *Dicyemida*, qui ont été considérés par Ed. Van BENEDEN comme formant le passage entre les Protozoaires et les Métazoaires.

La structure compliquée de l'embryon qui renferme l'organe si complexe appelé *urna*, nous empêche d'adopter cette opinion. L'animal adulte, plus simple que son embryon, nous montre qu'il s'agit ici d'un type dégradé par le parasitisme et non d'une forme réellement inférieure.

Ici encore doit se placer le groupe si curieux des *Orthonectida*. La reproduction de ces animaux que j'ai récemment découverte s'accomplit dans de véritables sporocystes par un bourgeonnement comparable à celui des embryons trématodes. On trouve aussi des œufs dont le développement donne naissance à une blastula puis à une planula par délamination comme chez les Ophiures et les Holothuries.

Le groupe des *Vermes* sera peut-être divisé en plusieurs phylums distincts, quand nous connaissons mieux l'embryogénie de ces animaux.

Les *Cœlenterata* sont caractérisés par ce fait qu'ils présentent encore, à l'état adulte, la forme gastrula et qu'ils n'ont pas de cavité du corps proprement dite. Leur embryon est une gastrula simple, à exoderme cilié. Il ne faut pas croire, cependant, que la bouche définitive des Cœlentérés corresponde à la bouche de la gastrula embryonnaire (Prostome). En effet, l'embryon se fixe par son pôle oral et c'est une ouverture de nouvelle formation produite au pôle aboral qui constitue l'ouverture buccale de l'adulte.

Les Éponges (*Porifera*) sont des Cœlentérés d'une organisation inférieure. Chez ces animaux, l'individu n'est pas indiqué par l'oscule, mais par les corbeilles ou chambres vibratiles. Chaque corbeille représente l'endoderme d'un individu, le syncytium est formé par l'exoderme et le mésoderme des divers individus du cormus. Les oscules sont des cloaques communs. C'est ce qui est très visible chez les Sycons, où les personnes sont disposées radialement autour de l'oscule, comme chez les Tuniciers du genre *Pyrosoma* ou encore chez les *Halisarca* qui, par la disposition de leurs individus, rappellent tout à fait ce qu'on voit chez les Botrylles, parmi les Ascidies composées.

La théorie de James CLARK et de SAVILLE-KENT, qui considèrent les Éponges comme des colonies de Flagellates, n'a aucune valeur scientifique. En raisonnant comme le font ces naturalistes, il faudrait considérer comme des colonies d'Infusoires ciliés les animaux composés, tels que les Coralliaires dont l'endoderme est formé de cellules vibratiles.

Les prétendus embryons normaux de *Sycandra* figurés par SAVILLE-KENT et formés d'une couche de cellules flagellées à collerette sont des lambeaux d'endoderme des corbeilles qui se sont arrondis. La dilacération des Synascidies donne souvent de semblables pseudembryons ciliés formés aux dépens de l'épithélium ciliaire de la cavité branchiale de ces animaux.

Les véritables bouches de l'individu-éponge sont les petites ouvertures appelées pores par lesquelles l'eau entre dans le cormus ; il peut y avoir plusieurs bouches pour un seul individu, à peu près comme cela a lieu chez les Méduses du genre *Rhizostome*. Mais les bouches des Éponges polystomes se forment par un processus bien différent.

Les animaux dont nous nous sommes occupés jusqu'à présent sont tous des êtres pluricellulaires, leur ensemble porte le nom de *Metazoa*.

Les groupes qu'il nous reste à examiner sont formés d'êtres monocellulaires. On les désigne sous le nom de *Protozoa*.

Les *Infusoria* sont caractérisés par la présence d'un revêtement plus ou moins complet de cils vibratiles. Les formes parasites (*Suctorina* ou *Ac-*

nétiens) en sont dépourvues à l'état adulte : mais les jeunes Acinètes ressemblent à cet égard aux autres Infusoires.

Certains Infusoires, tels que les Vorticelles, forment de véritables colonies d'êtres monocellulaires. Les Catallactes sont aussi constituées par de semblables colonies, dont les divers individus sont momentanément unis et forment une sorte de blastula ciliée. De pareils types établissent un passage évident entre les Protozoaires et les Métazoaires.

Chez les *Rhizopoda* le protoplasme émet des prolongements susceptibles de disparaître et de se reformer au gré de l'animal et ne formant jamais des organes permanents comme les cils des Infusoires.

Les *Amœboïda* diffèrent des Rhizopodes surtout par la forme de leurs expansions protoplasmiques qui sont lobées et non filiformes ou réticulées ; ce groupe devra peut-être rentrer dans le précédent.

Les connaissances que nous avons sur le développement des diverses formes de Protozoaires sont encore trop peu nombreuses et trop incomplètes pour que nous puissions établir sur des bases solides la classification de ces animaux. Jamais, en tous cas, il ne faudra appuyer cette classification sur l'existence ou la non existence d'un noyau : car le même être peut présenter la forme cytode et celle de cellule dans deux phases successives de son existence ; et de plus il peut exister dans les divers groupes de Protozoaires des types dégradés ou parasitaires qui retournent à la forme cytode par suite de régression organique.

Les *Gregarinida* doivent être considérées comme des Protozoaires relativement élevés, mais dégradés par le parasitisme. Ed. Van BENEDEEN a donné une idée de leur évolution dans son étude sur le développement de la Grégarine du Homard. Malheureusement, Aimé SCHNEIDER a de nouveau compliqué la question en revenant à l'idée des anciens naturalistes qui mêlaient les diverses phases du cycle évolutif des Grégarines à celui des Psorospermies.

Les Psorospermies sont des champignons voisins des Chytridinées qui, comme ces derniers, peuvent vivre en parasites, soit dans les êtres monocellulaires, soit dans des cellules spéciales d'animaux pluricellulaires. C'est ainsi que certaines Psorospermies vivent dans les cellules épithéliales de la cavité générale des Spatangues, d'autres dans les épithéliums des Vers à soie et de diverses chenilles, d'autres dans certaines cellules du rein des *Helix* : beaucoup sont parasites des kystes de Grégarines, de même qu'on voit une belle Chytridinée vivre en parasite dans les kystes de l'*Euglena viridis* et d'autres dans les tubes des Saprologniées ou dans les spores des *Edogonium*. A. SCHNEIDER a négligé de suivre les kystes non

parasités. Il a commis la même erreur que les anciens carcinologistes qui considéraient les œufs des Sacculines comme la progéniture des crabes. L'étude complète d'une Psorospermie parasite de l'*Echinocardium cordatum* m'a prouvé qu'il n'existait dans l'évolution de ce champignon rien qui ressemblât à une Grégarine et l'étude de certaines Grégarines des Ascidies m'a montré, d'autre part, qu'il n'existe chez ces animaux, d'une façon normale, rien de comparable aux spores des Psorospermies.

Les *Flagellifera* constituent un groupe encore mal délimité dans lequel certains naturalistes font entrer des formes telles que les Volvocinées, qui appartiennent certainement au règne végétal. La reproduction par spores rapproche d'ailleurs beaucoup ce phylum des végétaux inférieurs et si l'on admet un groupe des Protistes intermédiaires entre les animaux et les plantes, les Flagellés forment certainement le pivot de ce groupe. Les Flagellés sont caractérisés par la présence d'un cil unique ou double qu'on appelle *flagellum*.

Certaines formes présentent à la base du flagellum une sorte de collerette qui dirige la course du fouet.

Telles sont les espèces des genres *Codosiga*, *Salpingæca*, etc., qui forment la famille des *Discostomata* de SAVILLE-KENT.

Certains Flagellés sont des stades mobiles de l'évolution des Vibrioniens ou Schizomycètes, groupe d'Algues parasites inférieures que l'on doit rapprocher des Saprologéniées plutôt que des Chytridinées et des Myxomycètes.

La classification que nous venons d'esquisser à grands traits nous paraît répondre le mieux à l'état actuel de la science : travaillons à la démolir ou à la modifier, ce sera le meilleur moyen de faire œuvre utile, mais surtout gardons-nous de la considérer comme le canon immuable d'une église scientifique.

LE DARWINISME

N'EST PAS L'ÉVOLUTIONNISME ¹

Tous les biologistes sont d'accord et depuis longtemps pour reconnaître que l'évolutionnisme n'est pas le darwinisme. Ce qui caractérise surtout le darwinisme c'est la méthode d'investigation globale qu'a employée DARWIN. Il a procédé comme les économistes et les statisticiens — aussi comme les physiciens créateurs de la théorie cinétique des gaz, qui ne s'occupaient guère des rapports de molécule à molécule.

DARWIN ne s'inquiétait pas des causes qui produisent les variations, et c'est heureux pour le développement de la science : car, dans la première moitié du XIX^e siècle, il eût été impossible de préciser l'action des facteurs primaires de l'évolution et c'est à peine si nous commençons à en élucider le mécanisme à l'heure actuelle. Parmi les disciples de DARWIN, un certain nombre ont exagéré la doctrine du maître poussant à l'extrême sa théorie de la sélection. Ses émules WALLACE et WEISMANN sont tombés dans le même travers. Je crois néanmoins au rôle fondamental de la sélection.

Évidemment on peut tout contester, surtout en matière philosophique, mais les faits généraux sur lesquels est établie la conception darwinienne me paraissent indiscutables : 1^o les êtres vivants varient soit individuellement soit par ensembles plus ou moins étendus, quelles que soient d'ailleurs les causes de ces variations ; 2^o les variations peuvent être favorables et défavorables suivant les conditions d'existence ; 3^o celles qui sont favorables ont plus de chance de triompher dans la lutte pour la vie. La lutte pour la vie doit être comprise d'une façon beaucoup plus large que ne le fait M. BERTHELOT dans son exemple des jeunes Poissons. Outre la lutte directe au sens propre du mot, il faut considérer comme lutte au sens métaphorique l'action nocive des milieux cosmiques et aussi les résultats

¹ [Discussion à propos d'une thèse de M. René BERTHELOT à la Société française de Philosophie, (séance du 6 avril 1905 p. 263). M. R. BERTHELOT s'efforçait de montrer que le système entier de DARWIN peut être rejeté, sans que l'évolutionnisme disparaisse pour cela].

fâcheux de la concurrence vitale. En ce qui concerne l'objection des variations très petites, je ferai observer qu'il ne faut pas faire de la petitesse des variations la mesure de l'intensité de la lutte. La conception de DARWIN n'est pas si bourgeoise que paraît le croire M. BERTHELOT : tout se fait par voie révolutionnaire, par actions discontinues aboutissant à un résultat continu ; il y a des variations très petites qui suffisent pour entraîner la disparition d'un être vivant. Des milliers d'herbivores sont dévorés par les carnivores pour des accroissements très petits d'une vitesse à la fuite continuellement croissante. Pour expliquer les adaptations merveilleuses telles que celles que nous observons entre les Orchidées et les Insectes qui les fécondent, nous n'avons guère le choix qu'entre deux hypothèses : l'intervention d'un être souverainement intelligent et la sélection naturelle.

L'absence d'intermédiaires a frappé, surtout, les paléontologistes, mais elle n'explique pas l'ontogénie. Les premiers stades de l'évolution sont très marqués, puis il y a des périodes très longues sans modifications apparentes dans la forme de l'embryon. Il en est de même dans l'espèce. Les paléontologistes rejettent parfois trop vite les échantillons *mal accusés* ! Peut-être en les recueillant avec soin trouveraient-ils des intermédiaires trop systématiquement négligés.

DARWIN n'a pas méconnu les variations brusques, qu'il appelle *sportives*. DE VRIES, d'autre part, n'a jamais essayé de faire une arme de sa théorie des mutations contre la théorie de DARWIN. On peut même dire que la théorie de DE VRIES n'est qu'une forme de la théorie de DARWIN : les mutations se préparent lentement, mais apparaissent brusquement. Une plante nouvellement introduite reste quelque temps semblable à elle-même dans les divers endroits où on la cultive ; puis, brusquement, après une période de déséquilibre interne, des variations se manifestent correspondant à des équilibres nouveaux. Si ces mutations ne deviennent pas toutes des nouvelles espèces, c'est qu'elles ne sont pas toutes aussi bien armées pour la lutte pour la vie. La sélection est un principe très général et très important qui détermine, comme facteur secondaire, la conservation des formes les mieux adaptées. Elle ne crée pas la variation, mais active le processus de formation des types nouveaux.

Les amalgames de doctrines (*Cuvierisme évolutionniste* et *Weismanisme lamarckien*) que M. BERTHELOT nous a proposés au cours de son intéressante discussion sont, je crois, des systèmes peu viables. Les disparitions brusques qui embarrassaient CUVIER peuvent aujourd'hui s'expliquer de diverses façons. H. OSBORN a montré que l'apparition de petits mammifères ovivores a suffi peut-être à l'anéantissement des gigan-

tesques Reptiles Dinosauriens. Le moindre changement dans l'ambiance peut amener la suppression rapide des types ayant épuisé leur potentiel plastique d'évolution. Les espèces meurent comme les individus, et cette mort n'est pas un argument contre le principe de continuité. Le Cuvierisme est fondamentalement une doctrine statique incompatible avec toute conception mécanique de l'être vivant.

Quant aux idées de WEISMANN, elles me paraissent incompatibles avec celles de LAMARCK.

En ce qui concerne l'origine des espèces le Weismannisme ne fait que reculer la difficulté sans la résoudre. La variation apparaît au moment de la génération grâce à la variété des plasmas ancestraux conservés ; mais comment ces plasmas ont-ils varié chez les premiers générateurs ? Il faut toujours en revenir aux facteurs lamarckiens. Le Weismannisme n'a d'ailleurs rien à faire avec la parthénogénèse artificielle. Le facteur qui intervient dans les expériences de LOEB et les miennes n'a rien de comparable avec une fécondation, c'est une incitation au développement, sans *amphimixie*. Si le produit varie, ce que nous ne savons pas encore, cette variation est du même genre que la variation par bourgeons et ne dépend pas de la nature de l'agent excitateur.

Le Weismannisme est la négation du Lamarckisme et ne peut se combiner avec lui en aucune proportion. Pour WEISMANN les *gonades*, seuls agents de la variation, demeurent intangibles et protégées par le *soma* contre les facteurs lamarckiens.

VI

L'ÉVOLUTION DANS LES

SCIENCES BIOLOGIQUES ¹

« D'une merveilleuse fécondité, ferment puissant dans d'autres domaines, l'idée d'évolution domine aujourd'hui toutes les sciences biologiques ». ÉMILE PICARD, *Rapport sur les sciences. Exposition universelle de Paris, 1900.* Paris, 1902, pp. 97 et 102.

Dès les temps les plus reculés, les hommes ont étudié, ne fût-ce que dans un but d'utilité pratique, les êtres vivants qui les entouraient. Les livres d'ARISTOTE, si souvent cités et encore dignes d'être lus aujourd'hui, nous montrent jusqu'à quel point l'antiquité grecque avait poussé cette étude. Mais l'idée de réunir en un corps de doctrine et de grouper sous un même vocable tout ce qui concerne la vie des animaux et des plantes n'est pas très ancienne ; elle fut émise pour la première fois et simultanément en France et en Allemagne, par LAMARCK ² et par TREVIRANUS, en 1802.

Si LAMARCK n'a pas défini d'une façon explicite le sens qu'il entendait

¹ Cet essai a été publié dans la *Revue Scientifique* (5^e série, vol. IV, 1905, p. 193-205) et dans le *Bulletin mensuel de l'Association française pour l'avancement des sciences* (n^o 8, octobre 1905) sous forme de Discours présidentiel au Congrès de Cherbourg. Nous le reproduisons aujourd'hui [*Bulletin Scientifique*, t. XLI, 1907, p. 427] avec quelques modifications qui n'en altèrent pas le sens général, et des indications bibliographiques nombreuses que ne comportait pas la forme primitive. — (Note de A. GIARD).

² « L'emploi du mot *Biologie* comme synonyme d'*Histoire naturelle organique* est dû à LAMARCK (*Hydrogéologie*, 1802, et Discours d'ouverture sur la question de l'espèce, 1803) ». GEOFFROY SAINT-HILAIRE (Isidore). *Hist. nat. générale des règnes organiques*, t. I, 1854, p. 167-168. De ce passage et de plusieurs autres empruntés au même ouvrage (notamment t. II, 1859, p. 405), il appert qu'Is. GEOFFROY SAINT-HILAIRE avait lu avec le plus grand soin les *Discours d'ouverture* des cours de LAMARCK et en particulier les rarissimes Discours de l'an XI (1803) et de 1806. Le mot *Biologie* se trouve à la page 539 de la réimpression que nous avons donnée de quatre de ces discours, ceux qui sont en quelque sorte des esquisses de la Philosophie zoologique. (*Bulletin scientifique France et Belgique*, t. XL, 1906, p. 443-599). Un cinquième Discours, celui de 1812 (*Extrait du cours de zoologie du Muséum d'histoire naturelle*, Paris, octobre 1812) n'est, comme le dit LAMARCK lui-même, qu'un *Prodrome* de la nouvelle édition du *Système des animaux sans vertèbres*.



donner au mot *Biologie*, il avait annoncé dans son cours de 1803 son intention de publier un ouvrage portant ce titre et il est certainement inexact de dire « qu'il n'a ni développé ni précisé ses vues et qu'il est resté sur ce point sans influence sur les travaux ultérieurs »¹.

« La vie, dit LAMARCK, est un ordre et un état de choses dans les parties de tout corps qui la possède qui permettent ou rendent possible en lui l'exécution du mouvement organique, et qui, tant qu'ils subsistent, s'opposent efficacement à la mort »².

Cette définition est, comme l'a fait remarquer Is. GEOFFROY SAINT-HILAIRE, en partie empruntée à BICHAT³. Mais il convient d'ajouter, comme le fait GEOFFROY SAINT-HILAIRE lui-même, que tout en ayant établi très nettement la distinction des *sciences physiques* et des *sciences physiologiques*, BICHAT n'a pas compris dans ces dernières exactement ce que LAMARCK et les auteurs modernes ont placé dans les *sciences biologiques*. Car il laisse en dehors des sciences physiologiques et considère comme constituant un groupe à part les sciences biologiques descriptives.

LAMARCK s'était bien gardé de tomber dans cette erreur qui fut plus tard celle de Claude BERNARD et de nombreux physiologistes.

Instruit par ses longues recherches sur la classification des plantes et des animaux, il proclame l'utilité des études systématiques :

« Il n'y a que ceux qui se sont longtemps et fortement occupés de la détermination des espèces et qui ont consulté de riches collections qui peuvent savoir jusqu'à quel point les espèces, parmi les corps vivants, se fondent les unes dans les autres, et qui ont pu se convaincre que dans les parties où nous voyons des espèces isolées, cela n'est ainsi que parce qu'il nous manque d'autres espèces qui en sont plus voisines et que nous n'avons pas encore recueillies. (*Discours de l'an XI*, p. 534 de la réimpression).

D'autre part le côté dynamique de l'histoire naturelle le préoccupe non moins vivement :

« Or je compte prouver dans ma *Biologie* que la nature possède dans ses *facultés* tout ce qui est nécessaire pour avoir pu produire elle-même

¹ GEOFFROY SAINT-HILAIRE (Isidore), *Histoire naturelle générale des règnes organiques*, I, 1854, p. 249, note 2.

² LAMARCK, *Recherches sur l'organisation des corps vivants*. Paris, in-8°, 1802, p. 71.

³ « La vie est l'ensemble des fonctions qui résistent à la mort. Tel est en effet le mode d'existence des corps vivants que tout ce qui les entoure tend à les détruire ». (BICHAT, *Recherches physiologiques sur la vie et la mort*, Paris, 1800, p. 1).

ce nous admirons en elle ; et, à ce sujet, j'entrerai alors dans des détails suffisants qu'ici je suis forcé de supprimer ». (Même Discours, p. 539) ¹.

En même temps que LAMARCK, le naturaliste allemand Gottfried Reinhold TREVIRANUS employait de son côté le mot Biologie qu'il définissait ainsi :

« La Biologie est l'étude des différentes formes que revêt la vie organique, des conditions et des lois qui président à son existence, des causes qui déterminent son activité ² ».

Malgré ce qu'elle peut avoir d'imprécis, cette définition montre bien que, pour TREVIRANUS comme pour LAMARCK, il existe dans la science biologique deux points de vue différents correspondant à d'anciennes divisions dont les contours deviennent chaque jour moins tranchés :

Le point de vue statique qui est celui des sciences morphologiques : Anatomie et Embryogénie descriptives ; Biotaxie, Taxonomie ou Systématique ; Géonémie ou Chorologie, etc. ;

Le point de vue dynamique qui correspond à la Physiologie (interne ou externe) et aux sciences connexes : Mécanique embryonnaire, Psychologie, etc.

Il est intéressant de constater que les deux naturalistes qui eurent les premiers cette conception unitaire très nette de l'ensemble des sciences biologiques, furent en même temps deux précurseurs de la théorie moderne de l'évolution, deux transformistes d'une valeur très inégale d'ailleurs, car les idées de TREVIRANUS sur la descendance des êtres sont beaucoup moins claires et beaucoup moins justes que celles de J.-B. LAMARCK.

Mais quelle que soit la façon dont on suppose établie la filiation des organismes, le seul fait d'admettre l'existence nécessaire de cette filiation suffit pour donner aux lois qui régissent les sciences naturelles les mêmes caractères de généralité et de permanence que l'on connaissait depuis longtemps dans les sciences physico-chimiques.

Au lieu d'une succession discontinue et arbitraire de phénomènes dus au caprice de puissances extérieures à la nature observable par les sens, l'histoire de notre globe n'est plus qu'une lente évolution sans cataclysmes, sous l'action de causes dont nous pouvons journellement encore étudier l'activité.

¹ LAMARCK renvoie ici à une *Esquisse d'une philosophie zoologique* qui devait se trouver à la fin du Discours de l'an XI et qui n'existe pas dans l'exemplaire du Muséum. Il est probable que la *Philosophie zoologique* parue en 1809 contient l'exposé des idées que LAMARCK voulait développer dans sa *Biologie*.

² TREVIRANUS (Gottfried Reinhold), *Biologie oder Philosophie der lebenden Natur*. Göttingen, 1802, 6 vol.

A mesure que le climat et les conditions d'ambiance se modifient, les espèces se transforment graduellement. Les individus aussi varient à chaque instant pendant toute leur existence, et l'homme lui-même n'échappe pas à cette loi. « Le temps, dit PASCAL, guérit les douleurs et les querelles parce qu'on change, on n'est plus la même personne. » Dans l'œuf animal ou végétal, les parties de l'embryon apparaissent tour à tour conditionnées les unes par les autres, et les ressorts tendus dans le protoplasme germinal des générations antérieures se déclenchent successivement, grâce à un automatisme coordonné, pour la formation des générations futures.

Il en résulte qu'on ne peut guère parler de Biologie statique qu'à la façon dont les géomètres parlent de la droite, du cercle et des autres figures dont il étudient les propriétés, c'est-à-dire d'une manière purement abstraite ; car tout est en continuel mouvement dans les êtres animés, et c'est par une généralisation momentanée, par une simple convention que le naturaliste parle de type spécifique, de genre, de famille, etc., alors qu'il ne connaît que des individus et qu'il considère seulement l'animal ou le végétal à un moment donné et dans une ambiance déterminée.

Telle est bien en effet la pensée de LAMARCK : « La nature, par la succession des générations et à l'aide de beaucoup de temps et d'une diversité lente, mais constante, dans les circonstances, a pu produire dans les corps vivants de tous les ordres les changements les plus extrêmes et amener peu à peu, à partir des premières ébauches de l'animalité et de la végétalité, l'état des choses que nous observons maintenant ¹.

« Parmi les corps vivants, la nature n'offre donc, à proprement parler, que des individus qui se succèdent les uns aux autres par la génération et qui proviennent les uns des autres. Les espèces parmi eux ne sont que relatives et temporaires ² ».

Si cette vérité n'est pas plus généralement admise, c'est parce que la chétive durée de l'homme lui permet difficilement d'apercevoir les mutations considérables qui ont lieu à la suite de beaucoup de temps ³.

« L'origine de cette erreur, dit LAMARCK, vient de la longue durée, par rapport à nous, du même état de choses dans chaque lieu ».

¹ LAMARCK, *Discours de l'an XI*, p. 16-18 du texte original, p. 528-530 de la réimpression.

² LAMARCK. *Discours de l'an XI*, p. 45 (p. 536 de la réimpression). *Discours de 1806*, p. 12 (p. 550 de la réimpression) et *passim*.

³ LAMARCK. *Discours de 1806*, p. 9 (p. 548 de la réimpression). Voir aussi *Recherches sur l'Organ.*, *Appendice*, p. 141.

« Cette *apparence de stabilité* des choses dans la nature sera toujours prise par le vulgaire des hommes pour la *réalité*, parce qu'en général on ne juge de tout que relativement à soi ¹ ».

Et c'est par des considérations de cette nature que le grand naturaliste est conduit à cette définition de l'espèce. la meilleure peut-être qu'on ait donnée jusqu'aujourd'hui :

« L'espèce est une collection d'individus semblables, que la génération perpétue dans le même état tant que les circonstances de leur situation ne changent pas assez pour faire varier leurs habitudes, leur caractère et leur forme ² ».

Ainsi la conception moderne de la Biologie est intimement liée par un nexus logique originel à la théorie du transformisme, dont elle est en quelque sorte l'illustration et le résumé.

Toutefois, il serait injuste de ne pas reconnaître que l'idée d'une science générale de la vie avait été préparée, indépendamment de toute vue théorique, par le puissant essor des sciences naturelles et l'important progrès réalisé dans les méthodes d'investigation vers la fin du xviii^e siècle et au début du xix^e.

Longtemps dominés par les influences scholastiques du moyen âge, les naturalistes n'avaient guère augmenté le bagage d'observations généralement très superficielles recueillies par les anciens. Ce n'est pas sans étonnement qu'on voit encore, presque à l'aurore du siècle dernier, des encyclopédistes comme BRUGUIÈRE discuter longuement sur des textes et contester la valeur d'affirmations précises, telles que celles de GAERTNER relatives à l'organisation des Ascidies composées, alors qu'il suffisait, pour trancher le débat, d'un voyage au bord de la mer sur les côtes de France où abondent les Botrylles, les Distomes, etc.

Cependant la méthode expérimentale, entrevue dès le xiii^e siècle par le moine anglais Roger BACON, puis brillamment exposée, en 1620, par son homonyme le chancelier François BACON qui d'ailleurs, s'il la recommandait, ne la pratiquait guère, avait trouvé peu à peu des adeptes convaincus : HARVEY, PALLAS, DAUBENTON, HALLER, CAMPER, HUNTER, SPALLANZANI, pour l'étude de l'organisation et des fonctions des animaux ; HALES, DUHAMEL, SPRENGEL pour l'anatomie et la physiologie végétales.

Bientôt VICQ d'AZYR, CUVIER et Ét. GEOFFROY SAINT-HILAIRE en France, MECKEL et K.-E. von BAER en Allemagne, R. OWEN en Angleterre,

¹ LAMARCK. *Philosophie zoologique*, p. 70.

² LAMARCK. *Discours de l'an XI*, p. 45 (p. 536 de la réimpression).

donnèrent un puissant essor aux recherches de Morphologie comparée, et le perfectionnement des instruments d'observation permit à SCHWANN, RASPAIL et SCHLEIDEN d'asseoir sur des bases désormais inébranlables la théorie cellulaire déjà entrevue par LEUWENHOECK et MALPIGHI.

En même temps, reprenant l'étude depuis si longtemps abandonnée des animaux marins, J. MUELLER, SAVIGNY, H. MILNE-EDWARDS, déterminèrent la création de laboratoires maritimes où l'organisation et le développement des formes si nombreuses d'invertébrés furent élucidés jusque dans leurs détails les plus minutieux.

On comprend dès lors qu'en possession de moyens dont la fécondité semblait loin d'être épuisée, et désireux d'ailleurs de réagir contre les tendances des philosophes de la nature qui détournaient sans profit pour la science les forces vives des naturalistes vers de vaines spéculations, les glorieux fondateurs de la Société de Biologie de Paris, la première au monde qui ait pris pour objet exclusif de ses travaux la science instaurée par LAMARCK et TREVIRANUS, les biologistes les plus complets du siècle dernier, Ch. ROBIN, RAYER, Claude BERNARD, BROWN-SEQUARD, se soient cantonnés étroitement sur le terrain stérile du positivisme, malgré leur souci de la recherche des relations de causalité, malgré leur désir de faire triompher la conception mécanique de l'univers et leur foi en l'expérience comme instrument par excellence de la découverte scientifique.

C'est ainsi que l'élite des naturalistes français laissa sans écho l'appel du génial auteur de la *Philosophie zoologique* et que plus tard, suivant l'exemple des successeurs de CUVIER, elle refusa longtemps d'entrer dans le magnifique mouvement des esprits que provoqua le transformisme renaissant sous une forme nouvelle avec Ch. DARWIN et R. WALLACE, lors de la publication, en 1859, du livre de l'*Origine des espèces*.

Ce fut, comme on l'a dit fort justement ¹, la rançon de l'esprit qui présida à la fondation d'un groupement qui devait d'ailleurs montrer sa puissance en travaillant avec Claude BERNARD à un développement de la Physiologie aussi rapide et aussi merveilleux que celui de la Biologie statique; car il est permis de penser avec Paul BERT, le successeur de Cl. BERNARD à la présidence de la Société de Biologie, « que la multiplicité des sujets traités dans le sein de cette Société, la diversité des points de vue, l'intérêt général des problèmes, le défilé des aspects variés que présente l'étude des êtres vivants ont puissamment agi sur l'esprit du

¹ GLEY (Ed.). *Essais de philosophie et d'histoire de la biologie; La Société de Biologie de 1849 à 1900*, p. 309.

maître et entraîné ses méditations au delà de l'atmosphère relativement restreinte d'un laboratoire de vivisection ¹. »

Cette double et magnifique poussée de l'arbre de la Biologie dans le sens morphologique et dans le sens physiologique s'est prolongée, toujours vivace, jusqu'à nos jours, et elle peut continuer longtemps encore sa frondaison et produire les meilleurs fruits. A condition toutefois qu'on ne pense pas, avec quelques esprits à courte vue, que le dernier mot est dit sur telle ou telle partie de la science et qu'on ne cherche pas à établir de subtiles distinctions entre ceux qui usent de différents procédés de recherche, entre ceux qui observent l'être vivant dans la nature et ceux qui l'interrogent dans les laboratoires, entre les tenants du microscope et du rasoir, et ceux de la pince et du scalpel.

Et pour reprendre une comparaison expressive dans sa trivialité, il ne faut pas non plus que le maçon qui travaille à la cave jalouse les ouvriers qui bâtissent les étages supérieurs, ni que ceux-ci regardent avec envie le couvreur *qui fait au-dessus de leur tête un excellent travail* ².

Certains vont clamant : « L'Anatomie est morte, la Zootomie se meurt ! ne faisons plus de monographies ! *Il est temps d'abandonner ces études terre à terre qui ne peuvent conduire à rien !* » ³.

C'est là un fâcheux état d'esprit.

Dire qu'une science est finie c'est prendre pour les limites de cette science les limites de nos connaissances à un moment donné. L'histoire est là pour nous prouver que les faits les plus vulgaires, ceux qui paraissent avoir donné toutes les conséquences qu'on en pouvait attendre, acquièrent soudain une nouvelle signification, une valeur imprévue, des applications non espérées, avec le perfectionnement de l'outillage et le progrès des observations.

Les phénomènes d'osmose, le mouvement brownien, l'attraction des corps légers par l'ambre et la résine, la phosphorescence des sels d'urane n'ont été longtemps que des objets de curiosité sur lesquels il semblait que tout eût été dit quand on les avait signalés. Qui pourrait supputer aujourd'hui l'importance des résultats déduits par nos contemporains de l'étude de ces faits élémentaires, soit pour l'explication des mécanismes les plus obscurs de la Biologie, soit même pour l'établissement d'une théorie générale de l'Univers !

¹ P. BERT. *Soc. de Biol.*, 21 décembre 1878.

² DELAGE (Y.) *L'hérédité et les grands problèmes de la Biologie générale*. Paris 1895. Introduction, p. 7.

³ *Ibid.*, p. 10.

C'est dans l'observation intelligente de détails parfois minutieux, mais dont l'importance morphologique générale dépasse souvent de beaucoup la valeur anatomique, que se trouve la clef de maint problème relatif aux adaptations. *En travaillant ainsi, nous n'avons fait, a-t-on dit, que préparer des matériaux pour ceux qui plus tard sauront résoudre la question*¹. Et que faisons-nous jamais, qu'apporter notre pierre à l'édifice toujours inachevé des connaissances humaines, et n'est-ce pas une compensation à la triste constatation du peu d'efficacité actuelle de nos efforts que de songer qu'ils serviront à nos successeurs, et qu'à la conception moderne, profondément égoïste, du travail individuel, se substituera plus tard l'idée altruiste d'une collaboration intentionnelle non seulement entre les travailleurs d'une même génération, mais aussi entre les générations successives ?

Il est consolant de répéter le mot de PASCAL : « Toute la suite des hommes doit être considérée comme un même homme qui subsiste toujours et qui apprend continuellement ».

Avant donc que d'accuser une science de stérilité et de la condamner à mort, il convient de se demander si l'on a bien envisagé dans leur vraie position, et dans leurs rapports avec les idées nouvellement acquises d'autre part, les problèmes qu'elle place devant nos yeux.

Si trop longtemps en France on a étudié les mêmes choses, si on a ajouté toujours de nouvelles monographies aux anciennes, de nouveaux faits aux faits accumulés², sans grand profit pour la philosophie naturelle, c'est que, malgré les avertissements d'esprits mieux avisés, on s'obstinait dans certains laboratoires à tenir les volets fermés quand, depuis des années déjà, la grande lumière du Darwinisme éclairait le ciel de la Biologie.

Sans doute des monographies poursuivies sans idée directrice, telles que celles de la Tortue par BOJANUS, de la chenille du *Cossus*, par LYONNET, ou du Hannelon, par STRAUSS-DURCKHEIM, constamment présentées comme des modèles inimitables par les derniers représentants de l'École de CUVIER, ne pourraient désormais avoir qu'une utilité restreinte et un intérêt des plus médiocres.

Chaque fois que pour la solution d'un problème de Biologie générale on est amené à consulter les travaux de ce genre, c'est vainement qu'on y cherche le renseignement désiré. L'auteur a passé sans l'apercevoir

¹ DELAGE (Y.), *l. c.*, p. 5.

² *Ibid.*, p. 4 et 5. Je ne fais que résumer ici une pensée longuement développée à l'endroit cité.

à côté du détail intéressant : l'organe rudimentaire lui a échappé ; les homologues n'ont pas été comprises ; l'anatomie non interprétée a perdu toute signification précise. L'œuvre n'est qu'un jeu de patience sans valeur scientifique.

Mais en peut-on dire autant des recherches anatomiques inspirées par la théorie de l'évolution et notamment du magnifique ensemble monographique formé par les innombrables travaux anatomiques dont l'*Amphioxus* a été l'objet, depuis qu'en 1867 A. KOWALEVSKY démontra l'importance de ce minuscule animal pour l'origine des Vertébrés ?

Et des résultats tels que ceux obtenus par MAUPAS sur le développement des Infusoires et des Nématodes, ou encore les faits étonnants de polyembryonie récemment découverts par P. MARCHAL chez les Hyménoptères, ont-ils une valeur moindre parce qu'ils ont été obtenus par l'emploi des méthodes anciennes d'observation, et sans le moindre souci de procédés expérimentaux compliqués et inédits ?

Aveuglés par des préjugés du même genre, certains naturalistes ont failli compromettre, en croyant les servir, les progrès de la Biotaxie ou Biologie taxonomique, quand s'affirma, il y a cinquante ans, le succès de la théorie de la descendance. D'une part les systématistes de profession, ceux qui, par leurs patientes recherches, établissaient d'une façon solide ce qu'on pourrait appeler le vocabulaire de notre science, ont paru craindre, au début, que les nouvelles idées sur l'instabilité de l'espèce ne fussent une menace de dépréciation de la valeur de leurs travaux. D'autre part, les zoologistes officiels, ceux qui détenaient les chaires et les laboratoires d'enseignement supérieur, semblaient, il y a quelques années encore, professer à l'égard des travaux de classification et d'histoire naturelle descriptive, un mépris peu déguisé et s'inspirer d'idées analogues à celles que nous venons de critiquer chez certains anatomistes.

L'événement a prouvé que jamais l'étude patiente et minutieuse des formes n'était apparue plus nécessaire et n'avait été mieux comprise que depuis le triomphe des idées évolutionnistes.

Les promoteurs de ces idées, J.-B. LAMARCK et Ch. DARWIN, furent eux-mêmes, avant tout, d'admirables spécificateurs, et le naturaliste qui a le plus contribué à répandre par ses écrits généraux la théorie de la descendance modifiée, le professeur ERNEST HÆCKEL, d'Iéna, nous a donné les monographies les plus parfaites et les mieux illustrées de groupes zoologiques où la forme est le plus difficile à définir, les Radio-laires, les Foraminifères, les Éponges calcaires, les Méduses et les Siphonophores.

Bien plus, le souci de préciser le sens et l'étendue des variations possibles à un moment donné et dans un lieu déterminé a fait naître une branche nouvelle et très importante déjà des sciences biologiques, la Biométrie. QUÉTELET, GALTON, PEARSON, nous ont appris comment il était possible d'appliquer aux êtres vivants les méthodes statistiques et les formules délicates du calcul des probabilités. Et tout en nous déifiant un peu de certaines exagérations, tout en redoutant, avec C. EMERY, *les effrayants grimoires du dilettantisme biométrique*¹, nous devons reconnaître que maniés habilement, mis en œuvre par un WELDON, un DAVENPORT, un CAMERANO, ces nouveaux procédés d'investigation ont donné déjà des résultats qui ne sont pas sans valeur et promettent pour l'avenir une moisson plus riche encore.

En Taxonomie comme en Anatomie, il reste beaucoup à faire ; ce n'est pas la besogne en elle-même qui est méprisable, mais l'esprit dans lequel elle est parfois accomplie par certains systématistes qui sans mandat, prétendent s'établir comptables de la science, et, sous prétexte de purisme grammatical, font métier de piraterie, substituant avec impudence leur nom obscur à ceux des naturalistes les plus méritants.

Mais une tâche plus digne nous incombe si, modestement et laborieusement, nous nous efforçons d'alléger pour le cerveau de nos successeurs le fardeau chaque jour plus écrasant de la spécification.

La réforme de la systématique ne doit pas être cherchée dans l'établissement d'une nomenclature trinominale ou plurinominale qui par sa complication nous ramènerait aux temps prélinnéens. Les conciles œcuméniques de spécialistes à l'affût de priorités douteuses perdront peu à peu toute autorité. L'avenir appartient à une nomenclature basée sur les lois de variation des formes et des couleurs, tenant compte de ce que R. BARON a appelé les *allotropies* et *anamorphoses diamétrales*, de ce que COUTAGNE a désigné sous le nom de *modes morphologiques*, et enregistrant les espèces et les variétés dans les diverses régions géographiques par le système décimal de DEWEY ainsi que l'a proposé DAVENPORT². Et cela même en abandonnant, s'il le faut, les anciens types quand ils n'auront dû qu'au hasard d'être les premiers rencontrés par les naturalistes l'honneur d'une description antérieure !

¹ EMERY (C.). Ethologie, phylogénie et classification, VI^e Congrès internat. de Zoologie, Berne, 1904.

² DAVENPORT. Zoology of the twentieth century, *Science*, n^o 348, 30 août 1901, p. 315-324.

Sans doute les futurs mémoires de spécification ressembleront moins à des dictionnaires, et plus à des tables de logarithmes. Les mesures quantitatives remplaceront ou compléteront les descriptions purement qualitatives. A l'arbitraire des appréciations subjectives on substituera les données précises d'un *polygone de fréquence* ou d'une *courbe de variabilité*.

Les recherches sur la composition numérique ou la statistique des faunes locales, et leurs modifications selon les années et les saisons, recherches auxquelles d'humbles collectionneurs peuvent collaborer de la façon la plus efficace, sont aussi très recommandables, et des travaux tels que ceux d'Adalbert SEITZ ¹ et de Fr. DAHL ², montrent toute la valeur de semblables investigations pour la solution des problèmes les plus importants de la distribution géographique des animaux.

Qu'ils soient donc les bienvenus, les amateurs pleins de zèle qui, en enrichissant nos musées de spécimens judicieusement classés, nous préparent une Géonémie raisonnée, expression vivante et suggestive de l'histoire de la création.

Qu'ils soient les bienvenus le morphologiste, l'anatomiste, l'embryogéniste patient qui nous donneront dans les moindres détails la connaissance, encore si lacunaire et si désirable pour le progrès de la science, de formes nodales telles que *Phoronis* ou *Rhabdopleura*, *Balanoglossus* ou *Cephalodiscus*, ou qui nous renseigneront sur la phylogénie, à peine esquissée et peut-être toujours indéchiffrable par l'insuffisante paléontologie, des principaux groupes d'animaux et de végétaux.

Qu'il soit le bienvenu le cytologiste qui, par de délicates observations et à l'aide de la technique la plus raffinée, nous révélera comment ont pris naissance, et comment se sont graduellement compliqués les processus merveilleux de la caryokinèse et les modes plus primitifs, mais encore si peu connus, de la division indirecte des organismes unicellulaires.

Certes, nous pouvons beaucoup attendre pour l'avenir du développement de la Cytologie expérimentale, et nous devons suivre avec un intérêt passionné les recherches d'un BÜTSCHLI sur les plasmas artificiels, celle d'un Marcus HARTOG sur l'action des champs électro-magnétiques

¹ SEITZ (A.) Allgemeine Biologie der Schmetterlinge. Zool. Jahr. System. Theil. Bd. V, pp. 281-334, 1890.

² DAHL (Fr.). Das Leben der Ameisen in Bismarck Archipelago. Mitth. zool. Mus. Berlin, Bd. 2, 1901.

dans la polarité du fuseau de division des noyaux, ou celle d'un Stéphan. LEDUC sur la production, par diffusion, d'images analogues à celles des *mitoses* cellulaires. Mais avant de pouvoir appliquer en toute sûreté aux plastides organiques des lois et les principes de la physico-chimie, combien de mystères restent à élucider touchant l'origine et la signification des chromosomes, des astrosphères et des corpuscules directeurs. Et là, encore, la Morphologie descriptive n'a pas dit son dernier mot.

Plus prochaines peut-être de leur réalisation sont les espérances que nous pouvons fonder sur la nouvelle Chimie des colloïdes, la loi de LECHATÉLIER, la loi des phases et les idées géniales de GIBBS. Ardemment cultivée par une phalange brillante de jeunes travailleurs, cette partie de la science, en apparence moins étroitement liée à la théorie de la descendance, fournira cependant aux évolutionnistes futurs les renseignements les plus utiles et les plus impatiemment attendus. Pour tout homme qui réfléchit, les hypothèses actuelles sur les produits cellulaires, sur l'existence présumée de ferments empêchants ou favorisants, de *cytases*, *philocytales*, *kinases*, *antikinases*, *ambocepteurs*, etc., font songer, dans leur complexité croissante, aux systèmes de plus en plus compliqués également avec les progrès de la science, par lesquels PTOLÉMÉE et les astronomes de l'école d'Alexandrie cherchaient à rendre compte des mouvements apparents des astres avant l'avènement de la théorie héliocentrique. Souhaitons que la Biologie trouve bientôt son COPERNIC, son KÉPLER et son GALILÉE !

Mais c'est surtout dans l'étude si longtemps dédaignée des rapports de l'être vivant avec l'ambiance extérieure, cosmique ou biologique, que les principes nouveaux du transformisme ont fait sentir leur influence. Acceptées, discutées ou combattues, les doctrines évolutionnistes ont posé une foule de problèmes dont le seul énoncé a été le point de départ d'investigations poursuivies en tous sens, d'expériences et d'observations innombrables et fructueuses,

Dès 1849, Ch. ROBIN plaçait au premier rang parmi les divisions de la Biologie dynamique la science, alors innommée, *qui étudie l'influence du milieu, ou, si l'on veut des agents extérieurs de l'être vivant.*

« Toute idée d'être organisé vivant est impossible, dit-il, si l'on ne prend en considération l'idée d'un milieu. Aussi l'idée d'être vivant et celle de milieu (air, eau, lumière, chaleur, etc.) sont inséparables. On ne peut concevoir non plus une modification de l'un sans que survienne une modification de l'autre, par une réaction inévitable. Aussi l'étude de l'influence du milieu sur l'être organisé vivant et de celle de l'être sur le

milieu sont-elles liées l'une à l'autre. Cette branche de la Biologie, dont on peut prévoir l'importance en se rappelant les travaux de William EDWARDS, n'a pourtant été étudiée comme partie distincte que par M. de BLAINVILLE qui n'a pu que l'ébaucher. C'est sur elle qu'est en grande partie fondé l'art de conserver la santé, l'*Hygiène*, et cependant elle n'a depuis lors jamais été envisagée méthodiquement; aussi les matières qu'elle doit comprendre sont-elles éparses dans les livres où elles ne devraient figurer qu'à titre d'emprunt à la science mère; le plus souvent même il n'en est pas question. Il est vrai que par la suite, lorsque l'action des agents extérieurs sur les êtres vivants sera plus approfondie, cette science pourra être réunie à la Physiologie dont elle fournirait la première partie. Mais jusqu'à cette époque peu prochaine on ne saurait trop faire ressortir la nécessité d'étudier cette science méthodiquement, sous les divers points qu'elle comporte, chez les végétaux et les animaux isolés ou réunis en masses considérables, etc. »

N'est-il pas curieux de voir l'irréductible adversaire du transformisme que fut Ch. ROBIN ¹ parler ainsi de l'*inévitable réaction* des organismes sous l'influence des modifications du milieu, et insister si vivement sur l'intérêt de l'étude de ces réactions ?

Bientôt l'observation des mœurs des êtres vivants, de leurs rapports avec le milieu biologique et avec le milieu cosmique, cette Physiologie externe dont les travaux de RÉAUMUR et de de GEER nous ont laissé de si parfaits modèles, prenait à son tour un développement extraordinaire. De BLAINVILLE lui avait donné le nom de *Zooéthique* ². Isidore GEOFFROY SAINT-HILAIRE changea cette désignation en celle d'*Éthologie*, assez généralement adoptée depuis, et qui a l'avantage de s'appliquer à la fois aux animaux et aux végétaux ³.

HAECKEL et les naturalistes allemands ont employé de préférence le nom d'*Écologie*. Plus récemment encore, RAY LANKESTER a proposé celui de *Bionomie* qui a eu quelque succès, surtout en Angleterre. Quel que soit le nom sous lequel on la désigne, la Physiologie externe offre un intérêt capital, et nulle partie des sciences biologiques n'est plus digne

¹ ROBIN (Ch.) Sur la direction de la Société de Biologie. C. R. des séances de la Soc. de Biol. Tout est à lire dans cet admirable discours qui est en quelque sorte la charte constitutionnelle de notre Société de Biologie.

² De BLAINVILLE. *Cours de 1836*, recueilli par P. GERVAIS.

³ GEOFFROY SAINT-HILAIRE. *Hist. nat. génér. des règnes organiques*, 1854. C'est donc tout à fait à tort que F. VON WAGNER attribue à DAHL la paternité de ce mot si expressif. (*Zoologisch. Zentralbl.*, XII, 14 nov. 1905, n° 22, p. 694, note 2).

de fixer l'attention du naturaliste observateur aussi bien que du philosophe ¹.

Il suffit d'ailleurs de parcourir des recueils bibliographiques modernes pour se rendre compte de l'importance qu'ont prise dans ces dernières années les recherches éthologiques ².

La seule question des rapports des fleurs avec les animaux, et plus spécialement avec les Insectes, dans les phénomènes de fécondation directe et croisée, avait donné lieu, au 1^{er} janvier 1904, à la publication de 3.792 mémoires et notes diverses. Et pour en résumer sommairement les résultats principaux, le D^r Paul KNUTH a fait paraître successivement trois volumes grand in-8^o de plus de 500 pages chacun, en se limitant aux plantes européennes seulement. Depuis, un supplément en deux volumes consacrés aux plantes exotiques vient d'être mis au jour, grâce aux efforts combinés de Ernest LOEW et Otto APPEL ³.

Presque aussi abondantes sont devenues dans ces derniers temps les recherches relatives au mimétisme, à la vie pélagique, aux animaux des profondeurs de la mer, à ceux qui vivent souterrainement ou dans les cavernes, etc., etc. Toute une littérature d'un puissant intérêt a été consacrée à l'étude des rapports d'Ethologie sociale, aux changements de régime, à l'allotrophie ⁴ et aux innombrables états d'équilibre biolo-

¹ E. WASMANN trouve que l'expression *Œcologie* n'est pas satisfaisante parce qu'elle signifie seulement *science de la maison*. (Die moderne Biologie und die Entwicklungstheorie 1904). F. VON WAGNER observe justement (*l. c.*, p. 694) que le grec *οἶκος* veut dire aussi tout ce qui concerne l'économie domestique et qu'ainsi compris le terme choisi par HÆCKEL est certainement plus expressif que celui de *Bionomie* préféré par WASMANN sous prétexte qu'il traduit dans le langage le plus adéquat les lois de la physiologie externe des organismes. Mais à cet égard le mot *Ethologie* (science des mœurs), qui d'ailleurs a la priorité, semble infiniment plus clair et plus approprié, et mérite toutes les préférences.

² Ce n'est pas sans un grand étonnement qu'on constate la profonde ignorance de certains esprits à culture littéraire très développée quand ils sortent quelque peu des limites de leur spécialité. Un sociologue doué d'une certaine originalité, mais dont l'érudition n'est pas toujours sûre et dont la pensée aurait gagné souvent à être exprimée sous une forme moins diffuse et avec plus de précision, Gabriel TARDE, a proposé sérieusement, en 1903, de créer sous le nom d'*interphysiologie* ou *interbiologie* une science nouvelle, sans se douter que cette science existait depuis un demi-siècle au moins et que le programme qu'il en traçait était depuis longtemps dépassé par les biologistes. Certaines idées de TARDE, notamment celles qu'il émet relativement à l'interphysiologie des faunes et des flores, montrent d'ailleurs combien légèrement il s'était aventuré sur un terrain qui ne lui était pas familier, et où, pensant innover, il ne faisait que suivre très imparfaitement et de très loin les méthodes des naturalistes. Voir G. TARDE, *L'interpsychologie*. *Bull. de l'Inst. général psychol.*, 3^e année, n^o 2, juin 1903, p. 11-14.

³ KNUTH (P.). *Handbuch der Blütenbiologie*. Leipzig, W. Engelmann, 1898-1904.

⁴ GIARD (A.). *L'allotrophie*. *Bull. scientif. trimestriel publié par l'Assoc. amicale des élèves de la Fac. d. Sc. de l'Université de Paris*, 1908, n^o 2, p. 30 et suiv. [V. plus loin p. 491].

gique qui vont du prédatisme au parasitisme sous ses formes les plus variées, et du parasitisme le moins équilibré à la symbiose la plus harmonique.

L'étude expérimentale des facteurs cosmiques (température, état hygrométrique, etc.) appuyée sur des connaissances systématiques très étendues a permis à M. STANDFUSS d'obtenir les brillants résultats que l'on sait sur l'origine des couleurs des Lépidoptères; à WEISMANN, à POULTON, à MARSHALL de nous révéler le mécanisme du dimorphisme saisonnier de ces insectes.

Et chaque jour s'est révélée plus merveilleusement féconde, comme agent de transformation, l'action morphogène que les organismes vivants exercent les uns sur les autres, grâce aux ressorts compliqués mis en jeu par la *castration parasitaire* dans son infinie variété.

Ainsi se trouvent de mieux en mieux vérifiées les vues géniales de LAMARCK.

« Du *temps* et des *circonstances favorables* sont les deux principaux moyens que la nature emploie pour donner l'existence à toutes ses productions. On sait que le temps n'a pas de limites pour elle et qu'en conséquence elle l'a toujours à sa disposition.

» Quant aux circonstances dont elle a eu besoin et dont elle se sert encore chaque jour pour varier ses productions, on peut dire qu'elles sont en quelque sorte inépuisables.

» Les principales naissent de l'influence des climats, des variations de température de l'atmosphère et de tous les milieux environnants, de la diversité des lieux, de celle des habitats, des mouvements, des actions, enfin de celle des moyens de vivre, de se conserver, se défendre, se multiplier, etc., etc. Or, par suite de ces influences diverses, les facultés s'étendent et se fortifient par l'usage, se diversifient par les nouvelles habitudes longtemps conservées; et, insensiblement, la conformation, la consistance, en un mot la nature et l'état des parties ainsi que des organes, participent des suites de toutes ces influences, se conservent et se propagent par la génération ¹ ».

LAMARCK avait donc parfaitement mis en lumière l'importance de ce que j'ai appelé depuis les facteurs primaires de l'évolution, et il avait en outre insisté sur l'importance de la réaction biologique.

Il est bon de faire ressortir combien à ce point de vue il se montre supérieur aux autres précurseurs de la théorie de la descendance, et

¹ LAMARCK. *Système des animaux sans vertèbres*, 1801. *Discours d'ouverture*, p. 12-13.

notamment à É. GEOFFROY SAINT-HILAIRE, qui, lui aussi, avait signalé l'action modificatrice des milieux cosmiques, notamment dans le passage suivant souvent rappelé :

« La respiration constitue, selon moi, une ordonnée si puissante pour la disposition des formes animales, qu'il n'est même point nécessaire que le milieu des fluides respiratoires se modifie brusquement et fortement pour occasionner des formes très peu sensiblement altérées.

» La lente action du temps, et c'est davantage sans doute s'il survient un cataclysme coïncidant, y pourvoit ordinairement. Les modifications insensibles d'un siècle à un autre finissent par s'ajouter et se réunissent en une somme quelconque : d'où il arrive que la respiration devient d'une exécution difficile et finalement impossible, quant à de certains systèmes d'organes ; elle nécessite alors et se crée à elle-même un autre arrangement, perfectionnant ou altérant les cellules pulmonaires dans lesquelles elle opère, modifications *heureuses* ou *funestes* qui se propagent et qui influent sur tout le reste de l'organisation animale. *Car si ces modifications amènent des effets nuisibles, les animaux qui les éprouvent cessent d'exister, pour être remplacés par d'autres avec des formes un peu changées, à la convenance des nouvelles circonstances* »¹.

Ainsi pour GEOFFROY le monde ambiant est un modificateur tout puissant par une altération des corps organisés dans la limite de leur plasticité, et l'illustre anatomiste semble même un instant entrevoir, sans s'y arrêter d'ailleurs et sans en comprendre la valeur, l'idée d'une adaptation progressive et d'une survivance des plus aptes.

Pour LAMARCK, les forces extérieures n'agissent pas toujours aussi simplement, sauf peut-être dans le cas des végétaux, et le plus souvent elles déterminent chez l'animal une réaction qui fait entrer en jeu dans la production des variations futures, toutes les données ancestrales de l'hérédité.

La conception éthologique de GEOFFROY n'allait pas au delà des auto-adaptations qu'on a désignées récemment sous le nom d'*allomorphoses*, et que le naturaliste américain COPE rapportait à la *physiogénèse*. LAMARCK, quoi qu'on en ait dit, s'est élevé à la notion plus profonde et plus complexe de *cinétogénèse*, c'est-à-dire des variations intimes non encore coordonnées, mais transmissibles par l'hérédité, d'un organisme

¹ GEOFFROY SAINT-HILAIRE (Étienne). *Mémoire sur l'influence du monde ambiant pour modifier les formes animales*, p. 76 (1831).

placé dans un milieu biologique nouveau (*automorphoses* de E. PERRIER) ¹.

Quoi qu'il en soit, le domaine des études éthologiques nous paraît sans limites et il n'y aura jamais pour l'exploiter trop de travailleurs.

On a pu le prophétiser sans invraisemblance :

« Dans un avenir certainement encore lointain, Éthologie et Physiologie ne feront plus qu'un; les faits de la vie des animaux, leurs conditions d'existence, leurs instincts d'une part, leur évolution morphologique de l'autre, pourront alors être réduits à des sommes de faits physiologiques élémentaires; des rapports de dépendance mutuelle entre les faits d'observation se montreront toujours plus nombreux, permettant peut-être un jour d'établir de véritables formules, capables d'exprimer, non seulement chaque forme réellement existante, mais en outre toutes les formes possibles, comme les formules chimiques établies sur les corps connus et bien déterminés nous mettent en mesure de prévoir des séries entières de composés encore inconnus et d'établir à l'avance leurs propriétés principales ² ».

Mais ce sont là de beaux rêves d'une réalisation douteuse, car connaissons-nous jamais le passé? Pour le moment il est plus sage de limiter notre ambition et de ne demander à l'étude des facteurs primaires que ce qu'elle peut nous donner sûrement: des notions précises sur le mécanisme de quelques processus de variation, d'utiles renseignements sur la distribution géographique des animaux et des végétaux, et quelques indications sur les conditions dans lesquelles ont pu naître, se développer, disparaître ou se transformer les innombrables formes dont les empreintes nous sont révélées par la Géologie.

Peut-être à ce point de vue trouverons-nous un guide précieux dans l'Éthologie des formes embryonnaires actuelles, associée à l'étude de la Paléontologie comprise dans le sens large qu'on lui donne aujourd'hui.

¹ CARL DETTO, sans le vouloir, a montré récemment de la façon la plus lumineuse que le Lamarckisme est parfaitement compatible avec une théorie purement causale de l'évolution sans le concours d'aucune vue finaliste ou vitaliste. Voir DETTO, C. *Die Theorie der direkten Anpassung und ihre Bedeutung für das Anpassungs- und Descendenzproblem*, Iena, Fischer 1904.

² C. EMERY. Ethologie, phylogénie et classification. *VI^e Congrès international de zoologie*, Berne, 1904, p. 163. — Comme le rappelle EMERY, quelques tentatives ont déjà été faites pour exprimer par des symboles mathématiques l'ensemble des formes existantes possibles et réaliser ainsi une sorte de *Promorphologie* théorique. Voir: SCHIAPARELLI (G. V.), *Studio comparativo tra le forme organiche naturali e le forme geometriche pure*, Milano, 1898. Voir aussi: EMERY C. *Osservazioni critiche*, *Riv. sc. biol.*, Tomo I, 1899. VOLTERRA (V.). *Sui tentativi di applicazione delle matematiche alle scienze biologiche e sociali*. *Giorn. d. economisti*. Bologna, nov. 1901.

Un exemple fera mieux saisir ma pensée :

Nous savons que beaucoup d'animaux, appartenant à une même espèce et absolument semblables entre eux à l'état adulte, arrivent à cet état après avoir traversé des phases embryonnaires parfois très différentes dans diverses régions de leur habitat ou, en un même lieu, sous l'influence de conditions diverses de climat. J'ai attiré l'attention des naturalistes sur ce phénomène de développement ontogénique variable que j'ai appelé *pæcilogonie*, et j'ai insisté sur son importance ¹. Si à un instant donné on examine parallèlement les embryons de deux formes distinctes rattachées à une même espèce pæcilogonique, on croirait avoir affaire à des types bien distincts. S'il s'agissait d'animaux fossilisables, en présence d'un pareil cas l'embarras d'un paléontologiste serait certainement très grand ; l'on peut même assurer qu'on serait souvent conduit à assigner aux deux formes évolutives isochrones une position systématique différente.

On peut se demander dès lors si, dans le développement phylogénique des espèces anciennes, une semblable conjoncture n'a pas été maintes fois réalisée ; si des individus rapportés sans hésitation à une même espèce ou à des espèces très voisines, ne sont pas issus de genres différents ; si, en un mot, à côté de la *pæcilogonie* actuelle il ne convient pas d'admettre, par une complication nouvelle du principe de SERRES et de Fritz MÜLLER, la *pæcilo-phylie*, c'est-à-dire la pæcilogonie des formes ancestrales convergeant vers un même ensemble générique actuel par des voies jalonnées de types anciens génériquement différents.

C'est vers cette conclusion que me paraissent tendre les admirables recherches de l'Ecole de New-York, en Amérique, et en Europe celles de paléontologistes qui, comme L. DOLLO et C. DEPÉRET, ont résolument abandonné les voies surannées et les idées trop simplistes défendues par leurs prédécesseurs ².

Ainsi s'interpréterait la *loi polyphylétique* si bien mise en évidence par H.-F. OSBORN dans la formation des genres *Equus* et *Rhinoceros*. Ainsi l'on expliquerait par l'unité d'origine, et sans faire intervenir aucune puissance latente, aucun principe directeur interne ou externe, la *loi d'évolution analogue* et le principe du *potentiel d'évolution similaire* d'après lequel, quand certaines structures apparaissent chez des animaux dérivés indépendamment d'une souche commune très éloignée, elles apparaissent en certains points particuliers et nullement au hasard. Telle la genèse

¹ GIARD (A.). La pæcilogonie. *Bull. scient. Fr. et Belgique*, t. XXXIX, 1905, p. 153-187.

² En particulier l'évolutionnisme idéaliste de GAUPRY et de ses élèves ne peut trouver place dans une science basée sur le principe de causalité.

d'une corne rudimentaire chez les trois phylums indépendants des Titanothères éocènes, exactement à la même place, à savoir au point de jonction des os frontaux et nasaux sur le côté de la face, juste au-dessus des yeux. Les déviations ontogéniques ou phylogéniques de l'évolution seraient la suite d'oscillations dues aux facteurs primaires et suffisantes pour produire d'importantes modifications transitoires, mais n'altérant cependant pas assez la somme des potentialités ancestrales accumulées dans le plasma germinatif pour empêcher la production ultérieure d'une forme générique commune sous l'influence convergente d'un retour aux mêmes conditions d'ambiance.

Les causes actuelles *récentes* déterminent les convergences ; les causes actuelles *passées* et intégrées dans l'hérédité déterminent l'homœogénèse.

En présence des résultats magnifiques que nous a donnés déjà et de ceux plus importants encore que nous promet l'Éthologie expérimentale, on peut s'étonner du peu de succès qu'ont eu pendant longtemps les idées de LAMARCK.

C'est qu'à l'époque où elles furent émises, ces idées représentaient un ensemble d'hypothèses pour la plupart non encore vérifiées, et non un corps de doctrine solidement établi sur des faits acceptés de tous.

Les facteurs primaires de l'évolution n'avaient pas été soumis à une étude méthodique. Les sciences connexes de la Biologie, la Physique, la Chimie, la Géonémie étaient alors dans l'enfance et ne permettaient pas l'analyse des variations. La Paléontologie n'expliquait pas encore le *présent* par le *passé*.

Beaucoup des hypothèses proposées par LAMARCK étaient insuffisantes ; quelques-unes prêtaient au ridicule, et comme les conclusions auxquelles elles servaient de base troublaient et effrayaient les esprits, comme d'ailleurs elles allaient à l'encontre des doctrines professées alors par des hommes puissants et autorisés, le baron CUVIER et ses successeurs au Muséum et à l'Institut, on comprend l'ostracisme dont les idées nouvelles furent l'objet dans notre pays où, grâce à BUFFON, aux encyclopédistes DIDEROT, CABANIS, etc., et surtout grâce aux travaux d'Étienne GEOFFROY SAINT-HILAIRE, le terrain semblait le mieux préparé pour le développement rapide de la théorie de l'évolution.

Vers la même époque, en Allemagne, les vues générales de GÆTHER, de KANT, de TREVIRANUS, qui auraient dû logiquement amener les biologistes à la notion du transformisme, n'avaient abouti qu'aux systèmes nébuleux et anti-scientifiques des philosophes de la nature.

Ce n'est pas impunément, en effet, que les naturalistes, abandonnant le terrain solide de l'expérimentation, prétendirent avec SCHELLING que philosopher sur la nature c'est créer la nature. La science fut bientôt envahie par les conceptions les plus fantastiques, et l'on put craindre un instant un retour au verbalisme fastidieux du moyen âge.

Aussi, par une réaction logique quoique exagérée, les esprits les plus éclairés au milieu du XIX^e siècle durent chercher un refuge dans l'empirisme solide, mais stérilisant du positivisme, et n'accueillirent qu'avec méfiance la renaissance du transformisme, lors de la publication simultanée, en 1858, de l'*Origine des espèces* de Ch. DARWIN et de l'*Essai sur la sélection naturelle* de A.-R. WALLACE.

C'est par une méthode nouvelle que DARWIN et WALLACE réussirent à faire pénétrer dans les esprits la théorie de la descendance modifiée, au moment où il semblait que le succès de cette théorie fût définitivement compromis.

Abandonnant complètement l'étude analytique des facteurs primaires, DARWIN envisage dans son ensemble le problème de la formation des espèces, à l'exemple du physicien qui cherche à établir les lois générales de la théorie cinétique des gaz sans s'inquiéter de la façon dont se comportent individuellement les molécules en mouvement.

Trois faits généraux dont l'évidence ne peut être sérieusement contestée donnent à la théorie de DARWIN une base inébranlable.

Le premier de ces faits, de nature à frapper tous les observateurs, est celui de la variation individuelle.

DARWIN a consacré deux volumes à l'étude de la variation, dont il cite d'innombrables exemples sans se préoccuper d'ailleurs des causes qui peuvent la déterminer, ou plutôt sans chercher à établir, comme l'avait tenté LAMARCK, un rapport de causalité bien net entre telle ou telle variation et le facteur qui la produit. La variation existe; parmi les individus d'une même espèce, animale ou végétale, aucun n'est exactement semblable à son voisin, même s'il lui est rattaché par des liens de consanguinité. Un berger distinguera toujours individuellement les moutons de son troupeau, et, dans un même milieu, les divers représentants d'une même race présenteront tous des caractères différents.

Le second fait n'est autre que l'hérédité de ces différences individuelles. Sans doute on peut discuter (et on ne s'en est pas fait faute) la transmission héréditaire des différences acquises, qui pour LAMARCK et pour bien des biologistes modernes ne paraît pas devoir être mise en question;

mais nul ne conteste l'hérédité des particularités inhérentes aux plasmas ancestraux. L'observation et l'expérience sont d'accord pour nous démontrer cette transmissibilité, dont les exemples sont aussi nombreux dans le domaine de la Pathologie que dans celui de la Physiologie normale.

Le troisième fait est celui de la lutte pour la vie, qu'avaient déjà entrevu les anciens, et qui a fait l'objet d'innombrables constatations de la part des naturalistes descripteurs, en même temps qu'elle a frappé les praticiens sans cesse occupés à tenir en échec les ennemis de leurs cultures et ceux des animaux domestiques.

De l'ensemble de ces trois faits découle, par une nécessité logique, la survivance des plus aptes et par suite la sélection des mieux adaptés, la permanence de certaines formes avantagées, la disparition de celles qui le sont moins, en un mot la délimitation de types spécifiques nouveaux de plus en plus séparés avec le temps de ceux qui leur ont donné naissance.

On éprouve quelque surprise à constater qu'une déduction si évidente et si directe de faits bien connus et facilement observables ait si longtemps échappé à l'attention des naturalistes et des penseurs.

Dans un passage souvent cité, LUCRÈCE reconnaît bien que certains animaux ont dû disparaître victimes des grands carnassiers et que d'autres n'ont été sauvés que grâce à la protection intéressée de l'homme :

Multaque tum interiisse animantum sæcla necesse est,
 Nec potuisse propagando procudere prolem,
 Nam quæcumque vides vesci vitalibus auris,
 Aut dolus, aut virtus, aut denique mobilitas est,
 Ex ineunte aevo genus id tutata reservans ;
 Multaque sunt nobis ex utilitate sua quæ
 Commendata manent, tutelæ tradita nostræ.
 Principio, genus acre leonum sævaque sæcla
 Tutata est virtus, vulpeis dolus et fuga cervos.
 At levisomna canum fido cum pectore corda
 Et genus omne quod est veterino semine partum,
 Lanigeræque simul pecudes, et bucera sæcla,
 Omnia sunt hominum tutelæ tradita, Memmi 4.

On le voit, LUCRÈCE ne soupçonne guère l'action puissante du combat pour l'existence. D'autre part il a compris le rôle important de l'espèce humaine dans la conservation de certaines espèces naturellement mal défendues.

4 LUCRÈCE. *De natura rerum*, V, Vers 853-865.

Et, dans cette direction, LAMARCK lui-même ne va pas beaucoup plus loin que le poète latin :

« S'il y a, dit-il, des espèces réellement perdues, ce ne peut être, sans doute, que parmi les grands animaux qui vivent sur les parties sèches du globe, où l'homme, par l'empire absolu qu'il y exerce, a pu parvenir à détruire tous les individus de quelques-unes de celles qu'il n'a pas voulu conserver ni réduire à la domesticité. De là naît la possibilité que des animaux des genres *Palaeotherium*, *Anoplotherium*, *Megalonyx*, *Megatherium*, *Mastodon* de M. CUVIER, et quelques autres espèces de genres déjà connus, ne soient plus existants dans la nature ; néanmoins, il n'y a là qu'une possibilité.

» Mais les animaux qui vivent dans le sein des eaux, surtout des eaux marines, et, en outre, toutes les races de petite taille qui habitent la surface de la terre et qui respirent l'air, sont à l'abri de la destruction de leur espèce *de la part de l'homme* ; leur multiplicité est si grande et les moyens de se soustraire à ses poursuites et à ses pièges sont tels, qu'il n'y a aucune apparence qu'il puisse détruire l'espèce entière d'aucun de ces animaux ¹ ».

L'esprit anthropocentrique de ce passage est déconcertant, LAMARCK ne songe pas un instant que la disparition des espèces pourrait être due à des causes étrangères à l'homme.

A la vérité, quelques pages plus loin, il dit bien :

« Les animaux se mangent les uns les autres, sauf ceux qui vivent des végétaux... On sait que ce sont les plus forts et les mieux armés qui mangent les plus faibles et que les grandes espèces dévorent les plus petites ».

Mais il ne voit là qu'un moyen d'empêcher la multiplicité exagérée des petites espèces et des animaux les plus imparfaits qui pourraient nuire à la conservation des races plus perfectionnées, et une précaution prise par la nature pour restreindre cette multiplication dans des limites qu'elle ne peut jamais franchir.

Il y a loin de cette conception tout imprégnée de finalisme à la sélection darwinienne, et bien que certains grands esprits, ARISTOTE peut-être dans l'antiquité et plus près de nous J.-J. ROUSSEAU, DIDEROT, CABANIS aient eu une idée assez nette de la lutte pour la vie et de son action éliminatrice, bien que quelques naturalistes tels que Patrick MATTHEW et des économistes comme MALTHUS, auxquels d'ailleurs il a été rendu pleine justice,

¹ LAMARCK (J.-B.). Philosophie zoologique, 1809, I, p. 76.

puissent être considérés comme des précurseurs réels et clairvoyants, nous devons payer à Charles DARWIN le juste titre d'admiration auquel il a droit ¹.

Mais à côté de la théorie de DARWIN et en employant les mêmes procédés de statistique globale, sans entrer dans l'analyse des facteurs primaires, il y a place pour des recherches d'une haute importance.

Des variations déterminées par une modification constante ou simplement périodique de l'ambiance, et qui se traduisent par un coefficient parfois très faible de la variabilité, peuvent cependant, comme l'a montré DELBŒUF, amener la création de nouvelles espèces sans le concours de la sélection, celle-ci n'intervenant que comme cause accélératrice d'ailleurs très efficace, mais en tout cas secondaire ².

En outre, les facteurs éthologiques de variation, agissant d'une façon parallèle sur des plasmas d'une origine phylogénique plus ou moins voisine, doivent nécessairement produire sur les divers êtres d'un même groupe, et même sur des êtres appartenant à des groupes parfois très éloignés, des actions comparables. La variabilité n'est donc pas absolument quelconque et indéterminée, comme l'ont pensé et le pensent peut-être encore certains darwinistes outranciers et ceux qu'on a appelés les néo-darwiniens.

Elle obéit à des lois qu'il est intéressant de dégager, ainsi que déjà se sont efforcés de le faire de sagaces investigateurs : HYATT, EIMER, M. von LINDEN, Ch. OBERTHÜR, etc. L'ensemble de ces lois constitue ce que EIMER a désigné sous le nom d'*orthogénèse*.

Les divers stades d'évolution orthogénétique ne sont nullement dépendants, dans leur origine, du facteur secondaire de la sélection. Tantôt ils se manifestent avec une certaine continuité, sous l'action de la cause ou des causes qui les font naître, et tantôt ils se montrent avec une apparente brusquerie, par *halmatogénèse* comme disait EIMER, par *mutation* comme nous disons aujourd'hui avec H. DE VRIES.

Ces stades de l'évolution (ou *génépistases*) peuvent être de durée inégale, et, considérés d'une façon parallèle, ils peuvent apparaître simultanément par *homœogénèse* ou à des époques différentes par *hétéropistase* dans les diverses branches d'un même phylum.

En d'autres termes, il arrive très rarement que le polymorphisme d'une espèce dont l'équilibre est troublé soit un polymorphisme diffus : généra-

¹ GIARD (A.). Controverses transformistes : Histoire du transformisme, page 19.

² GIARD (A.). Controverses transformistes : La loi de Delbœuf, p. 126 et suiv.

lement ce polymorphisme est polytaxique (souvent même oligotaxique) et comme l'ont montré DUVAL-JOUVE pour les végétaux ¹, G. COUTAGNE pour les animaux, la polytaxie obéit à des règles qu'il importe de préciser ².

Dans la production des formes nouvelles, dans les mutations de DE VRIES comme dans les phénomènes de régénération, il n'existe qu'un certain nombre d'états d'équilibre possibles, qui, suivant les circonstances, seront isolément ou simultanément réalisés.

Il y a plus : « Les circonstances pourront parfois non seulement disjoindre les variétés, mais encore détruire complètement certaines d'entre elles. Et si une seule, épargnée, étend postérieurement son domaine sur la région qui était primitivement occupée par d'autres formes, il semblera, à ne considérer que les populations de cette région, qu'il y a eu transformation de l'espèce. Mais ce n'est là qu'une apparence ; la transformation finale n'est pas due à l'ensemble de l'espèce, se mouvant lentement, continuellement dans une direction unique, mais bien à l'extinction de certaines variétés anciennes qui ont disparu sous des influences diverses, et à la survivance de certaines autres qui, par le fait d'une distribution particulière, ou d'une plus grande résistance aux changements de milieu, ont continué la lignée en lui imprimant un faciès spécial, conséquence de la loi d'hérédité ³ ».

Il y a là tout un vaste champ de recherches à peine exploré, et dont l'étude peut être abordée, soit à l'aide de la méthode globale, soit en cherchant, comme le démon de MAXWELL, à pénétrer dans l'explication mécanique des cas particuliers, et à débrouiller l'action des facteurs primaires au lieu de nous contenter de la traduire en bloc par des mots tels que *croissance organique*, *organophysis*, ou *morphophysis* à l'exemple des disciples d'EIMER.

L'*orthogénèse* n'est qu'une apparence, si l'on entend derrière ce mot faire intervenir un principe directeur agissant, suivant un plan préconçu. Elle est l'expression de phénomènes très réels et de *tendances* parfaitement démontrables, si l'on donne à cette dernière appellation le même sens que les chimistes ou les physiciens attachent aux rapports de séquence ou de causalité qu'ils observent dans l'étude des corps bruts.

¹ DUVAL-JOUVE. Variations parallèles des types congénères. *Bull. Soc. Bot. France*, 21 avril 1865, p. 196.

² COUTAGNE (G.). Recherches sur le polymorphisme des Mollusques de France. *Soc. d'Agriculture, sciences et industrie de Lyon*, 1895.

³ FONTANNES. Sur les causes de la variation dans le temps des formes malacologiques. *Bull. Soc. Géol. Fr.*, 1884, p. 361.

Des considérations analogues peuvent être appliquées à d'autres grands problèmes de la théorie évolutionniste, notamment à celui de la disjonction des caractères dans les produits des hybrides qui obéissent aux lois de MENDEL. Ainsi que le fait justement remarquer A.-D. DARBISHIRE, il n'y a pas antagonisme entre les phénomènes mendéliens, tels qu'ils nous ont été révélés par DE VRIES, CORRENS, E. TSCHERMAK, CUÉNOT et BATESON, et les théories biométriques de l'hérédité, que nous devons à GALTON, à PEARSON, à DAVENPORT, etc. ¹.

Parmi les biologistes éminents que nous venons de citer, les derniers ont considéré l'ensemble des *ancêtres* en tenant compte seulement de la loi des grands nombres, tandis que les premiers ont analysé la *descendance* en employant le procédé des croisements comme un chimiste utilise un réactif pour mettre en évidence telle ou telle propriété du corps qu'il étudie.

Ainsi encore, il n'y a nulle contradiction entre la conception darwinienne du mimétisme, telle que je l'ai exposée dès 1872, et telle que POULTON l'a développée depuis dans une série de mémorables travaux, et l'interprétation lamarckienne que PIEPERS et divers autres biologistes essaient de donner aujourd'hui des faits d'homochromie et des ressemblances imitatrices ².

Les similitudes morphologiques, les thèmes communs de coloration ou de dessin déterminés par les facteurs primaires et conservés par la tradition des plasmas ancestraux de génération en génération sont maintenus et perfectionnés dans la lutte pour l'existence tantôt sous l'influence récente des convergences adaptatives, tantôt par le seul jeu de l'homœogénèse.

La sélection ne crée rien : choisir n'est pas inventer ; mais par la suppression des moins adaptés, la sélection est un merveilleux instrument de fixation des utilités. Elle maintient les conquêtes ancestrales. Sa valeur explicative est nulle en tant qu'il s'agit des causes primaires de variations ; mais elle a rendu aux biologistes le service immense de faire disparaître toute idée dualistique de finalité dans les rapports des êtres vivants entre eux et avec les milieux qui les environnent.

F. BACON comparait les causes finales au poisson *Remora*, qui, d'après les marins de son temps, arrêtaient la marche des navires. Par la sélection naturelle, DARWIN a supprimé tous les *Remora* qui arrêtaient le navire de

¹ DARBISHIRE (A.-D.). On the supposed antagonism of Mendelian to Biometric Theories of heredity. *Memoirs and Proceedings of the Manchester literary and philosophical Society*, vol. 49, part. II, 1904-05, n° 6.

² PIEPERS. Noch einmal Mimicry, Selection, Darwinismus. Leiden, 1907.

la science. Car peu importe que l'idée de finalité persiste, comme certains le réclament, à l'état virtuel, sous forme d'énergie potentielle initiale, constituant le principe de l'évolution universelle. L'essentiel est que la cause finale soit placée en dehors du déterminisme expérimental, qui ne connaît que des rapports nécessaires de séquence, et que l'hypothèse finaliste soit reléguée dans les régions de la métaphysique où l'homme de science digne de ce nom doit éviter de s'égarer ¹.

Et DARWIN se rencontre ici avec son émule LAMARCK pour donner à l'humanité une orientation nouvelle et réaliser dans le domaine de la Biologie une révolution analogue à celle que NEWTON et LAPLACE ont accomplie dans les sciences astronomiques.

Il ne peut entrer dans le plan de cette brève dissertation d'insister sur les conséquences politiques et sociales que LAMARCK déduisait de ses patientes recherches, et qu'il a résumées sans son *Système analytique des connaissances de l'homme* publié en 1828. Je voudrais cependant rappeler la conclusion générale que l'illustre penseur tirait de ses longs travaux, et le conseil qu'il considérait comme le plus indispensable à l'être humain dont il venait d'esquisser la filiation.

« Mais il y a, dit-il, encore une vérité qu'il ne lui importe pas moins de reconnaître, s'il ne doit même la placer au-dessus de celles qu'il a pu découvrir, par l'extrême utilité dont elle pourra être pour lui. C'est celle qui, une fois reconnue, lui montrera la nécessité de se renfermer, par sa pensée, dans le cercle des objets que lui présente la nature, et de ne jamais en sortir s'il ne veut s'exposer à tomber dans l'erreur et à en subir toutes les conséquences ² ».

N'est-ce pas la même idée qu'exprimait récemment avec plus de force Félix LE DANTEC dans son beau livre *Les Lois naturelles* :

« L'origine ancestrale de la logique impose des bornes à la logique. Pour avoir compris qu'il n'est lui-même qu'un phénomène naturel, l'homme doit renoncer à philosopher sur les phénomènes naturels autres que ceux qui sont directement de lui. Pour tout savant convaincu de l'origine évolutive de l'homme, la métaphysique n'est qu'un ramassis de mots vides de sens ³ ».

¹ Depuis que ces lignes ont été écrites, H. BERGSON a publié dans « L'Évolution créatrice » (un vol. in-8° de la *Bibliothèque de philosophie contemporaine*, 1907) une théorie de l'élan vital qui n'échappe pas aux critiques des adversaires du finalisme et ne modifie point nos idées à ce sujet.

² LAMARCK. *Système analytique des connaissances de l'homme*, 1828.

³ LE DANTEC. *Les lois naturelles*, 1904, p. 233.

Il me sera permis, je pense, sans enfreindre une règle de conduite aussi sage, de dire quelques mots des modifications que les théories transformistes ont amenées dans notre conception des facultés intellectuelles de l'homme considéré comme le terme le plus élevé d'une série animale graduellement perfectionnée.

Les lois de l'imitation de G. TARDE et son Interpsychologie ne sont que l'application à l'espèce humaine de principes familiers aux zoologistes, et toute la théorie des instincts s'éclaire d'un jour nouveau si l'on fait intervenir, dans l'explication de ces curieux phénomènes de Physiologie comparée, les principes d'hérédité et d'adaptation par la lutte pour la vie.

Mais c'est dans l'étude de la formation des concepts intellectuels eux-mêmes, et dans la question si controversée de l'origine des idées innées, que se sont opérés de nos jours les changements d'opinion les plus importants, ceux dont les conséquences pratiques peuvent et doivent s'étendre le plus loin.

Ce n'est pas un mince sujet d'orgueil pour les adeptes des sciences biologiques, si jeunes encore et si longtemps considérées comme occupant un degré relativement inférieur de l'échelle des connaissances humaines, de voir l'idée de la sélection naturelle s'imposer peu à peu dans toutes les sciences de la nature et même dans le domaine de la Psychologie pure autrefois interdit au biologiste, et dont on peut dire aujourd'hui que, comme la peau de chagrin de BALZAC, il va chaque jour se rétrécissant avec le progrès de la Physiologie.

Critiquant les doctrines évolutionnistes d'Herbert SPENCER, SECRÉTAN écrivait : « Nous reconnaitrons avec empressement que nos jugements nécessaires n'ont pas toujours semblé tels, pourvu que M. SPENCER nous accorde à son tour, suivant ses principes, que l'évolution devait un jour en faire apparaître la nécessité ».

Je ne sais ce que SPENCER a répondu à SECRÉTAN, ni même s'il a jamais pris la peine de lui répondre ; mais il me semble que, pour un Darwiniste, il n'y a nul embarras à déclarer qu'en effet cette nécessité a dû s'imposer à un moment donné.

Les fondements de notre raison, ce qu'on appelle souvent à juste titre les idées innées, sont des idées nécessaires en ce sens qu'elles sont ce qu'elles sont et ne peuvent être différentes, étant donnés les origines de l'homme et les milieux dans lesquels il a évolué. Mais cette nécessité n'existe qu'à une certaine époque et pour les hommes vivant à cette époque, qui d'ailleurs peut être plus ou moins longue.

Elle est la traduction et la manifestation d'une structure cérébrale déterminée, le résultat d'expériences ancestrales lentement accumulées dans les neurones phylétiquement transmis. Le progrès des idées innées s'est effectué graduellement comme celui des organes somatiques et corrélativement aux besoins de l'existence humaine aux divers stades de l'évolution anthropologique. En énonçant son *Nihil est in intellectu quod non prius fuerit in sensu*, LOCKE avait introduit en psychologie la théorie des causes actuelles. En ajoutant à cette formule le fameux *nisi ipse intellectus*, LEIBNITZ a tenu compte de l'intégration héréditaire et du jeu de la sélection.

Peut-être n'était-ce là qu'une intuition d'un cerveau génial devant de beaucoup la démonstration de la vérité entrevue. LOCKE et LEIBNITZ n'avaient pas la preuve expérimentale de leurs affirmations.

Mais il a fallu que cela fût ainsi. On l'a dit maintes fois et H. POINCARÉ y insistait encore dans son livre si profond *La Science et l'Hypothèse* : l'état d'imperfection relative du cerveau humain lui a permis d'arriver momentanément à la conception de rapports qui seraient demeurés inaperçus si l'on s'était douté d'abord de la complexité des objets qu'ils relient. Si TYCHO avait eu des instruments dix fois plus précis il n'y aurait jamais eu ni KÉPLER, ni NEWTON, ni Astronomie.

Chercher une vision trop claire de la réalité physique est souvent un obstacle dans la lutte matérielle pour l'existence, et, parfois, la sélection nous impose fort heureusement des concepts qui ne sont que des illusions provisoires mais nécessaires pour le progrès ultérieur.

Les contradictions que nous rencontrons à chaque pas dans notre étude du système du monde, l'incohérence du plan de l'Univers tel que nous pouvons le comprendre, l'opposition directe que nous trouvons entre les conclusions de notre logique et la réalité des choses, les antinomies de KANT, les incertitudes et les angoisses parfois si douloureuses de notre conscience morale n'ont pas d'autre origine que cette adaptation imparfaite de l'être humain toujours en évolution par rapport au milieu toujours nouveau dans lequel il évolue. Si, pour abrégé, nous employons le langage finaliste, nous pouvons dire que la sélection agit dans un but d'utilité. En raison des expériences ancestrales, et tantôt en accord, tantôt en discordance apparente avec le déterminisme, condition de toute science, elle nous donne à la fois et les axiomes fondamentaux de la connaissance et certaines illusions nécessaires telles que celle de la liberté ou celle de la permanence et de la survivance de notre *moi*, parce que ces illusions ont été et sont sans doute encore une

force indispensable dans la lutte pour l'existence et que peut-être sans elles l'humanité n'existerait plus ¹.

Le rôle de ce qu'on a appelé la logique du sentiment n'est pas inférieur dans la pratique à celui de la logique rationnelle.

Mais, bannie de la science, la logique affective disparaîtra sans doute peu à peu et pour jamais de tous les compartiments de l'activité humaine. L'évolution est irréversible et l'indestructible passé conditionne la morale de l'avenir.

Il n'y a, ce me semble, nul danger à faire entrevoir cet avenir lointain de la morale monistique.

Notre grand LAMARCK, dont vous me permettez d'invoquer une fois de plus l'autorité, l'a dit justement :

« Ce n'est que relativement que certaines vérités peuvent paraître dangereuses ; car elles ne le sont point par elles-mêmes, elles nuisent seulement à ceux en situation de se faire un profit de leur ignorance ² ».

Dans une époque troublée comme celle que nous traversons, à un moment où les vieilles croyances s'écroulent tour à tour et où les points de la science qui semblaient les mieux établis sont remis en discussion, tout homme qui réfléchit doit déclarer hautement sa pensée et le résultat de ses méditations.

C'est le devoir que nous impose la belle devise de l'Association française pour l'avancement des sciences : par la science pour la patrie. C'est aussi le moyen d'orienter vers des destins meilleurs les générations qui vont nous suivre et d'indiquer à nos successeurs quels sont, dans le riche héritage que nous ont légué nos ancêtres et que nous leur transmettons augmenté du fruit de nos efforts, les matériaux utilisables pour les constructions plus complètes et plus harmonieuses de l'humanité future.

¹ J'ai déjà exposé cette manière de voir, du moins en ce qui concerne l'idée de liberté, dans la Préface que j'ai écrite pour le livre de F. LE DANTEC, *L'individualité et l'erreur individualiste*, Paris, Alcan, 1898 (p. 5). [Voir plus loin p. 131].

Au reste les nouvelles générations semblent bien préparées à accueillir favorablement de pareilles considérations. Je trouve dans une Revue publiée par des jeunes cette phrase caractéristique : L'ensemble des règles morales ainsi accumulées et transmises par les générations nous soumet à son empire et constitue le préjugé moral qui nous gouverne à notre insu. » Lucien MOMENHEIM. *Coopération des idées*, nov. 1905, p. 614.

² LAMARCK. *Système analytique des connaissances de l'homme*, 1828.

VII

PRÉFACE

à « l' Individualité et l'Erreur individualiste »

de F. LE DANTEC (1896).

Mon cher ami,

Vous me demandez une préface pour votre livre. Est-elle bien nécessaire ? Les jeunes adopteront certainement vos idées en les modifiant dans le détail pourvu qu'ils aient reçu l'éducation scientifique heureusement de plus en plus répandue de nos jours, et quant aux cerveaux déjà mûrs vous avez reconnu vous-même combien serait vaine toute tentative faite pour les modifier. Pensez-vous que la faible notoriété qui s'attache à mon nom puisse être un garant de la solidité de vos connaissances scientifiques et vous épargne les critiques des incompetents ? Hélas ! ne suis-je pas moi-même un suspect et l'approbation d'un biologiste dont tous les travaux sont plus ou moins entachés d'un monisme compromettant est-elle bien propre à écarter les foudres de ceux qui ne sont déjà que trop enclins à vous condamner sans vous entendre ?

Pendant bien des siècles il parut légitime que le soin de formuler les lois générales constituant la philosophie naturelle appartint aux hommes dont les recherches avaient accru le domaine de nos connaissances positives. Depuis ARISTOTE et PLATON jusqu'à DESCARTES et LEIBNITZ pour ne pas aller plus loin et pour ne citer que les sommets, les idées les plus géniales sur le système du monde ne nous ont-elles pas été fournies par des savants généralisateurs ? Ceux-là étaient les vrais philosophes et l'on réservait les noms de rhéteurs ou de sophistes à ceux qui séduits par le cliquetis sonore des mots croyaient pouvoir acquérir l'esprit géométrique sans être géomètres ou s'assimiler les principes les plus délicats de la physique sans avoir pratiqué la méthode expérimentale.

Il n'en est plus de même aujourd'hui. Les savants accueillent avec une méfiance peu déguisée l'œuvre d'un homme de science qui ne se contente pas d'accumuler des faits soigneusement observés. Les philosophes ne se montrent pas plus indulgents pour ceux qui non initiés aux subtilités de

la métaphysique croient cependant pouvoir aborder par des voies nouvelles et plus sûres les éternels problèmes qui passionnent l'esprit humain : la nature de la vie et de la pensée.

Cette défiance réciproque tient je crois à deux causes principales. La première est le désir qui a poussé les prêtres des diverses religions à mettre dans une certaine mesure leur enseignement dogmatique en accord avec les données de la science envahissante et aussi la préoccupation qu'ont eue certains hommes de science de mettre leurs croyances religieuses en harmonie avec leurs convictions scientifiques. Nombre de gens ont été ainsi amenés de part et d'autre à discourir sur des sujets dont ils n'entendaient pas le premier mot. De là une littérature hétéroclite dont la philosophie et la science ne pouvaient sortir que naturellement discréditées.

En second lieu la spécialisation rendue indispensable par l'accroissement continu des connaissances humaines a eu pour résultat le cantonnement des penseurs dans des champs trop artificiellement et strictement limités. De même qu'en sociologie l'idée étroite de patrie après avoir correspondu à une nécessité historique devient peu à peu un obstacle formidable au développement des idées internationalistes, condition de toute amélioration de la vie sociale dans l'avenir, de même la séparation des sciences en groupes isolés ayant chacune une langue spéciale et des préjugés spéciaux a donné naissance à une sorte de chauvinisme scientifique aussi déplorable que le chauvinisme politique et aussi néfaste, si l'on n'y prend garde, aux progrès de l'humanité.

Le psychologue doit-il ignorer les moyens d'investigation qui ont permis au biologiste d'établir le déterminisme des fonctions nerveuses et des actes psychiques ? Le biologiste n'a-t-il pas le droit de contrôler les résultats acquis par l'analyse des épiphénomènes qui accompagnent sans les modifier les réactions si complexes de l'organisme ? Et faut-il parce que des considérations apparaissent dans l'application de ces deux méthodes d'observation rejeter sans plus ample examen tout procédé qui ne cadre pas avec nos habitudes d'investigation ?

Vous ne l'avez pas cru un instant et votre livre s'il est l'œuvre d'un passionné est aussi l'œuvre d'un esprit conciliant et de bonne foi.

Quand nous nous étudions nous-mêmes en biologistes et avec les méthodes en usage dans l'observation de tous les êtres vivants nous n'observons en nous que des phénomènes d'un déterminisme rigoureux et nous ne concevons pas qu'il en puisse être autrement. Lorsque au contraire pratiquant la méthode d'observation interne si chère aux psychologues nous n'employons d'autre instrument que notre sens

intime il nous semble avoir la certitude que nous agissons librement, que nous sommes autonomes en dépit de ce déterminisme absolu sans lequel la science ne peut exister.

Allons-nous en présence de cette apparente contradiction renoncer à tout ce que nous avons acquis de la façon la plus sûre et la plus démonstrative? Ne savons-nous pas avec quelle intensité certaines illusions s'imposent à nous? Ne voyons-nous pas les objets *droits* alors qu'ils se peignent *renversés* sur la rétine? N'est-il pas légitime de conclure comme vous l'avez fait que ce que nous appelons *liberté* n'est qu'un épiphénomène, une illusion dont l'existence ne trouble en rien le déterminisme absolu de l'univers?

Que cette illusion se soit implantée dans notre *moi* au point de paraître une réalité incontestable, cela peut s'expliquer sans difficulté. Pour employer le langage individualiste dont nous sommes coutumiers, la croyance à la liberté est une telle force dans la lutte pour la vie (qu'il s'agisse des individus ou des nations) qu'on comprend très bien que cette croyance fixée peu à peu par la sélection naturelle, ait pris le caractère obsédant que nous lui connaissons aujourd'hui, qu'elle soit devenue en quelque sorte une propriété de notre organisme.

Au point de vue pratique il serait puéril de s'effrayer des conséquences de cette manière d'envisager la liberté humaine. Il est clair en effet que rien n'est changé aux bases de la morale et que la responsabilité demeure entière puisque si nous étions libres nous n'agirions pas autrement que nous le faisons étant déterminés mais ayant l'illusion de la liberté.

Mais je me laisse entraîner par les réflexions que m'a inspirées la lecture de votre livre et j'oublie qu'il serait plus sage de laisser se produire sans chercher à la provoquer prématurément la conviction qui s'imposera à toute intelligence non prévenue et suffisamment armée pour vous suivre dans vos élégantes déductions.

Si comme je le crois la biologie et la psychologie sont destinées à se fondre prochainement en une science unique vous n'aurez pas peu contribué à faciliter cette union si désirable et vous aurez droit à la reconnaissance de ceux qui se livrent sans esprit préconçu à l'étude de la vie sous ses manifestations les plus variées.

VIII

PRÉFACE

A L'ÉDITION FRANÇAISE DE LA

« **Dynamique des phénomènes de la Vie** »

de J. LÆB (1907).

Les progrès de la Biologie ont été si nombreux et si rapides depuis un quart de siècle, qu'il est devenu très difficile d'en saisir l'ensemble, pour qui ne peut ou ne veut s'astreindre à la lecture d'une foule de mémoires originaux, écrits dans trois ou quatre langues pour le moins. La difficulté est naturellement plus grande encore pour les débutants mal renseignés par des traités vieillissés, et incapables, dans leur inexpérience, de synthétiser les faits et les théories qu'on leur enseigne dans les cours ou les laboratoires des Universités.

On doit donc applaudir sans hésitation à toute tentative telle que celle de Jacques LÆB ayant pour objet d'exposer en une douzaine de leçons très substantielles mais très claires, les conquêtes récentes de la science de la vie en visant moins, comme il le dit lui-même, l'explication souvent prématurée des faits observés que la prise de possession de phénomènes considérés longtemps comme hors de notre portée.

L'entreprise louable en elle-même doit être accueillie avec une faveur toute particulière si l'on songe que l'auteur de la *Dynamique des phénomènes de la vie* a depuis une vingtaine d'années travaillé lui-même avec le plus grand succès à étendre nos connaissances biologiques dans maintes directions nouvelles de telle sorte qu'à l'exposé méthodique des résultats acquis de toutes parts s'ajoutent des vues très personnelles et des procédés originaux d'investigation.

Mieux encore ! L'heure est admirablement choisie pour une publication de ce genre. Les exagérations des néo-darwinistes ont en effet par une heureuse réaction ramené l'attention des naturalistes sur l'étude trop négligée des facteurs primaires de la variation, base de toute théorie évolutionniste. Or dans ce retour aux tendances générales de LAMARCK, le livre de LÆB sera un guide très sûr et très suggestif.

La traduction que MM. DAUDIN et SCHAEFFER en ont faite d'après la dernière édition allemande et que l'auteur a bien voulu revoir est d'une exactitude scrupuleuse et d'une rare élégance de forme. Ce serait un plaisir pour nous de la recommander au public scientifique si l'œuvre d'un pareil Maître avait besoin d'une recommandation.

J'exprimerai cependant un regret : c'est que s'adressant à de nouveaux lecteurs d'une culture linguistique différente, l'œuvre n'ait pas subi quelques légères retouches qui l'auraient heureusement complétée.

Nos étudiants français s'étonneront à coup sûr en lisant l'intéressant chapitre sur les oxydases, de ne pas voir citées à côté des travaux de JACQUET et de KASTLE et LÆVENHART, les belles recherches de Gabriel BERTRAND sur la laccase (*Archives de physiologie*, 1896). Si SPITZER a montré le rôle du fer, G. BERTRAND a découvert celui du manganèse et modifié grandement la notion des ferments oxydants.

On eût aimé encore voir rappeler après le mémoire classique de M. NUSSBAUM, les recherches si persévérantes et si démonstratives de BALBIANI sur la mérotomie des Infusoires (*Recueil zoologique suisse*, 1888).

Les travaux de Georges POUCHET sur le phototropisme négatif des larves de Muscides auraient également mérité d'être mentionnés.

Il eût suffi, j'en suis sûr, de signaler à l'auteur ces oublis et quelques autres du même genre pour qu'il nous accordât pleine et entière satisfaction.

L'esprit qui anime les leçons de LÆB est bien celui qui doit, selon nous, inspirer les maîtres de l'enseignement supérieur. Nulle restriction ne doit être imposée aux efforts du chercheur. « Je crois, dit-il, que le moment d'aborder un problème est venu, lorsqu'il se trouve un homme qui a le courage d'essayer de le résoudre et qui a l'intelligence et le savoir (peut-être aussi la chance) nécessaires pour y réussir » (p. 392).

Cette fière déclaration déplaira peut-être à nos modernes amateurs de pédagogie à outrance, aux niveleurs par le bas incapables de toute œuvre créatrice qui voudraient introduire dans nos laboratoires de recherches l'étroite réglementation dont souffre l'enseignement secondaire, et discutent avec un sérieux grotesque les méthodes de sciences qu'ils n'ont jamais eux-mêmes pratiquement cultivées.

Les critiques venant de ce côté ne sauraient émouvoir un vrai chef d'école.

Toutefois, si nous réclamons une fois de plus avec SAVIGNY la complète indépendance du travailleur, si nous proclamons avec LÆB le droit d'aborder tout problème biologique sans souci du trouble que la solution

attendue pourra apporter aux esprits conservateurs, nous croyons aussi qu'on ne saurait attacher trop d'importance aux conceptions fondamentales sur lesquelles nous étayons nos expériences et, à ce point de vue, je voudrais, après avoir dit tout le bien que je pense du livre de mon savant collègue de l'Université de Berkeley, me permettre certaines réserves qui dégagent nettement la différence de nos attitudes en face de quelques grandes questions de philosophie naturelle.

Lorsque LÆB affirme que tous les êtres vivants peuvent être assimilés à des machines chimiques se composant essentiellement de matières colloïdales et que les processus physico-chimiques de l'organisme n'échappent à aucune des lois qui régissent les mêmes phénomènes quand ils s'accomplissent dans la nature inanimée, tous les biologistes dégagés du préjugé dualistique ne peuvent qu'accepter cette manière de voir.

Mais convient-il de se borner à cette conception exclusivement physiologique? Vouloir appliquer strictement à la matière vivante les principes ordinaires de la mécanique actuelle, n'est-ce pas exagérer la valeur explicative de ce qui n'est au fond qu'une comparaison et une première approximation de la réalité?

Une machine neuve ressemble à une autre machine neuve construite avec des matériaux de même nature semblablement disposés et, dans des conditions identiques de fonctionnement, ces deux machines se comporteront absolument de la même manière, de telle sorte qu'on pourra généraliser les observations faites sur l'une d'elles et les traduire immédiatement en lois qui conviendront à toutes les machines établies sur le même patron.

En sera-t-il de même pour ces machines vivantes que nous appelons des organismes? Nous ne pouvons l'affirmer et même nous pouvons affirmer le contraire. Car ces organismes choisis aussi semblables que possible, empruntés si l'on veut à une même portée ou issus de graines produites dans un même fruit, auront cependant une constitution protoplasmique très différente qui les déterminera à réagir différemment sous l'influence des mêmes excitations.

Les hasards de la réduction chromatique et de l'amphimixie auront en effet introduit dans le noyau de l'œuf fécondé, origine de chacun d'eux, des plasmas ancestraux de nature diverse. Chacun de ces plasmas portera lui-même l'empreinte indestructible d'un passé différent et aura subi dans la suite des temps une évolution irréversible.

De la forme qu'affectent ces premiers phénomènes de l'embryogénie et des conséquences que leur signification morphologique peut avoir non

seulement pour la question fondamentale qui nous occupe, mais aussi pour une foule de problèmes plus faciles peut-être, mais très intéressants de la génération, LÆB me paraît vraiment faire trop peu de cas.

Il semble bien que pour lui l'excitation au développement qu'il appelle improprement *fécondation* et qui peut être produite de bien des façons en dehors de l'amphimixie prime de beaucoup comme importance la conjugaison plasmogamique et caryogamique. Et cependant, si celle-ci échappe presque entièrement à notre influence et n'est pas susceptible d'être interprétée mécaniquement, ne faut-il pas admettre que son rôle (le rôle de la vraie fécondation) est infiniment plus étendu ?

A côté des données si instructives que nous fournit l'étude des colloïdes et des actions diastasiques ou catalytiques, il serait dangereux de tenir pour négligeables les travaux d'un Ed. van BENEDEEN, d'un WILSON ou d'un BOVERI. La complexité des faits morphologiques récemment découverts dans les processus de génération sexuée nous montre de plus en plus combien nous sommes encore éloignés de pouvoir en donner une traduction mécanique adéquate.

Un grand nombre d'observations relatives au développement ou même à la physiologie des êtres vivants prouvent d'ailleurs que ces organismes manifestent dans leur manière de réagir aux excitations du milieu ambiant une élasticité qui semble peu compatible avec l'hypothèse d'un mécanisme étroitement fixé et comparable à celui que nous connaissons dans les machines construites par l'homme.

Très instructives nous paraissent à cet égard les variations, évolutives sur lesquelles nous avons à diverses reprises attiré l'attention des Biologistes, et que nous avons groupées sous le nom de *pæcilogonie*.

Si dans la fabrication mécanique d'un objet quelconque, le fonctionnement de la machine est tant soit peu troublé, soit par un facteur externe, soit par une cause inhérente à la nature de l'objet le produit fabriqué est généralement perdu d'une façon irrémédiable, car la machine n'est pas capable de modifier sa marche même dans les limites les plus restreintes.

Chez beaucoup d'êtres vivants, au contraire, l'évolution peut être modifiée en cours de marche de diverses façons et le même résultat final, la formation d'un adulte d'un type déterminé, peut être obtenu à la suite d'états larvaires variables avec les conditions de milieu dans lesquelles ils se sont développés. A des excitations extérieures diverses, l'organisme en voie de devenir a répondu par des adaptations directes, manifestées par des changements morphologiques corrélatifs.

Par la pœcilogonie expérimentale, telle que l'ont pratiquée M. von CHAUVIN, PRZIBRAM et KAMMERER, etc., nous avons prise dans une certaine mesure sur les faits du développement, mais les déviations que nous obtenons sont comparables aux oscillations pendulaires, l'hérédité remplaçant ici l'action géotropique.

Si les expériences d'OUDEMANS et de KELLOG semblent montrer que la castration précoce de certaines chenilles n'empêche pas l'apparition des caractères sexuels secondaires chez le papillon, il serait certainement imprudent de généraliser ces résultats fort curieux.

Les nombreux cas de castration parasitaire bien connus où la destruction plus ou moins complète et plus ou moins précoce des gonades entraîne des modifications correspondantes des caractères sexuels secondaires ne s'accorde guère avec l'hypothèse d'après laquelle ces derniers seraient ébauchés vers le début du développement de l'embryon peut-être en même temps que les organes sexuels primaires (LÆB, pp. 338-339).

Pour concilier ces deux ordres de faits, LÆB serait disposé à admettre deux espèces de caractères sexuels secondaires, dont les uns sont déterminés très tôt peut-être dans l'œuf et les autres beaucoup plus tard. Mais on pourrait établir semblable division pour tous les autres organes, et suivant qu'historiquement telle ou telle disposition remonte à une plus haute antiquité, elle a laissé des traces plus fortes dans les plasmas ancestraux et apparaît d'une façon plus active dans l'évolution ontogénique. Ici encore l'action que nous pouvons exercer sur les phénomènes est limitée par des conditions hors de notre portée.

Sans doute, il est très commode et même fort utile pour une première approximation de considérer l'orientation automatique d'un organisme dans un champ de forces (ce que nous appelons aujourd'hui un tropisme) comme un phénomène comparable aux mouvements de l'aiguille aimantée d'une boussole. Mais même en laissant systématiquement de côté les actions volontaires et conscientes dont il n'est pas toujours aisé de faire le départ, on ne peut dire que cette assimilation soit rigoureusement exacte.

De même, en effet, que toutes les métaphores des psychologues parlant des théories centrales de l'attention se réduisent à dire que l'expérience d'un individu à un moment donné est différente de ce qu'elle aurait été si l'histoire primitive de cet individu et celle de ses ancêtres avait été différente ¹, de même la réponse de l'organisme soumis à l'action d'un champ

¹ PILSBURY (W.-B.). L'Attention. *Bibliothèque de psychologie expérimentale*, Paris, Doin, p. 269.

de forces variera dans une même espèce avec la phylogénie de l'animal considéré et avec le système nerveux hérité (d'une façon générale avec les plasmas hérités). Elle sera aussi dans une certaine mesure influencée par les diverses expériences subies par l'individu dans le cours de sa propre existence.

C'est ce que JENNINGS a fort justement exprimé par sa loi d'essais et d'erreurs, et quoique BETHÉ ait prétendu qu'on ne rencontre rien de tel au-dessous des Vertébrés, nous regardons comme indispensable dans l'étude du dynamisme des êtres vivants quels qu'ils soient, des Protozoaires et des Protophytes à l'Homme et aux Végétaux supérieurs, la considération des états physiologiques ou du *behaviour* à un moment donné (celui où on observe). La matière brute ne nous permet que de lointains rapprochements (*hysteresis* ?) avec ces phénomènes biologiques.

Que pratiquement et d'une façon globale on puisse déduire des lois générales plus ou moins conformes aux principes de la mécanique actuelle de l'étude des réactions chez les êtres vivants sous l'influence des excitations physico-chimiques, cela n'est pas douteux et les résultats seront d'autant plus satisfaisants qu'on s'adressera aux organismes les plus inférieurs chez lesquels l'histoire individuelle et par suite le *behaviour* à chaque moment considéré sera plus simple et plus uniforme. Mais ce n'est là, je le répète, qu'une approximation théoriquement insuffisante.

Comme l'a fort judicieusement indiqué Émile PICARD, la mécanique classique fondée sur les principes découverts par GALILÉE et par NEWTON, et telle qu'elle a été constituée par LAGRANGE est caractérisée d'abord par le fait que ses équations différentielles sont de second ordre. Il en résulte que le mouvement d'un système isolé est déterminé par la connaissance des positions et des vitesses, ou si l'on veut par l'état à un instant donné et à l'instant infiniment voisin.

Les états antérieurs n'interviennent pas. La connaissance du passé est inutile. L'hérédité est un vain mot. En outre, si le système isolé est, comme on doit le supposer, conservatif, il est réversible. Or l'évolution est irréversible et nous ne pouvons appliquer à l'ensemble des êtres vivants un système d'équations différentielles où le temps n'intervient qu'au second degré, c'est-à-dire sans signe, où par conséquent le passé ne se distingue pas de l'avenir, ce qui est contraire à toute idée d'évolution ¹. Pour le moment, le champ de la mécanique semble donc limité à l'étude de certaines catégories de phénomènes biologiques, les phénomènes

¹ PICARD (Emile), Les Principes de la mécanique. *Rivista di scienza*, n° 1, 1907.

réversibles, et l'on devrait renoncer à tout espoir de donner une explication mécanique des faits où interviennent l'hérédité et l'évolution. Jusqu'à ce que cette antinomie soit résolue par de nouveaux progrès de la science, il est pour le moins téméraire de vouloir faire entrer nos conceptions biologiques dans le lit de Procuste d'une mécanique trop étroite.

Si je me suis permis d'insister longuement sur un point de doctrine en apparence plus philosophique que pratique et de faire ressortir la différence des points de vue auxquels nous nous plaçons, LÆB et moi, c'est qu'au fond nous sommes absolument d'accord sur les différences profondes qui existent entre les conditions des expériences du chimiste et du physicien et celles beaucoup plus complexes qui sont réalisées dans la matière vivante. Et aux réserves que j'ai cru devoir faire, je ne puis donner de meilleure conclusion que ces paroles de LÆB lui-même ;

« Nous ne devons pas négliger les conditions spéciales qui peuvent intervenir, si nous ne voulons pas aboutir à des conclusions prématurées, sur lesquelles plus tard nous serions obligés de revenir. Quand on a éveillé trop tôt des espérances de ce genre et qu'on doit ensuite les abandonner, ces échecs apparents de la science servent de thème aux pessimistes pour signaler son inanité, aux ennemis du progrès pour donner à entendre qu'il n'y a rien de mieux établi dans le domaine des sciences que dans celui de la foi...

« L'analyse qui est nécessaire pour nous rendre maîtres des phénomènes de la vie fournit une base plus sûre que celle qui tend directement à les expliquer » (p. 106).

IX

AVANT-PROPOS

À LA RÉIMPRESSION

DES DISCOURS D'OUVERTURE

de J.-B. LAMARCK ¹.

On a beaucoup parlé de LAMARCK, depuis quelques années surtout ; peut-être parce que certaines idées, comme certaines plantes, exigent pour germer une longue période d'incubation et ne donnent une floraison abondante qu'au moment où des conditions de milieu favorables se sont enfin réalisées ; peut-être aussi un peu par snobisme, car on se passionne facilement en France pour ce qui nous vient ou nous revient de l'étranger : or c'est en Allemagne et en Amérique qu'on a insisté récemment sur la part énorme qui appartient à notre grand naturaliste philosophe dans l'établissement de la théorie de l'évolution.

Parmi ceux qui se réclament du Lamarckisme, bien peu cependant ont lu l'ensemble des ouvrages où sont exposées la doctrine et les idées générales de son fondateur. La plupart se sont contentés de parcourir la *Philosophie zoologique* et l'*Introduction à l'Histoire naturelle des animaux sans vertèbres*. Le reste de l'œuvre, et principalement toute sa partie sociologique, demeure ignorée du plus grand nombre.

A cette ignorance on peut, il est vrai, trouver certaines excuses. La principale est sans doute que plusieurs des publications de LAMARCK sont devenues peu à peu d'une extrême rareté, quelques-unes même absolument introuvables ou inaccessibles.

Aussi, pour apprécier l'influence qu'elles ont exercée sur le développement de la pensée moderne, sommes-nous obligés d'étudier l'empreinte qu'elles ont laissée dans l'esprit des contemporains, de ceux surtout dont les écrits devaient, par leur nature même, avoir une plus large diffusion.

Tels les romanciers dont le plus illustre et le plus agissant au temps qui nous occupe actuellement fut certainement Honoré de BALZAC.

¹ *Bulletin scientifique*, t. XL, 1906, p. 443.

Comme conclusion au beau livre qu'il vient de consacrer à l'auteur de la *Comédie humaine*, Ferdinand BRUNETIÈRE s'exprime ainsi :

« Il nous apparaît donc, au terme de cette étude, comme l'un des écrivains qui en France, au XIX^e siècle, auront exercé l'action la plus profonde, et, à la distance où nous sommes de lui et de ses contemporains, je n'en vois guère plus de quatre ou cinq dont on puisse dire que l'influence ait rivalisé avec la sienne. Il y a SAINTE-BEUVE, il y a BALZAC, il y a Victor HUGO ; il y a Auguste COMTE dans un ordre d'idées moins différent qu'on ne le croirait d'abord de celui où s'est développé le génie de BALZAC ; il y a aussi, il doit y avoir deux ou trois savants — GEOFFROY-ST-HILAIRE ou CUVIER, Claude BERNARD ou PASTEUR ? — qu'il ne nous appartient pas de juger et qu'aussi nous ne nommons qu'avec un peu d'hésitation. Les hommes de science nous diront un jour lequel de ces quatre grands hommes, à moins que ce ne soit un cinquième, a opéré dans la conception que nous nous formons du monde, la révolution la plus profonde et la plus étendue. J'hésiterais moins si j'étais anglais ; — et je nommerais Charles DARWIN ! » ¹.

Nous sommes Français, et, sans plus hésiter, nous nommerons Jean-Baptiste de MONET, chevalier de LAMARCK ².

Au reste l'influence de LAMARCK sur BALZAC n'a pas échappé à BRUNETIÈRE.

Très justement il rappelle ce passage de l'*Avant-propos de la Comédie humaine* :

« Il n'y a qu'un animal. — Le Créateur ne s'est servi que d'un seul et même patron pour tous les êtres organisés. L'animal est un principe qui prend sa forme extérieure ou, pour parler plus exactement, les différences de sa forme, dans les milieux où il est appelé à se développer. Les espèces zoologiques résultent de ces différences. » (l. c., p. 194).

Puis encore cette application du transformisme aux êtres humains :

« La société ne fait-elle pas de l'homme, suivant les milieux où son

¹ F. BRUNETIÈRE. Honoré de Balzac. Paris, 1906, pp. 309-310.

² Laissons de côté V. HUGO, magnifique virtuose de musique verbale, dont les phrases sonores mais creuses ont pu donner l'illusion d'une profonde pensée inexistante. Les autres grands hommes cités par BRUNETIÈRE ont, pour la plupart, reconnu plus ou moins explicitement ce qu'ils devaient à LAMARCK.

SAINTE-BEUVE a commencé, nous dit-il lui-même, par le XVIII^e siècle le plus avancé, par TRACY, DAUNOU, LAMARCK et la physiologie : *là est, ajoute-t-il, mon fond véritable* » (Portraits littéraires, III, p. 545).

AUG. COMTE place LAMARCK dans son calendrier, et, dans le *Cours de Philosophie positive*, il montre la plus haute estime pour le célèbre auteur de la *Philosophie zoologique*. L'influence de LAMARCK sur les hommes de science au début du XIX^e siècle est trop évidente pour insister.

action se déploie, autant d'hommes différents qu'il y a de variétés en zoologie ? » (l. c., p. 134-135) ¹.

Et BRUNETIÈRE ajoute avec quelque exagération :

« Et ceci, on pourrait dire que c'est tout le Lamarckisme ».

C'est en effet une idée lamarckienne, mais ce n'est pas tout le Lamarckisme. Ce n'est même pas tout ce dont BALZAC, romancier, naturaliste et moraliste est redevable à LAMARCK, naturaliste philosophe et parfois un peu romancier.

Dans un ouvrage peu connu, *Système analytique des connaissances positives de l'homme* ², publié en 1820, LAMARCK développe sur les questions politiques et sociales bien des idées dont on retrouve la trace dans BALZAC.

Telle « la nécessité pour l'homme de se renfermer par sa pensée dans le cercle des objets que lui présente la nature et de ne jamais en sortir s'il ne veut s'exposer à tomber dans l'erreur et en subir toutes les conséquences » ³.

Telle encore la notion si importante de la solidarité des intérêts humains dont BRUNETIÈRE fait honneur à BALZAC et qu'il considère avec raison comme une des bases les plus solides de la morale de l'avenir.

« Il me semble, dit LAMARCK, que le plus grand service que l'on puisse rendre à l'homme social serait de lui offrir trois règles sous la forme de principes : le premier pour l'aider à rectifier sa pensée en lui faisant distinguer ce qui n'est que préjugé ou prévention, de ce qui est ou peut être pour lui, connaissance solide ; la seconde pour le diriger dans ses relations avec ses semblables, conformément à ses véritables intérêts ; la troisième pour borner utilement les affections de son sentiment intérieur et l'intérêt personnel qui en provient peuvent lui inspirer. Or les règles dont il s'agit et que je lui propose résident dans les trois principes suivants :

» *Premier principe* : Toute connaissance qui n'est pas le produit réel de l'observation ou de conséquences tirées de l'observation est tout à fait sans fondement et véritablement illusoire ;

¹ Comme il est facile de s'en convaincre en lisant l'*Avant propos de la Comédie humaine*, l'influence de LAMARCK sur BALZAC s'est exercée surtout par l'intermédiaire d'É. GEOFFROY-ST-HILAIRE avec lequel BALZAC était en relations directes, et qui avait lui-même un vif admiration, manifestée dans ses écrits, pour l'auteur de la *Philosophie zoologique*.

² Le titre complet est : *Système analytique des connaissances positives de l'homme restreintes à celles qui proviennent directement ou indirectement de l'observation*. Paris (Belin), 1820, in-8°, 362 pp. Cet ouvrage est devenu excessivement rare. DE LANESSAN en a cité quelques pages, qu'il qualifie à juste titre d'*admirables*, dans son livre : *Le transformisme, évolution de la matière et des êtres vivants*, Paris, 1883, (pp. 29-37).

³ Cette pensée est aussi un des principes fondamentaux d'Auguste COMTE dont BRUNETIÈRE a justement fait ressortir les affinités avec BALZAC.

» *Second principe* : Dans les relations qui existent, soit entre les individus, soit entre les diverses sociétés que forment ces individus, soit entre les peuples et leurs gouvernements, la *concordance* entre les intérêts réciproques est le principe du bien comme la *discordance* entre ces mêmes intérêts est celui du mal ;

» *Troisième principe* : Relativement aux affections de l'homme social, outre celles que lui donne la nature pour sa famille, pour les objets qui l'ont entouré ou qui ont eu des rapports avec lui dans sa jeunesse, et quelles que soient celles qu'il ait pour objet, ces affections ne doivent jamais être en opposition avec l'intérêt public, en un mot avec celui de la nation dont il fait partie.

» Je suis bien trompé ou je crois qu'il sera difficile de remplacer ces trois principes par d'autres qui soient plus utiles, plus fondés et plus moraux que ceux que je viens de présenter pour régler la pensée, le jugement, les sentiments et les actions de l'homme civilisé. Je suis même très persuadé que plus ce dernier s'écartera, par sa pensée, par ses sentiments et ses actions des trois principes exposés ci-dessus, plus aussi il contribuera à aggraver la situation en général malheureuse où il se trouve dans l'état de société ; les actions qui sont en opposition avec ces principes donnant lieu à des vexations, des perfidies, des injustices et des oppositions de toutes sortes qui occasionnent des maux nombreux dans le corps social et y font naître quelquefois des désordres incalculables ».

Et plus loin :

« Parmi les vérités que l'homme a pu apercevoir, l'une des plus importantes est sans doute celle qui lui a fait reconnaître, ainsi qu'on l'a vu plus haut, que le premier et principal objet de toute *institution publique* devait être *le bien de la totalité des membres de la société*, et non uniquement celui d'une portion d'entre eux, l'intérêt de la minorité étant en discordance avec celui de la majorité, de même que l'intérêt individuel l'emporte ordinairement sur tous les autres ».

BALZAC fut pour les idées de LAMARCK un merveilleux vulgarisateur comme plus tard, mais avec une puissance bien moindre et une mentalité bien inférieure, ZOLA devait être le vulgarisateur des idées de Ch. DARWIN sur la concurrence vitale et sur l'hérédité.

Les littérateurs ne sont pas le plus souvent des créateurs d'idées, mais grâce à leur art de bien dire et de bien écrire ils remplissent une fonction sociale considérable quoique non comparable, comme semble le penser BRUNETIÈRE, à celle beaucoup plus efficace qui appartient aux hommes de science.

Leur rôle est plutôt celui de disséminateurs de la pensée. Par eux les idées géniales qui font progresser l'humanité pénètrent plus rapidement dans le cerveau des masses. Par une sorte d'action télégonique exercée sur les mères, et en créant pour les enfants dans chaque famille un milieu intellectuel approprié, ils font pénétrer dans une génération nouvelle des idées que la génération antérieure n'avait acceptées qu'avec difficulté.

Cette tâche est belle à coup sûr, mais elle n'est qu'un facteur adjuvant de l'évolution qui se serait produite quand même, avec plus de lenteur, par le cheminement des idées à travers les esprits d'élite.

On ne peut donc refuser à LAMARCK la place prédominante à laquelle il a droit parmi les génies créateurs du XIX^e siècle en prétextant que son influence a été longtemps diminuée par le silence qu'on s'est efforcé de faire autour pour des raisons politiques ou autres.

Ce serait se tromper également que de mesurer l'influence d'un homme sur le bruit qui s'est fait un moment autour de ses écrits et de prendre pour une action profonde ce qui n'est que le résultat d'une agitation purement superficielle.

Pendant bien des années la réputation de Louis FIGUIER contrebalança celle de Claude BERNARD dont la valeur scientifique ne fut comprise du gros public que lorsqu'elle fut révélée à DURUY par les savants étrangers venus à Paris lors de l'exposition internationale de 1867¹. Et si l'on demandait aujourd'hui aux citoyens français de désigner par un plébiscite le plus grand astronome contemporain, je sais bien quel nom sortirait triomphant du scrutin, et je sais bien aussi que ce choix ne serait pas ratifié par la postérité.

Il serait d'ailleurs facile de prouver que LAMARCK n'a pas été, même en France, aussi dédaigné qu'on l'a souvent prétendu.

Un article du « Lycée », cité par F. PICAVET (*Les Idéologues*, 1891, p. 599), est très instructif à cet égard². Il s'agit d'un curieux parallèle

¹ Lorsque, jeune professeur de Faculté, en 1874, je commençais à interroger les candidats au Baccalauréat, s'il m'arrivait de les questionner sur la fonction glycogénique du foie, découverte en 1853, je n'obtenais généralement aucune réponse. Seuls quelques élèves brillants arrivaient à me dire : « Un médecin français, M. Claude BERNARD, a annoncé récemment qu'on trouve du sucre dans le foie ; mais un autre physiologiste, M. L. FIGUIER, est d'un avis contraire et la question n'est pas tranchée ». On voit par cet exemple combien il faut de temps pour qu'une découverte faite en France passe de l'enseignement supérieur à l'enseignement secondaire !

² Le livre de PICAVET est des plus remarquables : c'est une mine de documents très importants, et je n'hésite pas à dire qu'il n'a pas été consulté suffisamment par les naturalistes. La lecture attentive de ce beau travail m'a donné l'impression très nette que l'état d'esprit des idéologues, de ceux d'entre eux surtout qui avaient une sérieuse culture scientifique et une

entre VAUQUELIN et LAMARCK publié au lendemain de la mort de ces deux académiciens :

« VAUQUELIN était professeur de chimie au Muséum d'Histoire naturelle et membre de la section de chimie à l'Institut, et LAMARCK membre de la section de botanique à l'Institut et professeur de zoologie au Muséum. Le premier, élevé à l'ombre toute puissante de FOURCROY, fut investi de toutes les dignités dans lesquelles FOURCROY dédaigna de descendre ; le second ne brilla que de son propre éclat et ne tint ces places que de son talent. Celui-là cultiva la science et la fortune à la fois ; celui-ci, debout chaque jour pour la science, dès cinq heures du matin, oublia la fortune et vécut oublié du pouvoir. Le premier fut plus vanté en France qu'à l'étranger ; le second est encore plus célèbre à l'étranger qu'en France, et, comme les éloges obtenus loin de nous ne sont dictés par aucune considération intéressée, LAMARCK, de son vivant, a été pour ainsi dire jugé par la postérité. VAUQUELIN fit beaucoup de travaux, mais presque toujours sur le même modèle ;... LAMARCK plus ingénieux qu'exact, plus profond que sévère, n'a pas laissé, jusque dans ses écarts, d'imprimer de nouvelles impulsions à la science. Peu façonné à l'intrigue et aux ménagements de l'ambition, il exprima ses grandes vues avec hardiesse et sans les accommoder aux goûts des pouvoirs divers qui ont passé successivement devant lui ; il lutta contre des adversaires qui, devenus plus puissants que lui,

aversion corrélatrice pour la métaphysique, constituait un terrain merveilleusement propre à l'éclosion et au développement des doctrines transformistes. Le Dr G. HERVÉ insistait récemment dans ce *Bulletin* (T. XXXIX, pp. 505-519) sur la part considérable qui revient à CABANIS dans l'élaboration de la théorie de la descendance modifiée. PICAVET a parfaitement mis en évidence ce rôle de précurseur de l'auteur des *Rapports*, et rappelé que de BONALD et SCHOPENHAUER ont aussi établi de curieux rapprochements entre CABANIS et LAMARCK. (V. *Les Idéologues*, pp. 258, 338, 572 et 578).

Parmi les principes transformistes, celui de l'action modificatrice des milieux avait particulièrement frappé l'esprit des idéologues même les moins scientifiques.

C'est ainsi que PIVER de SÉNANCOURT, que SAINTE-BEUVE a d'ailleurs également rapproché de LAMARCK, écrivait en 1804 ces lignes qu'aurait pu citer PICAVET :

« Trouvant ces deux lieux forts semblables excepté sous le rapport de l'exposition, j'entrevis enfin la raison de ces effets contraires que j'avais éprouvés vers les Alpes dans des lieux en apparence les mêmes.... Ainsi s'expliqueront la douceur de Vevey, la mélancolie d'Unterwalden ; et, par des raisons semblables, peut-être les divers caractères de tous les peuples. Ils se sont modifiés par les différences des expositions, des climats, des vapeurs, autant et plus encore que par celles des lois et des habitudes. En effet ces dernières oppositions ont en elles-mêmes, dans le principe, de semblables causes physiques. » (Obermann, lettre XXII, pp. 160-161, T. I de la 2^e édition Abel Ledoux, 1833. La première édition est de 1804).

A cet égard les Idéologues ont été devancés, comme nous l'avons montré ailleurs, par BOSSUET et MONTESQUIEU. (V. GIARD, *Controverses transformistes*, p. 9).

ont semblé l'éclipser de l'éclat que leur prêtaient le journalisme et les faveurs ministérielles ; mais ses opinions, d'abord ridiculisées, reprennent faveur aujourd'hui qu'on les juge loin des ministères » (*Lycée*, IV, 1829).

On était alors à la veille de 1830, et il semble que chaque fois que revenait une ère de liberté, la gloire de notre grand zoologiste, un instant tenue dans l'ombre par les régimes de despotisme, resplendissait à nouveau et soulevait l'enthousiasme des jeunes générations de naturalistes.

C'est ce qui eut lieu encore à l'aurore de la révolution de 1848. Dans un petit livre qui eut son heure de célébrité, mais peu connu actuellement et habilement *raréfié* par ceux qu'il offusquait ¹, Frédéric GÉRARD, rédacteur en chef du *Dictionnaire universel d'Histoire naturelle*, écrivait en 1847 :

« LAMARCK ! Quel front ne se découvrirait pas en entendant prononcer le nom de l'homme dont le génie fut méconnu et qui languit abreuvé d'amertume. Aveugle, pauvre, délaissé, il resta seul avec une gloire dont il sentait lui-même l'étendue, mais que sanctionneront seulement les siècles auxquels se révéleront plus clairement les lois de l'organisme.

» LAMARCK, ton délaissement quelque douloureux qu'il fut à ta vieillesse, vaut mieux que la gloire éphémère des hommes qui ne durent leur réputation qu'en s'associant aux erreurs de leur temps.

» Honneur à toi ! Respect à ta mémoire, tu es mort sur la brèche en combattant pour la vérité, et la vérité t'assure l'immortalité ».

On ne peut mieux dire, et malgré l'opposition des adversaires de l'École des idéologues à laquelle notre illustre zoologiste se rattache nettement, malgré le mépris de CUVIER et de ses médiocres successeurs ², l'influence des idées de LAMARCK a sans cesse été grandissant soit en France soit plus rapidement encore, ainsi que nous l'avons dit, en Allemagne et aux États-Unis. Loin d'être refoulé ou amoindri par la magnifique poussée du Darwinisme dans la seconde moitié du XIX^e siècle, le mouvement lamarckien a pris, dans ces dernières décades, plus de puissance et

¹ Isid. S. GOSSE. *Histoire naturelle drolatique et philosophique des Professeurs du Jardin des Plantes*, etc. Paris (G. Sandré), 1847, p. 29.

² Je demandais un jour au dernier rejeton de la dynastie des EDWARDS quelques renseignements sur le logement qu'avait occupé LAMARCK au Muséum d'histoire naturelle, dans la maison dite de BUFFON. Né et élevé dans l'établissement, Alphonse MILNE-EDWARDS pouvait, me semblait-il, mieux que tout autre, me donner quelques indications sur l'homme de génie dont son père avait été le contemporain. « Ah ! monsieur, me répondit-il textuellement, je suis bien embarrassé pour vous répondre, voyez notre archiviste M. HAMY, qui vous renseignera peut-être ; *Lamarck a tenu une si petite place parmi nous !* ». Les détails que m'a fournis très obligeamment M. HAMY ont été publiés dans l'*Intermédiaire de l'A.F.A.S.*, T. II, 1897, p. 130-131.

dé pénétration. On a reconnu, en effet, que si l'étude des facteurs secondaires de l'évolution et le principe de la sélection naturelle jetaient une grande lumière sur l'origine des espèces et leurs transformations, il fallait toujours, en dernier ressort, recourir aux facteurs primaires cosmiques ou biologiques, — c'est-à-dire au point de vue lamarckien, — pour tenter une explication directe, mécanique ou énergétique des faits observés.

Mais, pour les raisons que j'ai dites, les sources d'où dérive ce beau mouvement sont aujourd'hui presque inaccessibles au plus grand nombre.

Il serait donc, semble-t-il, tout à fait opportun de reproduire pour leur donner une dispersion plus large, les ouvrages fondamentaux du grand transformiste français, et de faire pour lui ce qu'on a fait pour LAPLACE, pour LAVOISIER, pour DESCARTES, pour FERMAT, etc.

Depuis plus de vingt ans j'ai vainement réclamé qu'il fût procédé à cette édition nationale des œuvres de J.-B. LAMARCK, et chaque année, à chaque moment favorable, je me fais un devoir de renouveler ma demande restée sans écho.

Toutefois, si je n'ai rien obtenu des pouvoirs publics, mes efforts n'ont pas été cependant inutiles. A l'appel que je lançais avec insistance a répondu une voix d'outre mer. Mon ami regretté, le professeur ALPHEUS S. PACKARD, de BROWN University, Providence R. I., a publié en 1901, sous le titre : LAMARCK, *the founder of evolution*, un livre des plus intéressants où les principaux ouvrages de LAMARCK sont étudiés, analysés avec soin et souvent même partiellement reproduits.

Plus récemment et plus près de nous, un de nos bons élèves, M. Marcel LANDRIEU, après avoir lu le livre de PACKARD, s'est passionné pour l'œuvre du fondateur de l'évolution. Il s'est livré sur la vie et les travaux de LAMARCK à de patientes recherches et a fait de jolies trouvailles dont il a déjà donné quelques aperçus ¹.

C'est à son instigation et grâce aux soins de M. Ph. FRANÇOIS que je reproduis aujourd'hui dans mon *Bulletin* les Discours d'ouverture des cours de LAMARCK ; discours d'un intérêt si vif pour l'histoire de la doctrine et généralement si ignorés de ceux qui ont écrit sur les origines du transformisme.

Puisse cette publication servir de première pierre au monument plus grandiose que les jeunes naturalistes français ont le devoir d'élever bientôt à la gloire de l'auteur de la *Philosophie zoologique*.

¹ Marcel LANDRIEU. Lamarck et ses précurseurs (*Revue de l'École d'Anthropologie de Paris*, 16^e année, 1906, p. 152-169). — De Lamarck à Darwin (*Revue des idées*, 15 juillet 1906).

X

LES TENDANCES ACTUELLES

DE LA MORPHOLOGIE

ET SES RAPPORTS AVEC LES AUTRES SCIENCES ¹.

Il y a près de quarante ans, à l'occasion d'une grande manifestation internationale de la pensée humaine telle que celle où nous sommes conviés en ce moment, dans son *Rapport sur le progrès de la physiologie* ² publié lors de l'Exposition universelle de Paris en 1867, l'illustre Claude BERNARD s'efforçait de démontrer que les sciences doivent se diviser en deux catégories : l'une comprenant l'Astronomie et les Sciences naturelles, sciences de *contemplation et d'observation* qui ne peuvent aboutir qu'à la prévision des faits, l'autre dans laquelle il rangeait la Physique, la Chimie et la Physiologie qui seules, disait-il, sont des sciences *explicatives, actives et conquérantes de la nature*.

Cette espèce de contraste, établi entre les sciences de la nature dont nous subissons passivement les lois et celles où intervient l'activité de l'homme, est l'expression renouvelée mais considérablement améliorée de l'opinion des philosophes du XVII^e siècle, Thomas HOBBS en particulier, qui dans son livre le *Leviathan* s'exprimait en ces termes :

« Le registre de la connaissance des faits s'appelle l'histoire et se divise en deux parties : 1^o l'histoire naturelle qui a pour objet les faits ou phénomènes de la nature *sur lesquels la volonté de l'homme n'a point prise*, comme, par exemple, l'histoire des métaux, celle des plantes, des animaux ou des contrées, etc. ; 2^o l'histoire politique qui expose les actes volontaires des hommes organisés en cités ».

En concédant aux sciences de la nature la capacité de prévoir les faits,

¹ Conférence faite au Congrès des Sciences et Arts de l'Exposition universelle de Saint-Louis (U. S. A.), le 21 septembre 1904. — *Revue Scientifique*. — *Bulletin Scientifique*, t. XXXIX, 1905, p. 455.

² Cl. BERNARD. Rapports sur le progrès de la Physiologie générale en France, 1867, p. 132 ; et *Revue des cours scientifiques*, 1869, p. 135 et *passim*.

Claude BERNARD leur faisait, du moins en apparence, une part assez large, car ce qui constitue l'essence même d'une science c'est, comme l'avait déjà reconnu LOCKE, la prévision de l'avenir, et l'on ne peut que répéter avec W. OSTWALD: « *the greatest leaders of man have been those who saw most clearly into the future* ¹ ».

Mais si l'on cherche à mieux pénétrer la pensée du grand physiologiste français, on reconnaît bientôt que le rôle d'observateurs contemplatifs attribué par lui aux savants morphologistes est des plus modestes, en comparaison de celui bien plus élevé qu'il entend réserver aux sciences dites expérimentales ou conquérantes de la nature.

C'est à celles-ci qu'il appartient à la fois de prévoir à volonté les événements et de les créer au besoin :

Car l'observateur considère les phénomènes dans la condition où la nature les lui offre; l'expérimentateur les fait apparaître dans les conditions dont il est le maître. Le naturaliste est un descripteur, le physiologiste est un créateur.

Discutable à l'époque où elle fut émise et bientôt discutée en effet par des hommes de grande valeur, la division des sciences proposée par Claude BERNARD ne pouvait résister bien longtemps au progrès des idées, si rapide à la fin du XIX^e siècle.

Elle reposait en grande partie sur un malentendu dans la conception du mot expérience, auquel il convient de donner, comme nous le verrons plus loin, une signification moins étroite que ne le faisait l'école de MAGENDIE et que ne le font encore aujourd'hui certains physiologistes.

D'ailleurs à ceux qui voudraient voir dans ce débat autre chose qu'une question de mots et un déplacement d'étiquettes, il serait facile de répondre aussitôt par l'histoire des conquêtes dues aux études morphologiques depuis le milieu du siècle dernier.

Dans le domaine si neuf et si peu connu de la cytologie en particulier ne peut-on pas dire que tout ce que nous savons relativement à la question fondamentale de la division cellulaire est le fruit des efforts des morphologistes, que les procédés employés par les histologistes, pour élucider le problème de la division cellulaire dépassent de beaucoup l'observation simple, et qu'ils ont exigé autant de persévérante ingéniosité, autant d'habileté technique et de connaissances accessoires que n'importe quelle expérience de physiologie pure.

¹ Wilhelm OSTWALD. The relation of Biology and the neighbouring sciences, (*University of California Publications : Physiology*, vol. 1, p. 15, oct. 1903).

Le triomphe des doctrines de LAMARCK et de DARWIN, le magnifique mouvement des esprits provoqué dès 1859 par la publication de l'*Origine des espèces*, les controverses de toutes sortes soulevées par la théorie de la descendance modifiée devaient bientôt bouleverser les vues des naturalistes et assigner une signification nouvelle aux recherches de morphologie comme aux travaux ressortissant aux autres branches de la Biologie.

L'histoire naturelle pouvait aspirer à son tour au titre de science explicative et conquérante de la nature. Et si cette transformation de l'opinion ne s'est pas opérée plus promptement et d'une façon plus simultanée dans tous les pays de haute culture scientifique, la faute en est pour une bonne part aux naturalistes eux-mêmes, à leur opiniâtreté à conserver les anciens dogmes, à leur défiance à l'égard d'idées géniales dont les auteurs ont été d'abord méconnus dans leurs pays d'origine.

Tant que les biologistes s'obstinaient à soutenir à la suite de CUVIER et de R. OWEN que les espèces végétales ou animales sont immuables et que le but suprême de la science est la classification, il est évident que l'histoire des êtres vivants ne pouvait être que la description aussi exacte que possible de leur forme extérieure et de leur structure interne à l'état adulte et à l'état larvaire, la comparaison de ces formes et de ces structures, l'étude des mœurs, c'est-à-dire les rapports des organismes entre eux et avec les milieux ambiants, la répartition de ces organismes à la surface du globe considérée comme le résultat du caprice ou de l'intelligence d'un créateur omnipotent. En dehors de ses applications pratiques (utilisation par l'homme des produits animaux ou végétaux) l'histoire naturelle pouvait encore donner des jouissances analogues à celles que nous éprouvons à la vue d'un objet d'art, mais d'un art dont la technique nous échappait et dont les procédés demeuraient pour nous une énigme indéchiffrable¹.

Mais le point de vue changeait du tout au tout, si au lieu de considérer la création à l'état statique comme un ensemble désormais immuable, on l'envisageait au point de vue dynamique, si on étudiait non plus la *natura naturata*, mais la *natura naturans*, en cherchant à découvrir les

¹ En maintes circonstances je me suis efforcé de montrer combien la réputation de CUVIER, comme zoologiste, a été surfaite et quelle part revenait à ses contemporains ou à ses devanciers dans des découvertes qui lui ont souvent été attribuées par les vulgarisateurs. Par une réserve très compréhensible je m'étais abstenu de juger son œuvre géologique, mais un savant très autorisé, L. de LAUNAY, a cité récemment le fameux *discours sur les révolutions du globe* (1882) comme un livre où semblent réunies autant d'erreurs que peut en dire un homme de génie parlant de ce qui échappe à sa tournure d'esprit. (L. de LAUNAY, *La science géologique*, 1905, p. 73, note 4).

liens de filiation des êtres vivants et à démêler les processus compliqués par lesquels les formes et les organismes se déterminent et se rattachent les uns aux autres ; si on cessait d'admirer dévotement les harmonies des animaux et des végétaux soit entre eux, soit avec le milieu qui les environne, et de s'en tenir au finalisme enfantin dont Bernardin de SAINT-PIERRE nous a donné la plus parfaite expression, si, en un mot, on abandonnait la méthode anthropocentrique pour chercher à expliquer comment ces harmonies se sont graduellement établies ou modifiées à mesure que s'établissaient ou se modifiaient les conditions de milieu dans lesquelles elles s'étaient réalisées.

Aussi dès 1877, au Congrès des médecins et naturalistes allemands réuni cette année à Munich, un des premiers et des plus ardents protagonistes de la doctrine darwinienne, Ernest HÆCKEL, pouvait-il proclamer justement :

« Par la théorie de la descendance, la biologie en général, et spécialement la zoologie et la botanique systématiques, s'élèvent véritablement au rang d'*Histoire naturelle*, titre d'honneur qu'elles portent depuis longtemps mais qu'elles ne méritent que de nos jours. Si ces mêmes sciences sont encore bien des fois désignées, et cela même officiellement, comme sciences naturelles *descriptives* par opposition aux sciences *explicatives*, cela prouve quelle fausse idée l'on s'est faite jusqu'à présent de leur véritable portée. Depuis que le système naturel des organismes est regardé comme l'expression de leur arbre généalogique, la systématique, si sèche dans ses descriptions, fait place à l'histoire plus vivante de la généalogie des classes et des espèces¹ ».

Une conséquence plus importante encore découlait de ces conceptions nouvelles. La théorie de la descendance introduisait dans les sciences biologiques une unité de vues, une communauté de but qui établissaient entre elles les liens les plus étroits de dépendance mutuelle et supprimaient toute vaine question de suprématie ou de préséance. Quelles que fussent en effet les méthodes employées, déduction ou induction, observation ou expérience, l'Anatomie, la Physiologie, l'Éthologie, la Géonémie, la Systématique, la Paléontologie, toutes ces parties d'un ensemble désormais indivisible devaient tendre à la réalisation d'un même programme : retracer d'une façon aussi exacte et aussi complète que possible l'histoire des manifestations de la vie sur notre planète, en laissant aux métaphysiciens et aux poètes le soin d'en chercher les origines premières ou d'en célébrer les finalités.

Un coup d'œil rapide nous permettra d'apprécier quels résultats ont déjà été obtenus par ce concours d'efforts convergents et quelles espérances

¹ E. HÆCKEL. La théorie de l'évolution dans ses rapports avec la philosophie naturelle. Congrès des naturalistes allemands à Munich (*Revue Scientifique*, 8 déc. 1877, p. 53).

nous pouvons concevoir pour l'avenir, quand, étendant ses frontières, la Biologie bénéficiera des progrès de sciences avec lesquelles elle n'a eu jusqu'à présent que des rapports trop lointains. Ainsi tandis que les branches antiques de la Morphologie rajeunies et vivifiées se couvriront d'une frondaison nouvelle, nous verrons apparaître et se développer autour d'elle de nouveaux rameaux gonflés d'une sève généreuse et puissante : la Cytologie, la Promorphologie, la Tectologie, la Morphologie expérimentale (ou création des formes par l'action des facteurs primaires), la Génésiologie, la Biométrie, etc.

Mais le fait même de l'étroite dépendance de ces diverses parties de la science, leurs interférences réciproques, l'intrication des causes qui ont présidé à leur naissance et à leur évolution rendront fréquemment cet exposé difficile et parfois peut-être obscur.

Qu'il me soit permis de m'en excuser d'avance et de réclamer toute l'indulgence de mes auditeurs si je n'ai pu toujours réussir à trouver le *lucidus ordo* que réclamait le poète latin. Qu'on veuille bien m'excuser aussi d'avoir donné souvent une forme tranchante et aphoristique à des propositions dont l'évidence n'est peut-être pas suffisante pour tous. Une démonstration plus complète eût entraîné des longueurs que j'ai tenu à éviter. Ma conviction, trop nettement et peut-être trop fortement exprimée, est basée en tout cas sur de mûres réflexions et sur l'expérience de longues années d'étude.

Certes le changement d'orientation introduit dans les sciences naturelles par la théorie transformiste n'enlève rien à la valeur positive des résultats acquis antérieurement par la méthode purement descriptive, et nous n'avons pas à faire fi des matériaux lentement accumulés par nos prédécesseurs. Nous pouvons continuer à proclamer, d'accord en ce point avec CUVIER :

« La détermination précise des espèces et leurs caractères distinctifs fait la première base sur laquelle toute les recherches de l'histoire naturelle doivent être fondées ; les observations le plus curieuses, les vues les plus nouvelles perdent presque tout leur mérite quand elles sont dépourvues de cet appui ; et malgré l'aridité de ce genre de travail, c'est par là que doivent commencer tous ceux qui se proposent d'arriver à des résultats solides ¹.

Un grand nombre de naturalistes adonnés à l'étude de la morphologie systématique ont accueilli avec méfiance l'idée de la variabilité des espèces pensant que cette idée minait les principes sur lesquels reposait leur science

¹ G. CUVIER. Recherches sur différentes espèces de Crocodiles vivants et sur leurs caractères distinctifs (*Annales du Muséum*, X, p. 8, 1807).

de prédilection. Les événements n'ont pas tardé à prouver combien ces craintes étaient chimériques. Pour démontrer scientifiquement la réalité des variations souvent très légères à leur début, il était nécessaire en effet de préciser plus que l'on ne l'avait fait jusqu'alors et de pousser parfois jusqu'à la minutie les descriptions des formes en discussion. La conservation des types dans les collections et les musées, leur représentation graphique et leur comparaison attentive avec les espèces voisines s'imposaient de plus en plus, et, certainement, les progrès de l'histoire naturelle systématique ont été fortement stimulés par les contestations des partisans et des adversaires de la théorie de la descendance.

La recherche des formes nouvelles, la poursuite des types de transition, des aberrations, des variétés locales n'ont plus pour but unique aujourd'hui la satisfaction d'un sentiment de vague curiosité. La connaissance des moindres modifications de structure, des moindres écarts de la morphologie normale deviennent des éléments précieux pour l'établissement des arbres phylogéniques.

La classification naturelle, au lieu d'être une unité subjective variable avec les conceptions particulières de chaque systématisateur, se présente désormais à l'esprit comme une réalité objective : l'histoire généalogique des êtres vivants dont on peut concevoir déjà un plan général très imparfait sans doute mais à l'établissement duquel devront concourir toutes les découvertes ultérieures.

Les travaux de spécification ont un but supérieur, un rôle non seulement de description, mais aussi de prévision et, partant, ils s'élèvent d'un degré dans l'échelle des connaissances humaines. Leur intérêt devient donc bien plus considérable.

Et cet intérêt n'est pas borné à la science des êtres vivants actuels ; il s'étend à la recherche des formes éteintes recélées à l'état de pétrifications dans les entrailles de la terre.

La paléontologie s'ouvre à nous comme un gigantesque dépôt d'archives et, malgré de regrettables lacunes que l'avenir comblera sans doute de plus en plus, elle nous apporte les documents les plus précieux pour retracer la lignée ancestrale des végétaux, des animaux et de l'homme lui-même. Véritables *médailles de la création*¹, les fossiles nous permettent de reconstituer sur des bases solides l'histoire naturelle des êtres vivants au sens exact du mot par des procédés analogues à ceux que

¹ C'est à propos du livre de SCHUCHZER (*Piscium querelæ et vindiciæ*, 1708) que FONTENELLE, en 1712, compare le premier les fossiles à des médailles.

met en usage l'histoire proprement dite telle que la comprennent les sociologistes et les philosophes.

Dès à présent la Paléontologie forme donc avec la Zoologie un tout indissoluble, et ces deux parties de la Morphologie se prêtent réciproquement un mutuel concours. Mais la zoologie est incomplète. Malgré les efforts des générations qui nous ont précédés, nous sommes loin de connaître encore tous les êtres vivants actuellement existants à la surface du globe. La Paléontologie ne nous donne que de trop rares indications si l'on songe à la quantité formidable d'organismes disparus sans laisser de traces durables : êtres protoplasmiques dépourvus de squelette ou à squelette peu résistant, etc. ; si l'on songe surtout aux conditions difficilement et rarement réalisées qui ont pu assurer la fossilisation et la conservation des animaux à travers toutes les vicissitudes de l'écorce terrestre. Beaucoup de ces lacunes de la série morphologique sont en train de disparaître ou disparaîtront peu à peu grâce aux procédés d'investigation plus puissants dont nous disposons, grâce aussi aux progrès de la géographie physique et à l'étude plus intensive des territoires jusqu'à présent inexplorés.

La Géonémie ou étude de la distribution géographique est, elle aussi, puissamment éclairée et simplifiée par les doctrines transformistes. La répartition actuelle des animaux et des plantes ne doit plus être considérée comme le résultat du hasard ou l'œuvre d'un principe directeur remplaçant les créations anciennes par des nouvelles ainsi qu'on voit au théâtre le décor changer à chaque lever du rideau.

Il existe un lien causal entre le passé et le présent. La Paléontologie nous indique les points du globe où nous devons chercher les formes à caractères archaïques, et la Géonémie à son tour, en nous faisant deviner les révolutions de l'écorce terrestre, nous dévoile les motifs lointains de la suppression des êtres à jamais disparus.

Mais plus encore que la Géonémie, l'Embryologie, science nouvelle, ou plutôt développement prodigieusement rapide d'une branche de la science morphologique jusque-là trop négligée, devait bientôt remédier à l'insuffisance inévitable des données zoologiques actuelles et de nos connaissances paléontologiques.

Alors que les naturalistes se contentaient de cataloguer et de comparer entre elles, à la façon d'un collectionneur d'armes ou d'objets d'art quelconques, les formes multiples dont ils admiraient l'étonnante variété, fruit de l'imagination inépuisable d'un créateur infiniment ingénieux, c'était surtout sur les états adultes, seuls considérés comme *parfaits*, que

se portait leur attention. Peu leur importait de savoir comment s'étaient constitués les objets de leur passion favorite. A part quelques rares précurseurs (ARISTOTE dans l'antiquité, MALPIGHI, SWAMMERDAM, HARVEY, C.-F. WOLFF à une époque plus récente) la plupart des biologistes se désintéressaient de l'étude du développement.

Encore aujourd'hui, d'ailleurs, on retrouve chez bien des systématistes comme une sorte de vestige de cet état d'esprit. Sur mille entomologistes combien en compte-t-on qui attachent le moindre intérêt à la récolte des chenilles ou des larves d'insectes ? Sur cent ornithologistes combien daignent admettre dans leurs collections les nids ou les poussins des oiseaux ?

Ce n'est pas le moindre service qu'ait rendu à la Biologie la théorie de l'évolution que d'avoir montré l'importance et la nécessité des études embryologiques ¹.

Il est juste de reconnaître que le terrain était préparé par le développement simultanément d'autres branches collatérales de la science et en particulier par les progrès de la micrographie et l'avènement de la théorie cellulaire.

Mais on a le droit de proclamer cependant que c'est surtout au désir de vérifier dans une voie nouvelle les idées de LAMARCK et de DARWIN qu'il faut attribuer l'abondance et la perfection des recherches embryologiques poursuivies à la suite de Jean MÜLLER et de VON BAER par les GEGENBAUR, les HÆCKEL, les LEUCKART, les HUXLEY, les LÆVEN, les van BENEDEN, les AGASSIZ, etc.

Par sa continuité, par la dépendance de ses phases successives, par le nexus causal qui les détermine et les relie entre elles, le développement des larves et des embryons, ou pour parler le langage moderne, la série ontogénique des stades embryonnaires est merveilleusement propre à illustrer par des exemples d'une évidence convaincante la théorie de la descendance modifiée.

Sans doute, même avant la publication des travaux de DARWIN et la belle suite de monographies embryogéniques dont nous venons de parler,

¹ Parlant devant une réunion d'anatomistes, l'éminent embryologiste de Cambridge (Mass.) C.-S. MINOT a, dans un discours récent, parfaitement mis en évidence la valeur de l'Embryologie :

« Embryology illuminates Anatomy. Its teachings give us the intellectual mastery of anatomical science, because Embryology analyzes details, discriminates the essential from the secondary facts and establishes the genetic interpretations in the solvent light of which the obscurities of ancient anatomy vanish, and we see where before was a dead sea of innumerable facts, new vital law arising and guiding principles ». C.-S. MINOT. Genetic interpretations in the domain of anatomy (*Amer. Journal of Anatomy*, IV, n° 2, page 262, feb. 1905).

SERRES avait entrevu, par une sorte de divination géniale, l'idée féconde de la répétition à l'état transitoire dans le développement individuel des formes réalisées d'une façon permanente dans la série zoologique actuelle. Mais cette idée ne pouvait être bien comprise et porter tous ses fruits que lorsqu'elle fut complétée et solidement démontrée par Fritz MÜLLER dans son admirable petit livre *Für Darwin*.

Dès lors le triple parallélisme existant entre la série zoologique, la série ontogénique et la série paléontologique s'imposait comme une conséquence nécessaire de la parenté phylogénique des animaux et comme la traduction évidente de leurs rapports généalogiques. En outre, comme cela doit arriver dans l'application de toute théorie sérieuse, les apparentes exceptions dues aux abréviations ou aux falsifications de l'évolution ontogénique pouvaient être prévues et expliquées en partie par les principes mêmes de la doctrine darwinienne, la sélection naturelle et la concurrence vitale.

C'est donc avec pleine raison que le principe de SERRES et de Fritz MÜLLER a été désigné par HÆCKEL sous le nom de *loi biogénétique fondamentale*, si nous donnons à ce mot *loi* le sens qu'on lui accorde ordinairement dans les sciences expérimentales, celui d'une formule générale susceptible de vérifications suffisantes et nous permettant de prévoir indéfiniment des faits nouveaux.

Riche des travaux de DAUBENTON, de HALLER, de CAMPER, de PALLAS, de VICQ D'AZYR, l'anatomie comparée semblait avoir reçu du génie de CUVIER ses bases désormais inébranlables.

Elle ne devait pas échapper cependant à l'action rénovatrice des idées évolutionnistes. Les problèmes qu'elle s'était posés de tout temps, les questions auxquelles elle croyait avoir répondu, renaissaient bientôt sous des formes imprévues : HUXLEY, GEGENBAUR, LEUCKART ne tardèrent pas à nous montrer dans quelle voie il convenait d'en chercher la solution définitive.

La prétendue loi de la corrélation des formes (CUVIER), le principe des connexions (ÉT. GEOFFROY SAINT-HILAIRE), celui du balancement des organes, l'idée de la dégradation des types (de BLAINVILLE), la notion d'organes rudimentaires, etc., au lieu d'être de simples formules empiriques, devenaient l'expression synthétique de rapports réels et nécessaires entre les organismes reliés par la consanguinité, et si elles n'avaient été établies déjà solidement par voie inductive, ces conceptions auraient pu être déduites comme des corollaires obligatoires de la parenté généalogique des êtres vivants.

Si l'on se reporte aux mémoires de l'époque et à la fameuse discussion entre CUVIER et Ét. GEOFFROY SAINT-HILAIRE sur l'unité de composition organique, discussion dont GËTHE suivait avec tant de passion les péripéties qu'il y consacrait les forces de son esprit et se désintéressait de la révolution politique, préoccupation de tous en 1830, on reconnaît avec étonnement que ni l'un ni l'autre des illustres adversaires n'entrevoient la signification bien plus haute qu'aurait pris le débat si l'on avait tenu compte des idées que LAMARCK soutenait alors depuis près de vingt ans déjà au milieu de l'indifférence générale des naturalistes et des philosophes.

Il ressort en effet de plusieurs passages de la *Philosophie anatomique*, que Ét. GEOFFROY SAINT-HILAIRE lui-même ne voyait dans l'unité du plan d'organisation que l'expression d'une parenté idéale et qu'il cherchait à l'expliquer, comme on a souvent tenté de le faire plus récemment, par une comparaison avec les produits successifs de l'architecture humaine destinés à des usages similaires ¹.

Au point de vue philosophique il n'y avait donc pas un abîme entre CUVIER et GEOFFROY. Tous deux étaient des créationnistes, mais tandis que CUVIER admettait la pluralité des types (réalisés au nombre de quatre au moins par le créateur), Ét. GEOFFROY SAINT-HILAIRE considérait le règne animal tout entier comme la manifestation d'une pensée unique

¹ Voici quelques lignes de GEOFFROY tout à fait significatives à cet égard :

« Des rapports que j'aperçois entre les matériaux, lesquels reviennent les mêmes pour composer les animaux, de ces données qui produisent une certaine ressemblance chez tous les êtres, tant à l'intérieur qu'à l'extérieur, j'arrive à une déduction, à une idée générale qui comprend toutes ces coïncidences ; et si je les embrasse et les exprime sous la forme et le nom d'*unité d'organisation*, je ne me propose par là que de traduire ma pensée en un langage simple et précis ; mais d'ailleurs je me garde bien de dire ce que j'ignore, qu'une chose serait faite avec intention à cause d'une autre ? En définitive, je me crois, dans ces conclusions, aussi fondé en raison que si, voyant d'ensemble les nombreux édifices d'une grande ville et me restreignant aux points communs que *leur imposent* les conditions de leurs existences, j'en venais à réfléchir sur les principes de l'art architectural, sur l'uniformité de structure et d'emploi d'un autre grand nombre d'édifices. Une maison n'est point faite en vue d'une autre ; mais toutes peuvent être ramenées intellectuellement à l'unité de composition, chacune étant le produit de matériaux identiques, fer, bois, plâtre... de même qu'à l'unité de fonctions, puisque l'objet de toutes est également de servir d'habitation aux hommes... ».

Et plus loin :

« Toute composition organique est la répétition d'une autre, sans être de fait produite par le développement et les transformations successives d'un même noyau. Ainsi il n'arrive à personne de croire qu'un palais ait d'abord été une humble cabane qu'on aurait étendue pour en faire une maison, puis un hôtel, puis un édifice royal. (Ét. GEOFFROY SAINT-HILAIRE. *Philosophie anatomique*).

développée suivant un plan invariable dans ses grandes lignes, modifiable seulement dans les détails.

On comprend, sans qu'il soit nécessaire d'insister davantage, quelle lumière apportaient dans cette question des plans d'organisation la théorie de la descendance modifiée et l'étude des adaptations progressives des êtres vivants aux conditions d'existence variables suivant le temps et les lieux.

On comprend aussi le sens précis et profond que revêtaient les notions jusqu'alors assez vagues d'*Analogie* et d'*Homologie*; celles plus récentes d'*Homomorphie* et d'*Homophylie*, etc.

La *convergence* des formes sous l'influence des facteurs éthologiques (vie pélagique, vie parasitaire, etc.) cessait de masquer les véritables affinités et peu à peu disparaissaient de la systématique épurée les groupements factices introduits par ce qu'on pourrait appeler les *idola ethologica*.

Plus difficiles à éliminer furent les *idola tectologica*. La notion des types organiques, si importante comme nous venons de le voir, a été longtemps obscurcie par l'imprécision de nos connaissances sur l'individualité ou plutôt sur les individualités de divers ordres. Chez les animaux composés, en particulier, tels que les Spongiaires, les Hydraires, les Bryozoaires, les Synascidies, on a longtemps attribué une valeur taxonomique fort exagérée à la cormogénèse, c'est-à-dire au mode de groupement des individus, en négligeant les rapports réels de parenté que révèle la structure anatomique de ces individus. Ce n'est pas un des moindres services rendus par E. HÆCKEL à la science biologique que d'avoir tenté, le premier, de fixer les règles de cette branche de la morphologie qui est comme l'*Architectonique* des êtres vivants et qu'il a dénommée *tectologie*.

Chez les Métazoaires en particulier la notion tectologique de la *personne*, c'est-à-dire de l'être originellement diblastique (*gastrula*) qui constitue le mode d'individualité le plus fréquent, est une acquisition d'une valeur inappréciable.

Entrevue par de BLAINVILLE et par HUXLEY, qui la déduisaient de considérations purement anatomiques, cette notion fut nettement établie par HÆCKEL, dès 1872, grâce surtout aux admirables recherches embryologiques d'Alexandre KOWALEVSKY, recherches qui prouvaient l'existence de la larve gastrula chez tous les groupes d'animaux pluricellulaires où la développement est explicite.

Malgré les attaques récentes qu'elle a subies, la théorie de la gastrula

bien comprise est demeurée aussi inébranlable que celle de l'homologie des feuilletts blastodermiques qui en est la conséquence immédiate ¹.

L'application raisonnée du principe de Fritz MUELLER suffit à rendre compte des difficultés que présentent certains développements condensés ou cœnogénétiques, et les objections présentées par quelques auteurs tiennent souvent à ce qu'ils n'ont étudié qu'un trop petit nombre de types (parfois un type unique), choisis plutôt en raison de la commodité pratique et sans tenir compte des perturbations des facteurs éthologiques auxquels ces types étaient soumis.

L'idée d'une forme originelle commune, mais modifiée souvent d'une façon profonde par l'action des milieux, faisait aussi ressortir l'inanité des rapprochements taxés uniquement sur la Promorphologie, cette sorte de cristallographie ou de géométrie des êtres vivants.

Des groupements tels que ceux des *Rayonnés* ou *Radiata*, des *Bilateria*, etc., sont purement artificiels et inspirés par les *idola promorphologica*.

Il n'en demeure pas moins qu'il serait très désirable de pousser plus loin qu'on ne l'a fait jusqu'à présent les études promorphologiques dont HÆCKEL a jeté les bases dans son admirable *Generelle Morphologie*. En ce point comme en beaucoup d'autres, la Morphologie est étroitement dépendante de la Géométrie et de la Mécanique. Il y a là matière à de nombreux problèmes d'un intérêt très vif pour qui ne veut pas se contenter de la facile, mais enfantine solution des causes finales.

« Voir venir les choses, avait dit SAVIGNY, est la meilleure façon de les observer ». La Morphologie en éclairant d'une vive lumière l'Anatomie comparée permet de rectifier de nombreuses erreurs de Systématique et de mieux apprécier la valeur des divers groupements taxonomiques. Mais en même temps qu'elles servaient au progrès de la Morphologie normale, les études embryogéniques étendues aux formes anormales de développement montrèrent l'intérêt puissant de la science des monstruosités ou Tératologie. Bientôt, grâce aux patientes investigations de DARESTE et à l'habileté de CHABRY dans la production artificielle des êtres anormaux, la Tératogénie devint une science expérimentale et il fut dès lors facile de comprendre comment, en intervenant d'une façon plus ou moins

¹ La plupart des difficultés rencontrées dans ces théories tiennent à ce que beaucoup d'embryologistes, hypnotisés par l'étude d'un type unique mal choisi ou de quelques types défavorables, n'ont pas reconnu la valeur fondamentale de l'*archigastrula* ou *gastrula invaginata* à laquelle toutes les autres larves diblastiques se rattachent logiquement, comme l'avait annoncé HÆCKEL, par une géniale prévision.

constante aux diverses périodes de l'ontogénie, les facteurs cosmiques ou biologiques ont pu modifier graduellement les formes larvaires et indirectement les formes adultes des êtres vivants.

Par suite la science des mœurs et des rapports des êtres vivants soit entre eux, soit avec le milieu cosmique, l'Éthologie ou la Bionomie, un peu négligée depuis l'époque où RÉAUMUR, de GEER, etc., la cultivaient avec tant de succès, prenait un intérêt nouveau et offrait au biologiste toute une collection d'expériences préparées par la nature et dont il n'avait plus qu'à interpréter les résultats.

N'est-il pas remarquable, en effet, de voir l'Éthologie de l'adulte modifier d'une façon profonde le développement de l'embryon au point de masquer parfois au cours de l'évolution les affinités qui existent entre des formes voisines ?

Le régime herbivore ou carnassier d'un Mammifère, par exemple, n'entraîne-t-il pas comme conséquence l'état de perfection du premier à la naissance et, par suite, l'abréviation des processus embryogéniques, le petit ne pouvant être protégé suffisamment par ses parents dont il doit en outre suivre les déplacements rapides pour la recherche de la nourriture ou pour la fuite devant l'ennemi.

Les animaux fixés à l'état adulte, et surtout les parasites établis de bonne heure sur l'hôte qu'ils ne quittent plus, ont nécessairement un développement explicite et des larves mobiles pourvues d'organes des sens qui leur permettent de choisir avec soin la demeure où s'écoulera la plus grande partie de leur existence. Au contraire, pour les êtres pélagiques qui, dans le jeune âge, sont exposés à mille dangers, il y aura tout intérêt à ce que leur progéniture soit protégée par un développement direct, rapide et cœnogénétique, ou soit confiée à une nourrice étrangère comme c'est le cas pour les Copépodes du groupe des *Monstrillidae*.

Même des phénomènes évolutifs aussi compliqués que ceux connus chez les Coléoptères Méloïdes sous le nom d'hypermétamorphoses, deviennent très facilement explicables si on les envisage dans leurs rapports avec les conditions éthologiques et comme une conséquence obligatoire de la vie qu'ont dû mener les ancêtres.

Non moins intéressantes, il me semble, les particularités embryogéniques que j'ai réunies sous le nom de *Pæcilogonie*. Deux êtres appartenant à la même espèce, aussi semblables que possible à l'état adulte, tellement semblables parfois que l'œil du spécialiste le plus exercé ne réussira pas à trouver entre eux la moindre différence, peuvent présenter dans la série de leurs stades ontogéniques, et même sous la forme ovulaire, des diver-

gences très accentuées si leur éthologie embryonnaire n'est pas la même, si par exemple le milieu n'a pas la même composition chimique ou si la saison du développement est différente, ou encore si les conditions biologiques varient avec l'ambiance cosmique dans les divers habitats d'une espèce à vaste dispersion. D'où les dénominations de *pæcilogonie géographique*, *pæcilogonie saisonnière*, etc.

Quoi de plus étonnant aussi que ces curieuses expériences de Morphogénie réalisées par la nature et que j'ai fait connaître autrefois sous le nom de *castration parasitaire*? Et quelque mystérieuse que soit pour nous l'action modificatrice du parasite gonotome indirect, n'est-il pas très instructif au point de vue morphodynamique de voir ce parasite faire apparaître par une action à distance, sur un hôte d'un sexe déterminé, les caractères du sexe opposé, alors même que ces caractères n'auront pour l'être qui les porte aucune utilité? Enfin cette notion d'un complexe morphologique formé par l'hôte et son parasite ne prend-elle pas une importance capitale lorsqu'on rapproche ces complexes parasitaires à équilibre biologique instable des complexes homophysaires ou hétérophysaires à équilibre plus ou moins permanent réalisés soit chez les galles (cécidies ou thylacies), soit chez les êtres symbiotes tels que les Lichens, les plantes à mycorhizes, etc.

Au surplus la notion des complexes d'êtres divers associés en symbiose harmonique n'est qu'une généralisation de ce que nous observons chez tous les organismes pluricellulaires au cours de leur évolution.

Dès le milieu du XVIII^e siècle C.-F. WOLFF a établi sur des bases inébranlables la théorie de l'épigénèse. Il a montré que les êtres vivants ne se développent pas comme on l'aurait cru aux dépens d'un rudiment préformé, en grandissant à peu près comme grossit l'image d'un objet examiné successivement avec des lentilles de puissances graduellement croissantes.

Les divers organes d'un animal sont des formations d'une autonomie relative qui concourent à édifier un ensemble dont l'équilibre n'est pas préétabli et dont le plan peut parfois être modifié en voie de construction.

Bien entendu les liens de dépendance réciproque des divers systèmes d'organes varient beaucoup. Parfois très étroits quand les fonctions que doivent remplir les organes sont elles-mêmes étroitement liées (respiration et circulation par exemple), peuvent-ils être beaucoup plus lâches lorsqu'il s'agit de parties adaptées à des rôles très distincts (organes de locomotion et appareil digestif, ou bien système tégumentaire et squelette, etc.).

Mais l'indépendance est surtout très grande si l'on considère d'une part les organes qui servent à la vie de l'individu et, d'autre part, ceux qui sont destinés à assurer la perpétuation de l'espèce.

Le *soma* et les *gonades*, pour employer les expressions modernes qui désignent ces deux ensembles, sont en quelque sorte deux organismes juxtaposés ou emboîtés l'un dans l'autre dont le développement peut marcher d'un pas très inégal, bien que toute modification apportée à l'un d'eux ait en général un retentissement sur l'autre.

C'est en s'appuyant sur cette notion fondamentalement exacte, mais en l'exagérant et en l'enveloppant d'une atmosphère métaphysique, que les partisans de l'ancienne théorie de l'évolution (préexistence et emboîtement des germes, préformation de l'embryon) ont longtemps lutté contre les idées de C.-F. WOLFF.

C'est encore en suivant le même courant d'idées que, plus récemment, A. WEISMANN a cherché à édifier ses théories bien connues sur la non-transmissibilité des caractères acquis.

C'est enfin la même considération qui, étendue aux premières phases de l'embryogénie, aux diverses cellules de la morula et aux diverses régions de l'œuf non encore segmenté, a servi de base à la théorie de la mosaïque de W. ROUX si ingénieusement modifiée depuis par E.-B. WILSON.

En nous en tenant à la stricte observation des faits les plus faciles à vérifier, nous dirons seulement que l'épigénèse, en nous révélant la possibilité d'une sorte de concurrence vitale entre les organes et même entre les plastides constituant les êtres pluricellulaires, nous permet d'expliquer facilement tous les faits si complexes de polymorphisme évolutif; la progénèse, la néoténie, la dissogonie, la pœcilogonie et en général les particularités si curieuses de développement que depuis CHAMISSE et STEENSTRUP on a groupées sous le nom très impropre de générations alternantes ou de généagénèse (de QUATREFAGES).

Il s'est constitué ainsi un vaste ensemble de connaissances assez étendues pour constituer aujourd'hui une branche nouvelle de la Morphologie qu'on pourrait appeler la *Génésiologie*.

La *Génésiologie* a pour l'objet l'étude à la fois descriptive et expérimentale des divers modes évolutifs.

Dans les pages précédentes nous avons à diverses reprises parlé de l'expérience et de la méthode expérimentale dans un sens différent de celui qui est souvent donné à ces mots par les physiologistes de l'ancienne école.

C'est peut-être ici le lieu d'indiquer la façon dont nous comprenons l'intervention de l'expérience dans les sciences morphologiques et le résultat qu'on peut attendre pour le développement ultérieur de ces sciences.

Une expérience nécessite toujours l'analyse préalable des phénomènes par lesquels est conditionné le fait que l'on veut observer et, si possible, mesurer. Elle suppose un déterminisme hypothétique dont elle démontrera la réalité ou la non-existence. Toute expérience est donc précédée d'une induction et par suite d'une ou plusieurs observations. La méthode expérimentale est toujours, comme le disait CHEVREUL, une méthode *a posteriori*.

L'expérience ne crée rien ; elle a tout juste la même valeur et la même signification logique que la preuve d'une opération arithmétique.

Pour qu'il y ait expérience, il n'est donc pas nécessaire d'exiger comme certains paraissent le croire, un dispositif compliqué, un laboratoire richement outillé et des appareils coûteux.

Il ne faut pas confondre en effet la mesure précise d'un phénomène, qui n'est souvent obtenue qu'à l'aide d'instruments très délicats, et la constatation pure et simple d'une relation de causalité entre un fait et d'autres faits qui le déterminent, constatation qui est le fond même de l'expérience. Le fait fût-il accidentel, comme la chute de la pomme sous les yeux de NEWTON, sa constatation peut devenir néanmoins une expérience. Et c'est l'esprit seul de l'observateur qui lui donnera ce caractère.

Das ist ja was den Menschen zieret
Und dazu ward ihm der Verstand
Dass im innern Herzen spüret
Was er erschafft mit seiner Hand.

Là où le vulgaire voit sans interpréter et garde une attitude purement contemplative, le naturaliste digne de ce nom remplace par la supposition d'actes volontaires les facteurs dont il veut étudier l'activité.

Un animal reçoit à la chasse ou par tout autre accident une balle dans la partie gauche du cerveau, il est paralysé du côté droit. Si le fait est bien constaté et dégagé de toute cause d'erreur, sa reproduction volontaire dans un laboratoire ne sera que la vérification d'une expérience déjà réalisée.

Non seulement la nature actuelle nous offre, nous l'avons dit, de très nombreuses expériences dont beaucoup sont même très difficiles à répéter, mais nous pouvons dire aussi que la Paléontologie nous procure des données expérimentales d'une valeur inappréciable. Les arguments

qu'elle fournit à la Morphologie transformiste ne sont pas, comme on le prétend parfois, d'ordre purement conjectural ; le degré de certitude qu'ils comportent n'est nullement inférieur à celui qu'on obtient en Astronomie ou dans les autres parties des sciences physiques dont les objets nous sont en partie inaccessibles.

HILGENDORF et HYATT étudient les diverses couches du lac tertiaire de Steinheim, en Würtemberg. Ils reconnaissent que certaines formes de *Planorbis*, peu différentes entre elles dans les couches profondes (les plus anciennes) ¹, se séparent peu à peu les unes des autres et arrivent à constituer, dans les couches les plus récentes, des espèces aussi valables que toutes celles décrites dans ce genre de Mollusques ². Est-ce là un travail de pure contemplation et de description ? N'est-il pas manifeste que les auteurs ont dans leur pensée reconstitué une gigantesque expérience. Et s'ils n'avaient en leur pouvoir le déterminisme complet de cette expérience, au moins, en possédaient-ils des éléments suffisants pour conclure à l'évolution des formes sans préciser les facteurs de cette évolution autres que le facteur *temps* dont l'action est irrécusable en cette circonstance ? ³.

¹ Les quatre formes les plus anciennes seraient des variétés légères d'une même espèce : *Planorbis laevis*.

² Voir : The genesis of the tertiary species of *Planorbis* at Steinheim (*Boston Soc. Nat. Hist.* 1890) et : Transformations of *Planorbis* at Steinheim (*American Naturalist*, 1882, p. 441). Cf. aussi STEARNS (*Proceed. Acad. Nat. Sc. Philadelphia*, 1881).

³ Parmi les zoologistes actuels dont les idées sur l'expérience se rapprochent le plus de celles que nous exposons ci-dessus nous citerons surtout KORSCHOLT et HEIDER, qui dans leur excellent *Traité d'embryogénie des Invertébrés* s'expriment comme il suit à ce sujet :

« Mit Rücksicht auf die von mancher Seite geäußerte Meinung, das nur die experimentelle Entwicklungsgeschichte die Kenntniss ursächlicher Beziehungen fordere, muss darauf hingewiesen werden, dass solche Beziehungen auch von der descriptiven Richtung aufgedeckt werden. Jede Beschreibung eines in der Zeitenfolge ablaufenden gesetzmaessigen Geschehens muss nothwendiger Weise causale Beziehungen enthüllen, da in den vorhergehenden Zuständen eines Systems die Ursachen für die nachfolgenden gelegen sind. In diesem Sinne hat man gesagt, dass jedes Stadium der Entwicklung die Ursache für das nächstfolgende darstellt. Der gleiche Grad allgemeinerer causalser Beziehungen kommt den phylogenetischen Ableitungen zu. Aber auch speciellere ursaechliche Beziehungen sind auf dem Wege directer Beobachtung erkannt worden, so das Princip der organbildenden Keimbezirke, die Einstellung der Kernspindel nach der Richtung der grossten Plasmaansammlung, der Einfluss der Nahrungsdotter etc. Wenn der experimentellen Methode ein grosserer Grad von Exactheit zuerkannt werden muss, so ist andererseits nicht zu verkennen, dass der Deutung der durch Experimente erhaltenen Ergebnisse auf diesem Gebiete vielfach grosse Schwierigkeiten gegenüberstehen. « In der That ist es weit leichter, zu beobachten, dass ein Umstand in einen gegebenen Falle *überhaupt* Einfluss habe, als zu ermitteln *welchen* Einfluss er hat ». (MACH.) » [E. KORSCHOLT und K. HEIDER, Lehrbuch der vergleich. Entwicklungsgesch. d. wirbellosen Thiere, Allgem. Theil, I, 1902, p. 6].

Bien plus nette et plus évidente encore, et en tous cas plus conforme aux idées courantes, est l'application de l'expérience à l'étude des facteurs lamarckiens ou facteurs primaires de l'évolution (facteurs cosmiques, éthologiques, etc.)¹.

Et, en effet, c'est surtout par un retour aux idées de LAMARCK que le transformisme devait faire progresser plus rapidement la morphologie dans la voie expérimentale.

Certes les conceptions de DARWIN étaient à bien des égards justiciables de l'expérience, même au sens le plus strict du mot, et DARWIN l'a prouvé lui-même par ses belles recherches sur la fécondation directe et croisée, sur les plantes volubiles et les plantes carnivores, etc. Mais il faut le reconnaître, beaucoup de vérifications expérimentales relatives à la sélection naturelle, à l'hérédité, exigent des conditions rarement réalisées, une longue durée qui les rend abordables seulement par des êtres collectifs (sociétés savantes) ou nécessitent des ressources considérables dont ne peuvent disposer le plus grand nombre des travailleurs.

A part quelques brillantes exceptions sur lesquelles nous aurons occasion de revenir, les disciples de DARWIN qui ont suivi de plus près les tendances du maître ont surtout compris l'expérience dans le sens très large que nous attribuons à ce mot appliqué à un grand nombre de recherches relatives aux facteurs primaires et même dans une certaine mesure aux facteurs secondaires.

L'importance de l'étude des facteurs primaires de l'évolution n'avait pu échapper à DARWIN. Mais, excellent observateur comme il l'était, il fut sans doute effrayé par la complexité du rôle de ces facteurs et n'essaya pas de débrouiller les mécanismes qui donnent naissance aux innombrables variations des êtres vivants.

Ces variations existent, il les signale et, sans les rattacher à leurs causes immédiates, il cherche à démontrer avant tout qu'elles ont pu être fixées pour constituer les races, puis les espèces nouvelles.

DARWIN avait lu MALTHUS ; il connaissait la loi de la division du travail empruntée par H. MILNE-EDWARDS à l'économie politique ; il trouva que la méthode des sociologistes était bonne et que, dans une science compliquée et jeune encore, telle que la Biologie, on pourrait employer les procédés usités également en Météorologie, en Statistique, etc., s'appuyer sur la loi

¹ Il suffit pour s'en convaincre de parcourir notamment les deux beaux volumes publiés récemment par C.-B. DAVENPORT sous le titre « *Experimental morphology* » (N.-York, 1897-99) où l'on trouvera un excellent résumé de tout ce qui a été tenté jusqu'ici dans l'étude des facteurs primaires.

des grands nombres sans trop chercher à démêler les causes lointaines et à pénétrer l'essence des phénomènes.

C'est ainsi qu'il démontre l'importance de la sélection pour la fixation des caractères acquis lorsqu'ils présentent quelque utilité dans la concurrence vitale et assurent par cela même la survivance de leur possesseur par une meilleure adaptation.

Mais il ne cherche pas à établir dans chaque cas particulier le déterminisme exact de l'apparition des variétés indifférentes ou avantageuses. Peut-être aussi fut-il détourné de cette voie par l'insuccès de son génial prédécesseur LAMARCK dans l'effort énergique qu'avait tenté celui-ci pour expliquer par les milieux ambiants (agissant directement ou indirectement par la création de nouveaux besoins) les modifications graduelles des êtres vivants et la transformation des espèces.

Il ne faut pas oublier non plus qu'au début du XIX^e siècle, et même au moment où parut l'*Origine des espèces*, l'état des sciences physico-chimiques ne permettait pas d'aborder utilement la plupart des problèmes de physiologie externe dont il eût été important de chercher la solution ; les recherches chimiques déterminant les variations de couleur, l'influence des divers ordres de radiations, l'action morphogène des solutions salines, de l'osmose, etc.

Quelque satisfaisantes qu'elles fussent pour l'esprit et malgré les énormes progrès qu'elles ont fait faire à la Morphologie, les idées de DARWIN ne tardèrent donc pas à paraître insuffisantes. On put même craindre un moment que l'exagération de quelque-uns des disciples du maître ne compromît le triomphe de la doctrine et ne ramenât les esprits vers les anciennes explications finalistes savamment ressuscitées sous le nom de Néovitalisme. Les mots sélection naturelle, mimétisme, convergence, hérédité et autres semblables qui, dans la pensée de DARWIN, n'avaient qu'une valeur explicative *provisoire*, devinrent pour les philosophes et même pour certains biologistes des formules commodes servant à masquer l'ignorance dans laquelle nous sommes le plus souvent à l'égard des causes prochaines de variation.

Et cependant, lorsqu'en 1880 il publia son petit livre si suggestif, *Die Existenzbedingungen der Thiere*, Carl SEMPER s'efforçait déjà de ramener le naturalistes vers l'étude des facteurs primaires. Aux expériences des rares précurseurs sur l'influence morphogène du changement de régime alimentaire (HUNTER, EDMONSTONE), des modifications de salure de l'eau (SMANKEVITCH), de la chaleur, de la lumière, etc., il ajoutait ses recherches originales sur les conditions optima de la croissance et de la reproduc-

tion des Lymnées, et surtout il réunissait, sous un volume restreint mais avec une documentation très complète pour l'époque, une masse énorme d'observations biologiques dont un grand nombre ont absolument la même valeur démonstrative que les meilleures expériences de laboratoire. Depuis, les recherches de ce genre ont été reprises avec ardeur de différents côtés et surtout en Amérique. L'impulsion est donnée et l'on peut être assuré que le mouvement ira en s'accroissant, à moins que les progrès parallèles de la Physique et de la Chimie permettent d'apporter dans ces études une précision plus grande et d'aborder certaines questions qui, jusqu'à présent, semblaient inaccessibles.

Le défrichage de territoires scientifiques nouveaux, tels que la Physico-chimie et la Chimie biologique, nous fournira bientôt les moyens de reprendre utilement l'œuvre dont LAMARCK n'avait pu que tracer les grandes lignes.

La dépendance de la Morphologie par rapport aux sciences physico-chimiques est encore plus manifeste dans cette branche si neuve et si pleine de promesses qu'on désigne sous le nom de Cytologie.

Bien que la théorie cellulaire, déjà ébauchée par MALPIGHI, ait été complètement formulée par RASPAIL (1835) et par SCHLEIDEN (1838) pour les végétaux, puis par SCHWANN (1839) pour les animaux, bien que VIRCHOW eût dès le milieu du siècle dernier proclamé son célèbre aphorisme *omnis cellula e cellula*, c'est seulement dans le cours de ces vingt dernières années que la Morphologie cellulaire et la Cytogénie ont pris un merveilleux développement grâce aux travaux de Éd. van BENEDEN, de STRASBURGER et de toute une brillante phalange de jeunes biologistes.

L'histoire de ce magnifique édifice, son plan général et ses détails ont été très exactement retracés dans un ouvrage désormais classique, *Cell and inheritance*, publié dès 1896 par E.-B. WILSON, un des vaillants ouvriers qui avec O. et R. HERTWIG, BOVERI, MAUPAS, GUIGNARD, etc., ont le plus activement contribué à son édification. Mais combien laborieusement cette œuvre difficile a-t-elle été préparée par les nombreux perfectionnements de la technique microscopique dus aux LEYDIG, aux RANVIER, aux MAX SCHULTZE, aux FLEMMING, etc.

Et ces perfectionnements à leur tour n'ont pu être obtenus que grâce aux progrès de la Chimie et particulièrement de la Chimie des colorants (des couleurs d'aniline en particulier). Malgré la façon empirique et grossière dont nous utilisons chaque conquête nouvelle des sciences physico-chimiques, malgré ce qu'ont encore d'imparfait des méthodes

telles que celles de GOLGI, de CAJAL et d'APATHY, quel morphologiste serait assez aveugle pour nier l'importance des données nouvelles que nous devons à des procédés techniques dont la théorie nous est très souvent inconnue ?

Mais la chimie nous a rendu des services non moins éminents en nous permettant de pénétrer dans la structure intime de la substance chromatique et des albuminoïdes en général. Dans cette voie féconde, qui avait déjà tenté ROBIN, mais qui nous a été ouverte par SCHÜTZENBERGER et par KOSSEL, la Morphologie cytologique trouvera à coup sûr la clef de bien des énigmes qui l'arrêtent à l'heure présente. Et quels progrès ne devons-nous pas attendre de la Chimie des colloïdes dont notre Chimie actuelle n'est en quelque sorte qu'un cas particulier !

Que la Morphologie cytologique soit tributaire également et dans une large mesure de la Physique et surtout de l'Optique, cela est trop évident pour qu'il soit nécessaire d'y insister longuement. Je voudrais seulement faire incidemment une remarque qui montre bien quelles répercussions peuvent avoir les unes sur les autres des études scientifiques en apparence très dissemblables.

Il n'est pas douteux que le perfectionnement des appareils micrographiques et surtout des objectifs à immersion a été dû pour une bonne part au désir qu'avaient les constructeurs de satisfaire une clientèle spéciale et assez nombreuse dans certains pays, les collectionneurs de Diatomées, de telle sorte que ces amateurs, parfois injustement dédaignés par ceux qui veulent établir des cloisons étanches entre les savants de divers ordres, ont rendu indirectement de grands services aux histologistes purs et à ceux qui étudient les problèmes les plus délicats de la Cytologie et de la Cytogénie.

Les bactériologistes, en visant un but bien différent et beaucoup plus pratique, ont concouru plus encore que les Diatomistes au perfectionnement de notre outillage micrographique en étendant à toute une classe nouvelle de travailleurs, les pathologistes et les cliniciens, l'usage quotidien du microscope.

Et, dans ce domaine de l'Anatomie pathologique, nous voyons encore se produire ces inter-actions si fructueuses avec la science qui nous occupe plus spécialement. L'étude des tumeurs, la Tératologie cellulaire, en même temps qu'elle s'éclaire par les données de la Cytologie normale, nous fournit des aperçus bien suggestifs sur la signification de la réduction chromatique et des rapprochements inattendus avec les phénomènes si nouveaux des premières phases embryogéniques (BORREL, MOORE et FARMER).

L'idée de la phagocytose, puisée par HÆCKEL dans la biologie des Protozoaires, par ROUGET dans l'examen des leucocytes du sang, mise en valeur et magistralement développée par METCHNIKOFF qui en fit d'innombrables applications dans le domaine de la Pathologie, est revenue par un retour des plus heureux élucider certains phénomènes morphologiques, les plus obscurs de l'Embryogénie, les processus cœnogénétiques de l'ovogénèse et de la métamorphose.

Longtemps l'introduction des sciences mathématiques dans le domaine de la Morphologie a été tenue pour suspecte ; il paraissait dangereux en effet de vouloir enchaîner par des formules trop simples des faits aussi complexes que ceux étudiés par les zoologistes et les botanistes.

Peu à peu cependant la nécessité se fit sentir de déterminer par des mesures précises l'étendue des variations dues aux facteurs primaires et de chercher à trouver les lois de ces variations. Un des premiers, DELBŒUF essaya non sans succès l'application de l'algèbre au problème de la formation des races. Mais c'est surtout à GALTON et à son école, que sont dus les travaux les plus importants de biologie mathématique ou Biométrie.

Quel que soit le caractère sur lequel nous portons notre attention, si nous considérons un grand nombre de spécimens d'une espèce déterminée nous reconnaissons que les variations individuelles (variations continues ou fluctuations) de ce caractère, évaluées numériquement, ne dépassent pas deux limites extrêmes réalisées chez un très petit nombre d'individus. Entre ces deux extrêmes se trouve une variation moyenne constatée chez le plus grand nombre des spécimens observés. Il en résulte que si on prend pour abscisses des lignes représentant l'étendue des fluctuations et pour ordonnées les grandeurs correspondant au nombre d'individus présentant une certaine fluctuation, on obtient une courbe que QUÉTELET appelait une *binomiale* et qui n'est en réalité qu'une courbe d'erreur probable. On donne souvent aussi à ces courbes le nom de courbes de GALTON en raison de l'emploi très étendu qu'en a fait cet éminent biologiste dans l'étude des questions d'hérédité.

Par sélection artificielle, les éleveurs et les horticulteurs arrivent à déplacer plus ou moins rapidement les sommets des courbes galtoniennes et à diriger la fluctuation dans le sens qui leur convient. La sélection naturelle n'opère pas autrement pour modifier la morphologie des espèces, et c'est à cette action que DARWIN attribuait en grande partie leur transformation.

WALLACE, plus exclusif, considère la sélection comme le seul facteur déterminant l'évolution des êtres vivants.

Il était réservé à Hugo De VRIES de montrer, par de longues et délicates expériences culturales, l'exagération dans laquelle étaient tombés les disciples outranciers de DARWIN (ROMANES, WEISMANN)¹. Guidé par ses travaux antérieurs sur les courbes galtoniennes et frappé de la constance de certaines formes telles que les espèces décrites par le botaniste JORDAN, De VRIES suppose qu'après des périodes de fixité relative pendant lesquelles ils sont soumis seulement à la variation fluctuante, les êtres vivants peuvent traverser des périodes plus courtes où leurs formes sont brusquement modifiées dans des directions diverses par des changements discontinus.

Les biologistes connaissaient bien ce genre de variations qu'ils appelaient *variations sportives*. De VRIES les a nommées *mutations*, et il a montré l'importance de la mutabilité en étudiant plus spécialement une plante bisannuelle, l'*Oenothera lamarckiana*, espèce américaine introduite en Europe et subspontanée dans plusieurs localités des Pays-Bas. De 1880 à 1899 De VRIES a semé tous les ans, au jardin botanique d'Amsterdam, jusqu'à 15 ou 20.000 graines de cette plante. A côté de milliers d'individus normaux, ses cultures ont produit *sept* types nouveaux représentés chaque année par un nombre variable d'individus et susceptibles de se reproduire par graine avec une grande fixité. Sur les 50.000 *Oenothera* qu'il a observés pendant dix ans, De VRIES en a compté 800 qu'on ne pouvait légitimement désigner sous le nom d'*Oenothera lamarckiana*, mais qui se répartissaient, comme nous venons de le dire, en sept groupes auxquels on était en droit de donner la valeur systématique de sous-espèces, ce que les botanistes n'eussent pas manqué de faire si ces plantes avaient été rencontrées dans les champs sans qu'on en connût l'origine.

Un grand nombre de biologistes ont cru trouver dans les beaux travaux de De VRIES des armes redoutables contre la théorie de la sélection. Il m'est impossible de partager leur opinion. Je dirai même qu'en examinant la question de très près et en pénétrant au fond des choses, il m'est impossible de trouver dans la théorie des mutations autre chose qu'un utile complément des doctrines lamarckiennes et darwiniennes de la variation continue.

Comme le disait l'économiste BASTIAT, dans tout phénomène complexe où interviennent en sens divers des causes multiples, il y a ce qu'on voit et il y a aussi ce qu'on ne voit pas.

¹ H. DE VRIES. *Die Mutationstheorie*, Leipzig, 1901-1903.

Ce que l'on voit dans une mutation, c'est l'apparition brusque et soudaine d'un caractère qui n'existait pas antérieurement, mais ce caractère n'est que la manifestation subite d'un état qui a pu être très lentement préparé chez les ancêtres de l'individu ou il apparaît. Pour obtenir une réaction chimique, pour faire virer la coloration d'un liquide, il faut souvent ajouter goutte à goutte le réactif, jusqu'au moment où, tout à coup, la réaction se produit et la coloration nouvelle apparaît. La mutation est le résultat d'un nouvel état d'équilibre dans l'organisme en variation. Tous les individus chez lesquels cet équilibre nouveau se prépare sont intérieurement dans un état différent de celui de leurs ancêtres, ils sont en fluctuation interne et c'est là ce qu'on ne voit pas¹.

Si des modifications doivent se produire dans la nervation des ailes d'un Insecte, par exemple, il est impossible que ces modifications se traduisent autrement que par un nouveau dispositif mécanique constituant, par rapport au précédent, une variation brusque de l'agencement des cellules et des nervures. De même, l'apparition d'une vertèbre nouvelle ou d'un métamère nouveau chez un animal dont la métamérisation était fixée, ne peut se faire que d'une façon discontinue et non par fraction infinitésimale de vertèbre ou de métamère. Le fait que les variations sportives apparaissent toujours en nombre limité (sept dans le cas d'*Oenothera lamarckiana*) montre bien qu'il s'agit d'un certain nombre de positions d'équilibre entre lesquelles il n'y a pas de transitions morphologiques réalisables et dont quelques-unes même semblent difficiles à obtenir. Des 7 sous-espèces d'*Oenothera*, une seule l'*Oenothera gigas* s'est montrée robuste. Les autres sont pour la plupart très faibles et ont besoin de beaucoup de soin pour fleurir et pour mûrir leurs graines. Souvent même il n'y a que deux équilibres possibles, c'est ce qui a eu lieu dans les cas de dimorphisme ou de *ditaxies* des couleurs, pour employer le langage

¹ Un botaniste dont les recherches originales sur la variation chez les végétaux n'ont pas assez attiré l'attention, A.-T. CARRIÈRE, fait à ce propos une ingénieuse comparaison : « Nous pouvons, dit-il, afin de nous représenter le double effet, l'effet lent et l'effet brusque sous lequel se montre le dimorphisme (ce que nous appellerions aujourd'hui une mutation ditaxique) supposer une horloge à secondes dont on ne verrait que le cadran. Dans ce cas, l'effet continu mais lent, nous serait représenté par le balancier, qui, bien que nous ne le voyons pas, ne s'arrête cependant jamais, et l'effet brusque ou intermittent par chaque saut que feraient les aiguilles, saut qui est la résultante d'une action incessante tellement lente qu'elle n'est point appréciable à nos sens et qui ne se manifeste d'une manière sensible que lorsqu'il y a une certaine quantité de force accumulée ». A. CARRIÈRE, Production et fixation des variétés dans les végétaux (*Revue horticole*, Paris, 1868, note 42, p. 71).

de COUTAGNE, si fréquents chez les végétaux, chez les Mollusques, les Lépidoptères, etc. ¹.

En réalité, comme je l'écrivais il y a une dizaine d'années, tandis que les fluctuations peuvent être comparées à des mouvements graduels d'oscillation de part et d'autre d'une position moyenne, les mutations représentent autant d'états d'équilibre stable entre lesquels ne peuvent s'établir des passages continus. Les formes intermédiaires à ces états d'équilibre ne sont pas réalisées explicitement, parce qu'elles ne correspondent pas à des états de stabilité suffisante. Pour me servir d'une comparaison triviale qui fera mieux comprendre ma pensée, *on ne peut monter la moitié ou une fraction quelconque d'une marche d'escalier*. Dans des cas semblables le progrès est forcément discontinu, ou, ce qui revient au même, ne se manifeste que d'une façon discontinue. Mais on ne peut tirer de ces faits aucun argument contre la formation des espèces par sélection naturelle ; à plus forte raison ne faut-il pas y chercher la solution unique et complète des problèmes si complexes du transformisme ².

D'ailleurs, de même que DARWIN n'a jamais nié l'existence et l'importance des mutations qu'il appelait variations singulières (*single variations*), de son côté DE VRIES n'a jamais cherché à ruiner la théorie de la sélection.

Au lieu d'opérer seulement sur les individus en fluctuation, celle-ci opère sur les espèces naissantes, la concurrence vitale s'exerçant entre les mutations et les formes d'où elles procèdent. Comme le fait observer très justement W. HUBRECHT dans l'analyse si claire qu'il a donnée récemment des idées de son compatriote : « *Far from having undermined DARWIN'S Darwinism, DE VRIES has completed purified and simplified it* » et ceux-là seuls pensent autrement qui combattent le Darwinisme pour d'autres raisons que des raisons scientifiques et souhaiteraient au fond de leur cœur autant de mal aux démonstrations de DE VRIES et à toutes les autres formes possibles de la théorie de l'évolution ³.

¹ Depuis que ces lignes ont été écrites, Maynard-M. METCALF a fait remarquer de son côté que les mutations n'ont pas lieu dans un sens *quelconque*, mais qu'elles se produisent seulement dans un nombre *limité* de directions déterminées (sept d'après DE VRIES, treize d'après MAC DOUGAL, dans le cas d'*Enothera Lamarckiana*) ce qui exclut une origine purement fortuite des *mutantes*. *Determinate mutation* (*Science*, N. S., vol. XXI, n° 531, p. 355, March 3 1905).

² A. GIARD. Sur un exemplaire de *Pterodela reticularia* L. à nervation doublement anormale (*Actes de la Soc. Scient. du Chili*, I, V, 1895, p. 21).

³ « I have purposely insisted on these points, because here and there a tendency seems to prevail to look upon Darwin's views on the origin of species as unsatisfactory and obsolete,

Une autre application intéressante des mathématiques aux sciences morphologiques se présente dans l'étude des formes hybrides. Les lois de MENDEL, récemment vérifiées par DE VRIES, TSCHERMAK, CORRENS, BATESON, etc., relèvent en dernier ressort du calcul des probabilités. Il serait hors de propos d'insister plus longuement sur les problèmes nombreux et importants, relatifs à l'hérédité morphologique, dont la solution dépend de l'étude raisonnée de données numériques aussi nombreuses que possible.

De l'ensemble de ces considérations se dégage dès à présent une conséquence d'une remarquable généralité. C'est que les lois naturelles de l'évolution paraissent entrer dans le mouvement qui se manifeste depuis quelque temps pour les lois physiques. Elles prennent de plus en plus le caractère de lois statistiques.

Ainsi guidée par le fil conducteur de la théorie de la descendance, soumise à des mesures précises d'une parfaite rigueur mathématique et contrôlée à chaque instant par la méthode expérimentale, la Morphologie devient chaque jour davantage la science explicative par excellence du monde des êtres organisés. Les phénomènes morphologiques sont la traduction, l'expression tangible, le critérium perceptible des expériences physiologiques, et celles-ci empruntent tout leur intérêt aux manifestations morphologiques qu'elles engendrent.

Avec l'élevage et l'horticulture, le morphologiste devient réellement un créateur. Il l'est encore bien mieux lorsqu'évoquant et groupant en sa pensée les conditions dans lesquelles se sont, au cours des siècles, formés successivement les êtres vivants, il aperçoit le nexus causal qui relie les formes nouvelles à celles qui les ont précédées, et prévoit dans une certaine mesure les transformations, moins étendues sans doute, que pourront subir dans l'avenir les formes actuelles disposant encore d'une certaine plasticité.

Toutefois, en prétendant que le morphologiste joue le rôle de créateur, nous n'entendons pas affirmer qu'il pourrait, comme l'ont parfois demandé avec une exigence ridicule les adversaires de la théorie évolutionniste, transformer *hic et nunc* une espèce animale en une autre espèce

and to proclaim the necessity of replacing them by a broad new hypothesis with which the name of DE VRIES should be coupled. These tendencies are in great favour with those that bear a grudge to the so-called Darwinism for other than scientific reasons, and who in their innermost heart would at the same time like to see a similar fate reserved for DE VRIES's demonstrations and even for the whole theory of evolution ». A.-A.-W. HUBRECHT. Hugo de Vries's theory of mutations (*The popular Science Monthly*, July 1904, p. 212.)

par une simple modification de la nourriture et du milieu, et par exemple tirer le Bœuf du Mouton en plaçant ce dernier pendant quelques générations dans des conditions particulièrement favorables. Un pareil résultat serait la négation même de la doctrine darwinienne qui, on le sait, tient le plus grand compte des modifications accumulées par l'hérédité et fixées d'une façon irrévocable chez les organismes définitivement adaptés.

Ce que le morphologiste peut tenter, et ce qu'il tente en effet, c'est de découvrir et d'analyser les petites variations déterminées par les facteurs primaires et de démêler ainsi comment, par une lente sommation ces variations, d'abord insignifiantes, se sont intégrées pour donner naissance, soit par voie continue soit par une apparente discontinuité, aux caractères beaucoup plus évidents qui séparent les espèces.

Je n'ose même croire, avec quelques hardis pionniers de la science moderne, que la connaissance plus parfaite des autorégulations des organismes nous permettrait peut-être de modifier ces mécanismes automatiques et d'obtenir aussi une variation *rapide* des animaux et des plantes ¹.

Après une série de transformations innombrables dont il nous est possible parfois de retrouver des traces sous formes d'empreintes fossiles dans les entrailles de la terre, la plupart des êtres vivants sont arrivés à un état d'équilibre relativement stable. Ils ont épuisé les disponibilités de ce que j'ai appelé leur *potentiel plastique*, ne peuvent plus effectuer que de faibles oscillations autour d'une position moyenne, et tout changement un peu considérable dans les conditions éthologiques n'est plus susceptible en général d'être compensé par un dispositif nouveau de réactions régulatrices.

Et même pour ceux qui ont encore une réserve d'élasticité plasmatique suffisante pour permettre de nouvelles adaptations, il ne faut pas oublier qu'ils ne peuvent évoluer que dans un certain nombre de directions bien définies, et qu'il y a toujours lieu de tenir compte de deux faits essentiels qui règlent les transformations désormais possibles: 1° l'indestructibilité du passé; 2° l'irréversibilité de l'évolution.

¹ As far as I am aware no one has yet found a method of bringing about a rapid variation in animals or plants. I am inclined to believe that this failure is at least partly due to the existence of mechanism of regularisation..... We again met with two possibilities: we shall either succeed by a series of continued slight changes in one and same form in bringing about a large transformation from the original form, or we shall obtain the result that in each form the possibility of evolutions is limited and that at a certain point the constancy of a species is reached ». J. LÆB The limitation of biological research (*Univ. of California Publications: Physiology*, vol, 1, n° 5, oct. 1903).

C'est là, pour le dire en passant, que gît toute la difficulté de la question de la génération spontanée ou *abiogenesis*. Si par miracle nous arrivions à produire avec de la matière non vivante un être vivant aussi simple qu'on puisse l'imaginer, cet être nouveau serait certainement différent de toutes les espèces actuellement existantes, car celles-ci ont un passé que l'autre n'aurait pas et elles portent dans leur organisme, si rudimentaire qu'on le suppose, la trace de toutes les actions auxquelles ont été soumis leurs ancêtres.

On peut même affirmer que les Monères hypothétiques dont on provoquerait la formation par abiogénèse différeraient de celles qui ont pris naissance autrefois par le même processus. Outre que les conditions de milieu dans lesquelles elles apparaîtraient seraient nécessairement différentes, les matières organiques complexes qui serviraient à leur formation auraient aussi leur histoire, et tout nous porte à penser que les propriétés des corps bruts comme celles des êtres vivants sont dans une certaine mesure fonction de leurs antécédents. Comme l'a dit très justement BERTHOLD : le protoplasma a une structure historique¹.

Ainsi s'explique aussi pourquoi il existe encore aujourd'hui des formes vivantes très vieilles, mais non évoluées, parce qu'elles n'ont plus de potentiel plastique disponible et qu'elles périraient plutôt que de se transformer.

Ainsi s'explique encore combien il est vain d'espérer, par des conditions spéciales de milieu, élever à un degré supérieur les formes relativement inférieures de l'animalité, et combien il est inutile de chercher à modifier physiquement ou moralement dans un sens voulu des races considérées à tort ou à raison comme relativement inférieures mais en tout cas autrement différenciées. L'évolution n'est pas réversible, et on ne peut par aucun procédé faire remonter un être vivant vers le point où il est séparé de son phylum originel pour lui faire suivre ensuite une voie différente de celle qu'il avait primitivement adoptée².

¹ G. BERTHOLD. Studien ueber d. Protoplasmamechanik, Leipzig 1886.

² La généralité des processus pœcilogoniques montre l'instabilité de l'évolution. Or, d'après BRILLOUIN, l'irréversibilité s'introduit en Mécanique rationnelle avec l'instabilité. L'irréversibilité, qui est le caractère presque universel des phénomènes naturels réalisés en un temps fini, n'est nullement une objection contre l'explication mécanique (Mécanique du XIX^e siècle ou Mécanique plus générale que nous fait entrevoir l'Electromagnétisme) du monde physico-chimique. Partout où l'on introduit actuellement pour aboutir à une théorie numérique, des viscosités ou des frottements, une analyse plus approfondie fera reconnaître et étudier des instabilités d'équilibre moléculaire, (Marcel BRILLOUIN. Notice sur les travaux scientifiques, 1904, p. 19-20).

Depuis une dizaine d'années, dans plusieurs travaux d'une importance capitale, L. DOLLO a

Mais les limites imposées par la nature à notre science ne doivent pas nous empêcher d'en admirer la grandeur et d'en constater le prodigieux développement.

Il ne faut jamais douter du progrès. Il y a près de trente ans au cours d'une leçon sur les premières phases du développement de l'œuf animal je disais non sans regret : La Morphodynamique soupçonnée par LAMARCK, à peine abordée par quelques rares biologistes, est un territoire scientifique, que la plupart des naturalistes de nos jours ne verront que comme Moïse vit la Terre promise, seulement de loin, et sans pouvoir y entrer »¹.

Mes espérances ont été largement dépassées par la réalité. Sous les noms de Mécanique embryologique, (Entwicklungsmechanik), de Biomécanique, de Biométrie, etc., les terres nouvelles vers lesquelles au début de ma carrière j'orientais mon voyage d'exploration scientifique ont été en partie reconnues et défrichées par de jeunes et vaillants investigateurs. Le progrès scientifique suit une progression dont la raison va sans cesse en croissant. Tel un fleuve aux eaux impétueuses, grossi par les apports de nombreux affluents dont il effectue la synthèse, la Morphologie déploie majestueusement son cours et les délicieuses sensations esthétiques que nous procure la contemplation des êtres organisés sont la moindre récompense de nos peines et de nos efforts persévérants.

Pour réaliser une œuvre d'art, que de collaborateurs anonymes viennent en aide au peintre ou au sculpteur ! L'artisan qui tisse la toile, le carrier qui fournit la pierre ont leur part de mérite dans le résultat final, et nous leur devons aussi une part de reconnaissance. Il en est de même dans nos sciences de la nature où chaque jour s'impose de plus en plus entre tous les travailleurs une étroite solidarité. Les diverses branches de la Biologie sont reliées entre elles comme nous l'avons vu par des liens

insisté, en l'appuyant de faits très démonstratifs, sur le principe de l'irréversibilité de l'évolution. Cette idée si féconde n'a pas été accueillie comme elle aurait dû l'être par les naturalistes philosophes. L. ERRERA l'a même critiquée d'une façon assez inconsidérée. On s'étonne qu'un esprit d'ordinaire aussi avisé n'ait pas compris que les retours ataviques très réels souvent constatés chez les êtres vivants et, *a fortiori*, les pélories dont la signification est encore douteuse ne constituent pas des arguments contre le principe d'irréversibilité. Il peut réapparaître par atavisme chez certains de nos contemporains des formes intellectuelles rappelant celles des siècles anciens, les cerveaux qui les présentent n'en sont pas moins histologiquement des cerveaux du XX^e siècle. Les chevaux redevenus sauvages dans les pampas de l'Argentine ne rappellent qu'imparfaitement le cheval primitif. Ce n'est pas seulement en Pathologie qu'on doit déclarer impossible toute *restauratio ad integrum* (Voir L. ERRERA, *Revue de l'université de Bruxelles*, VII, juin-juillet 1903).

¹ A. GIARD, Cours de Zoologie (*Bull. Sc. Fr. et Belg.*, t. VIII, 1876, p. 258).

multiples et enchevêtrés, et une branche spéciale telle que la Morphologie dépend non seulement du progrès des rameaux voisins mais aussi du développement des autres sciences, même de celles en apparence les plus éloignées.

La spécialisation qui devient forcément de plus en plus intense rend aussi plus désirables les efforts synthétiques et la coordination des résultats.

Souhaitons donc que, dans un avenir prochain, une organisation collectiviste du travail intellectuel remplace l'état anarchique qui existe aujourd'hui et qui absorbe inutilement tant d'activités dont on pourrait faire un meilleur emploi en les hiérarchisant et les dirigeant vers un but commun ¹.

La solidarité scientifique doit être la préface et le modèle de la solidarité sociale.

¹ Le seul énoncé de ce vœu m'a valu des critiques auxquelles il serait bien facile de répondre, mais qui prouvent surtout combien certains esprits méconnaissent encore les nécessités de l'heure présente. L'idée n'est cependant pas absolument nouvelle et plusieurs hommes de science l'ont déjà émise dans leurs écrits. Un de ceux qui l'ont formulée le plus nettement, F.-W. CLARKE, s'exprime dans les termes suivants auxquels je ne puis qu'adhérer complètement :

« So far the investigators have been a mob of individuals : they need to be organized into an army.

» Collective work, cooperative research, is now demanded, and the men who have hitherto toiled separately should learn to pull together. Ten men, working on a common plan, in touch with one another, can accomplish more in a given time than a hundred solitaires. The principles at issue are well understood ; the methods of research are well established but the organizing power has not yet appeared. Shall this be a great institution for research, able to take up the problems which are too large for individuals to handle, or a voluntary cooperation between men who are unselfishly inclined to attempt the work? This question I cannot answer ; doubtless it will solve itself in time ; but I am sure that a method or collective investigation will be found sooner or later, and that then the advance of exact knowledge will be more rapid than ever before ».

F.-W. CLARKE, The atomic theory. Wilde lecture (*Memoirs and Proceedings of the Society Philos. Manchester*, Vol. 47, Part. IV, n° 11, 29 mai 1903. Smithsonian Report, 1903, p. 262).

UNE THÉORIE NOUVELLE DE LA VIE ¹.

Encore un livre sur la vie et une théorie ajoutée à toutes celles que nous avons déjà ². Était-il bien à propos d'apporter un aliment nouveau aux stériles discussions des métaphysiciens et d'encombrer la science d'hypothèses pour le moins inutiles aux progrès de la biologie positive? Ainsi penseront d'excellents esprits que des déceptions antérieures trop fréquentes et trop justifiées ont dégoûté de ces études de philosophie scientifique, dont le défaut capital est d'avoir été le plus souvent abordées par les philosophes de profession. Mais il suffit d'ouvrir le livre de M. F. LE DANTEC pour s'apercevoir aussitôt qu'il ne s'agit plus ici d'un de ces ouvrages où l'éclat du style et la perfection de la forme dissimulent agréablement l'incohérence des idées. Certes le sujet est exposé avec une grande clarté et une méthode parfaite, le lecteur, même ignorant les récentes découvertes de la morphologie et de la physiologie, pourra comprendre; du moins, il croira comprendre, s'il possède toutefois les principes des sciences, car l'auteur le fait remarquer avec raison: « Il serait aussi illusoire de vouloir expliquer les phénomènes vitaux à des personnes complètement dépourvues d'instruction scientifique, qu'il m'a été impossible, en prenant cependant beaucoup de peine, de faire comprendre le phénomène si simple des pierres branlantes à un homme très érudit qui ne possédait aucune notion de mécanique. »

Puissamment armé par ses recherches antérieures sur les Protozoaires, très au courant de la littérature contemporaine et des travaux si intéressants de la jeune école biomécanique, M. LE DANTEC excelle à présenter, sous une forme séduisante, les phénomènes les plus complexes des organismes primordiaux. La méthode d'exposition qu'il a suivie est essentiellement déductive et si l'on admet les principes exposés dans les deux premières parties du livre, il est très difficile de ne pas accepter toutes les conclusions

¹ *Revue Scientifique*, 15 août 1896.

² *Théorie nouvelle de la vie*, par M. Félix LE DANTEC, 1 vol. in-8 de 323 pages; Paris, Alcan, 1896 (*Bibliothèque scientifique internationale*).

qui en découlent dans les chapitres suivants. Aussi convient-il d'examiner tout d'abord, avec le plus grand soin, les définitions que l'auteur nous donne de l'unité organique fondamentale (plastide), de son fonctionnement, de la vie élémentaire manifestée et des conditions qui la rendent possible.

Ces définitions étaient d'ailleurs indispensables pour éviter toute confusion et rendre profitables la discussion ultérieure de ces matières délicates.

Rien de plus trompeur en effet que les mots si couramment employés de *vie*, *conscience*, *mémoire*, etc., mots qui servent d'étiquette à des choses différentes, selon celui qui en fait usage et pour lesquels on peut justement rappeler le dicton : *tot capita tot sensus*. C'est la grosse difficulté que rencontre tout homme s'occupant des questions complexes biologiques ou anthropologiques qui nous intéressent de plus près. On ne discutera la valeur d'un théorème de géométrie que si l'on a reçu une sérieuse éducation mathématique. Au contraire « chacun a l'habitude d'émettre une opinion sur tout ce qui touche à la vie, et tel acceptera avec respect l'enseignement du chimiste sur les propriétés de l'alcool qui se croira le droit de discuter avec un biologiste, au sujet de telle manifestation vitale bien plus compliquée, qu'il n'a jamais étudiée ».

M. LE DANTEC s'est efforcé de poser nettement les problèmes en définissant d'une façon précise et rigoureuse les termes communément usités dans les acceptions les plus vagues. Il distingue soigneusement la vie élémentaire des plastides, et la vie résultante des animaux pluricellulaires. Cette distinction semblera peut-être banale à quelques-uns. Il était cependant nécessaire d'y insister à une époque où nous voyons certains zoologistes ressusciter d'anciennes vues justement discréditées, essayer de saper la théorie cellulaire et chercher une parenté réelle entre des êtres monocellulaires et des métazoaires inférieurs, dont les formes plus ou moins analogues sont le résultat de simples convergences adaptatives.

On lira avec grand profit les belles pages que M. LE DANTEC consacre à établir l'équation de la vie élémentaire manifestée dans un milieu chimiquement connu. Cette équation définit en même temps les substances de réserve (Q) et les substances excrétées (R). Elle nous permet aussi de comprendre la vie latente (état d'indifférence chimique) et les phénomènes de destruction souvent confondus avec les phénomènes vitaux, mais essentiellement différents, lorsque, au lieu d'examiner l'être organisé pendant un temps très court, on prolonge quelque peu l'observation. Ces phénomènes diffèrent de ceux de la vie élémentaire, en ce qu'ils ne sont

pas accompagnés d'assimilation et qu'ils conduisent fatalement à la mort du plastide. Peu-être ferons-nous quelques réserves sur l'introduction de la notion de reproduction dans la démonstration de l'équation fondamentale, mais cette introduction n'est qu'un artifice destiné à rendre l'exposition plus facile. Le simple phénomène de croissance suffirait pour poser l'équation, et la définition de la vie élémentaire manifestée demeure au fond indépendante du mode de génération et même de l'idée de multiplication des plastides.

En effet, M. LE DANTEC définit la vie élémentaire, la propriété pour un corps d'être un plastide. Un plastide est un organisme de dimensions limitées et tel qu'il existe un milieu déterminé dans lequel tous les éléments essentiels de ce corps (substances plastiques) sont l'objet de réactions chimiques complexes, dont un résultat est l'augmentation en quantité de tous ces éléments essentiels. Ce phénomène caractéristique, conséquence de ces réactions dans un milieu très spécial, est l'assimilation; le milieu correspondant réalise la condition numéro 1 (milieu de la vie élémentaire manifestée, liquide RAULIN pour *l'Aspergillus*). Dans tout autre milieu chimiquement actif, les substances plastiques se détruisent sans être remplacées par d'autres substances semblables (condition numéro 2, destruction, menant à la mort élémentaire si elle dure assez longtemps, inanition, poisons).

Enfin le plastide peut être au repos chimique presque absolu (condition numéro 3, vie élémentaire latente): ce qui n'est, en réalité, qu'un cas particulier de la condition numéro 2 à destruction plastique extrêmement lente.

La mort élémentaire n'est pas une conséquence de la vie élémentaire manifestée; il y a, au contraire, incomptabilité entre ces deux phénomènes, le premier se produisant exclusivement dans la condition numéro 2, le second, dans la condition numéro 1. Mais, en milieu limité, il arrive souvent que la vie élémentaire manifestée longtemps prolongée modifie la condition numéro 2 (destruction des réserves, accumulation des excréta), au point de transformer la condition numéro 1 en condition numéro 2. C'est alors seulement, et d'une façon indirecte, que la mort élémentaire peut être une conséquence de la vie élémentaire manifestée.

Souvent aussi, la condition numéro 2 ainsi réalisée ne détruit pas toutes les substances plastiques: car, au cours de leur destruction, elles forment un autre plastide pour lequel la condition numéro 2 du progéniteur, se trouve être la condition numéro 1. Il y a eu transformation d'espèce, adaptation au milieu.

Tout cela s'enchaîne admirablement, et lorsque, après avoir suivi les organismes monocellulaires dans les diverses phases de leur fonctionnement, M. LE DANTEC aborde l'étude des Métazoaires, on doit reconnaître avec lui combien le mot *vie*, appliqué à ces agglomérations de plastides, présente une signification différente de la vie élémentaire. Il s'agit cette fois d'une coordination résultant des propriétés de la cellule œuf et de tout ce qu'a fait l'animal issu de cet œuf. La destruction de cette coordination est la mort, et cette mort, peut intervenir sans qu'aucun élément anatomique soit frappé de mort élémentaire.

Chez les Métazoaires apparaissent des plastides hautement différenciés, dont la vie élémentaire paraît ne se manifester que sous l'influence d'autres plastides. Telle la fibre musculaire dont la fonction est de se contracter sous l'action d'un élément nerveux. M. LE DANTEC désigne ces plastides sous le nom de *plastides incomplets*. Le mot a quelque chose d'un peu choquant au point de vue morphologique, et son exactitude au point de vue physiologique nous paraît contestable. Au reste, cette théorie des plastides incomplets n'a, aux yeux de l'auteur lui-même, que la valeur d'une hypothèse, et nous aurions mauvaise grâce à nous montrer trop exigeants. La vie des êtres monocellulaires démontre nettement, et c'est là une idée très neuve et très originale de M. LE DANTEC, que les phénomènes vraiment vitaux, ceux par lesquels se manifeste la vie, les phénomènes fonctionnels, accompagnent la synthèse des substances plastiques, comme la production de chaleur et de lumière accompagne certaines synthèses chimiques. On admet généralement le contraire, c'est-à-dire que les phénomènes qui caractérisent la vie accompagnent la destruction de substances plastiques, comme la chaleur accompagne la destruction par combustion du gaz d'éclairage. Mais n'y a-t-il pas place, dans les fonctionnements multiples des plastides, pour les deux ordres de manifestations chimiques rappelés ci-dessus ?

Ne pouvons-nous imaginer que les substances plastiques des cellules glandulaires et des fibres musculaires, par exemple, se forment par un fonctionnement continu de ces éléments, en même temps que les sécrétions corrélatives et les réserves, tandis qu'un fonctionnement discontinu évacue ces sécrétions et consomme ces réserves (contraction musculaire), ce fonctionnement discontinu ayant pour effet de replacer les éléments considérés dans la condition numéro 1 détruite par l'accumulation des substances sécrétées (glandes) ou des réserves emmagasinées (muscles) ?

Mais ce n'est pas le lieu d'entrer dans cette discussion, et nous avons voulu montrer seulement par cette trop courte analyse combien le livre de

M. LE DANTEC est suggestif, combien il soulève de problèmes importants en les posant de telle façon qu'une réponse devient nécessaire et qu'une solution est impérieusement réclamée aux chercheurs. On pourra ne pas accepter toutes les vues de l'auteur ; il sera impossible de ne pas tenir compte de la très intéressante théorie qu'il nous donne des phénomènes vitaux, en s'appuyant sur les données les mieux établies de la science contemporaine. Tout biologiste qui lira ce volume y trouvera, nous en sommes convaincu, une grande satisfaction et un sérieux profit pour l'orientation de ses recherches ultérieures.

XII

NÉOVITALISME ET FINALITÉ

EN BIOLOGIE ¹.

On sait ce que fut l'ancien vitalisme ; les tristes résultats qu'il a produits au point de vue scientifique et le peu de succès qu'il a obtenu en somme auprès des philosophes ne donnent complète satisfaction ni aux spiritualistes, ni aux partisans d'une conception purement mécaniste de l'univers.

Depuis quelques années, sous le nom de néovitalisme, la doctrine a reparu, timidement d'abord, en tentant de se glisser dans certains points encore mal étagés de l'édifice darwinien ; puis, d'une façon plus hardie, en essayant de se présenter comme un système heuristique et critique, dépouillé des anciens préjugés et n'admettant les causes finales que pour donner une valeur explicative à nos constatations en biologie.

Ce bloc enfariné ne me dit rien qui vaille.

Il y a une cinquantaine d'années, un disciple attardé de CUVIER, le trop célèbre P. FLOURENS écrivait :

« Les causes finales sont l'expression philosophique la plus haute de nos sciences et la plus douce.

« Il y a un plaisir d'un ordre supérieur à découvrir et à contempler cet assemblage merveilleux de tant de ressorts divers combinés dans des proportions si justes. Le spectacle d'une sagesse infinie donne du calme à l'esprit des hommes. Ce n'est pas peu de choses, disait LEIBNITZ, que d'être content de Dieu et de l'univers ² ».

Cet état d'âme est, je le crains, celui de la plupart des néovitalistes. Malgré ce qu'il peut avoir d'agréable pour les individus, le calme de l'esprit n'est pas favorable aux progrès de la science, les grands chercheurs sont des esprits inquiets. Sans doute il est sage de ne demander à l'univers que ce que nous pouvons légitimement en attendre, mais, comme méthode heuristique, l'optimisme de Candide me paraît insuffisant.

¹ Congrès international de philosophie 11^e Session. Genève 1904.

² P. FLOURENS. Éloge historique de M. H. DUCROTAY DE BLAINVILLE, lu dans la séance annuelle du 30 janvier 1854.

Le problème des causes finales a été récemment discuté une fois de plus en France par un physiologiste de grande valeur, Ch. RICHEL, et par un admirable poète, SULLY-PRUDHOMME¹.

Dans cette discussion, c'est le physiologiste qui a parlé en poète et en métaphysicien² tandis que le poète lui répondait en homme de science, avec une fine ironie et un sens très droit des méthodes biologiques actuelles.

Pour ma part, je souscris très volontiers à cette déclaration de SULLY-PRUDHOMME :

« Les savants se fourvoient lorsqu'ils interviennent dans les controverses sur le libre arbitre et les causes finales qui l'impliquent. Je m'étonne que cette question les divise, car elle ne les concerne pas. Ni dans un camp ni dans l'autre, soit qu'ils affirment, soit qu'ils nient la réalité de ces causes, ils n'en peuvent rien dire sans sortir de leurs attributions, parce qu'une telle question n'est pas pertinente, posée à des chercheurs qui pratiquent la méthode de BACON. A mon avis, les adversaires comme les partisans de la finalité désertent, à leur insu, le domaine proprement scientifique, les premiers en la déclarant inutile et étrangère à l'évolution universelle, les seconds en l'y déclarant indispensable. D'une part, en effet, ceux-ci pourraient avoir raison contre ceux-là sans avoir à leur disposition aucun moyen scientifique de prouver leur thèse ni de détruire les objections que la science positive y suscite ; d'autre part, il ne serait pas impossible que tous les événements ressortissant à cette dernière fussent liés entre eux par des relations constantes et par là soumis au déterminisme expérimental, sans que le système de ces événements et de leurs lois le fût : il procéderait tout entier d'une initiative finaliste du substratum universel » (l. c., p. 126-127).

Et que mes confrères en déterminisme ne s'inquiètent pas trop de cette initiative finaliste. Car « c'est l'énergie potentielle dans toute sa complexité interne, qui constitue ce principe de l'évolution universelle » (l. c., p. 173) et en introduisant le concept de finalité ainsi interprété dans la trame des phénomènes biologiques nous ne faisons pas plus de métaphysique « que le physicien en parlant de la pesanteur ou le chimiste en parlant de l'affinité, puisque l'état potentiel est un fait quel qu'en soit le substratum » (l. c., p. 175).

¹ SULLY-PRUDHOMME et Ch. RICHEL. *Le problème des Causes finales*, Paris, Alcan, 1902.

² La métaphysique, disait Paul BERT, est une sorte de poésie sévère mais ennuyeuse. Je suis de son avis et j'ajoute qu'en France nous tolérons tous les genres de littérature, excepté le genre ennuyeux.

Comprise de cette façon, la notion de la finalité se superpose à celle de la causalité et lui est pratiquement identique. Nous constatons seulement que pour la partie du monde phénoménal qui nous est accessible, l'enchaînement enchevêtré des causes semble avoir été agencé pour réaliser ce que nous voyons actuellement, car les choses et les êtres vivants en particulier cesseraient d'exister ou deviendraient autres si les mécanismes compliqués que nous observons avaient été modifiés ; et pour l'avenir nous pouvons admettre sans inconvénient que l'univers tend vers un but, si nous reconnaissons en même temps que nous n'avons pas la moindre idée de ce but et qu'en essayer la divination même d'une façon hypothétique ne pourrait nous être d'aucune utilité pour augmenter nos connaissances positives.

Ainsi sans nous préoccuper de l'état initial qui nous échappera toujours parce que nous sommes des êtres finis, nous pouvons affirmer que les forces mécaniques ou physico-chimiques (ou énergétiques si l'on préfère cette expression nouvelle), suffisent à l'explication des phénomènes vitaux dont les processus sont essentiellement de même nature que ceux observés dans le monde inorganique. Et en nous affranchissant ainsi de toute considération téléologique nous ne méritons pas le reproche qu'on nous adresse de professer un mécanisme dogmatique. Car il n'y a dogme que là où il y a croyance à la possibilité d'une explication théologique. Or scientifiquement, nous l'avons dit, une pareille hypothèse nous dépasse et nous sommes d'accord pour le proclamer avec REINKE : « Une science qui serait affranchie des limitations de la pensée humaine n'est qu'une utopie. »¹

Il semblerait que de pareilles affirmations soient devenues complètement inutiles depuis les temps déjà lointains où BACON et GÆTHER ont condamné l'emploi des causes finales comme moyen d'investigation scientifique.

Et en fait la question pourquoi ne se pose plus dans les sciences naturelles les plus évoluées. Voit-on un chimiste se demander aujourd'hui pourquoi le sulfate de cuivre est bleu et pourquoi le mélange de chromate de potasse et d'acétate de plomb donne un précipité jaune² ? Sans doute il est très avantageux pour l'homme et pour beaucoup d'êtres vivants que l'eau ait son maximum de densité à 4°, 1 ; mais l'utilité d'une chose

¹ J. REINKE. Néovitalisme et rôle de la finalité en biologie. Archives de psychologie, III, n° 12, juillet 1904. — Voir pour un développement merveilleusement clair de cette pensée le livre récent de F. LE DANTRE : *Les lois naturelles*. Paris, Alcan, 1904.

² J.-W. SPENGLER. Finalité et adaptation. *Revue scientifique* (4) XI, n° 10, 11 mars 1899, p. 296.

n'implique nullement sa finalité et quel physicien moderne voudrait voir dans ce fait cependant exceptionnel l'expression d'un finalisme plutôt que d'une nécessité ?

Dans beaucoup de phénomènes du monde organique (réfraction, polarisation de la lumière), nous pouvons déjà constater le jeu de la sélection naturelle dont DARWIN et WALLACE devaient seulement de nos jours nous démontrer la puissance d'action sur les êtres organisés. L'idée de sélection naturelle et celle d'adaptation qui en est le corollaire immédiat enlèvent tout intérêt à des questions telles que celle-ci : à quoi sert l'œil, l'oreille, l'estomac, le poumon, etc.

Depuis que le principe du changement de fonction s'est introduit dans la biologie, il est devenu antiscientifique de définir un organe par sa fonction et nous n'avons plus le droit d'admirer l'ordonnance et l'harmonie merveilleuse du corps d'un animal en l'isolant des conditions physico-chimiques dont il est la résultante.

Dire qu'un être vivant est à lui-même sa fin, c'est avancer une pure tautologie, et si l'on prétend que cet être forme avec l'ensemble des autres êtres un complexe harmonieux on ne fait encore qu'exprimer une proposition évidente et dépourvue de toute valeur heuristique, puisque les êtres vivants sont ce que les ont faits les adaptations réciproques avec les autres créatures et les contacts avec le milieu cosmique ambiant.

Quand un biologiste affirme que la finalité des êtres vivants éclate surtout dans l'ordonnance et l'harmonie merveilleuse de leur corps et dans son adaptation au monde extérieur, il parle donc absolument comme un sculpteur qui s'étonnerait de voir la statue qu'il a coulée en bronze épouser exactement les formes du moule où elle a été fondue.

Mais, dira-t-on, qui a fabriqué le moule où se sont façonnés les animaux et les plantes ? Et parmi les forces qui agissent sur la matière vivante, n'en est-il pas qui soient comparables à l'intelligence de l'artiste qui a prévu et préparé les formes de la statue ?

C'est ce que prétend REINKE dans sa curieuse théorie des dominantes qu'il a depuis plusieurs années développée et soutenue avec un grand talent et une grande persévérance. J'essaierai d'en résumer les points principaux et d'en discuter la valeur.

La nature est un système de forces. L'homme est aussi pour le naturaliste un système harmonique de forces, les unes physico-chimiques ou

¹ J. REINKE, Ueber die in den Organismen wirksamen Kraefte. *Vhdlgn. d. Ges. deutsch. Naturf. und Aerzte.* 73. Vers. z. Hamburg. 1901, p. 100-112, Fischer, Iena, 1902.

énergétiques, les autres psychiques ; la question fondamentale pour le biologiste est de savoir si ces deux formes de forces existent aussi dans tous les autres organismes. Les forces produisant du travail sont énergétiques ; la force est une puissance d'action, l'énergie une puissance de travail. Lorsqu'un phénomène agit sur un autre phénomène, on le désigne sous le nom de force. Les énergies obéissent en toutes circonstances à la loi de conservation ; il n'en est pas de même des autres forces (réfraction de la lumière, p. ex.) ; les énergies sont indestructibles, tandis qu'il existe des forces, en particulier les forces de direction (action des rails sur un train) qui peuvent être anéanties. Ce sont des forces données en configuration (dans la forme), comme, par exemple, le mécanisme d'une montre et non pas l'énergie (la tension du ressort) qui déterminent l'action spécifique d'un système ; on peut donc dire que la forme commande à l'énergie, en un mot qu'elle est dominante. Les dominantes agissent sur l'énergie et l'utilisent en vue d'un but précis. Les dominantes sans énergie sont condamnées à l'inaction. Il est très important de noter que les dominantes et l'énergie sont liées entre elles par un nexus causal. La configuration et les dominantes ne sont pas choses identiques. La notion de dominantes symbolise l'action de la configuration sur l'énergie. Les dominantes représentent dans une machine un pouvoir actuel et hyper-énergétique, par lequel l'énergie est contrainte d'exécuter les volontés incorporées et imminentes de la machine. Dans l'homme comme dans la machine il existe un dualisme de forces : les forces psychiques correspondant aux dominantes. Les forces de l'âme peuvent être divisées en forces conscientes et forces inconscientes. Les premières, bien qu'elles tiennent chez l'homme le premier rang, doivent être exclues de l'observation, parce qu'on ne peut les suivre que chez les animaux supérieurs. Dans l'organisme également, l'énergie ne peut être utile que si elle est mise en œuvre par des forces directrices des dominantes. Parmi les forces psychiques inconscientes, il faut citer d'abord les instincts. Ils reposent sur une sorte de savoir hérité ; leurs manifestations doivent être considérées comme les actes d'une intelligence inconsciente. Les instincts sont des adaptations physiologiques à certaines fonctions vitales, adaptations devenues héréditaires et dont l'étude ne doit pas être plus négligée que celle des adaptations morphologiques. C'est à tort qu'on a parfois mis en doute l'hérédité des instincts. L'instinct est une propriété physiologique héréditaire comme beaucoup d'autres, mais c'est en même temps une force psychique. Ce parallèle entre le développement ontogénique de l'instinct et celui de toute autre fonction physiologique et de l'organe qui

en est l'instrument nous conduit à nous demander si dans l'évolution de ces fonctions et de leurs organes il n'y a pas aussi des forces psychiques, et si une intelligence inconsciente ne préside pas à chaque acte évolutif. Il n'y a peut être pas une manifestation de la vie végétale où l'on ne puisse faire intervenir ce point de vue d'une action instinctive, qu'il s'agisse du géotropisme, de l'héliotropisme, de l'assimilation chlorophyllienne, etc.

Les forces psychiques de l'organisme sont de même nature que les dominantes d'une machine; comme celles-ci elles dépendent de la configuration et de la forme de l'appareil.

Pour les organismes la configuration est déterminée par la structure invisible du protoplasma, lequel est composé de matière pondérable.

Les substances d'où proviennent la forme et l'énergie sont essentiellement chimiques. On doit distinguer les substances de structure et les substances de travail. Ces dernières donnent l'énergie, les premières déterminent la forme et par suite les dominantes. Les deux catégories ne sont pas toutefois absolument séparées et par suite il peut y avoir action des dominantes sur l'énergie et réciproquement. C'est par une action de l'énergie sur les dominantes que cet organisme animal ou végétal peut être modifié dans sa forme et c'est ainsi que se produisent les innombrables variétés des êtres vivants.

Dans un beau mémoire récemment publié ¹, REINKE a développé les mêmes idées en les appuyant d'exemples habilement choisis. Mais je doute qu'il arrive à convaincre les naturalistes dégagés de toute idée extra-scientifique.

Il est très difficile de comprendre comment peut s'exercer l'action de forces telles que les dominantes sur la substance pondérable que produit l'énergie et, d'autres part, l'action de l'énergie sur les dominantes constitue une sorte de cercle vicieux dont il n'est pas commode de sortir.

Mais il y a plus, les dominantes ne me paraissent mériter le nom de forces que par un abus de langage.

La forme d'un être vivant, la structure de son protoplasme sont le résultat d'une série d'actions ancestrales dues aux seules forces énergétiques et régies uniquement par la sélection.

Dans une partie de billard la position des billes à un moment donné dépend de la position initiale et de l'action des joueurs à chaque coup avant le moment considéré. Mais dans l'évolution d'un être vivant ces

¹ J. REINKE, Ueber Deformation von pflanzen durch äussere Einflüsse. *Botan. Zeit.*, 1904, Helt. V-VI.

dominantes successives sont remplacées par les forces purement énergétiques que REINKE désigne sous le nom de *Systemkräfte* et *Systembedingungen*.

L'hérédité et l'adaptation suffisent à nous expliquer les apparentes finalités de tous les stades évolutifs reliés entre eux par des liens de causalité.

REINKE a bien senti la valeur de l'objection lorsqu'il écrit (l. c ; p. 27) :

« In der Ontogenese sehen wir Systembedingung aus Systembedingung sich entwickeln. Da erhebt sich die Frage: ist nicht die erzeugende Systembedingung die Dominante der erzeugten ? ».

A cette question il répond, il est vrai, que le nexus causal ne saurait être aussi simple et que le passage d'un stade évolutif au stade suivant ne peut se faire que par le moyen des dominantes.

Et il ne voit aucun inconvénient à ce qu'on admette des dominantes multiples : dominantes des grains de pollen, dominantes de la paroi des anthères, dominante générale de la fleur, dominante intégrale de la plante tout entière...

Toutes ces hypothèses, ou tous ces symboles comme REINKE voudrait les appeler, nous paraissent complètement inutiles et par suite nuisibles au progrès de la science.

Et si, abandonnant le terrain solide des faits démontrés, nous acceptons à titre d'hypothèse, l'existence d'une dominante initiale et par suite d'une finalité, ce ne peut être qu'au sens défini par KLEBS et par SULLY-PRUDHOMME. Dans la pratique et comme instrument d'investigation l'idée de finalité se confond pour nous avec celle de causalité.

XIII

LA MÉTHODE EXPÉRIMENTALE

EN ENTOMOLOGIE

(DISCOURS D'OUVERTURE DU CONGRÈS ANNUEL DE LA SOCIÉTÉ
ENTOMOLOGIQUE DE FRANCE) ¹.

Messieurs et chers Collègues,

Je déclare ouverte la séance du sixième Congrès annuel de la Société Entomologique de France et, au nom de la Société, je souhaite la bienvenue à nos Collègues des départements qui de tous les points du pays ont bien voulu répondre à notre appel.

Toujours soucieux d'assurer le développement de la science que nous cultivons, notre ami M. A. GROUVELLE eut une inspiration vraiment heureuse lorsqu'il prit en 1891 l'initiative de ces réunions plénières où, travailleurs de Paris et de la Province, nous venons pendant quelques heures échanger nos idées et par d'instructives causeries orienter nos recherches dans des directions qui les rendent plus profitables.

Chaque année s'affirme plus éclatant le succès de cette institution, et nous voici bientôt arrivés au moment où, pour ne pas écourter outre mesure des discussions si utiles au progrès de l'Entomologie, nous serons obligés, soit de multiplier les séances du Congrès soit de nous diviser en sections, comme cela se pratique déjà dans les réunions similaires qui ont lieu à l'étranger.

J'aurais voulu, suivant l'exemple consacré dans les *Meetings* des Naturalistes américains et que je crois très bon, vous adresser ce soir une allocution présidentielle portant sur quelque point important de nos communes études ; mais l'ordre du jour est tellement chargé que je n'ai pas osé mettre ce projet à exécution. Permettez-moi seulement d'attirer brièvement votre attention sur le rôle que les Sociétés d'Entomologie sont appelée à jouer et sur la tâche considérable qui leur incombe, dans le magnifique mouvement scientifique de l'époque actuelle. Je limiterai

¹ *Bulletin de la Société Entomologique, de France*, 1896, n° 4, p. 57.

même beaucoup mon sujet. Je ne parlerai pas de ce qu'ont fait, de ce que devront faire encore les Entomologistes de laboratoire. Je n'envisagerai qu'un point très particulier, mais qui nous intéresse tous : Comment, sans rien changer à leurs procédés habituels et sans recourir à aucune technique nouvelle, les Entomologistes professionnels peuvent-ils travailler utilement à la solution des problèmes les plus importants de la Biologie générale ?

Claude BERNARD, vous le savez, divisait les sciences en deux catégories : les sciences de contemplation ou d'observation qui ne peuvent aboutir qu'à la prévision des faits : telles la Zoologie, la Botanique, la Géologie ; et les sciences expérimentales comme la Chimie, la Physique, la Physiologie qui sont explicatives, actives et conquérantes de la nature.

L'Entomologie est reléguée par bien des gens dans un petit coin de la première catégorie ; tout au plus lui reconnaît-on le droit de nommer les Insectes, de prévoir les années d'apparition des Hannetons et de fixer les époques les plus convenables pour l'échenillage.

Un pareil ostracisme résulte d'une fausse conception de l'expérience qui n'existait sans doute pas dans la pensée de notre illustre Maître, mais qui a pris corps peu à peu dans l'esprit de ses successeurs.

Le professeur H. de LACAZE-DUTHIERS, au nom de la Zoologie tout entière et en s'appuyant sur l'autorité de CHEVREUL, a depuis longtemps protesté avec éloquence contre la prétention des physiologistes d'être seuls en état d'expliquer la nature ¹.

La méthode expérimentale n'implique pas nécessairement l'emploi de la seringue Pravaz et des cylindres enregistreurs. On peut expérimenter sur d'autres animaux que le Chien, le Lapin, le Cochon d'Inde et la Grenouille, et Claude BERNARD reconnaissait lui-même « qu'on est arrivé à la connaissance expérimentale de la gale sans avoir besoin de la vivisection ni d'expériences physiologiques proprement dites ».

Dès 1662, J. GÆDART intitulait déjà très justement *Experimentum primum, secundum, etc.*, les divers chapitres de son *Historia naturalis insectorum* contenant ses recherches sur les métamorphoses.

Sans appareils compliqués, sans installations coûteuses et sans mise en scène pédantesque, d'innombrables expériences peuvent être tentées et conduites à bien par les vrais amis de la nature, ceux que nous appelons improprement des Amateurs et que les Anglais désignent par le nom

¹ H. de LACAZE-DUTHIERS, Direction des études zoologiques (*Archives de Zoologie expérimentale*, t. I, 1872, pp. 17-48).

pittoresque de *field naturalists*, les naturalistes en plein air, par opposition aux naturalistes de cabinet. Tout Entomologiste est plus ou moins un éleveur, et si la Biologie générale est redevable aux zootechniciens et aux horticulteurs d'une foule de notions importantes, les éducations faites par les collectionneurs d'insectes peuvent aussi lui apporter un énorme contingent de résultats nouveaux.

La simple description des variétés obtenues en captivité en plaçant les larves dans telles ou telles conditions de nutrition, de température, d'éclairage, de sécheresse ou d'humidité présente par elle-même un intérêt considérable : mais combien cet intérêt n'est-il pas accru par la comparaison des variations expérimentales avec celles qu'on peut rencontrer à l'état dit *spontané* et dont l'origine se trouve de cette façon en partie expliquée ! Ne pouvons-nous entrevoir ainsi le mode de formation de certaines espèces par la seule influence de l'environnement, de la ségrégation avec et même, en certains cas, sans l'action adjuvante de la sélection naturelle ?

C.-E. VENUS¹ élève des chenilles de *Vanessa urticæ* L. en les exposant aux rayons d'un soleil intense. Il obtient des chrysalides d'un jaune métallique et des papillons identiques à *V. ichnusa* BON. de la Corse, vérifiant ainsi les vues anciennes de notre RAMBUR² si audacieuses pour l'époque où elles furent émises.

Plus récemment, STANDFUSS arrive au moyen de la chaleur artificielle au même résultat, et par l'action du froid il produit avec les mêmes chenilles la variété *polaris* STGR. En variant les températures il fait sortir des larves de *Vanessa antiopa* L. le *V. cyanomelas* DOUB. du Mexique et il ressuscite l'ancêtre commun disparu de *Vanessa Io* L. et de *Vanessa urticæ*³.

Un simple changement de climat amène parfois des effets tout aussi merveilleux.

Notre ami H. LHOTTE⁴ élève à Rouen le Bombyx séricigène américain *Actias luna* et, premier résultat, cette espèce bivoltine dans presque tous les États de l'Amérique du Nord devient univoltine en France. Mais

¹ VENUS (C.-E.), Ueber Varietäten-Zucht (*Correspondenzbl. d. Entom. Ver. IRIS zu Dresden*, 1888, Nr. 5, p. 209-210, Taf. XII, fig. 14, 15).

² RAMBUR *Ann. Soc. Ent. fr.*, 1832, p. 260, et *Névroptères des Suites à Buffon*, Préface, 1844.

³ C. JOURDHEUILLE, Sur les recherches récentes du Dr STANDFUSS. (*Bull. Soc. Ent. fr.*, 27 fév. 1895, pp. LXVII-LXX).

⁴ H. LHOTTE, Note sur une aberration du Bombyx séricigène *Actias luna* (*Bull. Soc. Amis des sciences nat.*, Rouen, 19^e année, 1883, p. 113-117).

il y a mieux : la couleur et l'ornementation du bord des ailes, la forme même des ailes postérieures sont modifiées singulièrement quand l'éducation est faite à une époque telle que la chrysalide soit obligée d'hiverner. Étonné de ce changement, LHOÏTE recommence une nouvelle éducation avec des œufs d'autre provenance. Le résultat est identique, et comme contre-épreuve quelques papillons éclos l'année même se montrent conformes au type américain.

N'est-ce pas là une contribution très curieuse à l'étude expérimentale du dimorphisme saisonnier qui, ne l'oublions pas, fut commencée en France par E. BERCE ¹ sur *Vanessa levana-prorsa* L. bien avant les travaux plus complets de WEISMANN ² sur la même question.

Que de conséquences intéressantes on pourrait déduire de l'éducation de certaines races locales qu'il n'est pas très difficile de se procurer ! Tout le monde connaît la jolie forme jaune (var. *lutescens*) de *Callimorpha hera* L. Notre collègue M. Ch. OBERTHÜR l'a depuis longtemps signalée comme une variété commune en Bretagne. Son existence paraît bien due à un ensemble de conditions climatiques mal définies. Mais en tout cas elle n'est pas dans un état de ségrégation et d'amixie avec le type. Comment se comporte la descendance d'un couple mâle et femelle de cette variété ? La fécondité est-elle augmentée ou diminuée quand on la croise dans les deux sens avec le type ?... Les produits de ces croisements appartiennent-ils à l'une et l'autre forme et dans quelle proportion les individus rouges sont-ils par rapport aux individus jaunes ? Des statistiques précises répondant à ces diverses questions seraient de bien précieux documents pour divers problèmes très difficilement abordables par d'autres méthodes d'investigation.

Il serait facile de multiplier les exemples de ce genre. Si j'ai cité de préférence le cas de *C. hera-lutescens*, c'est que ce Papillon appartient à une famille dans laquelle on obtient plus aisément que chez beaucoup d'autres des accouplements et des produits féconds en captivité.

Quand une même espèce est représentée par des variétés identiques ou peu différentes en des localités éloignées et où l'on ne peut soupçonner qu'il s'agisse d'une introduction récente, comme cela a lieu par exemple pour beaucoup de formes américaines représentatives de nos Insectes

¹ BERCE, *Faune, ent. fr., Lépidoptères*, 1, 1867, p. 161. — BERCE obtenait la variété *V. porima* OCHS en maintenant à la chaleur les chrysalides des chenilles de la génération automnale. WEISMANN produisait la même variété en tenant en glacière les chrysalides de la génération d'été.

² WEISMANN, *Studien zur Descendenz-Theorie*, 1, 1875.

européens, la possibilité des croisements est-elle conservée entre les individus de l'Ancien Continent et ceux du Nouveau? Quelle est la fécondité de ces croisements comparée à la fécondité des deux groupes *inter se*? Ces expériences, réclamées par ROMANES et par GULICK, ne sont pas impossibles aujourd'hui, grâce à la facilité des communications et des échanges entre les entomologistes du monde entier. Elles permettraient de décider suivant les résultats obtenus si la variation commence par des caractères somatiques quelconques pour atteindre seulement plus tard les éléments reproducteurs, ou si les espèces géographiquement disjointes ont été séparées d'abord génétiquement par quelque modification de l'appareil sexuel ou des gonades avant d'être différenciées par certaines particularités morphologiques secondaires dues à l'action des milieux et maintenues par la ségrégation génitale.

Les insectes domestiqués sont malheureusement trop peu nombreux. Cependant nous avons, dans le Ver à soie du mûrier, un type très plastique et sur lequel nos sériciculteurs et nos directeurs de magnaneries pourraient faire des observations bien importantes pour la science pure, sans parler ici de leur utilité pratique. Comme les générations de ce Lépidoptère se suivent beaucoup plus rapidement que celles des Vertébrés supérieurs, il se prête mieux que ces derniers à l'étude de la formation des races, de la puissance de la sélection, de l'hérédité des caractères acquis, etc. Un naturaliste lyonnais, dont tous les travaux sont empreints d'une grande rigueur et d'un excellent esprit philosophique, M. G. COUTAGNE, a déjà publié dans cette direction quelques mémoires où les problèmes sont posés avec netteté. Espérons qu'il trouvera des compagnons et des émules dans cette voie peu explorée qui l'a déjà conduit à de belles découvertes ¹.

Certaines larves d'Hyménoptères, celles des Tenthrediniens notamment, s'élèvent avec la même facilité que la plupart des chenilles, et il se trouve que justement un grand nombre de ces Insectes présentent le phénomène si curieux de la reproduction parthénogénétique. Chose plus singulière encore, tandis que les femelles vierges de plusieurs espèces (*Nematus ribesii* Scop., *N. palliatus* DAHLB. etc.), n'engendrent que des mâles, celles d'autres espèces (*Eriocampa ovata* L., par exemple), ne produisent que des femelles. Le déterminisme de ces faits mystérieux nous échappe entièrement aujourd'hui, et nous avons besoin de nouvelles statistiques complétant ou rectifiant les anciennes observations de SIEBOLD, de FLETCHER et de CAMERON.

¹ G. COUTAGNE, Remarques sur l'hérédité des caractères acquis (*Laboratoire d'étude de la soie. Rapport de la commission*, Lyon, 1895).

D'ailleurs, si j'ai choisi presque tous mes exemples dans le groupe des Lépidoptères, c'est parce que les travailleurs qui s'occupent de cet ordre sont très nombreux en tous pays, que ce sont eux surtout qui font constamment des expériences (parfois, il est vrai, un peu comme M. JOURDAIN faisait de la prose) et parce qu'en leur signalant les services qu'ils pourraient rendre sans se détourner en rien de leurs occupations favorites, j'ai l'espoir qu'ils nous apporteront rapidement un faisceau de faits nouveaux d'une valeur inappréciable.

Mais tous les ordres d'Insectes nous présentent en foule de ces expériences faciles à établir et dont la réalisation constituera sur des bases solides la science de l'avenir. Quelles mines fécondes (et combien peu exploitées) nous offrent l'étude du parasitisme sous toutes ses formes, celle de la Faune des cavernes, celle de la mimique et des adaptations protectrices, celle des mœurs des Hyménoptères, celle des actions réciproques des Insectes et des Plantes dans la production des galles ou dans les phénomènes de la fécondation des végétaux !

Et après vous avoir montré le rôle prépondérant que l'expérience entomologique, comprise comme nous l'avons dit, peut et doit avoir pour les progrès de la Biologie générale, ne faudrait-il pas rappeler aussi l'importance croissante pour la Philosophie naturelle de ces collections que vous formez avec amour, dédaignant, non sans raison, les railleries de ceux qui vous reprochent de n'être que des piqueurs d'insectes, d'inoffensifs monomanes ?

N'est-ce pas grâce à ces cartons où viennent s'emmagasiner les récoltes péniblement moissonnées par tant de voyageurs, où se rangent côte à côte les plus faibles variations spontanées ou provoquées, les moindres cas tératologiques et les moindres anomalies, que nous pouvons nous rendre compte de la merveilleuse plasticité de certaines formes spécifiques et de la fixité inébranlable de types voisins plus strictement différenciés ? N'est-ce pas ainsi que nous prenons en quelque sorte la nature sur le fait, et que nous soulevons un coin du voile qui nous cache le mystère de la création ¹ ?

Depuis trop longtemps nos grands établissements scientifiques se sont montrés à cet égard d'une indifférence déplorable, et ont fait preuve d'une incurie dont les Muséums étrangers n'ont pas manqué de profiter. Félicitons-nous donc de voir qu'il existe parmi nous des hommes qui, par

¹ Voir notamment l'intéressant article de Ch. OEBERHÜR : Des variations chez les Lépidoptères (*Petites Nouvelles Entomologiques*, I, 1872, p. 220).

un intelligent emploi de leur fortune et de leurs loisirs, continuent à amasser, pour le plus grand profit de la science, les trésors de la Faune entomologique du globe, et souhaitons que ces précieux matériaux ne quittent jamais le sol de la patrie.

Souhaitons aussi que menant à bonne fin l'œuvre courageusement entreprise depuis peu par quelques-uns de nos vaillants Collègues, la Société Entomologique de France possède bientôt une collection des Insectes de la Faune française où nos jeunes recrues trouveront les facilités d'une instruction plus rapide, où tous nous viendrons chercher à étendre nos connaissances dans les diverses branches de l'Entomologie.

Mais, entraîné par mon sujet, j'ai déjà trop abusé de votre patience. Excusez-moi d'avoir indûment prolongé cet entretien. Un bon programme de recherches est certainement une chose excellente, mais le moindre apport de résultats acquis est encore préférable. Vous venez à nous les mains pleines, et nous avons hâte de vous voir exposer ces richesses scientifiques qui profitent à tous sans appauvrir jamais ceux qui les répandent même avec profusion !



XIV

CARACTÈRES

DOMINANTS TRANSITOIRES

CHEZ CERTAINS HYBRIDES ¹.

Dans la généralité des croisements où l'on a observé chez les produits la dominance de certains caractères, ces caractères dominants se manifestent continuellement d'une façon plus ou moins apparente pendant la vie de l'hybride. Même quand il s'agit du croisement entre une plante à fleurs colorées et une plante à fleurs blanches, bien que le résultat de l'hybridation se montre surtout sur des organes à durée passagère, les pétales, on peut juger le plus souvent à toute période de la vie de la plante, de la présence ou de l'absence du caractère dominant par la teinte plus ou moins foncée du feuillage : ce qui indique bien que la couleur de la fleur est un caractère d'ordre général lié à l'état chimique constitutionnel du protoplasma de toutes les cellules du végétal ².

Mais il n'en est pas toujours ainsi et, chez certains hybrides, il peut y avoir dans le jeune âge dominance absolue mais transitoire d'un caractère qui, plus tard, deviendra plus ou moins récessif par la suite du développement.

C'est ce qui a lieu, notamment, pour les produits bien connus du croisement entre le mâle du Chardonneret (*Fringilla carduelis* L.) et la femelle du Serin (*Fringilla canaria* L.) ³. Les jeunes oiseaux provenant

¹ *Comptes rendus de la Société de biologie*, (28 Mars 1903. p. 410).

² Dans les sables des dunes du Pas-de-Calais, les variétés albinas sont très nombreuses parmi les plantes à fleurs bleues, roses ou violettes et cette tendance à l'albinisme apparaît même chez les fleurs de la série xanthique (*Leontodon*, *Thrinicia*, etc.) par un coloris d'un jaune très pâle. Chez certaines espèces telles que la Douce-amère (*Solanum dulcamara*), la Bardane (*Lappa minor*), il est facile de reconnaître les pieds à fleurs blanches longtemps avant la floraison par la teinte vert clair du feuillage. Sur les Œillets de Provence, j'ai pu vérifier, grâce à M. B. CHABAUD, de Toulon, que la couleur rouge, jaune ou blanche de la fleur est indiquée d'avance par la teinte correspondante des racines.

³ Pendant près de dix ans, de 1876 à 1885, j'ai poursuivi à Lille des recherches sur l'hérédité des couleurs, la détermination du sexe et l'hybridité. J'employais surtout pour ces expériences les Muridés parmi les Mammifères et les Fringillidés parmi les Oiseaux. Beaucoup

de cette union ont constamment, jusqu'à la première mue, un plumage identique à celui des jeunes Chardonnerets (*grisets*) et cela quelle qu'ait été la couleur de la Serine mère (verte, panachée, isabelle ou même albine). Cette livrée de jeune âge est tellement dominante qu'il serait impossible avant la première mue de distinguer un de ces *mulets* d'avec un jeune Chardonneret. Et cependant, chez le Serin domestique, les petits sont, dès le premier plumage, déjà très diversement colorés et laissent nettement entrevoir la parure qu'ils auront à l'état adulte. L'on constate aussi que souvent ils font réversion immédiate à l'un ou l'autre parent ou à un ancêtre peu éloigné. Dans ce cas, selon une remarque très juste de R. BARON, il s'agit d'un véritable phénomène de cœnogénie ou embryogénie condensée ¹.

En effet, chez les Fringillidés, même chez les plus brillamment colorés (le *Foudi*, le *Pinson noir et jaune*, l'*Ignicolore*, la *Veuve*), les jeunes présentent au début une livrée grise uniforme, et c'est seulement par abréviation embryogénique que ce stade n'existe plus chez les petits Canaris élevés en domesticité.

On peut faire des observations analogues sur d'autres hybrides en particulier chez les Insectes. Si l'on croise le Bombyx de l'Ailante (*Samia cynthia* DRU.) avec le Bombyx du Ricin (*S. arrindia*, M. EDW.) les jeunes Chenilles ont d'abord exactement la livrée de la Chenille de l'Ailante et ce n'est qu'après les premières mues qu'apparaissent les caractères jusqu'alors récessifs de *S. arrindia*. Les belles expériences de STANDFUSS sur l'hybridation des Lépidoptères fourniraient de nombreux exemples du même genre.

Dans tous les croisements que j'ai pu opérer moi-même chez divers animaux ou dans ceux que j'ai trouvé relatés par les auteurs le caractère récessif est toujours celui qui est phylogéniquement le plus jeune et, comme on devait s'y attendre, un caractère nouveau a d'autant plus de chances de se maintenir dans le produit métissé qu'il a été acquis depuis plus longtemps et consolidé par la sélection ou par l'action de causes modificatrices permanentes.

Pour en revenir aux hybrides de Chardonneret et Serin qui, à l'état adulte, présentent une livrée mixte par fusion (rouge du bec) et par

des résultats obtenus et qui me paraissaient alors tellement incompréhensibles, que je ne les ai pas publiés, s'expliquent aujourd'hui par la loi de Mendel. D'autres faits demeurent encore très obscurs. C'est ainsi que, chez les hybrides de Chardonneret et Serin et de Tarin et Serin, j'ai observé une énorme hyperpolyandrie (vingt mâles environ pour une femelle). BUFFON et d'autres naturalistes ont également signalé la prédominance du sexe mâle chez d'autres hybrides.

¹ BARON (R.), *Des méthodes de reproduction en zootechnie*, 1888, p. 427.

juxtaposition (reste du plumage), BATESON a rappelé récemment que, pour obtenir les sujets si recherchés des amateurs où la couleur blanche envahit plus ou moins complètement le plumage, divers auteurs prétendent qu'on accroît les chances de succès en employant pour le croisement une Serine résultant de croisements endogamiques ¹. Cela est vrai si l'on ajoute que ces unions endogamiques doivent avoir lieu entre oiseaux de couleur blanche en éliminant par sélection tous les individus non affectés d'albinisme.

Je ne parlerai pas ici de la question de la stérilité des hybrides Char-donneret-Serin. Je ferai observer toutefois que cette stérilité n'est pas absolue et que les auteurs récents paraissent avoir oublié une observation très complète et très curieuse publiée par COOKSON, il y a soixante ans, sur ce sujet ².

Il résulte de ce qui précède qu'il faudra modifier quelque peu la loi formulée d'abord par KANT ³, puis par GODRON ⁴, NAEGELI, etc., à savoir que les hybrides de deux *racés* sont *toujours* moyens entre les deux types originels tandis que les produits du croisement de deux *variétés* le sont *quelquefois*, mais le plus souvent se rapprochent davantage de l'un ou de l'autre parent.

Les *racés* de KANT correspondent exactement aux *espèces* de GODRON et de la plupart des naturalistes modernes. KANT semble bien attribuer leur origine à des *mutations* qu'il appelle *Spielarten*.

HUGO DE VRIES a tout récemment donné plus de précision et une signification plus intéressante à cette formule en la rattachant aux lois de MENDEL ⁵. Celles-ci seraient applicables seulement aux croisements entre variétés (*mutations régressives* et *dégressives* de DE VRIES); au contraire, les produits de deux espèces (*mutations progressives* de DE VRIES) présenteraient des formes constantes et moyennes entre les types parents.

Pratiquement, cela revient à l'énoncé de KANT, mais comme nous l'avons vu ci-dessus, cet énoncé ne convient qu'aux hybrides considérés à l'état adulte.

¹ BATESON (W.) et SAUNDERS (E.-R.). *Experimental studies in the physiology of Heredity*, 1902, p. 4 et 156.

² COOKSON (in Jardine and Selby) *Annals and Magaz. of nat. history*, t. V, 1840, p. 24 et suiv.

³ KANT (E.). *Von den verschiedenen Rassen der Menschen* (1775, et Mémoire complémentaire 1785). Réimprimé dans *Saemmtliche Werke*, édit. Schubert. Leipzig, 1839. VI, p. 315).

⁴ GODRON (A.). *De l'espèce et des races dans les êtres organisés*, 1859, I, p. 197 et 212.

⁵ DE VRIES (Hugo). *Anwendung der Mutationslehre auf die Bastardierungsgesetze*, *Ber. d. deutschen Botan. Gesellch.*, XXI, 1903, p. 45-52.

Si l'on tient compte de la loi biogénétique fondamentale de SERRES et de Fritz MUELLER, on reconnaît, comme on pouvait le prévoir, que dans les premières phases de son développement un hybride d'espèces ou de mutations progressives se comporte comme un métis de variétés parce que dans ces stades de début les espèces ne sont pas encore très divergentes. C'est seulement plus tard que les côtés de l'angle allant en s'écartant progressivement la dislocation s'opère entre les caractères des deux types parents et l'équilibre s'établit entre ces caractères.

Acceptons, pour faire mieux comprendre ma pensée, l'hypothèse d'ailleurs admissible d'hybridation chez des êtres à génération plus compliquée que les animaux supérieurs : chez des animaux présentant des phénomènes de *progénèse* ou de *dissogonie*, on pourrait très bien concevoir le fait curieux de croisements progénétiques dont les produits suivraient la loi de MENDEL tandis que les croisements ultérieurs entre formes adultes donneraient des hybrides constants, mixtes et généralement stériles.

LES ORIGINES DE L'AMOUR MATERNEL ¹.

Rien ne paraît plus clair que l'expression d'amour maternel et rien n'est plus répandu dans la nature entière ; rien cependant ne donne une plus fausse interprétation des actes que ces deux mots prétendent expliquer... Comme la génération, l'amour maternel est un commandement : c'est la condition seconde de la perpétuité de la vie.

REMY DE GOURMONT, *Physique de l'amour*,
pp. 160-161.

L'homme est le produit d'une lente et graduelle évolution individuelle rappelant elle-même la lente et graduelle évolution de ses ancêtres. Il en résulte que tous les sentiments humains et particulièrement ceux dont la force est la plus grande résultent de l'intégration de groupes de sensations actuelles et naissantes qui viennent s'ajouter à des groupes anciens depuis longtemps intégrés par l'hérédité.

A l'origine de nos états affectifs se trouve toujours un élément purement physique, cause déterminante d'un petit nombre de réflexes ; ceux-ci, d'abord accidentels, sont bientôt fixés par la sélection, pour peu que leur existence soit utile au développement de l'espèce.

L'amour maternel n'échappe pas à cette loi qu'Herbert SPENCER a si clairement mise en évidence pour ce qui concerne l'amour sexuel, la plus composée et la plus puissante peut-être de toutes les passions humaines ².

Quoi qu'en pense le vulgaire, qui en parle souvent comme d'un sentiment très simple, l'amour maternel est presque aussi complexe et par suite on a pu comparer sa puissance à celle de la passion qui unit les sexes.

¹ *Bulletin de l'Inst. psych. intern.* V, 1905 p. 1. et *Revue des Idées*, 1905, p. 249.

² Herbert SPENCER, *Principes de psychologie*, traduction Ribot et Espinas, t. I, pp. 528 et suiv.

BUFFON va même jusqu'à dire :

« L'affection maternelle est un sentiment plus fort que celui de la crainte et plus profond que celui de l'amour, puisque cette affection l'emporte sur les deux dans le cœur d'une mère et lui fait oublier son amour, sa liberté et sa vie¹ ».

Et le sentiment dont le grand naturaliste proclame ainsi le pouvoir avec une certaine exagération n'est pas encore l'amour maternel épuré, détaché en quelque sorte de sa base physique, tel que l'ont mis en scène les poètes et les auteurs dramatiques, VOLTAIRE dans *Mérope*, Victor HUGO dans *Lucrèce Borgia*. BUFFON parle surtout des Oiseaux et de leurs nids, plus spécialement des Perroquets.

Il n'est pas si facile qu'on pourrait le croire de dire à quel moment s'évanouissent, s'ils disparaissent jamais complètement, les derniers vestiges de ces éléments physiologiques qui viennent rappeler à l'humanité ses origines animales et lui prouvent que, comme le disait PASCAL, l'homme n'est ni un ange ni une bête et qu'à vouloir faire l'ange souvent on risque de faire la bête.

Dans l'affection qu'une mère porte à son enfant, n'entre-t-il pas pour une large part le souvenir de l'amour sexuel qu'elle a éprouvé, qu'elle éprouve peut-être encore, pour le père de cet enfant ? Et cette part sera grande surtout si l'enfant est du sexe mâle et si une ressemblance toujours facile à exagérer rappelle l'image paternelle. D'autres ressemblances avec certains membres sympathiques de la famille pourront intervenir plus tard pour renforcer de nouveaux éléments moins physiologiques l'affection maternelle.

Un objet nous est d'autant plus cher que nous avons eu plus de peine à l'acquérir ; aussi les fatigues et les ennuis de la grossesse concourent au moins autant que les joies de l'allaitement à établir les liens qui unissent la mère à sa progéniture.

« Tel est la force de l'amour maternel, dit PLUTARQUE, que la femme, brûlante des douleurs de l'enfantement, brisée par le travail qu'elle vient d'accomplir et toute palpitante encore, loin de fuir ou de repousser le nouveau-né, tourne aussitôt son regard vers lui, lui sourit, le prend, l'embrasse, sans aucune utilité pour elle-même, sans intérêt et n'envisageant désormais que de nouveaux soins, de nouvelles peines. »

Nous verrons qu'il y a, au point de vue phylogénique, une grande exagération dans ce membre de phrase : « sans aucune utilité pour elle-

¹ BUFFON, *Oiseaux* : les Perroquets, p. 108.

même, sans intérêt. » Mais fondamentalement la pensée est suffisamment exacte. Elle le devient encore plus si on la complète et si on l'explique, comme l'a fait CHAMFORT, par l'utilité que, à défaut de la mère, l'espèce tout entière a tirée du développement de cette passion sous l'influence de la sélection naturelle : « C'est à l'amour maternel que la nature a confié la conservation de tous les êtres et, pour assurer aux mères leur récompense, elle l'a mise dans les plaisirs et même dans les peines attachées à ce délicieux sentiment. »

La corrélation d'une passion en apparence d'origine psychique avec des phénomènes purement physiologiques est encore bien plus manifeste dans les cas de grossesse pathologique ou de fausse grossesse, où l'on voit les sentiments affectifs de la maternité prendre naissance et se développer en l'absence de tout produit fœtal, sous l'influence de causes physiques qui simulent pour l'organisme l'existence d'un embryon.

A ces éléments primordiaux dont la nature, en tout ou en partie physique et indéniable, et dont le plus important chez les animaux supérieurs est l'allaitement des petits, viennent s'ajouter beaucoup plus tard des états de conscience émanant des sphères supérieures de l'activité cérébrale.

Comme dans l'amour sexuel, l'amour maternel implique pour la femme une grande liberté d'action. C'est un élément dont SPENCER a parfaitement démontré la valeur dans son étude de l'amour sexuel, mais qui entre aussi en jeu dans l'amour maternel. A l'égard des autres personnes, son mari excepté, la femme est tenue à une grande réserve ; dans ses rapports avec ses enfants, surtout avec ses jeunes enfants, la mère peut, au contraire, déployer librement certaines tendances inhérentes à son sexe et qu'elle a peine à comprimer :

« Ce qui, dit SCHOPENHAUER, plus que tout le reste, rend les femmes aptes à soigner et à élever notre première enfance, c'est qu'elles restent elles-mêmes puériles et bornées toute leur vie... »

« Qu'on observe une jeune femme folâtrant des heures entières avec un de ces petits êtres, dansant et chantant avec lui, et qu'on essaie de s'imaginer ce qu'un homme, avec la meilleure volonté du monde, serait capable de faire à sa place ! »

L'enfant devient pour la mère, dont il est le prolongement physique, un bien propre dont elle revendique toute sa vie la possession. Elle se croit autorisée à jouir de l'individualité de ceux qu'elle a mis au monde. Dans une certaine classe de la société, des espoirs de profits futurs viennent encore accentuer ce sentiment égoïste.

En outre, chez toutes les femmes, il s'adjoint encore à cette idée des manifestations d'amour-propre, de gloriole et de vanité. La mère a cent raisons de trouver ses enfants très beaux, dont la meilleure est qu'ils sont les siens et, pour peu que la nature n'ait pas été trop avare envers eux, on retrouve dans l'amour maternel le plus épuré, le goût de la parure qui est l'apanage du sexe. Faut-il rappeler ici le mot si souvent cité de Cornélie, la mère des Gracques, qui disait en montrant ses fils : « Voilà mes bijoux et mes plus beaux ornements ».

Enfin, il entre encore un autre élément psychique dans l'amour maternel et d'une façon plus générale dans l'amour que les parents portent à leurs enfants : c'est le désir d'affirmer la pérennité de notre existence et de conserver une illusion qui nous est chère à tous. Nous voudrions croire à notre immortalité et, comme les preuves de survivance sont faibles en ce qui concerne notre personnalité actuelle, nous trouvons une consolation à songer que nous nous prolongeons indéfiniment dans les êtres auxquels nous avons donné naissance et dans leur postérité.

L'analyse dont je viens d'esquisser, bien rapidement les données fondamentales a été faite d'une façon plus ou moins consciente par tous les psychologues et elle a servi de base aux appréciations qu'il émettent sur les faits d'amour maternel observés chez les animaux. Il en résulte que, dès le début de cette étude, nous devons nous garer d'un anthropomorphisme qui se glisse malgré nous dans notre esprit. Nous constatons, chez les êtres vivants, des manifestations qui, de près ou de loin, ressemblent à celles existant chez l'espèce humaine, dans les rapports entre la mère et la progéniture, et nous en induisons, par anthropomorphisme, qu'il doit exister, chez les êtres présentant ces manifestations des idées analogues, sinon identiques, à celles des parents humains. Beaucoup de philosophes et même certains naturalistes ont ainsi interprété inexactement des particularités qu'ils supposaient correspondre à des états de conscience très complexes et qui peuvent s'expliquer facilement sans faire intervenir les éléments psychiques d'ordre supérieur.

Parmi les faits physiologiques qui donnent naissance à ces erreurs anthropomorphistes, les plus importantes sont certainement la viviparité et l'incubation.

Un très grand nombre d'animaux disséminent leurs œufs librement au dehors dans le milieu ambiant ; c'est le cas de beaucoup d'animaux inférieurs et même de quelques animaux d'une organisation assez élevée, tels que les Poissons. Chez ces êtres, il ne peut être question d'amour maternel. On les appelle *exotoques*.

D'autres animaux, qu'on appelle *endotokes* ou vivipares, ne livrent pas leurs œufs aux hasards du monde extérieur. Ils les conservent dans une partie de leur organisme et les protègent pendant l'évolution ou, s'ils les pondent au dehors, ils les localisent en un point spécial et ils gardent avec leur ponte un contact plus ou moins prolongé ; c'est ce qu'on appelle l'incubation. Il peut y avoir une incubation interne dans une partie tantôt superficielle, tantôt profonde de l'organisme maternel ou incubation externe, telle que celle que nous connaissons chez les Oiseaux.

L'incubation externe est en quelque sorte le terme de passage entre l'endotokie et l'exotokie.

Chez les espèces *endotokes*, les petits gardent parfois avec leur mère des rapports comparables à ceux qui existent dans l'espèce humaine pendant la grossesse et la comparaison est encore plus frappante quand il s'établit des connexions organiques, une véritable placentation entre l'embryon et l'organisme maternel, comme le fait peut être constaté dans un certain nombre de cas.

En dehors des animaux tout à fait simples et unicellulaires du groupe des Protozoaires, chez lesquels on rencontre souvent, sous forme de multiplication endogène, un état de choses qu'on peut considérer comme la forme la plus simple de l'endotokie, l'incubation maternelle s'observe chez presque tous les groupes de Métazoaires, et, chose fort importante à noter, elle apparaît généralement d'une façon sporadique et polyphylétique, c'est-à-dire qu'on la constate chez certaines espèces d'une famille ou d'un genre déterminé tandis qu'elle n'existe pas chez des espèces voisines. J'ai même signalé, sous le nom de *pæcilogonie*, des cas où, chez une espèce à distribution géographique très large, on trouve l'endotokie réalisée dans une partie de l'habitat seulement ; ou bien chez une espèce à reproduction périodique saisonnière, il y a incubation pour la génération automnale et exotokie pour les œufs pondus en été.

Parmi les Métazoaires inférieurs, l'endotokie est fréquente chez les Éponges, les Méduses et les Coraux. Elle a été très bien étudiée par O. CARLGREN (01) chez les Actiniaires.

Ces animaux sont constitués presque exclusivement par un sac gastrique divisé en compartiments radiés par des cloisons verticales plus ou moins nombreuses et c'est dans l'épaisseur de ces cloisons que se forment les produits génitaux mâles ou femelles. Les œufs fécondés, les très jeunes larves ciliées sont rejetés au dehors par exotokie.

Mais, chez un certain nombre d'espèces habitant les mers froides des deux hémisphères, les embryons ne quittent la cavité gastrique de l'orga-

nisme parent que lorsqu'ils ont à peu près terminé leur développement et acquis un nombre de tentacules assez élevé. C'est ce qu'on observe chez notre *Actinia equina* et chez une forme norvégienne de notre *Urticina felina* ou encore chez *Actinostola*.

Chez *Epiactis prolifera* VERRILL, du sud de Vancouver, on trouve les jeunes fixés sur la peau de la mère dans de très légères dépressions. Dans d'autres espèces ce procédé se perfectionne et on rencontre de véritables poches incubatrices où les jeunes peuvent accomplir leur développement à l'abri du danger. L'embryon d'*Epiactis marsupialis* CARLGR. des côtes de Sibérie ne quitte sa logette que pourvu de 12 tentacules. Des dispositions analogues existent chez *Pseudophellia arctica* Verr. du détroit de Behring, chez deux *Epigonactis* de la Nouvelle-Écosse et de Terre-Neuve, enfin chez une *Leiotealia* du Spitzberg.

Il est intéressant d'observer le même mode de protection des embryons chez une Actinie des mers antarctiques, *Condylactis georgiana* CARLGR., de la Géorgie du Sud.

Une espèce de Kerguelen, *Marsupifer Valdiviæ* CARLGR., présente même un dispositif plus spécialisé. Les poches incubatrices, au nombre de six seulement, sont distribuées régulièrement autour de la bouche et s'ouvrent chacune en dehors par un orifice étroit.

Les Actinies arctiques et antarctiques pourvues d'appareils à incubation ne sont aucunement apparentées entre elles. Les premières appartiennent à la famille des Téalides, les secondes à celle des Actinides (*Condylactis*) ou des Paractinides (*Marsupifer*). C'est donc par convergence que des conditions identiques de milieu ont provoqué dans des groupes très distincts l'apparition de caractères analogues. Soit que la mère aide les petits à se placer sur le tégument, soit que les jeunes larves se fixent elles-mêmes aux lieux d'élection, il est curieux de constater l'action intense de ces larves sur le tégument, action dont nous retrouverons des exemples dans d'autres groupes variés de Métazoaires.

Le nombre des Échinodermes vivipares n'est pas très grand.

Parmi les Échinides, on peut citer seulement *Hemiaster philippii*, deux *Cidaridae*, *Hypsechinus*, *Anochanus*, *Abatus* et peut-être *Temnechinus*.

H. LUDWIG énumère en outre, comme vivipares, treize Holothurides, douze Ophiurides, dix-sept Étoiles de mer et un Crinoïde.

Chez tous ces animaux, la poche incubatrice est constituée par une dilatation de l'oviducte, tantôt par une invagination de la paroi externe du corps située en des régions variées et souvent nullement homologues.

Certaines Astéries pondent par exotokie des œufs qu'elles incubent ensuite à la façon des animaux vertébrés, chez lesquels on observe ce processus éthologique.

Michael Sars, qui a observé le premier cette particularité (44) chez *Henricia sanguinolenta* O. F. MUELLER et chez *Asterias Muelleri* M. Sars¹ les a décrits en les termes suivants :

« Nous connaissons chez les animaux inférieurs plusieurs exemples d'œufs qui exigent pour éclore une espèce d'incubation. Ainsi chez les Méduses, les œufs passent des ovaires dans les poches situées dans quatre gros bras buccaux ; chez les coquilles fluviatiles (*Unio*, *Anodonta*), ils sont reçus dans les feuilletts branchiaux externes ; chez les Crustacés, ils sont transportés sous le ventre ou sous la queue pour subir une incubation pendant un certain espace de temps. Mais il n'existe, à ma connaissance, aucun exemple d'une cavité incubatrice formée volontairement par les animaux au moyen d'une partie de leur corps. L'instinct de l'Astérie est unique sous ce rapport ; le jeûne que supporte cet animal pendant cette incubation rappelle un semblable phénomène chez plusieurs autres animaux, les Serpents par exemple, puisque, d'après l'observation de M. VALENCIENNES, un Python n'a rien mangé pendant les cinquante-six jours que dura l'incubation de ses œufs. »

Notre vulgaire *Asterina gibbosa* se comporte de la même façon. Elle rassemble sous sa face ventrale de gros œufs, d'où sortent des embryons peu mobiles et à développement direct, tandis que sa variété pœcilogonique *Asterina cephae* habitant les mers chaudes abandonne au hasard des œufs plus petits qui donnent naissance à des larves nageuses du type *Brachiolaria*.

L'endotokie et la viviparité sont connues depuis longtemps chez les Mollusques Gastéropodes (*Paludina vivipara* ; *Littorina rudis* et *L. neritoides*, etc.) ; chez les Pélécy-podes (*Unio*, *Montacuta*, etc.) ; chez certains Annelides Polychètes, appartenant aux familles de Syllidiens (*Exogone*, etc.), des Sabelliens (*Caobangia*), des Serpuliens (*Salmacina*, *Spirorbis*, etc.), chez beaucoup d'Hirudinées et notamment chez les *Glossiphonia* où l'on observe aussi chez certaines espèces une incubation externe comparable à celle de l'*Asterina gibbosa*, parfois même une sorte de placentation mécanique (*Clepsine bioculata*).

La *Phoronis hippocrepia*, représentant septentrional d'un groupe

¹ *Asterias Muelleri* n'est sans doute qu'une forme pœcilogonique septentrionale du vulgaire *Asterias glacialis* de nos côtes de France.

ancestral de *Podaxonia*, porte sa ponte sous la couronne de tentacules qui orne son fer à cheval. C'est aussi sous les tentacules ou à l'abri de l'opercule, qui n'est au fond qu'un tentacule modifié, que se fait l'incubation chez les Annélides du groupe des *Salmacina* et des *Spirorbis*. La cavité atriale où sont déposés les œufs des Tuniciers incubateurs est une formation très particulière de ces animaux qui représentent comme on sait la souche ancestrale des Vertébrés. Ici encore il est remarquable de voir qu'à côté de certaines espèces nettement exotokes (*Anourella*, *Molgula socialis*, etc.), nous trouvons des formes très voisines endotokes (*Gymnocystis*, *Lithonephrya eugyranda*, etc.).

Chez les *Archiascidia*, l'œuf fécondé se fixe, comme l'a vu JULIN (04), par son épithélium folliculaire à l'organisme parent, de sorte qu'il se constitue un véritable placenta à la fois maternel et fœtal. Des observations analogues ont été faites par W. SALENSKY (92) concernant certaines espèces de *Polyclinidae* (*Fragarium areolatum*, *Circinalium concrescens* et *Amaroucium roseum*). La disposition signalée par JULIN offre les analogies les plus frappantes avec le mode de fixation de l'embryon chez les Tuniciers pélagiques de la famille des *Salpidae*.

Des espèces, très proches parentes des précédentes, n'ont cependant point de placenta.

Tous ces faits éthologiques sont certainement fort intéressants et, sous la plume d'un romancier, d'un métaphysicien ou d'un poète, ils pourraient prendre une allure bien différente de celle que je leur ai donnée dans la sèche énumération qui précède.

En réalité, ils sont seulement l'expression morphologique de nécessités physiologiques qui ont mis en jeu le processus sévère de la sélection naturelle pour le plus grand bien de l'espèce. Comme l'a si bien dit R. de GOURMONT, le but de la vie est le maintien de la vie...

« Les actes des animaux quels qu'ils soient ne peuvent être compris que si on les dépouille des qualifications sentimentales dont les a revêtus une humanité ignorante et corrompt par le fatalisme providentiel »¹.

Et en effet, si nous regardons les choses de plus près, nous voyons d'abord que l'endotokie est souvent le résultat direct d'actions purement cosmiques (passage des eaux marines aux eaux douces, des eaux chaudes aux eaux froides, etc.). Elle apparaît polyphylétiquement à mesure que, dans un groupe d'animaux, nous remontons de l'équateur vers les pôles.

¹ Remy DE GOURMONT. *Physique de l'amour*, 160.

Dès 1878, j'écrivais :

« Dans un groupe déterminé, les types à embryogénie condensée deviennent de plus en plus nombreux à mesure que l'on s'avance vers le Nord ; les types à embryons pélagiques sont plus spécialement adaptés aux eaux des mers chaudes. »

Cette loi a été maintes fois vérifiée depuis et la corrélation est non moins évidente entre la condensation embryogénique, l'endotokie et la viviparité. Elle n'est cependant pas adéquate à la totalité des faits observés.

Le professeur CHUN, directeur de l'expédition allemande de la *Valdivia*, qui a retrouvé aux alentours des îles Kerguelen beaucoup des Échinodermes vivipares signalés par STUDER d'après les collections du Challenger, fait observer avec raison que la température n'est sans doute pas le facteur unique et immédiat qui détermine l'endotokie. Malgré les eaux très froides, les océans Arctique et Antarctique nourrissent une faune d'une richesse inouïe où pullulent les Crustacés, les Coelentérés et les Protozoaires les plus délicats et c'est peut-être cet excès de population qui rend la lutte plus difficile aux organismes larvaires. La cœnogénie serait due à des causes analogues à celles qui produisent le développement condensé des formes d'eau douce ou des insectes coprophages d'après PORTSCHINSKY.

Mais l'éthologie comparée nous permet d'aller plus loin et nous montre de la façon la plus nette que les rapports entre l'organisme parent et sa progéniture sont dans le principe absolument les mêmes que ceux qui existent entre un animal parasite et son parasite et qu'après une période d'équilibre instable, où l'un ou l'autre des deux organismes en contact se trouve lésé au profit de son associé, il tend à s'établir une position définitive d'équilibre mutualiste où les deux partenaires trouvent dans l'association un avantage pour la lutte contre l'ensemble des causes communes de destruction, soit cosmiques, soit bionomiques.

Il est facile de constater, en effet, que toutes les fois qu'une disposition anatomique se trouve réalisée pour permettre l'incubation, l'organe nouveau ainsi créé est tout aussi propre à servir de logis à un parasite qu'à abriter la progéniture. J'ai cité maints exemples de ce parasitisme substitutif dans mes travaux sur la castration parasitaire, je me bornerai à rappeler ici quelques-uns des plus significatifs.

La cavité incubatrice des Actinies peut héberger un Copépode de grande taille (*Staurosoma parasiticum* WILL.).

Celle des *Amphiura* loge souvent des Orthonectides du genre *Rhopalura*.

La progéniture de la Synapte est souvent remplacée par le singulier Mollusque parasite *Entoconcha mirabilis*.

La cavité atriale des Ascidies composées est fréquemment bourrée de Copépodes de diverses espèces ¹.

Les Crustacés décapodes brachyours et les Pagures portent parfois, à la place de leurs paquets d'œufs, soit une Sacculine, soit un *Peltogaster*, et ces Rhizocéphales unis à leurs hôtes par une véritable placentation de prolongements rhizoïdes sont défendus contre les ennemis extérieurs par les mêmes réflexes qui serviraient à défendre la progéniture.

Lorsqu'on cherche à toucher du doigt la ponte d'un Crabe femelle en gestation, celui-ci paraît entrer en une vive colère: il repousse énergiquement l'agresseur avec ses dernières pattes thoraciques en même temps qu'il ouvre ses pinces d'une façon menaçante. Toute cette mimique est impressionnante et donne l'illusion d'une mère dévouée qui cherche à défendre ses petits.

Mais si l'on répète l'expérience sur une femelle qui, au lieu d'œufs, porte sous la queue une Sacculine parasite, on voit qu'elle manifeste la même indignation.

Il est probable que, dans un cas comme dans l'autre la sensation perçue par le Crabe est identique. Peut-être même la contraction du parasite excitée détermine-t-elle sur les centres nerveux de l'hôte une action plus énergique en raison des liens organiques et qui n'existe guère dans le cas où il s'agit de la ponte.

On croirait constater chez tous ces animaux un véritable amour maternel pour le parasite!

Aussi est-il arrivé fréquemment que le parasite a été pris par les naturalistes pour la progéniture légitime de l'hôte qui en est infesté. Et cette erreur a été commise parfois par des observateurs très exercés et de zoologistes de premier ordre.

C'est ainsi que des Euniciens parasites ont été considérés comme les jeunes d'Annélides vivipares. Les embryons de l'Isopode *Liriope* ont été décrits comme étant ceux du *Peltogaster* qu'il attaque; le grand Johannes MUELLER n'a pu débrouiller l'énigme de l'*Entoconcha*, dont il prenait les larves véligères pour les embryons de la Synapte.

Chez les Médusaires les *Cunina* parasites ont été considérés longtemps

¹ Peut-être faut-il rapprocher de ces exemples le cas du Crabe Parthénopien *Eumedon convictor* que BOUVIER et SEURAT ont trouvé dans une invagination de la membrane apicale d'un Oursin du genre *Echinothrix*, c'est-à-dire dans des conditions analogues à celles où se trouve la progéniture de certains Oursins vivipares (*C. R. Acad. Sc.* 6 mars 1905, p. 629).

comme la descendance des Géryonides par lesquelles elles se font charrier.

Certaines espèces exotokes ont d'ailleurs acquis l'instinct très profitable à la race de confier le soin de leur ponte à des nourrices étrangères. Ils déposent leurs œufs dans les cavités préparées chez des espèces endotokes pour recevoir leur propre progéniture. Les petits intrus bénéficient donc, par une sorte de parasitisme embryonnaire substitutif, des dispositions réalisées par la sélection au profit d'une autre espèce.

C'est ainsi que certains Pycnogonides du genre *Phoxichilidium* déposent leurs œufs dans la cavité du corps de divers Hydraires gymnoblastiques (*Hydractinia*, etc.).

Un petit Poisson Cyprinide, la Bouvière ou *Rhodeus amarus*, enfonce délicatement son oviducte éphémère dans le siphon des Moules d'eau douce (*Unio*) et fixe sa ponte sur les filaments branchiaux du Pélécy-pode où ils remplacent ceux du Mollusque envahi.

En général, si l'on comprend parfaitement l'avantage que retire d'une semblable symbiose le jeune confié par ses parents aux soins d'une espèce incubatrice convenablement choisie, on ne saisit pas aussi bien quel profit cette dernière peut tirer d'une semblable association.

Il est des cas cependant où ce profit n'est pas niable. Tel est par exemple celui de l'association de nos grandes Méduses phanéocarpes (Rhizostomes, *Aurelia*) avec les jeunes Poissons du genre *Caranx* qu'elles ont l'habitude de tolérer sous leur ombrelle et de protéger comme une progéniture. D'une organisation plus élevée, munis d'organes des sens plus parfaits, ces jeunes Poissons dédommagent largement leurs mères adoptives du peu de nourriture dont ils les privent en les prévenant des dangers dont elles sont menacées à chaque instant dans leur vie pélagique.

Bien que les Arthropodes terrestres soient, au point de vue de la structure du système nerveux et au point de vue de leurs manifestations psychiques d'ordre général, beaucoup plus évolués que les animaux dont nous venons de nous occuper, je crois qu'il convient encore de montrer certaine défiance à l'égard des récits anthropomorphistes que l'on a souvent donnés des faits d'amour maternel observés chez les Insectes et les Arachnides.

Qu'une femelle d'insecte Diptère ou Lépidoptère cherche pour y déposer ses œufs et découvre sans erreur ou avec des erreurs relativement insignifiantes la plante indispensable à la nourriture d'une postérité qu'elle ne connaîtra pas et qui éclosa longtemps après sa mort; qu'une femelle d'Hyménoptère fouisseur emmagasine dans le nid qu'elle a

creusé et où se développeront des larves qu'elle ne verra jamais, telle ou telle espèce de proie convenablement choisie et immobilisée sans être tuée par un coup d'aiguillon donné au bon endroit avec une injection d'une substance curarisante; qu'un Coléoptère Méloïde, un Diptère ou un Hyménoptère entomophage réussisse à déposer son œuf exactement à la place où il convient qu'éclore la jeune larve pour qu'elle puisse vivre et se nourrir, ce sont là des adaptations admirables sans doute, mais dont il est déraisonnable de chercher l'explication dans un psychisme très complexe, car, si elles n'existaient pas, les Insectes qui les présentent auraient depuis longtemps cessé eux-mêmes d'exister et des instincts très simples, aidés par le jeu de la sélection, suffisent à nous rendre compte de ces prétendues harmonies.

Il en est de même, à mon avis, pour d'autres particularités où l'anthropomorphiste pourrait facilement trouver des gestes indiquant un souci moins lointain et plus direct de la mère pour ses œufs ou pour ses petits.

Les sécrétions dont certaines femelles enveloppent leur ponte ne sont que le résultat d'actes physiologiques corrélatifs à la production des gonades. Chez certains Papillons dont la chenille a été protégée par des poils urticants, ces poils existent encore chez l'insecte parfait; la femelle, grâce aux mouvements de son abdomen pendant l'oviposition, abandonne une partie de ces poils qui restent fixés sur les œufs et les recouvrent d'une bourre protectrice (*Porthesia chrysorrhea*, *Ocneria dispar*). Il n'y a dans cet acte, comme dans beaucoup d'autres analogues, rien qu'on puisse assimiler à un sentiment affectif de la mère à l'égard de sa progéniture.

Si certaines Cochenilles, en mourant après avoir vidé leur corps transformé en sac ovigère, recouvrent les œufs de leur dépouille, il serait puéril de voir en ce fait, résultat actuel de la vitalité diminuée de l'Insecte aux derniers moments de la ponte, un trait d'héroïsme comparable à celui d'une mère qui fait un rempart de son corps pour protéger son enfant.

D'autres exemples semblent *a priori* moins explicables; mais ils apparaissent comme des cas très isolés dans des groupes où les espèces et les genres voisins ne présentent souvent rien d'analogue et l'on peut espérer qu'une étude plus complète de l'éthologie des Insectes qui les présentent nous en fera peut-être un jour saisir le mécanisme direct. C'est en effet le facteur primaire Lamarckien qui nous échappe et le concept Darwinien de la sélection suffit à lui seul pour nous faire repousser dès à présent toute interprétation finaliste.

Un de ces cas singuliers est celui des Hémiptères du genre *Elasmostethus*.

Le naturaliste suédois MODEER (1764) signala le premier qu'une Punaise des bois, qu'il désigne sous le nom de *Cimex ovatus pallide griseus*, et qui est probablement l'espèce connue aujourd'hui sous le nom de *Elasmostethus griseus*, pond en juin sur le Bouleau des œufs au nombre de 40 à 50 et que la femelle protège sa ponte notamment contre les attaques du mâle.

DEGEER et BOITARD confirment ces observations et BOITARD ajoute, ce qui paraît bien peu vraisemblable, que pendant la pluie la mère conduit ses petits sous une feuille ou à la jonction de deux branches et les abrite de ses ailes ! PARFITT et HELLINS ont de leur côté répété l'indication de MODEER et de DEGEER, et MONTROUZIER a constaté des soins maternels du même genre chez d'autres Pentatomes du groupe des Scutellérines à l'île Woodlark en Océanie.

Je n'ignore pas que J. H. FABRE a cherché à mettre en doute les observations rappelées ci-dessus en déclarant qu'il n'a rien vu de pareil chez d'autres Rhynchotes telles que *Palomena prasinus* L. et *Eurydema ornatus* L. Mais, en éthologie plus encore qu'en anatomie comparée, un fait ne vaut souvent que pour l'espèce même où il a été constaté et peu fort bien ne pas se retrouver chez des espèces voisines, *a fortiori*, dans les genres différents. KIRKALDY et SCHOUTEDEN (1903) ont, chacun de leur côté, montré le ridicule des critiques de FABRE.

D'ailleurs des observateurs récents et très consciencieux ont mis le fait hors de doute.

L'excellent catalogue des Hémiptères d'Alsace-Lorraine de REIBER et PUTON rattache la mention suivante à *Elasmostethus interstinctus* REUT. = *E. griseus* L. : « Une femelle couvant des petits fraîchement éclos sur une feuille de Bouleau... » et de son côté l'abbé PIERRE s'exprime ainsi :

Le 5 juin 1902, dans le bois qui avoisine le parc de Baleine, à Villeneuve (Allier), je remarquai nombre de feuilles de *Betula pendula* Roth, dont le dessous portait un *E. griseus* L. complètement immobile. L'insecte recouvrait assez exactement une masse d'œufs plane, sensiblement ovulaire ; je le touchai, le poussai, il tint bon, ne se dérangea pas et fit à peine un mouvement d'antennes ; aucune odeur ne se dégagea de son corps ; je cueillis six de ces feuilles que je conservai les unes en boîte fermée, les autres à découvert sur un meuble. Les œufs, à en juger par les teintes différentes, étaient à des degrés divers d'avancement.

Le 12 juin, je trouve un *E. griseus* mort en dehors de sa feuille qu'il a sans doute quittée après l'éclosion des œufs qui remonte à quelques heures. Il dégage l'odeur désagréable connue.

Le 12 juin, j'arrachai de force un insecte à sa couvée ; il n'y est pas retourné.

Le même jour un *E. griseus* quitte les œufs avant l'éclosion et va périr dans quelque coin de la chambre.

Le 14 juin, deux *E. griseus* sont encore à leur poste, chacun d'eux sur sa couvée récemment éclos, dans l'immobilité la plus absolue. Du 17 au 18, l'un des deux a quitté sa famille de petites larves, et se promène dans la boîte; il a peu de vie. J'essaye d'arracher l'autre à son poste, il tient bon. Le 23, les deux étaient morts (03, p. 131).

De rares exemples du même genre, également isolés, ont été signalés chez d'autres groupes d'Insectes.

Déjà en 1902 GÆDART écrivait que, pendant les journées sèches et chaudes, la Taupe-Grillon transporte son nid jusqu'à la surface du sol et que, pendant les temps froids et humides, elle le place au contraire plus profondément de façon à ce que les jeunes puissent profiter des rayons du soleil ou se trouver à l'abri des intempéries.

On sait aussi depuis longtemps que le Perce-oreille, *Forficula auricularia* L., prend soin de ses œufs et de ses jeunes comme FRISCH l'a indiqué le premier. SHARP affirme qu'il en est de même chez *Labidura riparia* et BURR a vu les mêmes mœurs chez un Perce-oreille de Birma.

Chez les Hyménoptères il est très fréquent, notamment chez les Sphérides, que la mère soigne sa progéniture et veille quelque temps sur sa sécurité. KIRKALDY rapporte une observation fort curieuse de R. H. LEWIS sur une Tenthredine *Perga Lewisi* WESTW, qui pond une trentaine d'œufs dans les feuilles d'*Eucalyptus* en Tasmanie et se pose ensuite sur la feuille jusqu'à l'éclosion des larves, puis se place sur celles-ci les pattes étendues pour les protéger contre les rayons du soleil et les atteintes des parasites.

Je cite ces divers cas pour être complet et pour ne pas laisser dans l'ombre des faits en apparence défavorables à ma thèse, mais, j'en suis convaincu, ces exceptions, très rares d'ailleurs, s'expliqueront par une connaissance plus complète de l'éthologie, sans avoir recours à d'autres facteurs transcendants.

On sait le soin avec lequel certaines Arachnides du genre *Lycose* et certaines *Pardosa* transportent leurs pontes sur le dos sans jamais l'abandonner dans leur vie vagabonde. Ces Araignées sont exposées aux attaques d'un grand nombre de parasites et je suis fort porté à croire que l'attachement qu'elles témoignent pour leur sac à œufs n'est pas complètement désintéressé. Celui-ci constitue une sorte de protection qui peut dérouter l'ennemi par sa couleur différente de celle de la mère ou détourner sur les jeunes l'attaque des Hyménoptères parasites.

LÉCAILLON (03) a publié récemment sur l'amour maternel de quelques

Araignées, et notamment sur *Chiracanthium carnifex*, une série de mémoires fort intéressants. Les expériences qu'il a instituées sont conçues dans un excellent esprit et, malgré une exposition un peu trop entachée d'anthropomorphisme, ces recherches peuvent être présentées comme un modèle aux entomologistes qui veulent s'occuper de psychologie comparée.

La femelle *Chiracanthium carnifex* paraît très attachée à son nid, mais elle ne s'occupe pas des petits en particulier. Si on laisse s'installer à sa place une autre femelle, ce qui a lieu sans grande difficulté, la mère témoigne envers l'envahisseuse une violente colère. Toutefois l'oubli vient assez vite après quelques jours d'éloignement.

« Dans cette espèce, dit LÉCAILLON, on doit appeler *amour maternel* ou *attachement au nid* ou *amour de la progéniture* le *penchant naturel qui pousse la femelle ayant pondu à rester dans son nid pendant la durée du développement embryonnaire et pendant la jeunesse des petits, à donner certains soins à l'ensemble de ces derniers et à maintenir le nid fermé pendant tout le temps dont il s'agit.* »

L'avantage que l'espèce retire de cet amour maternel est des plus évidents. On conçoit aussi que les petits n'aient, comme l'a constaté LÉCAILLON, aucun amour filial, car ils ne reçoivent aucun soin direct de leur mère.

Quant à celle-ci, la souffrance qu'elle témoigne, lorsqu'on lui enlève son nid peu après la ponte, ne se manifeste que faiblement dans les premiers jours. Elle peut même à ce moment adopter facilement la ponte d'une autre espèce. C'est seulement lorsqu'elle a été enfermée pendant un certain temps dans le nid (le sien propre ou un nid étranger qu'on lui confie) qu'elle paraît s'y attacher fortement et, bien que le sentiment qu'elle témoigne soit certainement moins simple que celui considéré comme amour maternel chez les animaux inférieurs, on peut se demander si l'attachement à un domicile habituel n'entre pas pour une bonne part dans ce complexe affectif. Nous verrons qu'il en est ainsi pour des animaux plus élevés dans la série et même des Poissons.

Parmi les Poissons l'affection des parents pour la progéniture apparaît le plus souvent chez le sexe mâle.

C'est le mâle qui travaille le plus énergiquement à la construction et à la défense du nid, quand il y a un nid véritable comme chez l'Épinoche, le Cycloptère et nombre d'espèces de régions tropicales appartenant aux groupes des Labridés, des *Gobiidæ*, etc.

Des cas de viviparité ou d'ovoviviparité sont connus chez certains

Squales où l'on peut même observer un sorte de placentation, déjà décrite par ARISTOTE, chez une Blennie (*Zoarces viviparus*) et chez les Cyprinodontes. Dans ces divers cas il y a fécondation interne et le développement peut se faire entièrement dans le corps de la mère (*Anableps*).

Mais il faut se garder de prendre pour de l'amour maternel l'attention que les femelles de certaines espèces (*Gobius minutus*) semblent donner à leur ponte déposée sous une coquille ou sous quelque objet solide.

Les très ingénieuses expériences de M^{lle} GOLDSMITH ont prouvé que ces petits Poissons sont bien plus attachés à leur domicile qu'à l'amas d'œufs qu'ils y ont déposé.

On sait, et DOLLO (04) a mis le fait merveilleusement en lumière, que, chez les Poissons, les dispositions pour la protection des œufs et des jeunes sont très sporadiquement réparties dans les groupes les plus divers.

Des poches ventrales, de structure et d'origine anatomique très variables, existent chez les mâles des divers Lophobranches.

Tantôt, comme chez les *Phyllopteryx*, les œufs sont simplement adhérents à la face inférieure de la queue, tantôt ils sont contenus dans une sorte de poche caudale formée soit par deux plis latéraux ne se rejoignant pas sur la ligne médiane (*Nannocampus*), soit par deux plis latéraux se rejoignant, mais non soudés d'une façon permanente (*Syngnathus*), soit encore par deux plis latéraux soudés ensemble d'une façon permanente et ne laissant plus entre eux qu'une étroite ouverture antérieure (*Hippocampus*).

La formation d'une poche incubatrice abdominale nous offre dans le même groupe des étapes parallèles à celle de la poche caudale.

Chez les *Nerophis* mâles, les œufs sont simplement adhérents à la face inférieure de l'abdomen ; chez les *Microphis*, la poche est formée par deux plis latéraux ne se rejoignant pas sur la ligne médiane ; chez les *Doryrhamphus*, les deux plis se rejoignent, mais ne sont pas soudés d'une façon permanente. Dans ces diverses poches incubatrices les œufs trouvent généralement une protection mécanique, mais parfois aussi leur présence détermine, par irritation locale, une prolifération cutanée et une véritable greffe placentaire sur l'organisme paternel.

Toutes ces formations ont été constatées chez le sexe mâle ; mais chez les Solénostomides, c'est la femelle qui porte la poche. Il en est de même chez le Siluride *Aspredo batrachus* où les œufs sont adhérents à la face ventrale du corps et des nageoires ventrales libres.

Une poche ventrale incubatrice a été aussi signalée chez certains Téléostéens du genre *Doryichthys* et l'existence d'une semblable disposition est très vraisemblable, d'après DOLLO, chez les *Nototheniidae* du genre *Racovitzia*.

Chez un très grand nombre de Téléostéens appartenant plus particulièrement à la famille des Siluridés et à celle des Cichlidés, on connaît une incubation buccale qui peut apparaître également dans les deux sexes bien que, dans certains groupes, elle ait été observée uniquement soit chez le sexe mâle, soit chez le sexe femelle.

PELLEGRIN (04) a publié récemment un excellent résumé de nos connaissances sur cette intéressante particularité éthologique qui a donné lieu à bien des erreurs. Parfois, en effet, comme il le dit, en rencontrant dans la cavité buccale de certains Poissons des œufs ou des alevins de leur propre espèce, on s'est trop empressé de les comparer à Saturne père dénaturé dévorant ses rejetons, alors qu'on avait affaire à des parents dévoués assurant, par ce mode bizarre, mais d'une réelle efficacité, le parfait développement de leurs petits et la perpétuité de leur race.

CASTELNAU s'exprime ainsi au sujet d'un énorme Ostéoglossidé, le Vastres (*Arapaima gigas* CUVIER): « Les pêcheurs brésiliens m'ont souvent parlé de l'affection singulière que la femelle Pirarucu (Vastres) porte à ses petits. J'ai lieu de supposer qu'il en est de ce Poisson comme de plusieurs grandes espèces de Siluroïdes de ces régions dont les petits nagent autour de la mère et viennent, en cas de danger, se réfugier dans la bouche ».

Il y a lieu de remarquer que, chez ces Vertébrés comme chez les animaux inférieurs, le lieu d'incubation des jeunes est aussi un poste de prédilection pour certains parasites de grosse taille, les Crustacés Isopodes Cymothoadiens, qu'on rencontre fréquemment dans la bouche de nombreux Poissons où ils vivent dans une symbiose comparable à celle des alevins.

Le cas du Macropode de Chine (*Macropodus viridi-auratus*) est particulièrement intéressant. Les mœurs de cette espèce nous ont été révélées par les observations de CARBONNIER, qu'il est d'ailleurs facile de vérifier en aquarium.

Le mâle ne porte pas les œufs d'une façon permanente dans la cavité buccale. Il ne fait que les prendre de temps en temps, en apparence pour les changer de place et les aérer. Mais en réalité il se débarrasse ainsi d'un mucus dont la sécrétion est fort exagérée au moment des amours, qui est aussi celui où le Poisson revêt une livrée de noces brillante grâce à la

secrétion surabondante également de pigments de diverses couleurs. A l'instar de DÉMOSTHÈNES qui roulait des cailloux dans sa bouche pour n'être pas gêné en parlant par la salive, le Macropode produit avec son mucus buccal des bulles d'air qu'il rassemble en une sorte de nid en forme de dôme sous lequel les jeunes sont projetés comme des ludions minuscules.

Il y a là en quelque sorte une première ébauche de la sécrétion du jabot des Oiseaux qui dégorgent et de la sécrétion lactée des Mammifères.

Les Batraciens nous offrent des formes très variées d'endotokie. L'incubation est généralement confiée à la femelle qui peut être vivipare (*Salamandra atra*, etc.), mais elle a lieu parfois grâce aux soins du mâle (*Alytes obstetricans*) sur le corps de celui-ci ou même dans des sacs incubateurs propres au sexe mâle. WIEDERSHEIM et LILIAN SAMPSON ont donné récemment (oo) un exposé très complet de l'origine de ces formations chez les divers Anoures où on les a observées.

Le *Pipa* est un nouvel exemple de placentation tout à fait de même nature que celle observée chez les Ascidies, chez les Péripatés et les Lophobranches et qui deviendra générale chez les Mammifères supérieurs. Ici c'est sur la surface cutanée dorsale que se greffent les œufs par le même processus irritatif que nous avons vu exister déjà, d'une façon moins évidente, chez les Syngnathes.

L'incubation des Serpents paraît connue depuis longtemps dans l'Inde et on en trouve l'indication même dans les contes populaires. On lit dans les *Mille et une nuits* (second voyage de Sindbad le marin) le passage suivant : « Alors je regardai dans la caverne et vis au fond un énorme Serpent endormi sur ses œufs¹ ».

La première confirmation scientifique de ce fait curieux est due à LAMARREPIQUOT, qui, dans la traversée de Chandernagor à l'île Bourbon, observa qu'un grand Serpent de l'Inde, au contraire des Reptiles de nos contrées, se plaçait sur ses œufs, les échauffait et développait pendant ce temps une chaleur considérable.

Communiquée à l'Académie des sciences, cette observation avait été accueillie avec une certaine incrédulité.

Mais en 1841 VALENCIENNES étudia avec un soin et une précision très remarquables l'incubation prolongée sans interruption pendant près de deux mois d'une femelle de Python à deux raies (*Python bivittatus* KUHL)

¹ LANE (W.), *Les Mille et une nuits*, traduction anglaise, t. III, p. 20.

vivant à la ménagerie du Muséum, où elle s'était accouplée à la fin de février.

Le 4 avril elle changea d'épiderme et refusa de manger. Dès lors son ventre grossissait malgré un jeûne continu.

Le 5 mai l'animal, ordinairement doux et tranquille, devint plus excité et cherchait à mordre; le lendemain la ponte commençait à 6 heures du matin et s'achevait à 9 h. 1/2.

Elle comprenait quinze œufs de forme ovale, d'une longueur de 12 centimètres et mesurant 7 centimètres de petit diamètre. La femelle livrée à elle-même dans sa boîte, sous sa couverture, rassembla tous les œufs en un tas autour duquel elle enroula la partie postérieure de son corps: elle se replia ensuite sur ce premier pli et finit par s'enrouler en une sorte de spirale dont tous les tours contigus formaient un cône au sommet duquel était sa tête; elle cacha ainsi tous les œufs si bien qu'on n'en apercevait plus un seul; par les contractions violentes des muscles du tronc elle repoussait la main qui la touchait et en se serrant empêchait qu'on put atteindre aux œufs: elle témoignait vivement son impatience, tellement qu'elle eût peut-être fini par mordre si l'on n'eût pas agi près d'elle avec prudence.

Par des mesures thermométriques prises avec beaucoup de méthode, sur les avis de GAY-LUSSAC, VALENCIENNES constata que, pendant les premiers jours de l'incubation, le thermomètre placé sur le corps de l'animal et au centre du cône contenant les œufs marquait 41°, la température sous la couverture étant seulement de 22° et celle de la chambre de 20°; la température de l'animal était donc de 21° au-dessus de l'air extérieur, ou de 19° au-dessus de l'air retenu autour de lui entre les plis de la couverture. Elle baissa graduellement par la suite, mais malgré des nuits assez fraîches pendant le mois de mai, la température est toujours restée entre les plis du Serpent, même vers la fin de l'incubation, constamment supérieure de 12° à 14° à celle de l'air de la chambre ou 10° à 12° au-dessus de celle de l'air confiné sous la couverture.

L'éclosion des petits eut lieu après cinquante-six jours, le 2 juillet. Pendant toute cette période la femelle n'avait pas voulu manger; mais le 31 mai, après vingt-trois jours de couvaïson, le gardien VALLÉE, homme très soigneux et très intelligent, la voyant plus inquiète que de coutume, remuer sa tête, lui présenta de l'eau dans un petit bassin et l'animal but avec avidité. Elle a ensuite bu cinq fois pendant le reste du temps de sa couvaïson.

« Cette observation, dit VALENCIENNES, mérite de fixer l'attention des physiologistes, car elle prouve qu'une sorte d'état fébrile a suivi l'incubation, que l'animal a pu se passer de nourriture solide, mais que le besoin de la soif est devenu assez impérieux chez lui pour qu'il le manifestât à son gardien ».

Le 3 juillet au matin on a vu que la couveuse témoignait le désir de manger et elle a avalé, en tenant encore les œufs dans ses derniers replis,

cinq à six livres de bœuf. Elle a quitté alors ses œufs qui commençaient à éclore, elle a passé sur la couverture dont la température n'était plus que de 3 à 4° inférieure à celle de son corps et dès lors, ajoute VALENCIENNES, *elle n'a plus montré aucune affection pour ses petits, après cependant les avoir couvés avec tant de soin, d'assiduité et montré même qu'elle les défendrait au besoin.*

La prétendue affection maternelle née de la fièvre tombe avec elle et diminue à mesure que l'animal récupère l'eau qu'il avait perdue par un déshydratation graduelle.

Cette eau perdue par la mère est en partie absorbée par les œufs qu'elle incube et dont la coque parcheminée est perméable aux gaz et aux vapeurs. Mais elle est insuffisante à compenser la déshydratation que l'embryon lui-même a subie.

« Les petits, dit VALENCIENNES, ont changé de peau dix à douze jours après la sortie de l'œuf ; pendant ce temps, ils n'ont pas mangé, mais ils ont bu plusieurs fois et se sont baignés ; pendant ce temps ils ont grandi, et, après avoir changé de peau, ils ont mangé ».

L'incubation des Oiseaux n'a pas d'autre origine que celle des Reptiles. Chez ces derniers elle est exceptionnelle et le plus souvent les œufs sont placés soit dans le fumier ou toute autre substance fermentescible, soit dans le sable en un endroit exposé au soleil. Les Oiseaux qui confient leurs œufs à une incubation naturelle (*Megapodius*) sont au contraire très peu nombreux et c'est l'incubation maternelle (parfois aussi en partie paternelle) qui semble être la règle.

C'est que chez les Oiseaux, animaux à sang chaud, la température du corps s'élève bien plus facilement et la fonction génératrice est constamment accompagnée de cette fièvre si extraordinaire chez un animal à sang froid tel que le Python.

L'Oiseau trouve une sensation de fraîcheur des plus agréables dans le contact des corps doux, frais et polis que sont les œufs. Et le bénéfice qu'il retire de l'incubation l'incite à adopter cette habitude, qui bientôt devient un instinct.

Il est bien remarquable de constater que cette explication avait été déjà entrevue par MAUDUYT dès 1783. Nous lisons en effet dans *l'Encyclopédie méthodique* (Oiseaux, t. I, article Coq, p. 61), à propos de l'attachement des Poules pour leurs œufs et leurs poussins :

Cet attachement est-il raisonné ou serait-il le produit sensuel du contact des œufs ? Ce qui pourrait porter à admettre la seconde supposition, c'est que cet attachement n'est pas, de la part de la Poule, relatif à ses œufs seulement, mais elle couve avec

autant d'assiduité et d'empressement qu'elle en a pour ses œufs propres tous ceux qu'on lui donne, de quelque espèce qu'ils soient, et même des corps inorganiques qui ne ressemblent aux œufs que par la forme. Le couleur n'est pas ce qui la trompe, car j'ai donné à une Poule à couvrir des œufs d'un Oiseau de Cayenne dont la couleur est d'un bleu verdâtre très foncé et elle ne les a quittés que quand je les lui ai ôtés.

MAUDUYT avait compris également que les caractères psychiques femelles des castrats du sexe mâle pouvaient être acquis directement et n'étaient pas uniquement le résultat du développement d'un instinct latent. Nous lisons en effet (*l. c.*, Coq, p. 618) à propos des Chapons employés comme couveurs :

Pour réussir dans cette entreprise, on plume sous le ventre le Chapon dont on veut se servir, on le frotte avec des orties, on l'enferme dans une chambre et on laisse avec lui deux ou trois poussins ; ces jeunes animaux, en s'approchant du Chapon pour chercher la chaleur qu'ils trouvaient sous leur mère, lui font éprouver un frais agréable parce qu'il modère les cuissons qu'il ressent ; il se prête en conséquence à leurs désirs, et en peu de temps le soin de couvrir lui devient si agréable qu'il a peine à permettre aux poussins de sortir de dessous ses ailes.

Ainsi en supprimant les organes reproducteurs mâles chez un Oiseau et en le ramenant du même coup à l'état neutre par la disparition des états psychiques en corrélation avec son sexe on en fait un organisme assez indifférent et assez plastique pour qu'on puisse lui inculquer, lui inoculer, en quelque sorte, les instincts de l'autre sexe par le procédé même que la nature a employé pour créer ces instincts.

Je ne connais rien de plus probant pour la thèse que nous soutenons que ce transfert expérimental de l'amour maternel aux animaux du sexe mâle.

L'étude des castrats naturels et celle des modifications des instincts chez les animaux châtrés par castration parasitaire nous donneraient d'ailleurs des arguments de même valeur sous une forme presque aussi démonstrative.

Toute cause agissant sur les organes génitaux peut déterminer des inversions de l'instinct maternel comparables à celle du Chapon.

Ainsi les hybrides mâles stériles du Faisan et de la Poule se mettent très facilement à couvrir et saisissent le moment où les Poules quittent leur nid pour pendre leur place. RÉAUMUR assure même qu'on peut apprendre à un Coq à prendre soin des jeunes poussins en le tenant longtemps enfermé seul et dans l'obscurité ; il pousse alors un cri particulier et conserve ensuite pendant toute sa vie ce nouvel instinct pseudo-maternel.

Il y a sans doute, dans ces cas, comme le suppose DARWIN, un réveil des caractères du sexe opposé demeurés latents et réapparaissant sous l'influence des causes qui modifient ou suppriment la glande génitale.

Il ne faut pas s'étonner après cela de voir le goût de l'incubation persister ou se manifester d'emblée chez des Poules dont les ovaires sont atrophiés.

Le naturaliste COUCH cite un exemple qui met en relief l'intensité de l'instinct maternel même chez des Oiseaux stériles :

Je vis un jour l'instinct de la famille se manifester d'une façon curieuse chez une toute petite Poule Bantam. Il y avait dans le jardin une haie où une Poule commune avait fait son nid. Elle avait déjà commencé à couver, mais ce jour-là, poussée par la faim, elle s'était éloignée pendant un instant. Absence fatale ! La petite Poule Bantam découvrit le nid et je la vis s'y glisser toute fière de sa trouvaille. Quand la mère revint, qu'elle ne fut pas son angoisse ! L'expression de son œil, l'attitude de sa tête, tout indiquait la surprise et l'indignation. Mais après quelques efforts pour déloger l'instruse, elle dut y renoncer ; la Poule Bantam ne plaisantait pas, quoique son petit corps ne couvrit qu'une partie des œufs dont le reste était perdu ; le moment vint où *son orgueil fut satisfait* et où à la tête d'une bande de robustes poussins qu'elle faisait passer pour les siens parmi la gente emplumée elle put se promener en toute gloire et tout honneur ¹.

Et ROMANES ², qui cite cette anecdote, ajoute :

Le fait en lui-même n'est ni rare ni remarquable ; *mais son importance consiste en ce qu'il démontre qu'une émotion ou un instinct profondément enraciné peut s'affirmer avec énergie alors même que sa raison d'être vient à manquer.*

La raison d'être au point de vue finaliste manquait à coup sûr. La raison d'être réelle ne manquait pas. Et, si l'observation du vieux zoologiste n'est pas trop entachée d'anthropomorphisme, peut-être trouverait-on déjà manifestes chez la Poule Bantam de COUCH quelques-uns des éléments psychiques de l'amour maternel et l'instinct de la propriété.

Mais des causes de nature plus vulgaire contribuent souvent à porter jusqu'à un semblant d'héroïsme le soi disant amour maternel de l'Oiseau. Les Insectes parasites, profitant de l'assiduité que les bonnes couveuses mettent à garder leur nid, déposent sous les plumes des millions d'œufs qui éclosent en quelques heures et anéantissent en une nuit la pauvre bête qui meurt sur sa couvée.

« De bonnes âmes prétendent alors, dit A. FAVEROLLES, que la malheureuse victime de son dévouement s'est laissée mourir de faim sur ses œufs... Je les invite à glisser doucement la main au fond du nid de la Poule défunte, elles y trouveront de quoi se convertir... et se gratter ! »

Les Oiseaux qui *dégorgent* nous présentent un cas qui n'est pas sans analogie avec celui du Macropode. La sécrétion peut avoir lieu dans les deux

¹ COUCH, *Exemples d'instincts*, p. 232.

² ROMANES G. J., *Intelligence des animaux*, t. II, 1887, p. 34.

sexes ; mais parfois, comme chez le Pigeon, elle est plus active chez le mâle. Le jabot, au moment de la pariade, produit en abondance un liquide dont la composition rappelle celle du lait. Les parents se débarrassent de cette sécrétion en la rejetant dans l'œsophage de leurs petits qui en sont avides et y trouvent une nourriture excellente. Le Pigeon mâle la partage même avec sa femelle ; les artistes et les poètes ont maintes fois célébré ce trait de mœurs en l'idéalisant et en faisant le symbole de l'affection conjugale. Peut-être trouverait-on moins poétique le spectacle pourtant absolument comparable cependant d'une femme offrant le sein à son mari !

Avant de quitter les Oiseaux, je voudrais rappeler certains faits observés chez ces animaux et qui viennent à l'encontre de l'affirmation de Buffon, que l'amour maternel est plus fort que la crainte et que l'amour sexuel.

D'abord qu'il soit plus fort que l'amour sexuel, cela est démontré inexact par toutes les observations faites sur les Oiseaux ; très fréquemment la mère néglige sa ponte pour provoquer une ponte ultérieure dont les prémisses la tentent. En ce qui concerne la crainte, nous avons aussi des faits probants qui la montrent plus forte que l'amour maternel ; un des plus nets a été signalé il y a quelques années à la Société de Biologie par le D^r FÉRÉ.

Une Poule conduisait dans un verger huit poussins nés depuis dix jours. Ils étaient éloignés d'elle de deux mètres au plus, sauf un qui était à environ six mètres. Une Pie qui était perchée sur un pommier voisin s'élança tout à coup sur le poussin isolé ; mais apercevant sans doute quelque objet qui l'effraya elle changea subitement de direction, si bien que, dans le crochet qu'elle exécuta dans son vol, elle n'approcha pas le poussin à moins d'un mètre. La Pie était déjà loin et dans une autre direction quand la Poule arriva près du poussin qu'elle paraissait vouloir secourir, mais auquel elle envoya un coup de bec qui le tua net, puis elle s'en retourna en courant couvrir ses autres petits de ses ailes.

Excès d'amour maternel, pourra-t-on dire ! En réalité, la Poule a eu peur ; elle a réagi à la douleur en frappant l'objet qui occupait le plus fortement son attention ; la peur a été plus forte que l'amour maternel et elle s'est vengée sur son petit. D'ailleurs, chacun a pu assister à un spectacle analogue chez l'espèce humaine. Une mère veut franchir un passage à niveau avec sa famille. Un train arrive : elle retient les enfants ; mais l'un d'eux n'écoute pas et traverse la voie ferrée. Le train est passé, l'enfant est sauf. Dès que sa mère l'a rejoint, que fait-elle ? elle lui administre une correction sévère disproportionnée à la faute commise, non pas pour le punir d'avoir désobéi, mais sous l'empire de l'état sthénique secondaire qui caractérise la colère à son paroxysme, L'observation de

BUFFON n'est donc pas exacte ; les expériences que nous venons de citer, car ce sont de véritables expériences, le prouvent surabondamment.

La double incubation utérine et marsupiale des Mammifères Didelphes a souvent été considérée comme une marque d'un amour maternel très développé. Pour beaucoup de personnes la Sarigue est, comme l'Oiseau sur son nid, le symbole idéalisé de la bonne mère de famille.

Mais les naturalistes qui connaissent le niveau intellectuel très peu élevé des Marsupiaux ne verront dans ces faits si souvent cités qu'un cas analogue à ceux que nous avons énumérés soit chez les animaux inférieurs, soit chez les Poissons et les Batraciens pourvus d'une cavité incubatrice où les petits peuvent parfois se réfugier encore quelque temps après la naissance.

L'état d'imperfection des petits Didelphes est tel, au moment de la parturition, que leur survie n'est rendue possible que grâce à l'existence du sac marsupial.

Chez les Mammifères, c'est dans le phénomène de la lactation et de l'allaitement qu'il faut chercher l'origine des rapports de symbiose mutualiste qui unissent la mère et l'enfant. Les troubles physiologiques de la grossesse et de la parturition amènent, parmi d'autres effets trophiques fort curieux, une hypersécrétion des glandes mammaires, qui ne sont, comme on sait, qu'une localisation spéciale des glandes sébacées de la peau.

Le petit, en léchant et suçante cette sécrétion dont il tire sa première nourriture, produit un soulagement de la gêne éprouvée par la femelle. Il devient pour sa mère un instrument de bien-être et le bénéfice que celle-ci en retire est tel qu'il atténue ou même supprime entièrement les instincts les plus énergiques de la race.

On a vu maintes fois les femelles de grands Carnassiers adopter de jeunes Chiens comme nourrissons et on ne compte plus les exemples de Chattes allaitant de jeunes Lapins ou même de jeunes Rats.

Le besoin de se débarrasser d'une sécrétion gênante est assez puissant pour déterminer parfois la femelle qu'on a privée de ses petits à voler la progéniture d'une autre femelle et ces rapt de progéniture ont été constatés même chez des femelles qui allaitaient encore leurs propres enfants, la satisfaction d'un besoin les portant, comme cela arrive généralement, à la recherche d'une satisfaction plus grande et pouvant aller jusqu'à l'excès.

M. MANOUVRIER nous a fait part récemment d'un fait de ce genre dont il fut lui-même le témoin il y a quelques années.

Deux femelles de Rat blanc élevées en demi-liberté avaient mis bas chacune à quelques jours d'intervalle. La première, peu soucieuse de sa progéniture, délaissait fréquemment le nid où se trouvaient ses nourrissons. La seconde, accouchée plus récemment, profita d'une absence de la mauvaise mère pour s'emparer, en quelques instants, des pauvres abandonnés et les transporter dans le coin où elle avait établi le berceau de sa famille.

Chez les animaux plus élevés en organisation, le souvenir du service rendu peut persister au delà du moment précis où son utilité se faisait sentir. Une femelle de Singe Babouin, signalée par BREHM, adoptait non seulement de jeunes Singes mais aussi des jeunes Chiens et Chats qu'elle emportait partout avec elle. BREHM voit dans cet exemple un cas de *bonté remarquable*. Cependant il termine son observation par une remarque qui me paraît bien en faveur d'une interprétation plus dégagée d'anthropomorphisme ¹ :

« Sa tendresse, dit-il, n'allait pas toutefois jusqu'à partager sa nourriture avec ses enfants d'adoption, ce qui m'étonna, car mes Singes partageaient toujours très loyalement tout avec leurs propres jeunes ».

Cette femelle Babouin était d'ailleurs singulièrement intelligente, car un petit Chat, un de ses fils adoptifs, l'ayant égratignée en jouant, elle parut très étonnée ; puis, ayant examiné les pattes du chaton, elle coupa aussitôt les griffes avec ses dents.

Il n'est pas étonnant que des êtres d'une mentalité déjà si développée donnent des preuves d'une plus grande complexité de l'affection maternelle. Ainsi RENGGER a vu un Singe américain (*Cebus*) chassant avec soin les Mouches qui tourmentaient son petit ! DUVAUCEL, un *Hylobates* qui lavait les figures de ses petits dans un ruisseau ².

Les femelles de Singes éprouvent un tel chagrin lorsqu'elles perdent leurs petits que BREHM a remarqué que, chez certaines espèces qu'il a observées en captivité dans l'Afrique du Nord, leur mort en était la conséquence.

Les Singes orphelins sont toujours adoptés et soigneusement gardés par les autres Singes tant mâles que femelles, ce qui prouve que, dans ce cas, au sentiment maternel s'unissent d'autres émotions de l'ordre de celles qui déterminent la sympathie. Le gardien du Zoological garden, dit DARWIN, m'a appris le cas d'adoption d'un Singe *Rhesus* par une vieille femelle de

¹ BREHM, *Thierleben*, I, pp. 10, 1887.

² RENGGER, *Naturgeschichte der Säugethiere von Paraguay*, 1830, pp. 41, 57.

Babouin (*Cynocephalus chacma*). Cependant lorsqu'on introduisit dans sa cage deux Singes, un Drill et un Mandrill, elle parut s'apercevoir que ces deux individus, quoique spécifiquement distincts, étaient plus voisins de sa race ; elle les adopta aussitôt en repoussant le *Rhesus*. Ce dernier, très contrarié de cette expulsion, cherchait toujours, comme un enfant mécontent, à attaquer les deux autres jeunes, toutes les fois qu'il le pouvait sans danger, conduite qui excitait l'indignation du vieux Singe ¹.

En dehors des Singes, dont la parenté avec l'espèce humaine est relativement très proche, et en laissant de côté certains animaux tels que le Chien dont le psychisme a été fortement perfectionné par une longue domesticité, on peut dire que la plupart des Mammifères ne s'élèvent pas beaucoup au-dessus des groupes inférieurs de l'animalité en ce qui concerne les modalités de l'affection maternelle.

Cette affection ne survit pas, en général, aux causes qui l'ont fait apparaître et l'on n'en trouve plus que des traces très vagues une fois la lactation terminée.

Elle est généralement remplacée chez les animaux qui vivent en troupe par des sentiments d'une nature plus générale : la sympathie entre individus appartenant à la même espèce.

Un des zoologistes qui ont le mieux étudié les Carnassiers aquatiques et leurs associations défensives à l'état adulte, A. ALLEN, s'exprime ainsi :

L'indifférence manifestée à l'égard des jeunes Phoques pendant l'élevage est singulière ; je n'ai jamais vu une femelle caresser son petit ; s'il s'aventure quelque peu, on peut s'en emparer et le tuer sous les yeux de sa mère, sans qu'elle témoigne la moindre émotion. Même indifférence de la part du mâle pour tout ce qui se passe en dehors de son séraïl ; tant que les jeunes Phoques n'en dépassent pas les limites il se montre gardien jaloux et dévoué ; mais sitôt que les petits animaux s'éloignent, toute sa sollicitude à leur endroit disparaît...

Certains écrivains prétendent que les Phoques poussent les jeunes à l'eau pour leur apprendre à nager ; pour mon compte je n'ai jamais rien vu de semblable ².

L'on sait que pour les Carnassiers terrestres et pour beaucoup d'autres Mammifères le jeune devient bientôt non seulement indifférent, mais presque odieux au père et à la mère qui l'expulsent du logis familial pour courir à de nouveaux plaisirs.

Il faut donc bien se garder, si l'on veut éviter de tomber dans un anthropomorphisme grossier, de prendre au pied de la lettre cette assertion de WHEWELL citée par DARWIN :

« Lorsqu'on lit les exemples touchants d'affection maternelle qu'on

¹ CH. DARWIN, *la Descendance de l'homme*, traduction Moulinié, t. I, 1872, p. 42.

² ALLEN (J. Asaph), *Histoire des Pinnipèdes de l'Amérique du Nord*, p. 361.

raconte si souvent sur des femmes de toutes nations et des femelles de tous les animaux, qui peut douter que le principe de l'action ne soit le même dans les deux cas ¹ ? ».

En réalité l'amour maternel a bien une base physique commune : la symbiose avec la progéniture ; mais les principes d'action qui résultent de la constitution même du complexe symbiotique varient, comme nous l'avons vu, d'une façon parallèle sans doute, mais complètement indépendante dans les divers groupes.

Les liens multiples qui unissent la mère à sa progéniture, endotokie, viviparité, incubation, lactation, etc., se sont établis d'une façon polyphylétique sous l'influence de causes similaires et sans rapport avec la taxonomie.

Chez les espèces supérieures le complexe désigné sous le nom d'amour maternel s'est dégagé lentement de sa base physique sans jamais s'en séparer complètement. Mais c'est jouer sur les mots que de désigner par les mêmes expressions des états psychiques aussi différents entre eux que les organismes qui en sont le siège.

A mesure que la race humaine s'élève et se perfectionne, l'amour maternel, comme tous les autres sentiments, doit prendre une signification nouvelle en rapport avec le développement graduel de l'humanité.

C'est ce qu'ont bien compris les moralistes :

« Plus l'image physique est éloignée de nous, dit Bernardin de SAINT-PIERRE, plus le sentiment moral a d'étendue, et plus la première est circonscrite, plus le sentiment a d'énergie. Voilà sans doute ce qui rend nos affections si profondes lorsque nous regrettons la mort de nos amis. Notre douleur alors se porte d'un monde à l'autre et d'un objet plein de charmes à un tombeau. Voilà pourquoi ce passage de Jérémie renferme une mélancolie sublime :

Vox in Rama audita est, ploratus et ululatus multus ; Rachel plorans filios suos ; et noluit consolari, quia non sunt (chap. XXXI, 15).

Toutes les consolations qu'on peut donner sur la terre viennent se briser contre ce mot de la douleur maternelle : *non sunt !* »

En écartant ainsi l'image physique nous sommes conduits à envisager l'amour maternel comme un sentiment plus large sortant de son égoïsme primitif et de la période d'altruisme purement familial qu'il a traversée pour entrer dans une phase d'altruisme universel.

Tout en gardant dans chaque sexe les caractères propres qui lui

¹ HEWELL, *Bridgewater Treatise*, p. 263.

conviennent, l'amour des parents pour les enfants reprend le rôle général qu'il possède en principe d'être la condition de la perpétuité de la vie, mais il est en même temps l'initiateur d'une vie meilleure.

« Ce que nous engendrons par l'âme, dit MONTAIGNE, les enfantements de notre esprit, de notre courage, de notre savoir, sont produits par une plus noble partie que la corporelle et sont plus nôtres : nous sommes père et mère ensemble dans cette génération ».

Et pour la femme, en particulier, elle n'est plus seulement la mère éventuelle de quelques enfants qui lui sont attachés par une accidentelle parenté sanguine ; elle a pour enfants tous les fils des générations qui se succèdent pendant son existence et à l'éducation desquelles elle peut contribuer par son action éducatrice.

De cette transformation altruiste du sentiment maternel, les épouses de l'avenir seront récompensées dans la mesure où y auront travaillé les mères. Car c'est chez l'enfant que se forme le futur époux.

PLUTARQUE raconte qu'une étrangère, visitant Sparte, dit un jour à Gorgone, la femme de Léonidas : « Il n'y a femmes au monde que vous autres Lacédémoniennes qui commandiez à vos hommes ». — « C'est que nous sommes les seules, répondit Gorgone, qui mettions au monde des hommes ».

Peut-être les Insectes sociaux, les Abeilles et les Fourmis, chez lesquels une partie, de beaucoup la plus importante, des soins maternels sont confiés à des femelles stériles ou à des neutres, c'est-à-dire à des êtres n'ayant avec la progéniture aucun lien direct et immédiat de consanguinité, nous permettent-ils d'entrevoir ce que pourraient être, dans l'espèce humaine perfectionnée, les sentiments qui remplaceront l'amour maternel égoïste des temps animaux.

BIBLIOGRAPHIE

01. — CARLGREN (O.). — Die Brutpflege der Actinarien. *Biol. Centralbl.*, XXI, pp. 468-484 (13 fig. dans le texte), 1901.
04. — DOLLO (Louis). — Résultats du voyage du S. Y. Belgica, Zoologie, Poissons. Poche incubatrice, pp. 229-232.
92. — FÉRÉ (Ch.). — La pathologie des émotions, 1892, p. 350.
97. — FÉRÉ (Ch.). — Sur la psychologie de l'infanticide chez les animaux. *C. R. de la Soc. de Biologie*, 10 juillet 1897, p. 669.
78. — GIARD (A.). — Particularités de reproduction de certains Échinodermes en rapport avec l'éthologie de ces animaux. *Bull. scient. dépt. du Nord*, X, p. 296.

87. — GIARD (Alfred). — La castration parasitaire, etc. *Bulletin scientifique du dépt. du Nord*, t. XVIII, 1887, p. 26 et note 1.
04. — JULIN (Ch.). — Recherches sur la phylogénèse des Tuniciers *Archiascidia napolitana*, nov. gen. nov. sp. *Mitth. Zool. Stat. Neapel*. Bd XVI, pp. 510-511.
03. — KIRKALDY (G. W.). — Upon maternal sollicitude in *Rhynchota* and other non social insects. *The Entomologist*, vol. 36, n° 480, pp. 113-120.
05. — LÉCAILLON (A.). — Sur la biologie et la psychologie d'une Araignée (*Chiracanthium carnifex* Fab.). *L'Année psychologique*, 10^e année, pp. 62-83.
04. — LUDWIG (H.). — *Zool. Jahrb.*, 1904, suppl. VII, p. 690.
04. — PELLEGRIN (Jacques). — Contributions à l'étude anatomique, etc., des Cichlidés. (L'incubation buccale, pp. 72-82). Ext. *Mém. Soc. zool. Fr.*, XVI.
03. — PIERRE (l'abbé). — Note sur les mœurs d'*Elasmostethus griseus* L = *interstinctus* Reut. *Bull. Soc. entomol. de France*, 1903, p. 131.
92. — SALENSKY (W.). — Ueber die Thätigkeit der Kalymnocyten (Testazellen) bei der Entwicklung einiger Synascidien, in *Festsch. LEUCKART*, Leipzig, 1892. p. 109.
00. — SAMPSON (Lilian. V.). — Unusual modes of breeding and development among Anura. (*Amer. Nat.*, vol. 34, sept. 1900, pp. 687-715).
44. — SARS (M.). — Mémoire sur le développement des Astéries. *Annales Sc. nat.* (3). Zoologie II, p. 190, Pl. 13, A.
03. — SCHOUTEDEN (H.). — La sollicitude maternelle chez les Hémiptères. *Revue de l'Université de Bruxelles*, VIII, juin-juillet 1903, pp. 771-777.
41. — VALENCIENNES. — Observations faites pendant l'incubation d'une femelle de Python à deux raies (*Python bivittatus* KULL) pendant les mois de mai et de juin 1841. *Ann. Sc. nat., Zool.* (2), t. XVI, 1841, p. 65.
00. — WIEDERSHEIM. — Brutpflege bei niederen Wirbelthieren. *Biol. Centrbl.* 1., 20, Bd., 1900.

LA CASTRATION PARASITAIRE.

XVI.	— De l'influence de certains parasites Rhizocéphales sur les caractères sexuels extérieurs de leur hôte.....	page 239
XVII.	— La Castration parasitaire et son influence sur les caractères extérieurs du sexe mâle chez les Crustacés Décapodes.....	— 241
XVIII.	— La Castration parasitaire, nouvelles recherches.....	— 262
XIX.	— Sur la Castration parasitaire du <i>Lychnis dioïca</i> par l' <i>Ustilago antherarum</i>	— 291
XX.	— Sur la Castration parasitaire de l' <i>Hypericum perforatum</i> L. par la <i>Cecidomyia hyperici</i> et par l' <i>Erysiphe martii</i> .	— 296
XXI.	— Comment la castration parasitaire agit-elle sur les caractères sexuels secondaires ?.....	— 299
XXII.	— Sur une galle produite chez le <i>Typhlocyba rosæ</i> par une larve d'Hyménoptère.....	— 302
XXIII.	— Sur la castration parasitaire des <i>Typhlocyba</i> par une larve d'Hyménoptère (<i>Aphelopus melaleucus</i>) et par une larve de Diptère.....	— 305
XXIV.	— Sur les parasites Bopyriens et la Castration parasitaire.....	— 308
XXV.	— Sur la transformation de <i>Pulicaria dysenterica</i> en une plante dioïque.....	— 311
XXVI.	— Sur le passage de l'hermaphrodisme à la séparation des sexes par Castration parasitaire unilatérale.....	— 331
XXVII.	— Sur certains cas de dédoublement des courbes de Galton dus au parasitisme et sur le dimorphisme d'origine parasitaire.....	— 335
XXVIII.	— Préface au Catalogue des Zoocécidies de Darboux et Houard.....	— 339
XXIX.	— Sur le parasitisme placentaire des Monstrillidæ.....	— 341
XXX.	— Sur la signification générale du parasitisme placentaire.....	— 343

XVI

DE L'INFLUENCE DE CERTAINS PARASITES RHIZOCÉPHALES SUR LES CARACTÈRES SEXUELS EXTÉRIEURS DE LEUR HÔTE ¹.

La plupart des Rhizocéphales parasites des Crustacés Décapodes occasionnent l'atrophie des glandes génitales de leur hôte sans que les caractères sexuels extérieurs de ce dernier subissent la moindre modification. C'est ainsi que *Sacculina triangularis* ANDERSON, qui se trouve assez fréquemment au Pouliguen et plus rarement à Concarneau sur *Platycarcinus pagurus*, affecte aussi bien les mâles que les femelles, débordant largement de chaque côté la queue étroite des premiers, tandis qu'elle est entièrement protégée par l'appendice plus large de l'autre sexe.

Mais il n'en est pas toujours de même et, dans certains cas, le parasite détermine par sa présence des modifications assez étendues, pour que les mâles infestés deviennent semblables aux femelles chez des types où le dimorphisme sexuel est des plus accentués. Un exemple très net de cette singulière transformation nous est fourni par *Sacculina fraissei* nov. spec., parasite du *Stenorynchus phalangiium* PENNANT. Cette Sacculine, signalée sans description par FRAISSE, dans le golfe de Naples, se rencontre communément à Concarneau dans la baie de la Forest. On peut évaluer à un sur cinquante environ le nombre des *Stenorynchus* infestés par ce Rhizocéphale. Comme pour la Sacculine du *C. mænas*, le parasite arrive à sa complète formation pendant la période de reproduction du Crabe, c'est-à-dire dans le cas actuel, pendant les mois de juin et juillet.

Sacculina fraissei se distingue facilement des espèces du même genre par sa forme extérieure et son organisation. Elle est entièrement cachée dans l'espèce de boîte formée par la queue du Crabe et le plastron sternal. Ses contours sont cordiformes. L'ouverture cloacale est presque sessile, irrégulièrement triangulaire chez les jeunes. Le cercle chitineux qui entoure le pédoncule est très simple et peu marqué. Le pédoncule est court; les racines sont plus épaisses et plus irrégulièrement ramifiées

¹ Comptes rendus de l'Académie des Sciences, 5 juillet 1886.

que celles de *S. carcini*, les glandes collatérales sont bien développées et situées sur les côtés et vers le tiers supérieur de la hauteur. L'orientation est la même que celle de *Sacculina carcini*. Les testicules, presque sphériques, sont situés à la partie médiane de la moitié postérieure des ovaires, presque au centre de figure du parasite ; ils donnent naissance chacun à un long canal déférent qui gagne le bord postérieur et le contourne pour venir déboucher dans la région sus-pédonculaire. *S. fraissei* appartient donc au groupe des Sacculines *mésorchidées* dont le type est *Sacculina corculum* KOSSMANN, parasite de l'*Atergatis floridus*.

Il m'avait paru d'abord que les femelles de *Stenorynchus* étaient seules infestées par le parasite, ce qui semblait d'autant plus étonnant que chez *Stenorynchus phalangium* le nombre des mâles dépasse de beaucoup celui des femelles. Un examen plus attentif m'a démontré que le sexe mâle n'est pas indemne, bien qu'il semble moins fréquemment atteint (une fois sur six environ).

Chez les femelles, l'influence du parasite se fait déjà sentir à l'extérieur par une modification profonde des quatre paires de pattes ovigères. Ces appendices sont très réduits sans que l'on puisse attribuer leur atrophie à l'usure produite par le frottement de la Sacculine. Je me suis assuré en effet que, chez des femelles adultes où la Sacculine récemment évaginée était encore de très petite taille, les pattes ovigères présentaient déjà l'aspect chétif d'organes avortés.

Bientôt j'observai des *Stenorynchus* infestés et en apparence tout semblables aux précédents chez lesquels ces pattes n'existaient plus, mais où il me fut facile de trouver des stylets copulateurs fortement réduits, il est vrai, et une position différente des ouvertures génitales.

Ces individus étaient des mâles dont la queue avait cependant tous les caractères extérieurs de l'appendice femelle et semblait disposée pour abriter le parasite avec la même perfection qu'elle abrite les œufs dans l'autre sexe.

De plus, les caractères sexuels secondaires de ces mâles infestés étaient également modifiés dans le même sens que les caractères primaires. Les pinces, au lieu d'être fortement développées, étaient réduites et ne dépassaient pas longuement la tête, comme chez les mâles normaux ; en un mot, elles présentaient la même disposition que chez les femelles. Toutes ces particularités sont d'autant plus frappantes qu'à l'état normal le *Stenorynchus* est un des Décapodes brachyures chez lesquels le dimorphisme sexuel est le mieux indiqué.

Pour trouver des faits comparables à ceux que nous venons d'exposer,

il faut invoquer les effets produits par la castration chez les Vertébrés supérieurs et l'apparition, chez les eunuques, de certains caractères sexuels secondaires, appartenant ordinairement au sexe femelle.

A un autre point de vue, la fausse finalité, défavorable au Crabe, qui fait apparaître chez un sexe un caractère de l'autre sexe, dans le but apparent de protéger un parasite, n'est pas le seul exemple que nous donne la nature de cette sorte de lutte entre la sélection naturelle et la sélection sexuelle. Ne voit-on pas les étamines du *Melandryum dioicum*, normalement avortées dans le sexe femelle, se développer cependant lorsque la plante est infestée par l'*Ustilago antherarum* et redevenir, en apparence, hermaphrodite pour permettre la fructification du parasite ?

Il est probable que les observations que j'ai faites sur la Sacculine du *Stenorynchus* doivent s'étendre à d'autres espèces, et notamment à la *Sacculina neglecta* de l'*Inachus scorpis* qui, selon FRAISSE, n'infesterait que les femelles. Aussi je m'empresse de déclarer que j'abandonne l'argument que j'avais tiré de ce chef contre la théorie de la migration de l'embryon des Rhizocéphales. J'ajoute d'ailleurs que tous les faits contenus dans la présente Note s'expliquent parfaitement dans l'hypothèse de la fixation directe, qui me paraît toujours de beaucoup la plus probable.

XVII

LA CASTRATION PARASITAIRE

ET SON INFLUENCE SUR LES CARACTÈRES EXTÉRIEURS DU SEXE MÂLE

CHEZ LES CRUSTACÉS DÉCAPODES, ¹.

« Quoi qu'on ait pu dire sur les avantages qu'il y a pour l'expérimentateur de n'avoir pas d'idée préconçue, il est démontré, par des exemples innombrables, qu'on laisse souvent échapper les phénomènes qu'on ne s'attendait pas à rencontrer et que l'observation est bien plus intense et bien plus fructueuse quand le chercheur sait d'avance ce qu'il doit trouver et qu'il s'acharne à le trouver malgré de premiers succès » ².

Ainsi s'exprimait, en ouvrant son cours de l'an dernier, un des maîtres de la biologie française, et jamais affirmation ne fut plus utile à répéter que celle-là. Il suffit, pour s'en convaincre, de parcourir les mémoires

¹ *Bulletin Scientifique* t. XVIII 1887, p. 1-28.

² MAREY, Les lois de la mécanique en biologie (*Revue rose*, 3 juillet 1886, p. 3).

élaborés depuis quelque temps dans la plupart de nos laboratoires de zoologie. Le triomphe de l'école de CUVIER est aujourd'hui complet; le dogmatisme intolérant et les tendances exclusivement empiriques de ceux qui détiennent les chaires magistrales ne permettent plus la moindre vue d'ensemble. Englober et couper, décrire à peu près une préparation microscopique, raconter au public les petites mésaventures d'une cuisine histologique mal comprise, cela constitue une thèse présentable; quant à la conclusion du mémoire, elle doit être empreinte de la plus grande réserve. On dira, par exemple, que les Brachiopodes sont probablement des Brachiopodes et que malgré tous les travaux récents sur les Tuniciers et les Bryozoaires, l'embranchement des Mollusques est encore debout. Et cependant l'énorme amoncellement de faits que les naturalistes du monde entier accumulent chaque jour rend de plus en plus nécessaire l'emploi de la méthode synthétique sans laquelle la science n'est que chaos. D'ailleurs les idées théoriques loin d'être, comme on l'a prétendu, une source d'erreurs, permettent bien souvent de corriger d'anciennes vues fausses ou incomplètes et de mettre en valeur des particularités qui, sans elles, auraient passé inaperçues.

La présente note sera, je pense, une nouvelle démonstration de l'aphorisme énoncé par M. le professeur MAREY.

I.

Dans le courant de l'été dernier, j'eus l'occasion d'étudier, à Concarneau, une Sacculine parasite de *Stenorynchus phalangium* PENNANT. Cette Sacculine avait déjà été signalée sans description par FRAISSE qui l'avait rencontrée à Naples: je l'ai appelée *Sacculina fraissei* en l'honneur de ce zoologiste. Elle paraît assez commune. Bien que de semblables statistiques soient très sujettes à varier et ne fournissent qu'un résultat d'une approximation grossière, j'évalue à un sur cinquante environ le nombre des *Stenorynchus* infestés par ce Rhizocéphale parmi ceux pêchés dans la baie de la Forest.

Sacculina fraissei se distingue facilement des autres espèces du même genre par sa forme extérieure et son organisation. Elle est entièrement cachée dans l'espèce de boîte formée par la queue du crabe et le plastron sternal. Ses contours sont cordiformes. L'ouverture cloacale est presque sessile, irrégulièrement triangulaire chez les jeunes individus. Le cercle chitineux qui entoure le pédoncule est très simple et peu marqué, le pédoncule est creux; les racines sont plus épaisses et plus irrégulièrement ramifiées que celles de *S. carcini*; les glandes collétrériques annexes de

l'ovaire sont bien développées et situées sur les côtés, vers le tiers supérieur de la hauteur. L'orientation est la même que celle de *Sacculina carcini*. Les testicules ovoïdes, presque sphériques, sont situés à la partie médiane de la moitié postérieure des ovaires, presque au centre de figure du parasite ; ils donnent naissance chacun à un long canal déférent qui gagne le bord postérieur de l'ovaire et le contourne pour venir déboucher dans la région sus-pédonculaire. *S. fraissei* appartient donc au groupe des Sacculines *mésorchidées* dont le type est *Sacculina corculum* KOSSMANN parasite d'*Atergatis floridus*. Comme pour le parasite du *C. maenas*, la Sacculine arrive à sa complète formation pendant la période de reproduction du Crabe, c'est-à-dire dans le cas actuel, pendant les mois de juin et juillet ¹.

Depuis l'année 1873 où j'ai commencé à étudier les Rhizocéphales, j'ai rencontré, sur les Crustacés de nos côtes, une *vingtaine* d'espèces de Sacculines dont plusieurs sont nouvelles pour la science ou ne sont encore qu'imparfaitement connues. Jusqu'à présent je n'ai rien publié sur ces animaux. Pourquoi ai-je attaché une importance particulière à la découverte de la Sacculine du *Stenorynchus* et me suis-je livré à une recherche plus active de ce parasite ? C'est que FRAISSE avait fait sur une espèce parasite également d'un Oxyrynque, la *Sacculina neglecta* de l'*Inachus scorpio* une observation qui, si elle était exacte, présenterait un grand intérêt. FRAISSE, affirmait, en effet ², que les mâles de l'*Inachus scorpio* ne sont jamais infestés par la Sacculine et il attribuait cette immunité à l'étroitesse de leur abdomen : « Die Maennchen von Inachus sind nach meinen Beobachtungen nie von Schmarotzren heimgesucht, wahrscheinlich wegen der anderen Form und Kleinheit ihres Hinterleibes ».

Le dimorphisme sexuel des *Stenorynchus* étant aussi accentué que celui des *Inachus*, il paraissait vraisemblable que la *Sacculina fraissei* offrirait la même particularité éthologique que *Sacculina neglecta* et n'infesterait que les femelles. La confirmation de l'observation de FRAISSE eut été un nouvel argument en faveur de la théorie de la fixation locale de l'embryon des Rhizocéphales, opposée à l'hypothèse bizarre de la migration des larves récemment émise par Y. DELAGE. Comme chez toutes les espèces de Décapodes, toutes plus ou moins dimorphes, chez lesquelles j'avais rencontré des Sacculines, je n'avais jamais observé

¹ Mon excellent ami M. le professeur MARION m'a envoyé il y a quelques années une Sacculine parasite du *Stenorynchus aegyptius* Milne-Edwards, qui est évidemment très voisine de *S. fraissei*. Je la désigne sous le nom de *S. fraissei* var. *aegyptia*. Le *Stenorynchus* qui la portait provenait des fonds vaseux à l'est du port d'Alger, entre l'usine à gaz et les bains de l'Agha.

² P. FRAISSE. *Die Gattung Cryptoniscus* Fr. Mueller, 1877, p. 23, note 3.

même une immunité relative du sexe mâle, la prétendue découverte de FRAISSE me paraissait *trop* prouver. Cependant on ne pouvait la supposer inexacte *a priori*, car elle semblait se rattacher à un autre fait de même nature depuis longtemps signalé chez d'autres parasites. Dès 1837, RATHKE écrivait : *Mirabile dictu Bopyri omnia quæ vidi exempla — vidi autem eorum plures centurias — solummodo in Palæmonibus feminis repereram, licet in manus meas non pauciores horum animalium mares, quam feminæ incidissent* (De Bopyro et Nereïde, p. 18). Le choix dans la fixation ne semble pas théoriquement plus impossible chez les Sacculines que chez les Bopyres.

Quoi qu'il en soit, pendant plusieurs jours j'examinai avec soin les nombreux *Stenorynchus* que chaque coup de chalut ramène du fond de la baie de la Forest. A première vue, l'examen superficiel que l'on peut faire sur le bateau semble confirmer pleinement l'opinion de FRAISSE. Le premier jour de dragage, je rentrai au laboratoire, bien convaincu que je ne rapportais que des *Stenorynchus* femelles porteurs de Sacculines. Ce crabe est tellement transparent que même sans soulever la queue, on distingue parfaitement la teinte jaunâtre du parasite à travers les téguments de son hôte.

Comme chez les *Stenorynchus*, le nombre des mâles dépasse de beaucoup celui des femelles, l'immunité apparente des premiers devenait encore plus singulière. Mais l'étude attentive de ces Crustacés me révéla bientôt des faits très curieux quoique bien différents de celui signalé par FRAISSE.

Chez les femelles infestées, l'influence du parasite qui se fait sentir à l'intérieur par l'avortement des ovules, se traduit extérieurement par une modification profonde des quatre paires de pattes ovigères de l'abdomen. Ces appendices sont d'une taille très inférieure à la normale, parfois réduits à de petits arcs à peine plumeux. Et l'on ne peut attribuer leur atrophie à l'usure produite par le frottement de la Sacculine. Je me suis assuré, en effet, que chez des femelles adultes où la Sacculine, récemment évaginée, était encore de très petite taille et se trouvait éloignée de tout contact avec les pattes ovigères, ces dernières présentaient déjà l'aspect chétif et rabougré d'organes avortés. Il y a donc là non pas une action mécanique, mais un fait remarquable de corrélation de croissance.

Bientôt j'observai des *Stenorynchus* infestés et en apparence tout semblables aux précédents, chez lesquels les pattes ovigères n'existaient plus, mais dans ces cas, il était facile de trouver, entre le parasite et la face sternale du crabe, des stylets copulateurs d'une taille réduite, il est vrai, et, de plus, la position des ouvertures génitales était différente. En un mot, ces individus étaient des mâles dont la queue avait cependant la largeur et tous les caractères extérieurs de l'appendice d'une femelle et

semblait disposée pour abriter le parasite avec la même perfection qu'elle abrite les œufs dans l'autre sexe.

Il y a plus : les caractères sexuels secondaires de ces mâles infestés étaient également modifiés dans le même sens que les caractères primaires. Les pinces de la première paire de pattes, au lieu d'être fortement développées et de dépasser longuement la tête comme chez les mâles normaux, étaient faibles et réduites comme dans le sexe femelle. Toutes ces particularités sont d'autant plus frappantes qu'à l'état ordinaire le *Stenorynchus* est un des Décapodes brachyures chez lesquels le dimorphisme sexuel est des plus accentués. Un dessin de ces mâles châtrés par le parasite est, pensons nous, absolument inutile. Il se confondrait avec les figures classiques données pour le sexe femelle. Le nombre de ces mâles est, d'ailleurs, plus restreint que celui des femelles infestées (un pour six environ d'après mes statistiques). En présence de ce résultat, j'ai tout lieu de supposer que FRAISSE, occupé plus spécialement à l'étude des *Cryptoniscus*, s'est contenté d'un examen trop rapide de l'*Inachus scorpio* infesté par *Sacculina neglecta* et que chez cet Oxyrynque comme chez les *Stenorynchus* le sexe mâle n'est pas à l'abri des atteintes des Rhizocéphales.

II.

Depuis 1873, je puis dire sans exagération que des milliers de *C. maenas*, porteurs de Sacculines, me sont passés sous les yeux. Plus récemment, Yves DELAGE a, de son côté, examiné un nombre respectable de ces animaux. Il l'a fait avec un désir très légitime, mais particulièrement vif, de voir des choses que je n'aurais pas vues. A l'étranger, KOSSMANN a également étudié les Rhizocéphales avec beaucoup de soin et de succès. Cependant ni KOSSMANN, ni DELAGE, ni moi, n'avions observé un fait très important qui crève les yeux lorsqu'au lieu de voir on regarde. Ce fait peut s'énoncer ainsi : *Lorsqu'un jeune Carcinus Maenas mâle est infesté par une Sacculine, il prend, en partie, les caractères sexuels extérieurs du sexe femelle.* La ressemblance peut aller assez loin pour causer un moment d'embarras dans la détermination des sexes, si l'on néglige de soulever l'appendice caudal.

Même l'an dernier, lorsque j'annonçais à l'Académie les curieuses observations que j'avais faites sur la Sacculine du *Stenorynchus*¹, je considérais encore ce type comme exceptionnel et je pensais que chez la

¹ GIARD. De l'influence de certains parasites rhizocéphales sur les caractères sexuels extérieurs de leur hôte. (*Comptes-rendus de l'Académie des Sciences*, 5 juillet 1886).

plupart des Crustacés Décapodes, l'atrophie des glandes génitales mâles, causée par la présence d'une Sacculine, n'entraînait aucune modification des caractères sexuels extérieurs. Cependant j'avais un vague souvenir des cas embarrassants auxquels j'ai fait allusion ci-dessus. Aussi, dès mon arrivée à Wimereux, pendant les vacances, profitant de ce que la Sacculine était relativement commune cet été, j'examinais un grand nombre de *C. maenas* infestés et il me fut bientôt facile de constater et de faire

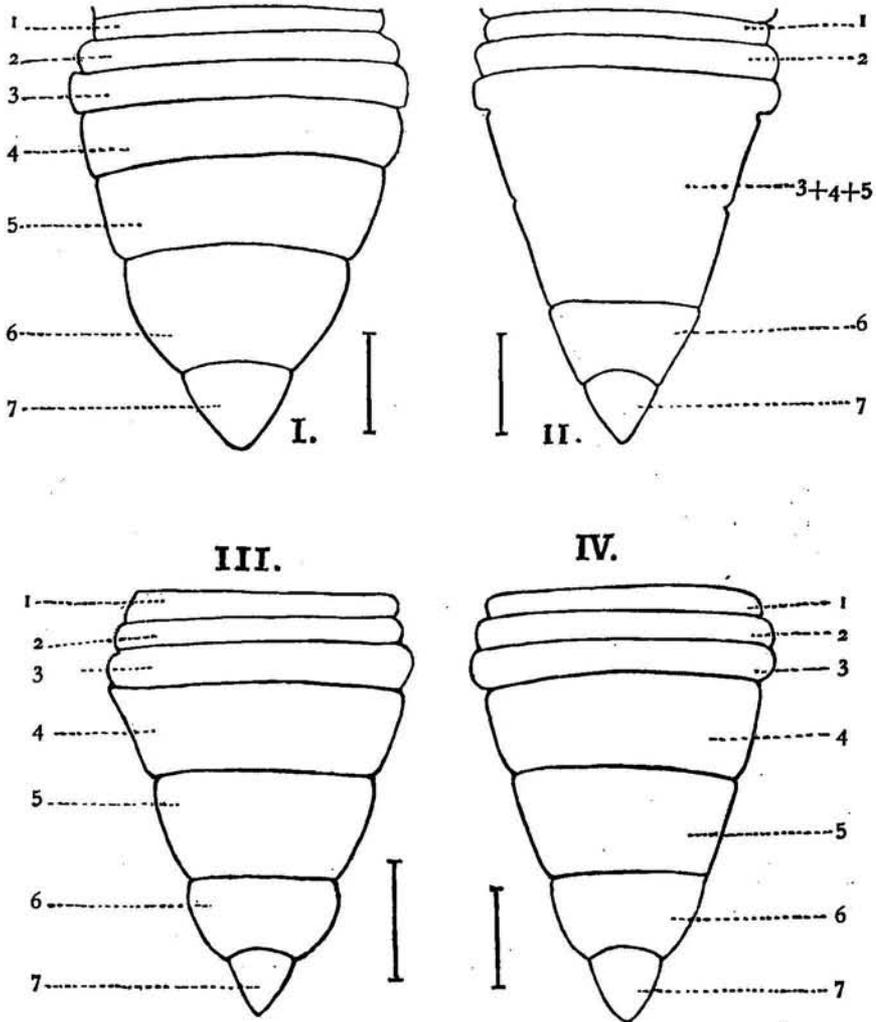


Fig. I à IV. — *Carcinus maenas*.

I. Femelle.

II. Mâle.

III. Mâle infesté par *Sacculina*.

IV. Mâle infesté par *Entions*.

constater à mes élèves les effets de la castration parasitaire sur les jeunes crabes mâles. Tant il est vrai, comme le dit MAREY, que *l'observation est bien plus intense et bien plus fructueuse quand le chercheur sait d'avance ce qu'il doit trouver et qu'il s'acharne à le trouver malgré de premiers succès.*

Les caractères sexuels extérieurs des Crustacés décapodes brachyures, sont trop bien connus pour que nous nous arrêtions longtemps à les décrire. On sait que le principal d'entre eux consiste en ce que la queue (abdomen) de ces animaux, est généralement large et ovalaire dans le sexe femelle, tandis qu'elle est étroite, trapézoïdale ou triangulaire dans le sexe mâle. Cet abdomen est composé de sept somites, dont les deux premiers (1 et 2), portent des stylets copulateurs chez le mâle, tandis que chez la femelle, les somites 2, 3, 4 et 5 sont munis de pattes plumeuses destinées à maintenir les œufs. Enfin, chez un certain nombre d'espèces, notamment chez *Carcinus maenas* et chez les *Portunus*, les somites 3, 4 et 5 sont intimement soudés chez le mâle, de telle sorte que la queue ne paraît plus formée que de cinq segments, 1, 2, 3, 4, 5, 6 et 7.

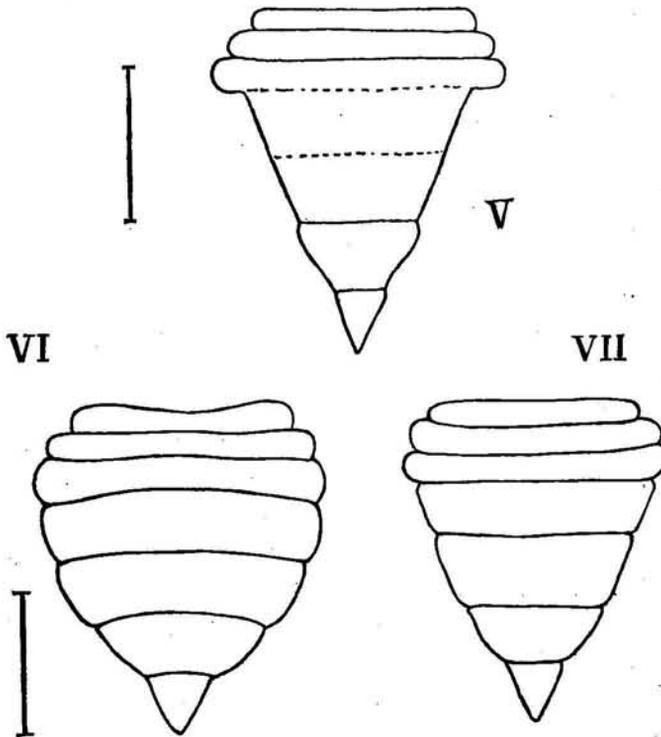


Fig. V a VII. — *Portunus holosatus*.

V. Mâle.

VI. Femelle.

VII. Mâle infesté par *Sacculina*.

GROBEN a fait remarquer que la coalescence des anneaux 3, 4, 5 chez le sexe mâle, n'existait pas chez certains Cyclométopes (*Eriphia spinifrons*, *Pilumnus hirtellus*), et que de même dans les autres groupes de Brachyures (Notopodes, Oxystomes, Oxyrhynques, Catométopes), à côté de formes où l'abdomen du mâle compte 5 anneaux, on en trouve d'autres qui ont gardé les 7 somites primitifs. D'où l'on peut conclure que la coalescence s'est produite d'une façon indépendante dans les diverses sections de Brachyures et qu'elle constitue vraisemblablement une disposition utile pour l'acte de la copulation. Enfin les pinces sont généralement plus développées dans le sexe mâle.

Tous ces caractères sexuels extérieurs disparaissent plus ou moins lorsque le Crabe est rendu stérile par la présence d'un parasite ; les stylets copulateurs et les pattes ovigères sont fréquemment plus ou moins atrophiés, mais toujours beaucoup moins que cela n'a lieu chez le *Stenorhynchus*. La modification porte surtout sur la forme générale de la queue qui, dans le sexe mâle, prend l'aspect que nous reproduisons (fig. III). L'ensemble de l'organe, sans atteindre exactement la largeur qu'il présente dans le sexe femelle, est cependant beaucoup plus large que chez les mâles normaux. Les anneaux 3, 4 et 5 sont généralement encore soudés entre eux ou très faiblement mobiles, mais leurs contours sont bien délimités et ils semblent tout-à-fait distincts ; l'anneau 3 déborde moins largement ceux qui le suivent. L'anneau 6 (celui qui chez les Macroures porte les uropodes), est arrondi sur les bords libres et présente presque la forme d'un demi-cercle au lieu d'être trapézoïdal, comme dans le mâle ordinaire.

Toutes ces modifications se produisent d'une façon plus ou moins complète, suivant que le crabe a été infesté à un âge plus ou moins avancé ; les vieux mâles porteurs de Sacculines ne diffèrent en rien des mâles normaux ; tout au plus, le segment n° 6 est-il légèrement élargi sur les bords.

J'ai observé des modifications tout-à-fait identiques à celles de *C. maenas* sur les jeunes mâles de *Portunus holsatus* infestés par *Sacculina andersoni* n. sp. (fig. VII).

Les mâles de *Cancer pagurus* infestés par *Sacculina triangularis* ANDERSON, ceux de *Portunus puber* infestés par *S. priei* n. sp., et ceux de *Platyonichus latipes*, infestés par *S. betencourti* n. sp., nous ont présenté des modifications beaucoup moins considérables.

III.

Mon attention ayant ainsi été attirée sur l'influence de la castration parasitaire due à la présence d'un Rhizocéphale, j'examinai avec plus de soin que je ne l'avais fait jusqu'alors, les Crustacés mâles infestés par les Isopodes du groupe des Bopyriens. Je savais que ces Isopodes occasionnent ordinairement la sérité de leurs hôtes. Toutefois il y a des exceptions plus nombreuses que pour les Rhizocéphales et dans pas mal de cas on peut encore observer un fonctionnement imparfait, il est vrai, des glandes génitales mâles ou femelles des Décapodes porteurs d'*Entoniscus* ou de Bopyriens.

Les jeunes mâles de *C. mænas* infestés par *Portunion mænadis* présentent fréquemment une modification des caractères sexuels extérieurs, mais cette modification est moins profonde que celle que nous avons étudiée ci-dessus. Elle consiste d'abord dans la soudure moins complète chez le mâle infesté des anneaux abdominaux 3, 4 et 5 et surtout dans la forme du sixième anneau qui s'élargit sur les bords libres comme chez les mâles sacculinifères (V. fig. IV). Cette dernière particularité est vraiment intéressante. Chez les mâles porteurs de Sacculines, la queue étant progressivement soulevée par le parasite, on pouvait croire que l'élargissement du sixième somite était dû à ce que cet anneau n'était plus resserré dans la gouttière creusée à la partie sternale de la carapace du crabe. Mais la même explication ne peut être donnée dans le cas de mâle porteur d'*Entoniscus* et l'on est bien forcé d'admettre que cette modification du sixième somite est un phénomène de corrélation de croissance sans aucune cause mécanique directe.

J'aurais voulu poursuivre l'observation de ces faits curieux chez d'autres espèces de Décapodes infestés par des *Entione*; malheureusement ces parasites sont rares et le *Platyonychus latipes* qui est très fréquemment infesté à Wimereux par le *Portunion Kossmanni* se prête mal à l'étude de cette question à cause de l'étroitesse de l'abdomen dans les deux sexes.

En tenant compte des faits que nous venons d'exposer, il est permis de se demander si la particularité signalée par РАТНКЕ et que nous avons rappelée ci-dessus, l'infestation exclusive des femelles de Palæmons par le *Bopyrus squillarum* ne serait pas explicable par une erreur analogue à celle que nous avons primitivement commise à propos de la Sacculine de *Stenorynchus*.

RATHKE a encore signalé le premier et tous les auteurs subséquents ont confirmé cette indication que la présence d'un Bopyre entraînait la stérilité du Palæmon qui le portait.

*Haud minus memoratu dignum hoc mihi videtur, quod neque eo anni tempore quo Palæmones ova sua (sub cauda) fovent, neque ullo alio tempore inter ea horum animalium exempla, quæ Bopyrum exceperant, ullum inveni cujus ova ita exculta fuissent, ut partu edi potuissent*¹.

Mais les caractères extérieurs qui distinguent les sexes chez les Palæmons sont peu apparents. GROBBEN² qui a récemment étudié cette question d'une manière assez complète sur *Palaemon rectirostris*, attribue au mâle les particularités différentielles suivantes :

1° Sa taille est plus petite ;

2° Le rameau interne de la première paire de pattes abdominales est beaucoup plus développé que chez la femelle ;

3° La seconde patte abdominale porte du côté interne de son rameau interne un appendice styloïde garni de poils raides³ ;

4° Le rameau de la première antenne qui porte les soies olfactives est plus grand que chez la femelle et cela d'une manière absolue et non pas seulement relativement à la grandeur du corps. Les soies olfactives sont aussi plus nombreuses.

Comme les Bopyriens infestent généralement les jeunes Décapodes le caractère (1°) tiré de la taille ne peut avoir aucune utilité pour la question qui nous occupe. Les autres caractères consistent dans le développement plus grand chez le mâle d'organes qui existent à un degré moindre chez la femelle. Il est vraisemblable de supposer que l'atrophie des glandes génitales doit avoir un retentissement sur le développement de ces organes extérieurs. Enfin comme il est très probable que RATHKE ne s'est pas livré à une dissection complète des Palæmons infestés qu'il examinait et qu'il s'est borné sans doute à une détermination des sexes par les caractères extérieurs les plus saillants, il y aurait lieu de vérifier si cette détermination n'a pas été rendue erronée par l'influence du parasite lui-même et si RATHKE n'a pas pris pour des femelles des mâles chez lesquels la présence du Bopyre a empêché l'apparition des caractères sexuels extérieurs.

¹ RATHKE. *De Bopyro et Nereide*, 1837, p. 18.

² GROBBEN. *Beiträge zur Kenntniss der maennlicher Geschlechtsorgane der Dekapoden*. Wien, 1878, p. 76, 77 et 79.

³ HELLER indique en outre un deuxième appendice interne et plus petit ; mais il a pris pour tel le rétinaclé (HELLER, *Die Crustaceen des südlichen Europa*. Wien, 1863.)

Cette vérification très intéressante pourrait se faire fort rapidement dans les localités où le Bopyre est très abondant. Je signalerai comme particulièrement favorable pour cette recherche le petit port de St-Vaast la Hougue. J'y ai trouvé il y a quelques années (en 1875) le *Bopyrus squillarum* en très grande abondance, malheureusement à cette époque la question que nous discutons n'était pas encore posée et je ne m'en suis nullement préoccupé.

En outre des cas précédents un seul exemple de castration parasitaire est encore signalé chez les Crustacés. Il s'agit d'un Copépode le *Cyclops tenuicornis* infesté par des larves de Distome et présentant comme conséquence pendant toute sa vie des caractères embryonnaires ¹.

IV.

Un cas de castration parasitaire absolument comparable à celui que nous venons d'étudier chez les Crustacés Décapodes a été signalé par PÉREZ chez les Insectes hyménoptères du genre *Andrena* infestés par les *Stylops* ². La communication du savant professeur de Bordeaux est des plus intéressantes et ne paraît pas avoir été suffisamment appréciée par les zoologistes français et étrangers. Aussi, croyons-nous utile de reproduire ici le résumé qui en a été donné dans la *Revue internationale des Sciences*.

Ayant remarqué que certaines espèces d'Andrènes sont constamment porteuses d'un parasite et ayant examiné de plus près ces espèces, PÉREZ reconnut qu'elles ne sont que des formes anormales d'autres espèces, ce qui le conduisit à étudier les modifications anatomiques qui, chez l'abeille, sont corrélatives de la présence d'un parasite.

En général, une Andrène styloposée a la tête plus petite qu'un individu normal de même espèce, l'abdomen plus globuleux, le tégument de ce dernier organe parfois décoloré, sa ponctuation moins marquée, sa villosité plus abondante et plus longue sur les derniers segments, et présentant une tendance marquée à prendre vers l'extrémité une teinte d'un roux doré chez les espèces où les poils de cette partie sont fauves ou même bruns. Enfin, ce qui est plus remarquable, la femelle a les pattes postérieures plus grêles, leur brosse plus ou moins réduite, parfois nulle, et dans les espèces dont le mâle a la face blanche ou jaune, la femelle

¹ HERRICK. Heterogenetic development in *Diaptomus* (*American Naturalist*, t. XVII).

² PÉREZ. Des effets du parasitisme des *Stylops* sur les Apiaires du genre *Andrena* (Société des sciences physiques et naturelles de Bordeaux, séance du 12 juin 1879 dans *Revue internationale des sciences*, t. IV, p. 281).

acquiert des taches de cette couleur ; l'aiguillon lui-même devient plus petit. Par contre, le mâle perd quelquefois la coloration propre de sa face et devient ainsi plus semblable à la femelle. *Chacun des sexes perd ainsi plus ou moins les attributs qui le caractérisent et tend à acquérir plus ou moins ceux du sexe opposé.*

Il faut ajouter qu'une femelle styloposée ne se voit jamais portant du pollen aux pattes postérieures ; elle butine sur les fleurs mais seulement pour se nourrir, non pour récolter. Elle paraît donc dépourvue de la fonction reproductrice, comme elle est privée de certains caractères qui en sont les signes extérieurs.

Il était naturel d'induire de ces faits que le *Stylops* par sa présence amène l'atrophie des organes génitaux internes. Quelques-uns des auteurs qui se sont occupés de parasites ont, en effet, signalé en passant l'atrophie des organes génitaux de leur hôte. Mais ces données sont fort vagues et il était nécessaire de les contrôler. M. PÉREZ a reconnu que chez une Androne femelle styloposée, les tubes ovariens sont complètement arrêtés dans leur développement et les œufs n'y achèvent jamais leur évolution normale, la femelle styloposée est inapte à se reproduire. Chez le mâle, l'atrophie ne frappe ordinairement que le testicule du côté où se trouve le parasite ; les cellules spermatiques se segmentent mais sans produire de spermatozoïdes. Mais le testicule du côté opposé atteint son volume normal et se voit distendu par une grande quantité de sperme. Le mâle styloposé peut donc encore s'accoupler efficacement ; la femelle styloposée probablement ne s'accouple jamais ; en tout cas, elle ne saurait pondre des œufs fertiles.

Cette atrophie des organes génitaux est, d'après PÉREZ, un simple arrêt de développement et paraît être surtout un effet de la pression due à la présence du parasite dont le corps remplit presque entièrement l'abdomen ¹.

V.

Quelle conclusions peut-on tirer des observations que nous venons de résumer ?

En nous en tenant pour le moment aux faits pris en eux-mêmes, sans

¹ Aux exemples de castration parasitaire énumérés ci-dessus nous pouvons ajouter encore le cas bien intéressant de l'Écureuil de l'Amérique boréale (*Tamias lysteri* RICHDS), lequel est souvent châtré d'après ASA FIRCH, par une larve d'Œstride, *Cuterebra emasculator* FITCH, qui se loge dans le sac testiculaire. Nous recommandons à nos confrères américains l'étude complète de ce parasite et des effets qu'il produit.

essayer d'en rechercher la cause première et en les considérant à leur état maximum, c'est-à-dire tels que nous les observons chez le *Stenorynchus phalangium*, nous constaterons tout d'abord que le parasite, lorsqu'il se fixe sur un Crabe mâle, est beaucoup mieux protégé qu'il ne le serait si le mâle n'avait pas subi la transformation précédemment décrite. Comme d'ailleurs cette transformation ne s'opère que si le Crabe est infesté dans le tout jeune âge, au moment où la différenciation sexuelle ne s'est pas encore produite, il en résulte que la sélection naturelle a dû déterminer une fixation de plus en plus précoce du parasite¹. De là vient que les Sacculines des Oxyrynques : 1° infestent toujours de jeunes Crabes ; 2° déterminent une atrophie plus complète des stylets copulateurs et des pattes ovigères.

Chez les Brachyures, dont le dimorphisme sexuel est moins accentué, la protection assurée au parasite par l'abdomen modifié du mâle est moins efficace ; par suite, la sélection naturelle entre moins activement en jeu et l'on observe assez fréquemment l'infestation de vieux individus. De plus, même dans le cas d'infestation précoce, la modification des caractères sexuels mâles est moins considérable.

Si maintenant nous cherchons à nous rendre compte de la façon dont les modifications des caractères sexuels extérieurs des Décapodes sont liées à la castration parasitaire, plusieurs explications se présentent à l'esprit et doivent être examinées tour à tour.

1° On pourrait supposer que ces modifications sont utiles au Crabe infesté, et par suite ont été graduellement développées par la sélection naturelle.

Il peut sembler étrange *a priori* d'invoquer la sélection naturelle et par suite l'hérédité, pour expliquer des phénomènes qui sont accompagnés de la stérilité des animaux qui les manifestent ; mais il ne faut pas oublier que cette stérilité n'est que temporaire, qu'elle cesse avec l'existence du parasite et qu'il n'est pas impossible qu'un Crabe ayant porté une Sacculine se guérisse et devienne progéniteur d'une nombreuse famille.

Il peut paraître également paradoxal de dire qu'il est avantageux pour le Crabe de bien protéger son parasite. Cependant, il est facile de se convaincre, en examinant un Crabe porteur d'une Sacculine, que chaque excitation du parasite produit une contraction dont le contre-coup est très douloureux pour le Crabe. Plus la Sacculine est abritée, moins le Crabe doit éprouver de souffrances résultant de tiraillements du Rhizocéphale

¹ Il ne s'agit bien entendu en ce moment que de la sélection naturelle relative au parasite.

irrité par les objets extérieurs. Il y a plus, si la Sacculine vient à être fortement blessée, elle meurt et se corrompt sur place, entraînant souvent la mort du Crabe dont les viscères sont atteints par la putréfaction des racines de son ennemi. Au contraire, si la Sacculine vieillit, convenablement protégée, elle n'en a pas moins une existence plus courte que celle de son hôte et lorsqu'elle meurt, ses racines subissent avec le temps une sorte de dégénérescence sèche qui ne paraît nullement mettre la vie du Crabe en danger.

On ne peut donc repousser *a priori* toute influence de la sélection naturelle dans la transmission de la capacité des crabes mâles à acquérir certaines modifications, mais nous croyons cependant devoir écarter cette explication pour des raisons de physiologie comparée.

L'on sait depuis longtemps que la castration des mâles de Mammifères et d'Oiseaux a pour résultat de donner aux animaux qui la subissent les caractères sexuels secondaires du sexe femelle. Peut-être serait-il plus juste de dire que dans ces cas comme dans celui qui nous occupe, la castration empêche le développement des caractères sexuels mâles. Quoi qu'il en soit, chez les castrats et les chapons, la stérilité est complète et définitive. Or, les modifications qu'ils présentent sont tout à fait de même nature que celles que nous avons signalées chez les Crustacés. Il convient donc de trouver une explication qui puisse s'appliquer à tous les cas.

2° On pourrait chercher cette explication dans ce que DARWIN appelle les *caractères latents*. Ce sont justement les caractères sexuels secondaires qui en offrent le meilleur exemple. « Dans chaque femelle, dit DARWIN, ⁴ tous les caractères secondaires mâles et dans chaque mâle tous les caractères secondaires femelles existent à un état latent, prêts à se manifester dans certaines conditions ». On sait qu'un grand nombre de femelles d'oiseaux, telles que les poules, diverses faisanes, les femelles de perdrix, de paons, les canes, etc., revêtent partiellement les caractères secondaires mâles de leur espèce, après l'ablation des ovaires ou lorsqu'elles vieillissent. Ce cas paraît se présenter chez la poule faisane plus fréquemment dans certaines saisons que dans d'autres (YARRELL, 1827, D^r HAMILTON, 1862). Une cane âgée de dix ans a été signalée comme ayant revêtu les plumages parfaits d'hiver et d'été du canard mâle. WATERTON (1838), rapporte un cas curieux d'une poule qui, après avoir cessé de pondre, prit le plumage, la voix, les ergots et le naturel belliqueux du coq et se montrait toute prête à combattre l'adversaire qu'on lui présenterait. Tous les caractères,

⁴ DARWIN. *Variation des animaux et des plantes*, II, p. 53 (trad. Moulinié).

y compris l'instinct du combat, étaient donc restés assoupis chez cette poule, tant que ses ovaires avaient rempli leurs fonctions. ISID. GEOFFROY-ST-HILAIRE (1842), a réuni les cas de dix Oiseaux différents chez lesquels de vieilles femelles avaient pris les caractères du mâle. Il paraît qu'ARISTOTE connaissait les changements qui ont lieu chez les vieilles poules. On connaît des cas de femelles de deux espèces de Cerfs qui avaient pris des cornes en vieillissant.....

Enfin tout le monde sait que chez beaucoup de femmes, après la cessation des règles, le menton et la lèvre supérieure se garnissent d'une véritable barbe, phénomène dont on ne peut nier non plus le rapport avec le développement du plumage mâle chez les vieilles poules faisanes.

D'autre part chez les animaux mâles les caractères sexuels secondaires disparaissent plus ou moins, à la suite de la castration. Ainsi, lorsqu'on opère un jeune coq, YARRELL assure qu'il cesse de chanter; la crête, les caroncles et les ergots n'atteignent pas leurs dimensions complètes, et les plumes sétiformes prennent un état intermédiaire entre celles du coq et les plumes des poules. On a signalé des cas où la captivité seule avait causé des résultats analogues. Le mâle, dans ces conditions, acquiert quelquefois des caractères psychiques propres à la femelle. Ainsi, le chapon se met à couvrir et fait éclore des œufs; et ce qui est curieux, c'est que les hybrides mâles stériles du faisan et de la poule font la même chose et saisissent le moment où les poules quittent leur nid pour prendre leur place. RÉAUMUR assure qu'on peut apprendre à un coq à prendre soin des jeunes poulets en le tenant longtemps enfermé seul et dans l'obscurité; il pousse alors un cri particulier et conserve ensuite, pendant toute sa vie, ce nouvel instinct maternel. Un certain nombre de cas bien constatés de divers Mammifères mâles ayant produit du lait prouvent que leurs glandes mammaires rudimentaires peuvent conserver la faculté de la lactation à un état latent.

Nous avons tenu à citer presque textuellement ce passage de DARWIN, dont la conclusion est que *dans plusieurs cas et probablement dans tous, les caractères de chaque sexe demeurent à l'état latent chez le sexe opposé, prêts à se développer dans certaines circonstances particulières.*

Des exemples de semblable développement anormal des caractères d'un sexe chez le sexe opposé ne sont pas inconnus chez les Crustacés. GROBBEN ¹ a rencontré plusieurs fois des femelles d'*Astacus fluviatilis* chez lesquelles la première paire de pattes abdominales était conformée

¹ GROBBEN. *Beitraege zur Kenntniss der maennlicher Geschlechtsorgane*, p. 83.

comme chez le mâle. Les ovaires étaient bien développés et ces femelles portaient des œufs sur les autres pattes. GROBBEN interprète le fait comme un simple transfert de caractères d'un sexe à l'autre, ce qui, ajoute-t-il, n'est pas rare dans le règne animal.

Ed. von MARTENS a signalé la présence d'ouvertures génitales femelles chez le mâle d'*Astacus plebeius* ¹. HILGENDORF a constaté également la présence d'orifices génitaux femelles rudimentaires sur les troisièmes paires de pattes des mâles de certains Crustacés ².

Nous remarquerons que dans le cas des Crabes infestés par des Sacculines il n'y a pas en réalité, comme nous l'avons déjà fait observer, apparition de caractères femelles chez le sexe mâle mais plutôt absence de développement des caractères mâles ; l'animal reste à un stade jeune, non, différencié sexuellement en prenant une taille plus considérable. C'est aussi, à notre avis, ce qui se passe chez les castrats de Mammifères ou d'Oiseaux. Tandis que les femelles dont les ovaires sont détruits ou ne fonctionnent plus acquièrent les caractères positifs du sexe mâle (cornes, ergots, plumes sétiformes, etc.) les mâles chatrés se modifient surtout en ce sens qu'ils ne prennent pas les attributs de leur sexe. Il est vrai que l'on peut observer que dans les cas cités par DARWIN comme dans celui des Crustacés sacculinifères, c'est la femelle qui se rapproche le plus de la forme souche et présente le moins de caractères sexuels secondaires. Cependant, on ne voit pas pourquoi les femelles de Brachyures munies de Sacculines ne perdent pas leurs pattes ovigères devenues inutiles ;

3° Le fait qu'il n'y a pas véritablement dans le cas d'infestation apparition de caractères femelles chez le sexe mâle ou apparition des caractères mâles chez le sexe femelle, nous porte à attribuer les modifications dont nous avons parlé à un simple arrêt de développement des caractères extérieurs des deux sexes, arrêt de développement qui est plus sensible chez le mâle parce que chez celui-ci les caractères sexuels secondaires sont à l'état normal beaucoup plus développés que chez la femelle.

A l'appui de cette manière de voir nous pouvons rappeler ici quelques idées très justes émises par Is. GEOFFROY SAINT-HILAIRE, dans sa Zoologie générale à propos des femelles d'Oiseaux à plumage de mâle :

« L'on doit admettre théoriquement, non pas l'existence, dans la plupart des espèces d'Oiseaux, d'un plumage éclatant propre au mâle,

¹ ED. VON MARTENS. *Senkenber. Natur. Freunde*, 1870, p. 1.

² HILGENDORF. Die von Herrn W. Peters in Mozambique gesammelten Crustaceen. (*Monatsbericht. Akad. Berlin*, 1878, pp. 782-851. — Voir aussi *Tagbl. Versamml. Deutsch. Naturforschern. Cassel*, 1878.

d'un autre terme propre à la femelle ; mais en général de deux plumages, l'un *imparfait*, appartenant spécialement aux jeunes, l'autre *parfait* que les mâles prennent généralement de très bonne heure et que les femelles tendent aussi à prendre, mais dans un âge beaucoup plus avancé et dans certaines circonstances particulières¹ ».

Et plus loin :

« On a dit que le jeune des deux sexes a le plumage de la femelle. Cette expression est-elle parfaitement juste ? Est-ce bien le mâle qui a momentanément dans sa jeunesse le plumage permanent de la femelle ? Ou bien ce qui est théoriquement fort différent, ne serait-ce pas la femelle qui conserverait plus ou moins complètement le plumage du jeune âge ; qui relativement à ses couleurs s'arrêterait dans son développement et ne parviendrait pas aux conditions caractéristiques de l'état parfait de l'espèce ? (l. c. p. 492).

» La vieille femelle dans la série de ces phénomènes remarquables qui tendent à la rendre de plus en plus semblable au mâle, semble tendre à passer par toutes les mêmes phases que traverse, dans sa jeunesse, le faisan mâle. Une femelle, quand les pontes vont cesser ou viennent de cesser, et un jeune mâle, sont dans des conditions que l'on peut comparer sous plusieurs rapports. Tous deux ont le même plumage, le plumage imparfait ; tous deux auront encore dans un temps plus ou moins éloigné le même plumage, le plumage parfait de l'espèce. Le même changement doit donc s'opérer de part et d'autre, puisque le point de départ est le même, et que la vieille femelle et le jeune mâle tendent vers le même but. Mais le changement se fait, chez l'une et chez l'autre, très inégalement vite : à l'une il faut plusieurs années, à l'autre une seule année suffit. En outre, l'ordre selon lequel s'opère le changement n'est pas non plus exactement le même. Il suffira de comparer les jeunes mâles, conservés dans tous les musées, avec les détails que j'ai donnés sur les vieilles femelles, pour s'apercevoir que, dans l'un et l'autre cas, le changement s'opère d'une manière différente. Il n'est jamais possible de dire d'une vieille poule faisane, chez laquelle le changement a commencé, qu'elle a exactement le plumage d'un jeune faisan mâle de tel ou tel âge. C'est donc par deux voies différentes que la nature dans l'un et l'autre cas marche vers un résultat finalement semblable » (p. 507-508).

¹ Is. GEOFFROY SAINT-HILAIRE. *Essai de zoologie générale*, 1841, p. 492.

VI.

D'une manière générale, nous croyons qu'il faut assimiler les modifications dues à la castration parasitaire à celles qui sont le résultat de la *progénèse*. Nous disons qu'il y a *progénèse* lorsque chez un animal la reproduction sexuée s'opère d'une façon plus ou moins précoce, c'est-à-dire lorsque les produits sexués (œufs ou spermatozoïdes) se forment et mûrissent avant que l'être n'ait atteint son complet développement.

On peut citer comme exemple les Axolotls et les larves de Tritons qui, les uns normalement, les autres accidentellement, pondent en ayant encore leur branchies.

Très souvent la progénèse n'affecte qu'un seul sexe. Tantôt c'est le sexe femelle qui mûrit à l'état larvaire comme chez les Pucerons ¹, les *Stylops*, etc. Tantôt c'est le sexe mâle comme chez la Bonellie, les mâles complémentaires des Cirripèdes, les mâles pygmées des Rotifères, le mâle du Saumon et de l'Anguille, etc.

D'autres fois, enfin, l'animal présente successivement les deux sexes avec progénèse pour l'un d'entre eux. C'est ainsi qu'il y a *progénèse protandrique* chez les Crustacés cymothoadiens, qui, mâles dans le jeune âge, deviennent femelles en vieillissant et en achevant de prendre leur développement. Le cas des vieilles femelles de Gallinacés à plumage et à instincts masculins semble être, au contraire, un exemple imparfait de *progénèse protogynique*, puisque ces femelles ont pondu lorsqu'elles avaient encore la livrée des jeunes et qu'elles ont continué plus tard leur développement et présenté le caractère des mâles sans que, cependant, l'on ait constaté la production de spermatozoïdes.

Dans les cas extrêmes de progénèse femelle, la reproduction se fait même sans le concours de l'élément mâle, revenant ainsi à la forme agamique primordiale. Ces cas sont connus depuis longtemps sous le nom de *pædogénèse*. On les a observés chez les larves de *Miastor*, de *Chironomus* et chez certains Pucerons. La prétendue génération alternante des Trématodes doit aussi être considérée comme un cas de progénèse femelle (*pædogénèse*) très accentué et peut-être en est-il ainsi dans d'autres cas encore considérés aujourd'hui comme des exemples de génération alternante.

¹ D'après une note toute récente de R. MONIEZ, il y aurait chez certains Pucerons *progénèse* chez le mâle. Dans ce cas (*Lecanium hesperidum*), le mâle reste rudimentaire et en quelque sorte parasite de la femelle, comme le mâle de la Bonellie. (V. R. MONIEZ, C. R. de l'Académie, 14 février 1887).

Chaque fois qu'il y a progénèse dans un type déterminé, on constate donc soit momentanément, soit d'une façon définitive, un arrêt de croissance et de développement : l'animal progénétique a, par suite, l'aspect d'une larve sexuée, lorsqu'on le compare soit à l'autre sexe, soit aux formes voisines qui ne présentent pas le phénomène de la progénèse.

Cela est en parfaite harmonie avec le principe si bien mis en lumière par Herbert SPENCER, de *l'antagonisme entre la genèse et la croissance et entre la genèse et le développement*. Cet antagonisme s'explique facilement si l'on songe que les matériaux employés pour la reproduction ne peuvent servir à l'accroissement de l'individu. S'il est avantageux pour un animal de se reproduire sans acquérir des organes inutiles, la sélection naturelle déterminera bientôt une progénèse de plus en plus complète. Les animaux parasites, outre qu'ils tirent de leur hôte une nourriture abondante, n'ont guère besoin d'une foule d'organes qui servent à leurs congénères libres dans la vie de relation. Aussi voyons-nous qu'un très grand nombre d'animaux parasites sont progénétiques. Les mâles progénétiques de la Bonellie et des Cirripèdes vivent en parasite dans leurs femelles. Chez certains types (les Pucerons), la progénèse cesse dès que la nourriture devenant moins abondante, un déplacement pourra être nécessaire.

En résumé, l'arrêt de développement dû à la progénèse résulte d'une dérivation des principes nourriciers au détriment de l'animal progénétique. Dans les exemples de castration parasitaire que nous avons étudiés, le parasite joue, par rapport à son hôte, absolument le même rôle que la glande génitale d'un type progénétique. Il détourne, pour sa propre subsistance, une partie des principes qui auraient servi au développement de l'animal infesté. Aussi les effets produits sont tout à fait de même ordre.

Il est curieux d'observer à quel point le parasite semble, dans certains cas, prendre la place des produits génitaux absents. Les *Entoniscus* occupent exactement la position des glandes sexuelles des Crustacés décapodes et prennent si bien leur aspect que nous avons cru avoir sous les yeux un hermaphrodite de *Carcinus mænas*, alors qu'il s'agissait d'un mâle porteur d'un *Portunion mænadis* mûr.

Les Sacculines et les Peltogaster se développent aux lieu et place qu'occupent normalement les œufs pondus des Crabes et des Pagures. Il en est de même pour les *Phryxus paguri* et *hippolytes*. Je suis même très porté à croire que par un réflexe bien singulier ces parasites produisent sur leur hôte le même effet que produirait la ponte. Les Décapodes semblent, en effet, défendre leurs parasites contre les attaques extérieures.

Jamais un Crabe ne se débarrasse lui-même de sa Sacculine, alors même qu'il aurait toute facilité pour le faire, et ce n'est que lorsqu'on place ensemble plusieurs Crustacés porteurs de Rhizocéphales qu'il arrive malheur à ces derniers. Mais il en est de même si l'on place ensemble plusieurs femelles chargées d'œufs : chacune défend sa ponte, et ne se gêne guère pour dévorer celles des voisines.

L'on ne peut objecter à cette manière de voir le fait que les mâles sont infestés comme les femelles, car ces mâles infestés sont émasculés et prennent les instincts de la femelle comme les Chapons ou les hybrides inféconds de Faisans qui se mettent à couvrir et à soigner les petits ¹.

VII.

En dehors de l'intérêt intrinsèque qu'elles présentent, les observations que nous venons d'exposer ont encore une importance considérable à divers points de vue :

1^o D'abord il est probable que l'ignorance des modifications produites par le parasite dans les caractères sexuels extérieurs de son hôte a causé maintes fois des erreurs analogues à celles de FRAISSE et par conséquent

¹ Nous avons indiqué ailleurs que l'*amour maternel* a son origine dans un simple réflexe agréable au parent et se produit tantôt sous forme d'amour paternel (poissons), tantôt sous forme d'amour maternel proprement dit (oiseaux et mammifères). Il est bien remarquable de voir que cette explication avait déjà été entrevue par MAUDUYT dès 1783. Nous lisons en effet dans l'Encyclopédie (Oiseaux I, art. coq, p. 61), à propos de l'attachement des poules pour leurs œufs et leurs poussins.

« Cet attachement est-il raisonné ou serait-il le produit sensuel du contact des œufs ? Ce qui pourrait porter à admettre la seconde supposition, c'est que cet attachement n'est pas de la part de la poule relatif à ses œufs seulement ; mais elle couve avec autant d'assiduité et d'empressement qu'elle en a pour ses œufs propres, tous ceux qu'on lui donne de quelque espèce qu'ils soient et même des corps inorganiques qui ne ressemblent aux œufs que par la forme. La couleur n'est pas ce qui la trompe, car j'ai donné à une poule à couvrir des œufs d'un oiseau de Cayenne, dont la couleur est un bleu verdâtre très foncé et elle ne les a quittés que quand je les lui ai ôtés ».

MAUDUYT avait compris également que les caractères psychiques femelles des castrats du sexe mâle étaient acquis directement et n'étaient pas le résultat du développement d'un instinct latent. Nous lisons en effet (l. c., article coq, p. 618), à propos des chapons employés comme couveurs :

« Pour réussir dans cette entreprise, on plume sous le ventre le chapon dont on veut se servir, on le frotte avec des orties, on l'enferme dans une chambre et on laisse avec lui deux ou trois poussins ; ces jeunes animaux en s'approchant du chapon pour chercher la chaleur qu'ils trouvaient sous leur mère, lui font éprouver un frais agréable parce qu'il modère les cuissons qu'il ressent ; il se prête en conséquence à leurs désirs, et en peu de temps le soin de couvrir lui devient si agréable qu'il a peine à permettre aux poussins de sortir de dessous ses ailes ».

cela diminue d'autant la valeur des anciennes statistiques relatives aux Rhizocéphales, valeur qui n'était pas déjà trop grande pour une foule d'autres motifs ;

2° Comme les Crabes mâles infestés dans le jeune âge sont les seuls qui se modifient dans le sens femelle, il devient facile de déterminer la proportion relative de ceux qui ont été infestés à l'âge adulte, ce qu'on n'avait pu faire jusqu'à présent d'une façon quelque peu rigoureuse ¹. Nos statistiques qui ne portent malheureusement que sur un nombre restreint d'individus prouvent cependant que M. DELAGE a eu tort de croire que l'infestation à l'âge adulte était tout à fait exceptionnelle. Elle est au contraire relativement fréquente chez le *Carcinus mænas* ;

3° Comme la modification des caractères sexuels extérieurs est le résultat de la lésion profonde des glandes génitales, il faut en conclure que ces dernières existent déjà au moment de l'infestation ou du moins sont en voie de formation ce qui indique approximativement l'époque de la fixation du parasite.

VIII.

Le fait qu'un parasite provoque chez son hôte un développement anormal d'organes qui le protègent aux dépens de sa victime, paraît au premier abord tout à fait exceptionnel. Il n'y faut voir cependant aucune raison téléologique, mais simplement une adaptation réciproque qui n'est pas sans analogie avec de nombreux faits de symbiose (soit entre animaux de deux espèces, soit entre animaux et végétaux), faits qui forment une série dont le cas qui nous occupe peut être considéré comme un terme extrême.

Les déformations produites chez diverses plantes par les Cécidomyies ou les Cynipides sont absolument des phénomènes de même ordre.

Un cas tout aussi curieux est celui du Compagnon blanc (*Melandryum album*) infesté par l'*Ustilago antherarum*. On sait que le Compagnon blanc est une plante normalement dioïque. La fleur jeune est hermaphrodite. Mais sur certains pieds les ovaires avortent, sur d'autres les étamines restent rudimentaires. Quand le champignon parasite se développe sur un pied mâle, il fructifie dans les étamines ; mais quand il tombe sur un pied femelle, il semble d'abord qu'il ne pourra pas fructifier et que c'est autant de profit pour le végétal infesté. Il n'en est

¹ La taille des individus infestés ne fournit pas une indication suffisante à ce point de vue ; la maturité sexuelle pouvant se produire sur des individus de taille très inégale.

rien cependant, et dans ce cas la plante développe complètement ses étamines rudimentaires pour permettre au parasite de fructifier, comme le *Stenorynchus* mâle élargit son abdomen pour protéger la *Sacculina fraisei*. La sélection s'exerçant à la fois sur l'hôte et sur le parasite a établi entre ces deux être un *modus vivendi*; on a très justement donné le nom de symbiose à ce *modus vivendi*, dans les cas où les deux êtres tirent un profit réciproque de leur association, il me semble convenable de l'étendre même aux cas extrêmes que nous avons étudiés.

XVIII.

LA CASTRATION PARASITAIRE.

NOUVELLES RECHERCHES ¹.

Lorsque j'ai publié, il y a dix-huit mois environ, mes premières observations sur la castration parasitaire, j'étais loin de m'attendre au développement considérable que devait prendre l'étude de cette question. Les recherches que j'avais entreprises d'abord sur les Crustacés Décapodes châtrés par des parasites Rhizocéphales ou Bopyriens m'ont bientôt amené à l'examen de nombreux cas de castration d'animaux ou de plantes appartenant aux groupes les plus divers et infestés par des parasites animaux ou végétaux également très variés.

J'ai dû en outre, étendre beaucoup le cadre de mes investigations et les faire porter sur les phénomènes si curieux de la *progénèse* et de la *néoténie*, dont la connexité avec les effets de la castration s'était manifestée dès le début. Enfin ces derniers phénomènes se sont trouvés eux-mêmes liés d'une façon si étroite à la question du *dimorphisme saisonnier* que j'ai été entraîné à instituer de nouvelles expériences sur ce sujet déjà étudié par WEISMANN et plusieurs autres zoologistes.

Les nombreuses expériences que j'ai commencées sur ces problèmes multiples sont pour la plupart trop peu avancées, pour que j'en puisse donner aujourd'hui les résultats. Je veux seulement dans les lignes qui vont suivre faire connaître quelques observations nouvelles de castration parasitaire, et répondre aux objections qui ont été faites à certaines de mes interprétations antérieures. Mais je dois avant tout, remercier ici les

¹ *Bulletin scientifique*, 1888, p. 12 à 45.

zoologistes (le nombre en est grand), qui ont bien voulu me communiquer des matériaux pour ces recherches, et m'encourager à poursuivre un travail très attrayant mais parfois assez difficile.

I.

LA CASTRATION PARASITAIRE DE L'*AMPHIURA SQUAMATA*.

La petite Ophiure nommée par DELLE CHIAJE *Amphiura squamata* a depuis longtemps attiré l'attention des zoologistes par des particularités physiologiques fort remarquables. Très commune sur toutes les côtes européennes de l'Atlantique et de la Méditerranée, et sur le littoral oriental de l'Amérique du Nord, cette espèce est à la fois vivipare et hermaphrodite. Elle est infestée par de nombreux parasites dont certains exercent une influence très énergique sur l'organisme de leur hôte et produisent les phénomènes de la castration parasitaire. Tels sont le *Rhopalura giardi* et un Crustacé copépoïde récemment signalé par Walter FEWKES.

1° CASTRATION PAR LES ORTHONECTIDES.

C'est la stérilité de certains individus des *Amphiura* de Wimereux qui m'a conduit en 1877, à la découverte des *Orthonectidæ*. METSCHNIKOFF et JULIN ont depuis confirmé mes premières observations sur ce sujet, et constaté, comme moi, l'absence d'embryons chez les Ophiures infestées par les *Rhopalura*. De nouvelles recherches m'ont démontré toutefois, que la dégénérescence génitale ne se manifestait que dans l'ovaire et que le testicule continue à fonctionner et paraît même fonctionner plus activement chez les *Amphiura* parasitées, que chez celles dont les ovaires ont gardé leur intégrité fonctionnelle.

Le cycle évolutif des Orthonectides est loin d'être connu d'une façon suffisante. La découverte très importante faite par JULIN, de l'existence de deux formes femelles (femelle cylindrique et femelle aplatie) est susceptible de plusieurs interprétations. Pour moi, la femelle cylindrique est une forme *progénétique* estivale. D'après JULIN, cette forme donnerait naissance uniquement à des mâles. J'inclinerai plutôt à penser, d'après les observations que j'ai faites ces dernières années, que plusieurs générations progénétiques de femelles cylindriques peuvent se suivre et que les mâles n'apparaissent que plus tard, vers la fin de l'été. Tandis que les

* 1 GIARD. Les Orthonectidæ (*Journal de l'Anatomie et de la Physiologie de ROBIN*, t. XV, sept.-oct. 1879, p. 452, note 1).

œufs des premières femelles se développeraient par parthénogénèse, les œufs fécondés par les mâles donneraient naissance à la femelle aplatie qui représente la forme normale. La femelle aplatie au lieu de se reproduire à l'état embryonnaire (par progénèse), continue son développement, mais ce développement est *rétrograde*, et l'adulte se présente sous forme d'un sac irrégulier que j'ai déjà nommé *sporocyste*.

Les auteurs qui ont étudié après moi les Orthonectides n'ont pas assez attaché d'importance à l'examen de ces *sporocystes*. METSCHNIKOFF les appelle des boyaux plasmodiques (*Plasmodiumschlauche*). JULIN critique avec juste raison cette appellation très impropre et considère les sporocystes comme des *masses granuleuses* résultant de la fragmentation des femelles aplaties et renfermant les cellules œufs.

Je ne veux pas discuter ici la question de la fragmentation de la femelle aplatie ; cette fragmentation ne me paraît pas absolument normale, mais, si elle existe, elle serait comparable à la fragmentation du corps d'une Ligule où à la fausse métamérisation des Cestodes. J'insisterai seulement sur un point capital, à mon avis : c'est qu'il n'y a pas à proprement parler de *masses granuleuses*, pas plus que de boyaux plasmodiques, mais bien un tégument de l'Orthonectide adulte résultant de la transformation du tégument de l'Orthonectide embryonnaire, en un mot un véritable sporocyste, comparable à celui des Trématodes.

Si les choses se passaient comme le pensent METSCHNIKOFF et JULIN, les sporocystes devraient renfermer un certain nombre d'œufs tous au même stade d'évolution et ne pourraient s'accroître que mécaniquement par extension de la masse *granuleuse*, fragment de la femelle aplatie. Or, il n'en est pas ainsi : le sporocyste grandit et s'accroît comme un être vivant. Il produit *successivement* des séries d'œufs dont le développement comparé à celui des œufs progénétiques se fait par un processus abrégé (*délamination* au lieu d'*épibolie*).

J'ai eu le tort, dans mes premières notes, d'appeler cette production d'œufs dans les sporocyste, un *bourgeonnement* et METSCHNIKOFF est parti en guerre contre cette appellation fautive. Mais, à cette époque, on employait encore couramment le mot de gemmation pour désigner la formation d'embryons dans les sporocystes ou les rédies des Trématodes. Or, je voulais indiquer une seule chose : l'identité des phénomènes observés chez les Orthonectides et chez les Vers plats. Du reste LEUCKART, qui a une si grande expérience de l'embryogénie des Plathelminthes, n'a pas hésité un seul instant à reconnaître l'analogie étonnante qui existe entre les *Rhopalura* et les larves ciliées des Distomes.

Enfin, et cet argument me paraît absolument péremptoire, si les sporocystes n'étaient que des enveloppes inertes destinées à réunir les œufs pendant leur développement, la modification exercée par les Orthonectides sur les glandes ovariennes de leurs hôtes serait absolument incompréhensible. Ce phénomène si curieux de la castration parasitaire ne peut s'expliquer que par l'action lente mais profonde produite par l'Orthonectide en se développant aux dépens de l'Ophiure qui l'héberge.

Je crois inutile de réfuter l'opinion qui attribuerait aux tissus même de l'*Amphiura* la production des *sporocystes* ; quiconque a vu ces derniers à l'état jeune, encore couverts d'un revêtement ciliaire en régression, ne peut avoir le moindre doute sur leur origine aux dépens de la femelle Orthonectide.

En portant toute leur attention sur les formes embryonnaires ou progénétiques, METSCHNIKOFF et JULIN sont tombés ce me semble dans la même erreur que les zoologistes qui observèrent les premiers l'*Entoconcha mirabilis*. On négligea longtemps l'examen du *sac* qui constitue le corps de ce mollusque à l'état adulte pour ne voir que les coquilles embryonnaires renfermées dans ce sac.

C'est par suite de cette conception erronée que JULIN se refuse à voir la moindre trace de dégradation chez les Orthonectides et croit devoir séparer les Orthonectides de l'ensemble des Vers plats pour en faire une division des Mésozoaires.

2° CASTRATION PAR UN CRUSTACÉ COPÉPODE.

Cette année même J. Walter FEWKES reprit au laboratoire de Newport (États-Unis d'Amérique) l'étude embryogénique d'une *Amphiura* peut être identique à notre *Amphiura squamata* et en tout cas très voisine ¹ de cette espèce.

Le naturaliste américain ne paraît pas avoir observé la castration par les Orthonectides mais il consacre quelques lignes à un parasite que nous n'avons pas rencontré chez les Ophiures d'Europe et qui appartient sans doute au groupe des Copépodes ².

« Les Amphiures dont le test est gonflé, dit FEWKES (l. c. p. 110) sont

¹ W. FEWKES. On the development of the calcareous plates of *Amphiura* (*Bulletin of the Museum of comparative Zoology at Harvard college*, vol. XIII, n° 4, p. 107).

² Ce parasite ne doit pas être confondu avec le *Cancerilla tubulata* DALYELL, Copépode que nous avons recueilli sur les Amphiures des côtes de France.

Voir GIARD. Sur *Cancerilla tubulata*. (*Comptes-rendus de l'Académie des Sciences*, 25 avril 1887).

ordinairement gravides : mais certains grands exemplaires ne renferment pas de jeunes.

» Chez certains spécimens gonflés, lorsque l'on soulève la partie abac-tinale du test, on observe qu'une ou plusieurs des régions interradianales ont une couleur rouge et sont plus dilatées que les autres. En disséquant ces exemplaires pour connaître la cause de leur couleur et de leur aspect anormal, on trouve qu'ils abritent dans leur corps des paquets d'œufs d'un rouge vineux. En ouvrant des séries d'individus on peut suivre le développement de ces œufs depuis leurs premiers stades de segmentation jusqu'à l'état de larve et même de Crustacé (Copépode ?) adulte très jeune¹. Ces Crustacés sont donc de nature parasitique et passent les premières périodes de leur existence dans le corps des Ophiures. Dans quelques cas, les œufs de l'*Amphiura* existent à côté de ceux du parasite, mais le plus souvent une masse rougeâtre amorphe indique seule la position de la glande ovarienne de l'hôte. Les œufs de l'Ophiure et ceux du Crustacé parasite peuvent être facilement distingués par la différence de leurs colorations qui est très marquée. Les œufs du Crustacé forment des amas d'un rouge brique ou rose. Ceux de l'*Amphiura* sont rouges ou orange² mais non rassemblés en paquets libres.

» Les œufs du Crustacé ne sont pas attachés au parent. On les trouve souvent sans adulte. Le développement de ce Crustacé sera décrit dans un mémoire spécial ».

Malgré l'insuffisance évidente de ces renseignements, guidé par nos observations antérieures sur les Crustacés Bopyriens et sur certains Copépodes parasites des Ascidies, nous n'avons pas hésité à déclarer que FEWKES devait avoir eu sous les yeux un cas nouveau de castration parasitaire. Nos prévisions à cet égard ont reçu tout récemment la confirmation attendue.

Voici, en effet, la note très intéressante que FEWKES lui-même a publiée dans le journal anglais « *Nature* » (N° 941, vol. 37, 19 janvier 1888, p. 274).

¹ Les embryons des Copépodes sont si caractéristiques que l'hésitation de FEWKES nous étonne beaucoup.

² Un certain nombre de caractères différentiels nous empêchent d'identifier sans hésitation l'*Amphiura* américaine et celle de l'Europe: Les œufs de l'*Amphiura* d'Europe sont plutôt violacés. Les jeunes sont orangés ou rouge clair. La couleur de l'adulte est variable, grise ou noirâtre. La forme américaine est, d'après FEWKES, brune ou chocolat. Enfin, dans un travail récent, Herbert CARPENTIER a signalé des différences dans l'ordre d'apparition des plaques calcaires chez les jeunes de l'*Amphiura* d'Europe comparés à ceux du type américain (*Quarterly Journal of Microscopical Science*, Novembre 1887).

UN PARASITE DANGEREUX D'UNE OPHIURE.

Dans leur travail sur certains Crustacés parasites (*Contribution à l'étude des Bopyriens*, p. 181), le prof. A. GIARD et J. BONNIER m'ont fait l'honneur d'appeler l'attention sur ma découverte d'un Copépode (?) qui vit dans le corps d'une Ophiure, *Amphiura squamata*. Ils regardent les relations mutuelles du Copépode et de l'Ophiure comme un cas de castration de l'hôte par son parasite. Bien que mes observations indiquent l'exactitude d'une semblable interprétation, j'avais négligé de constater le fait avant la publication des zoologistes français. Leur explication me semble vraisemblable et je l'accepte provisoirement avec quelques modifications comme la meilleure à laquelle puissent conduire les recherches. Les modifications sont importantes.

Voici d'abord l'état de nos connaissances sur le sujet :

Les œufs et les jeunes d'un Crustacé ont été trouvés dans le corps d'une Ophiure américaine déterminée comme *Amphiura squamata*. Dans quelques cas un Crustacé adulte a été trouvé également à la même place. Quand ces œufs, jeunes ou adultes, infestent l'Ophiure le reste de l'ovaire de l'hôte se présente comme une masse amorphe et il n'est plus possible que le sac incubateur de l'*Amphiura* renferme plus tard des embryons puisque les œufs ont été détruits.

La conclusion semble inévitable, car les observations montrent que le Crustacé mère se fraie un chemin d'une façon ou d'une autre dans le corps de l'hôte (*Amphiura*), puis affecte l'Ophiure de telle façon que celle-ci ne puisse plus développer d'embryons, après quoi il abandonne des paquets d'œufs qui mûrissent dans les sacs où normalement devaient naître de jeunes Ophiures. Il arrive ainsi que les produits de l'ovaire de l'hôte sont détruits avant que les œufs du Crustacé soient développés ou tandis qu'ils sont dans les premiers stades de segmentation. Conséquemment, il est légitime de conclure que si les œufs de l'hôte sont détruits, ce ne peut être que par le Crustacé adulte.

Si le prof. GIARD et BONNIER ont raison d'interpréter ce fait comme un exemple de castration parasitaire, et je pense qu'il en est ainsi, nous serions donc en présence d'un cas bien intéressant, d'un parasite détruisant le pouvoir reproducteur de son hôte pour le bien futur de sa propre progéniture. Une pareille combinaison de faits est unique, et parmi les Ophiures, je ne puis citer d'autre exemple que ce cas de l'*Amphiura*. Le cas du Crustacé parasite de l'Ophiure semble différer de celui de l'*Entoniscus* en ce que dans le premier la destruction de l'ovaire est avantageuse pour le parasite, tandis que dans l'autre la destruction ou la modification du testicule de l'hôte est simplement une circonstance concomitante du parasitisme. Il paraît difficile de croire que la simple présence des paquets d'œufs de Crustacé dans le sac incubateur d'une Ophiure puisse conduire à la destruction des œufs de l'Échinoderme, mais il n'est pas impossible que le Crustacé adulte ait châtré l'*Amphiura*.

Le caractère de ce phénomène est si extraordinaire qu'on hésite à l'accepter sans données suffisantes. Il y a dans mes observations des lacunes qui peuvent fournir des objections à la théorie. D'abord, je n'ai pas constaté que le Crustacé châtrait l'*Amphiura*. La glande ovarienne de l'Ophiure est détruite, il est vrai, et certains indices désignent le Crustacé comme l'auteur de ce méfait. En second lieu, il n'est pas prouvé que le parasite pénètre dans le sac incubateur par les fentes génitales pour y déposer ses œufs. Troisièmement, il est très difficile de déterminer si les œufs sont dans la cavité du corps, dans les parois de l'estomac ou dans le sac incubateur. Je regarde comme plus probable qu'ils sont dans le sac incubateur. Enfin, on ne connaît pas la famille de cet étrange parasite qui paie si mal l'hospitalité de son

hôte. Il n'y a pas de doute que ce soit un Crustacé, j'ai vu sortir de l'œuf un *Nauplius*. Comme ces conditions d'existence sont tout à fait nouvelles et ont besoin d'être vérifiées, je profite de cette occasion pour appeler l'attention des zoologistes maritimes et solliciter la correspondance de ceux qui pourraient avoir fait de semblables observations. Avant d'accepter définitivement les conclusions auxquelles conduisent mes observations, je réclame un nouvel examen et une vérification de ces observations. Le point le plus important est de déterminer si oui ou non les œufs du crustacé sont dans le sac incubateur.

Cambridge, Mass. U. S. A.

J. Walter FEWKES.

Nous constatons d'abord avec la plus vive satisfaction que les nouvelles recherches de FEWKES confirment pleinement la partie fondamentale de nos suppositions : les ovaires de l'Ophiure infestée sont réduits à l'état de masse amorphe (*the remains of the ovary of the host appear as amorphous mass and there is no possibility of future young*). Donc il y a castration parasitaire, quel que soit d'ailleurs le mécanisme qui produit cette castration.

FEWKES paraît croire que la castration est *directe* : le Crustacé adulte détruirait les ovaires de l'Ophiure pour déposer à leur place ses propres paquets d'œufs. Je n'ai pu faire aucune observation sur le Crustacé américain, mais les nombreux cas de castration parasitaire que j'ai étudiés depuis un an me conduisent à une toute autre conclusion. Je ne crains pas d'affirmer, sans avoir vu même un dessin du parasite en question, que les choses se passent de la manière suivante :

Le parasite encore jeune, à un stade un peu plus avancé que celui de *Nauplius*¹ pénètre dans une Ophiure jeune également et, par sa présence et son parasitisme, détermine l'arrêt de développement des glandes génitales et la régression de leurs produits *sans occasionner en même temps un arrêt de croissance de l'animal infesté*.

Comme les Lymnées infestées par des Trématodes, comme les Décapodes infestés par des Rhizocéphales ou des Bopyriens, l'*Amphiura* continue à croître sans pouvoir se reproduire.

Son parasite devient mûr à l'époque où elle eût elle-même pondu si la castration n'avait pas eu lieu, et la progéniture du parasite se développe là où elle eût logé la sienne, ou en tout cas dans un endroit convenablement abrité.

FEWKES se trompe quand il dit « *The most important question is to determine whether or not the ova of the crustacean live in the brood sac* ». La

¹ Généralement les Crustacés Copépodes parasites ont une embryogénie plus ou moins condensée et le stade *Nauplius* est fréquemment dépassé quand ils sortent de l'œuf. Exemple : *Cancerilla tubulata*.

question de savoir si oui ou non le parasite vit dans le sac incubateur est certainement intéressante, mais elle n'est pas d'une importance capitale pour le fait de la castration parasitaire. Nos recherches ont prouvé en effet que l'atrophie des glandes génitales peut être produite et est fréquemment produite par des parasites qui habitent des régions du corps très éloignées de l'appareil générateur (Bopyres branchiaux, Phryxiens parasites sur l'abdomen des Pagures ou des Carides, etc.).

Le parasite de l'Ophiure pourrait donc agir de la même manière s'il se trouvait dans la paroi du tube digestif ou dans la cavité générale que s'il habite, comme cela nous paraît plus probable, les sacs incubateurs de son hôte.

Sans doute, il est très curieux de constater avec quelle énergie un parasite encore de très petite taille modifie un organisme en apparence beaucoup plus puissant que le sien. C'est là un fait inexplicable pour le moment, mais peut-être moins isolé que ne le pense le savant zoologiste de Cambridge.

Nous avons dans un travail antérieur cité quelques exemples qui permettraient peut-être d'aborder ce délicat problème de physiologie avec plus de chances de succès en multipliant les points sur lesquels peuvent porter les observations ¹.

« On est d'abord très surpris, disais-je il y a quelques mois, de voir un être aussi petit que l'embryon cryptoniscien d'un *Phryxus* produire sur les organes sexuels internes, et par contre-coup sur les caractères sexuels extérieurs de son hôte, une action modificatrice très énergique. Mais en y réfléchissant, on s'aperçoit bientôt que le fait n'est pas absolument isolé. L'œuf humain, au premier mois de la grossesse est un parasite de bien petite taille et cependant l'action qu'il exerce sur l'organisme maternel est assez puissante pour empêcher les autres œufs de mûrir et arrêter la menstruation. Très souvent aussi les règles cessent de paraître au début d'une tuberculose pulmonaire, alors que les bacilles parasites sont encore en trop petite quantité pour qu'on puisse leur attribuer à ce moment un épuisement profond de l'organisme. Un nourrisson occasionne certainement chez une femme dans de bonnes conditions hygiéniques une dénutrition moindre que celle qui résulte de la misère et de la maladie. Cependant, l'ovulation ne se produit plus chez la nourrice alors qu'elle continue souvent chez les malheureuses ouvrières débilitées par la vie anti-hygiénique de l'usine et l'absence d'une nourriture suffisante. La

¹ A. GIARD. Sur les parasites Bopyriens et la castration parasitaire (*Bulletin de la Société de Biologie*, 8^e série, t. IV, n^o 23, 17 juin 1887, p. 371-373).

substitution des parasites aux produits de la génération est tout à fait comparable aux cas bien des fois observés où une tumeur de l'utérus occasionne des phénomènes identiques à ceux de la grossesse.

» Il me semble qu'il faut attribuer l'influence exercée sur la fonction génitale par certains parasites ou par l'embryon des Mammifères qui, en somme, n'est qu'un véritable parasite, non pas seulement à une action directe, laquelle est insignifiante dans le début, mais sans doute à une action indirecte (un réflexe nerveux), bien digne d'attirer l'attention des physiologistes.

» DARWIN a d'ailleurs signalé la sensibilité spéciale des organes reproducteurs aux moindres influences extérieures : « Il semblerait, dit-il, que tout changement dans les habitudes de la vie, quelles que soient celles-ci, peut, s'il est assez grand, affecter d'une façon inexplicable la puissance reproductrice ». Et il ajoute « le résultat dépend plus de la constitution des espèces que de la nature du changement, car certains groupes sont plus affectés que d'autres ». Ce qui concorde absolument avec nos observations sur les Crustacés Décapodes, où nous voyons les parasites Rhizo-céphales et Bopyriens, agir plus ou moins, quelquefois pas du tout, selon les types infestés et même selon le sexe des individus infestés ».

3° RÉFLEXIONS SUR LA CASTRATION DE L'*AMPHIURA SQUAMATA*.

Plusieurs particularités me paraissent devoir attirer plus spécialement l'attention des zoologistes au milieu des faits singuliers que nous venons de discuter.

Remarquons d'abord le grand nombre de parasites qui infestent l'*Amphiura* comparée aux autres Échinodermes et rapprochons ce fait de ce que nous savons de la Synapte également infestée par de nombreux parasites. N'est-il pas singulier que ces deux types qui font exception par leur hermaphrodisme à la disposition générale des organes génitaux dans le phylum des Échinodermes soient en même temps ceux qui présentent le phénomène de la castration parasitaire ?

Malgré sa grande fréquence et sa production possible par deux causes au moins (Orthonectides et Copépode) la castration de l'*Amphiura* ne semble pas mettre en péril l'existence de cette espèce ni même restreindre sa dispersion qui est très considérable, étonnante même, si l'on considère que cette Ophiure 1^o n'a pas de larves pélagiques facilement transportables ; 2^o présente une embryogénie condensée et de gros œufs relativement peu nombreux à cause du volume de leur vitellus nutritif.

D'autre part, nous savons, au moins en ce qui concerne la castration par les Orthonectides, qu'elle n'affecte pas les glandes mâles et semble plutôt augmenter leur activité. Cela est en rapport avec nos observations antérieures sur la castration des Crustacés Décapodes par les Bopyriens et avec celles de PÉREZ sur la castration des Andrènes par les *Stylops*. Ces observations démontrent en effet que la suppression de la glande sexuelle de l'un ou l'autre sexe tend à faire apparaître les caractères du sexe opposé jusque-là demeurés latents.

Rappelons enfin les bons effets du croisement et la nécessité si bien mise en évidence par DARWIN, de l'introduction d'un élément mâle étranger même chez les animaux ou les plantes physiologiquement hermaphrodites et nous pourrions nous demander si la castration parasitaire des *Amphiura* n'est pas plutôt une circonstance favorable à l'espèce. J'ai souvent observé, en effet, que les individus renfermant des œufs et des jeunes en abondance avaient les testicules très réduits (peut-être mécaniquement, peut-être aussi en raison de la dépense organique faite par la glande femelle) la castration aurait donc pour résultat de rétablir l'équilibre des sexes et rendrait physiologiquement dioïque une espèce morphologiquement hermaphrodite.

Il existe dans le règne végétal un cas absolument comparable. C'est celui de la castration du figuier par le *Blastophaga grossorum*. Les belles observations de Fritz MUELLER¹ et de SOLMS-LAUBACH² sur la signification du *Caprificus* considéré comme mâle du figuier à fruits comestibles me paraissent s'éclaircir d'un jour nouveau et prendre un haut caractère de généralité si on les rattache, comme nous n'hésitons pas à le faire, à la théorie de la castration parasitaire. On peut même se demander si des cas comme ceux du figuier et de l'*Amphiura* ne nous révèlent pas un des moyens par lesquels s'est opéré, soit chez les végétaux, soit chez les animaux, le passage de l'état hermaphrodite à l'état unisexué, et si ces espèces ne sont pas les derniers témoins d'un état de choses autrefois plus général. En d'autres termes il est permis de supposer que la tendance qu'une espèce hermaphrodite a eue à devenir mâle ou femelle sous l'influence d'un parasite a pu être fixée et exagérée par la sélection jusqu'à la complète séparation des sexes.

Le fait qu'une modification organique causée par un parasite peut être conservée par hérédité n'est nullement invraisemblable. LINDSTRÆM

¹ F. MUELLER. *Caprificus* und Feigenbaum (*Kosmos* VI, 1882, p. 342).

² SOLMS-LAUBACH. Die Geschlechterdifferenzierung bei den Feigenbäuer (*Bot. Zeitung*, 1885, n° 33-36, Tafel V).

a montré récemment que les galles produites sur les feuilles de certaines plantes (*Oreodaphne bullata*, Tilleul, etc.), par les Acariens et qu'il appelle des *acarodomaties* peuvent devenir par hérédité un caractère constant du végétal ¹.

On voit par ce qui précède que je considère comme la plus vraisemblable l'opinion généralement admise que la différenciation sexuelle a été précédée par un état hermaphroditique. GEGENBAUR, HAECKEL et CLAUS ont tour à tour soutenu cette manière de voir qui a été vivement combattue par STEENSTRUP et Fritz MUELLER ².

Mes études sur la castration parasitaire m'ont contraint à examiner de près cette question de l'origine des sexes. Je ne puis donner ici les nombreuses raisons qui me font admettre comme primitive la réunion des organes mâles et femelles sur un même individu. Cela fera l'objet d'une prochaine publication. Il est bien entendu qu'il ne faut pas confondre l'hermaphroditisme *primitif* avec l'hermaphroditisme *secondaire* que détermine fréquemment la fixation ou le parasitisme (par exemple, l'hermaphroditisme des Cirripèdes, des Cymothoadiens, des Myzostomes, etc.). La question de l'origine des sexes ne peut évidemment être tranchée que par la voie de l'expérience et la castration parasitaire réalise précisément des expériences très délicates qui fournissent d'importantes données pour la solution du problème.

II.

CASTRATION PARASITAIRE CHEZ *EUPAGURUS BERNHARDUS* LINNÉ ET CHEZ *GEBIA STELLATA* MONTAGU ³.

1° CASTRATION PAR *PHRYXUS PAGURI*.

Dans des publications antérieures, j'ai fait connaître les curieux effets d'ordre morphologique produits chez plusieurs Crustacés Décapodes par la castration due à la présence de parasites Rhizocéphales ou Bopyriens ⁴. Des exemples bien remarquables de ces phénomènes nous sont fournis par

¹ A.-N. LINDSTROM. Pflanzenbiolog. Studien II. Die Anpassung der Pflanzen an Thiere 4 taf. Upsala. K. Ges. d. Wiss. 1887.

² F. MUELLER. Die Zwitterbildung in Tierreiche (*Kosmos*, 1885, II Bd, p. 321-334).

³ Ce paragraphe est la reproduction avec adjonctions d'une note parue sous le même titre dans les C. R. Acad. des Sc, le 18 avril 1887 (N. d. I. R.).

⁴ Voir *Bulletin scientifique du Nord*, t. XVIII, janvier-février 1887, p. 1-28 ; *Comptes-rendus de l'Acad. des Sciences*, 18 avril 1887 et *Comptes-rendus hebdomadaires de la Société de Biologie* (8), t. IV, n° 23, 17 juin 1887, p. 371.

les Pagures infestés par le *Phryxus paguri* RATHKE, et par les Gébies infestées par le *Gyge branchialis* CORNALIA et PANCERI. Bien que le *Phryxus paguri* soit un parasite absolument externe, les modifications qu'il occasionne sont aussi étendues que celles observées chez certains Brachyours à la suite de leur infestation par les Rhizocéphales.

On sait quels sont les caractères sexuels extérieurs des *Eupagurus*. Chez la femelle, l'ouverture génitale se trouve sur l'article basilaire de la troisième paire de pattes thoraciques ; chez le mâle, cette ouverture est placée sur la base de la cinquième paire de pattes, qui porte une petite papille ; la grosse pince de la première paire de pattes thoraciques est un peu plus forte chez le mâle que chez la femelle. En ce qui concerne l'abdomen, le premier anneau est dépourvu de membres dans les deux sexes. Chez la femelle, les anneaux 2, 3, 4 et 5 portent, du côté gauche, des appendices formés d'un article basilaire terminé par deux rames. Sur l'anneau 2, la rame externe est plus courte que l'interne ; sur l'anneau 3, les deux rames sont à peu près de même longueur ; sur l'anneau 4, la rame externe est un peu plus longue ; sur l'anneau 5, elle est beaucoup plus longue que l'interne. Les appendices 2, 3 et 4 sont conformés pour retenir les œufs. A cet effet, leur article basilaire porte deux bouquets de poils ; la rame interne présente également deux bouquets de poils, l'un à son extrémité, l'autre sur un renflement postérieur très développé.

Chez le mâle, l'anneau 2 est dépourvu d'appendices ; les anneaux 3, 4 et 5 portent du côté gauche des pattes biramées, dont la rame interne, toujours sans renflement postérieur, est beaucoup plus petite que l'externe. Les appendices du cinquième anneau sont très semblables dans les deux sexes.

Les Pagures mâles infestés par le *Phryxus paguri* ne sont guère modifiés dans la région thoracique. C'est à peine si la grosse pince est un peu plus faible qu'à l'ordinaire. *Mais l'abdomen présente des appendices en nombre égal à ceux de la femelle et conformés absolument comme chez la femelle, toutefois de dimensions un peu réduites.*

Si l'on ouvre un de ces mâles à pattes abdominales femelles, on trouve le testicule renfermant des spermatophores de taille fort inférieure à la normale (la moitié environ) et des spermatozoïdes très imparfaits.

Je ne saurais trop insister sur les modifications étonnantes des caractères sexuels secondaires des Pagures mâles châtrés par les *Phryxus*. Ainsi chez ces animaux non seulement la première paire de pattes, ordinairement avortée chez le mâle, reparait le plus souvent, mais encore les autres paires de membres présentent des caractères en rapport avec une fonction

que l'animal n'accomplit jamais ! Le Pagure mâle acquiert un dispositif spécial pour fixer des œufs *qui ne seront jamais pondus !*

PÉREZ a observé un fait tout à fait analogue chez les *Andrènes stylopisées*¹ : le mâle infesté montre, mais rarement toutefois, un certain élargissement du métatarse et un développement marqué de la brosse au moins aux pattes postérieures. L'appareil collecteur tend donc à réapparaître chez des insectes *qui ne recueilleront pas*. Comment, se demande PÉREZ, une simple réduction de l'organe mâle peut-elle provoquer la manifestation d'une tendance sexuelle opposée, équivaloir en définitive dans telle de ses conséquences à l'hermaphrodisme ?

J'espère donner dans un prochain travail la solution de cette question et montrer que les faits de ce genre viennent appuyer d'une façon très sérieuse la théorie de l'hermaphrodisme primordial des Métazoaires. D'autres modifications dues à la castration et créant une sorte de type moyen entre les deux sexes (par exemple la coloration de la face chez les *Andrènes infestées*) me paraissent fournir plutôt des renseignements intéressants sur la phylogénie du groupe parasité.

2° RETOUR AU SEXE MALE DES PAGURES FÉMINISÉS,

On sait que le *Phryxus paguri* se fixe sur l'abdomen de Pagure au point le plus avantageux pour éviter tout choc contre la coquille habitée par ce Crustacé, c'est-à-dire dans la région même où sont abrités les œufs chez les femelles non châtrées. Il est donc facile de débarrasser le Pagure de son parasite sans le blesser, tandis qu'il est fort difficile d'extraire un Bopyre branchial sans occasionner des lésions assez graves chez l'hôte qui le portait. J'ai profité de cette heureuse circonstance pour étudier le retour à l'état normal des mâles féminisés.

Je supposais que ce retour devait s'opérer brusquement à la suite d'une mue. Ce n'est pas ainsi que les choses se passent et le rétablissement des

¹ Quand j'ai publié mes premières notes sur la Castration parasitaire, PÉREZ n'avait fait connaître ses observations sur les *Andrènes stylopisées* que dans une courte communication à la Société Linnéenne de Bordeaux, analysée dans la *Revue internationale des Sciences* (1880) et trop peu remarquée des zoologistes. Depuis, PÉREZ a fait paraître sur cette question un important mémoire, rempli de faits intéressants et de considérations générales d'une grande valeur. Ce mémoire, intitulé : *Des effets du parasitisme des Stylops sur les Apiaires du genre Andrena* porte la date de 1886. Mais par suite de retards dus à la confection des planches, il n'a paru en réalité que dans les premiers jours de 1888. Nous discuterons ultérieurement certaines conclusions de ce beau travail dont nous avons pu vérifier les données principales sur les *Andrènes stylopisées* que l'auteur lui-même a bien voulu nous communiquer.

caractères sexuels mâles se fait très progressivement à mesure que la glande génitale reprend son état d'intégrité.

Comme il m'est impossible de faire au bord de la mer des séjours très prolongés, j'ai pris pour réaliser cette expérience un Pagure mâle relativement peu modifié. J'ai déjà fait remarquer, et PÉREZ a confirmé cette observation, que les effets de la castration parasitaire sont généralement très inégaux et varient sans doute avec l'époque de l'infestation et peut-être aussi avec la vigueur du sujet infesté.

Le Pagure mâle, mis en expérience n'avait pas la première patte abdominale caractéristique des femelles et des mâles profondément modifiés; mais les 2^e et 3^e pattes abdominales étaient conformées absolument comme chez les femelles et portaient la petite saillie poilue très accentuée.

Débarrassé de son *Phryxus*, le Pagure fut placé isolément dans une petite cuvette et, je dois le dire, fort insuffisamment nourri.

Cependant au bout d'un mois, une mue s'opéra et je pus constater que les pattes modifiées sans avoir encore pris la forme mâle typique étaient cependant moins nettement caractérisées dans le sens femelle. Le Pagure fut sacrifié pour l'examen des testicules qui n'avaient pas encore repris non plus leur état normal.

Évidemment cette première expérience est fort insuffisante, mais comme elle a réussi sans aucune difficulté, j'espère en la publiant encourager les zoologistes qui résident au bord de la mer à en entreprendre de semblables. Les résultats à obtenir peuvent être d'une grande importance. Il y a là une méthode très élégante pour l'étude de la castration d'animaux chez lesquels on ne pouvait espérer pouvoir aborder aussi simplement des recherches physiologiques aussi délicates.

3^e CASTRATION PAR PELTOGASTER PAGURI.

Je m'attendais à rencontrer les mêmes phénomènes, peut-être plus accentués encore, chez les Pagures mâles infestés par le *Peltogaster paguri*. Chose étonnante, il n'en est rien; et, malgré l'action plus profonde qu'on serait tenté d'attribuer *a priori* au *Peltogaster*, ce Rhizocéphale ne produit aucune modification apparente des caractères extérieurs du sexe mâle, tout en déterminant cependant la stérilité de son hôte.

Les Pagures femelles infestés par le *Peltogaster* sont, au contraire, fréquemment modifiés: les modifications portent naturellement sur les pattes abdominales. Les bouquets de poils de l'article basilaire et la saillie

postérieure ovigère du rameau interne disparaissent plus ou moins complètement ; de plus, le rameau interne est généralement plus petit que l'externe, même sur les appendices 2 et 3 : en un mot, par tous leurs caractères, les pattes abdominales de ces femelles châtrées se rapprochent sensiblement de celles du sexe mâle.

De ce qui précède, on est amené à conclure, ou bien que certains *Peltogaster* se fixent sur les Pagures à une époque plus tardive que les *Phryxus*, ou bien que les *Peltogaster* exercent une action plus lente que les *Phryxus*, et n'empêchent pas la différenciation sexuelle de se produire, au moins chez le sexe mâle. La première interprétation est, à notre avis, la plus vraisemblable.

En outre, les faits que nous venons de signaler semblent indiquer que les *Phryxus* se fixent en général sur les Pagures à un âge où la différenciation sexuelle n'est point effectuée, et où le Crustacé Décapode présente encore les pattes abdominales embryonnaires. Or, Fritz MUELLER a fait connaître un *Phryxus* de la côte du Brésil (*Phryxus resupinatus*) qui se fixe constamment sur les Pagures infestés par le *Peltogaster purpureus* et souvent sur le pédoncule même de ce Rhizocéphale. Si l'on admet l'hypothèse de l'inoculation des larves de Rhizocéphales, émise par M. Y. DELAGE, il faudrait donc supposer que la larve du *Phryxus resupinatus* devine quels sont les Pagures inoculés par un embryon de *Peltogaster* et à quelle place précise cet embryon viendra émerger sur l'abdomen du Pagure. On ne peut échapper à cette supposition bizarre qu'en admettant, par une hypothèse plus bizarre encore, que les embryons de *Phryxus* sont inoculés eux aussi et suivent dans leur migration interne les larves de *Peltogaster*. Qui accepterait une pareille complication ? Tout devient simple, au contraire, dans la théorie de la fixation directe et l'on peut trouver dans les faits nouveaux exposés ci-dessus une confirmation de l'opinion émise par nous, que les Cirrhipèdes ont été dans la série phylogénique les introducteurs des Bopyriens chez les Crustacés Décapodes. Les Isopodes, parasites à l'origine des Rhizocéphales, ont infesté d'abord indirectement, puis, plus tard, d'une façon immédiate, le Crustacé supérieur.

J'ai, dans un travail antérieur, donné les principales raisons qui me font admettre l'introduction des Bopyriens par les Cirrhipèdes¹. Une lettre de Fritz MUELLER m'apporte un argument de plus en faveur de cette manière de voir. Fritz MUELLER a trouvé sur la côte du Brésil, à Armação da

¹ GIARD et BONNIER, *Contributions à l'étude des Bopyriens*, 1887, p. 197-207.

Piedade, au nord de Desterro, une espèce probablement nouvelle du genre *Dichelaspis* qui vit dans la cavité branchiale des Brachyours (*Lupea diacantha*, *Hepatus*). GRAY avait déjà signalé *Dichelaspis warwickii* comme vivant sur les Brachyours et de FILIPPI *Dichelaspis Darwinii* sur les *Palinurus*. Des espèces du genre *Alepa*s ont aussi été rencontrées sur des Décapodes. L'éthologie de ces curieux Cirrhipèdes est malheureusement à peine connue.

4° CASTRATION DE *GEBIA STELLATA*.

J'ai essayé d'étendre à d'autres Anomoures et Thalassiniens les observations relatives à la castration parasitaire; malheureusement, les matériaux de cette étude sont difficiles à rassembler. Je n'ai pu encore, malgré mon vif désir, examiner des Callianasses mâles infestées soit par la *Parthenopea subterranea*, soit par l'*Ione thoracica*. Bien que la *Gebia stellata* MONTAGU soit abondante sur divers points des côtes de France (notamment à Concarneau), je n'ai jamais rencontré sur notre littoral le Bopyrien parasite de cette espèce, le *Gyge branchialis* CORNALIA et PANCERI. Je possède un exemplaire unique de *Gebia* infesté, venant de la station zoologique de Naples. Cet exemplaire est justement un mâle, et j'ai pu constater qu'il présente la première paire de pattes abdominales simples qui, normalement, n'existe que chez la femelle; la pince de la première paire de pattes thoraciques est restée plus forte que chez les femelles. NARDO, qui observait dans une localité où *Gyge branchialis* est abondant, dit qu'il a parfois rencontré le premier appendice abdominal dans les deux sexes: « Io posso assicurare pero che di tali appendici poste una per lato sotto al primo anello dell' addome, va pure fornita la femmina, ed essere anche vero che talvolta ne sono entrambi sprovveduti ¹ ». Il est probable que ces mâles anormaux étaient ou avaient été infestés par des *Gyge*.

Les Brachyours infestés par les Bopyriens du genre *Cepon* (*Pilumnus hirtellus* et *Xantho floridus*) et les *Porcellana longicornis* infestées par *Pleurocrypta porcellanæ* ne m'ont présenté aucune modification appréciable des caractères sexuels extérieurs.

¹ NARDO. *Annotazioni illustranti 54 specie di Crostacei*, p. 100. Venezia, 1869.

III.

LA CASTRATION PARASITAIRE CHEZ LES *PALÆMON* ¹.

Dès 1837, RATHKE avait signalé la castration parasitaire chez les Palæmons femelles infestés par les Bopyres. Il avait cru remarquer, en outre, cette circonstance extraordinaire que les Palæmons femelles seraient seuls habités par les Épicarides : « *Mirabile dictu Bopyri omnia quæ vidi exempla — vidi autem eorum plures centurias — solummodo in Palaemonibus feminis repereram, licet in manus meas non pauciores horum animalium mares quam feminæ incidissent* ». ². Tous les auteurs subséquents jusqu'au plus récent d'entre eux, Paul FRAISSE, ont confirmé l'observation de RATHKE ³. Guidé par mes études antérieures sur les modifications sexuelles des Décapodes Brachyours châtrés par certains Rhizocéphales, j'avais, l'an dernier, émis l'hypothèse que les faits indiqués par RATHKE n'étaient sans doute exacts qu'*en apparence* et que si l'on ne rencontre pas de Palæmons mâles infestés par les Bopyres, c'est que les changements produits par le parasite dans l'organisation de son hôte ont fait prendre pour des femelles des Palæmons mâles transformés par la castration. J'ai pu depuis vérifier l'exactitude de cette supposition non seulement sur nos Palæmons indigènes infestés par *Bopyrus squillarum* et autres espèces affines, mais aussi sur des *Palæmon ornatus* appartenant au Musée de Bruxelles et parasités par le *Probopyrus ascendens* SEMPER ⁴. La grande taille de cette belle espèce, originaire des Philippines et de la Malaisie néerlandaise, rend les constatations beaucoup plus faciles.

Outre les différences dans la position des ouvertures génitales dans les deux sexes, il existe chez les Eucyphotes du genre *Palæmon* (*sensu latiori*) des caractères secondaires du sexe mâle qui ont été bien formulés par GROBBEN et J. E. V. BOAS ⁵.

¹ Ce paragraphe et le suivant sont la reproduction, avec quelques adjonctions, d'une note : Sur la Castration parasitaire chez les Eucyphotes des genres *Palaemon* et *Hippolyte* (C. R. Acad. des Sciences, 13 février 1888 (N. d. I. R.).

² RATHKE. De Bopyro et Nereide, 1837, p. 18.

³ Auf diese Thatsache macht schon RATHKE aufmerksam, durch neuere Forschungen wird sie mehr und mehr bestaetigt. FRAISSE, *Entoniscus Cavolinii*, etc., 1878, p. 50.

⁴ GIARD et BONNIER. Sur deux nouveaux genres d'Epicarides (*Probopyrus* et *Palægyge*). C.-R. Acad. des Sciences, 23 janvier 1888.

⁵ J.-E.-V. BOAS. Studier over Decapodernes Slaegtskabs forhold. (*Vidensk. Selsk. Skr. 6 Raekke, naturvidenskabelig og matematisk. Afd. I, Bd II, p. 47 et suiv.*).

1° La taille du mâle est généralement plus petite ;

2° Le rameau de la première antenne qui porte les soies olfactives est plus grand que chez la femelle et cela d'une manière absolue et non pas seulement relativement à la grandeur du corps. Les soies olfactives sont aussi plus nombreuses ;

3° Les pattes qui portent les pinces thoraciques sont généralement plus longues ;

4° La rame interne de la première paire de pattes abdominales est beaucoup plus développée que chez la femelle et autrement ciliée ;

5° La seconde patte abdominale porte du côté interne de la rame interne entre celle-ci et le rétinacle (*appendix interna* Boas), un appendice copulateur styloïde garni de poils raides (*appendix masculina* Boas) ;

6° A ces caractères, Ed. von MARTENS en ajoute un autre dont la valeur pratique est très considérable, c'est que, chez les femelles, l'intervalle libre entre les hanches des pattes de la cinquième paire thoracique est beaucoup plus large qu'aux pattes précédentes, tandis que chez le mâle ces hanches sont plus rapprochées¹. Nous pouvons dire, en outre, que le sternite de l'anneau correspondant est différemment conformé dans les deux sexes et qu'il existe, en général, chez les mâles, une saillie médiane qui fait complètement défaut chez les femelles.

Le caractère tiré des antennes olfactives est souvent inutilisable chez les individus conservés dans l'alcool. Les caractères 1° et 3° ont une valeur très relative et sur des séries convenablement choisies d'individus de l'un et l'autre sexe on peut facilement trouver des mâles plus grands et à pinces plus courtes que les femelles correspondantes. Il ne faut donc pas s'étonner de voir disparaître complètement ces caractères sur les mâles infestés par les parasites.

L'examen attentif des ouvertures génitales montre, en effet, que l'observation de RATHKE est inexacte et que les mâles ne sont pas très rares parmi les Palæmons porteurs de Bopyres : mais ces mâles ont perdu les caractères les plus apparents de leur sexe.

A la première paire de pattes abdominales, la rame interne est un peu plus grande peut-être que chez les femelles normales, mais elle est

¹ « Ausser den Geschlechtsoeffnungen selbst, bei dem Weibchen am dritten, dem Maennchen am fünften Fusspaar dient es auch zur Unterscheidung der Geschlechter dass die fünften Füsse an ihrem Basis bei dem Weibchen einen auffallend grosseren Zwischenraum zwischen sich lassen als die vorhergehenden, bei dem Maennchen aber eben enger zusammenstehen. » E. von MARTENS, Ueber einige Ostasiatischen Süsswasserthiere (*Archiv für Naturgeschichte XXXIV Jahrg.*, 1868, p. 33).

beaucoup plus petite que chez le mâle non infesté. A la deuxième paire de pattes abdominales, l'appendice copulateur est fortement réduit ou même complètement disparu. En un mot, un examen superficiel conduirait certainement à déterminer comme femelles la plupart des individus mâles infestés.

Le caractère indiqué par von MARTENS est cependant le plus souvent maintenu : tout au plus y a-t-il un écartement un peu plus grand entre les hanches des cinquièmes péréiopodes chez les mâles parasités. Mais comme souvent chez les femelles infestées l'écartement est légèrement moindre qu'à l'état normal, ce caractère perd aussi une partie de sa valeur.

Il importe, toutefois, de remarquer que, comme dans les autres cas de castration parasitaire, il existe un défaut d'uniformité très remarquable dans les modifications produites par le parasite. Les collections de l'École normale supérieure renferment un *Palæmon serratus* mâle infesté par *Bopyrus squillarum* et à peine modifié. L'*appendix masculina* est seulement un peu réduit. Comme j'ai surtout observé la castration chez *Palæmon squilla* et *Pal. rectirostris*, je ne puis dire encore si l'absence de modifications du *Pal. serratus* étudié est un cas individuel ou si elle doit être considérée comme une particularité propre à l'espèce.

IV.

LA CASTRATION PARASITAIRE CHEZ LES *HIPPOLYTE*.

1° MODIFICATIONS DES CARACTÈRES SEXUELS SECONDAIRES.

Le fait essentiel de la castration parasitaire, c'est-à-dire l'atrophie et l'absence de fonctionnement de la glande génitale, paraît exister d'une façon générale chez tous les Décapodes infestés par des Bopyriens. Les *Hippolyte*, *Virbius*, *Pandalus*, etc., infestés par des Épicarides, ne portent jamais d'œufs. Il est intéressant de constater si les modifications secondaires observées chez les *Palæmons* et certains Brachyours, *Anomala* et Thalassiniens se rencontrent aussi chez les *Hippolyte* dans le cas de castration.

Le *Virbius viridis* qui est souvent châtré à Wimereux par le *Bopyrina virbii* se prête mal à des recherches de ce genre à cause de sa petite taille et du peu d'importance des caractères sexuels secondaires. Les espèces arctiques du genre *Hippolyte* seraient plus favorables pour ces recherches ;

malheureusement les exemplaires porteurs de parasites sont rares dans nos musées. Je dois donc me borner à laisser aux zoologistes Scandinaves le soin de décider si, comme je le suppose, ces Eucyphotes présentent des modifications de leurs caractères sexuels extérieurs, consécutives à l'altération de leurs glandes génitales.

Un examen attentif de la synonymie établit déjà de fortes présomptions en faveur de cette hypothèse. En effet parmi les nombreuses espèces d'*Hippolyte* créées par KRØYER et les auteurs du commencement du siècle, un certain nombre ont été reconnues depuis n'être que les deux sexes d'un même type spécifique. C'est ainsi que les carcinologistes modernes, G. O. SARS, KINGSLEY, etc., ont montré que l'*Hippolyte borealis* KRØYER est le mâle de l'*Hippolyte polaris* SABINE, et que l'*Hippolyte Phippsii* KRØYER est le mâle de l'*Hippolyte turgida* KRØYER. Or, si l'on parcourt les listes d'habitat de *Phryxus abdominalis* Auctorum et de *Gyge hippolytes* Auctorum¹, on constate avec surprise que ces parasites ont été fréquemment trouvés sur *Hippolyte polaris* et sur *Hippolyte turgida*, jamais sur les formes mâles *Hippolyte borealis* et *Hippolyte Phippsii* qui cependant habitent les mêmes parages et en proportion à peu près équivalente. Dans un travail récent et très soigné sur la distribution géographique des Crustacés de la côte ouest du Groenland, H. J. HANSEN, après avoir signalé la présence de *Phryxus abdominalis* sur *Pandalus Montagu* LEACH, sur *Hippolyte spinus* Sow., sur *Hipp. gaimardi* M. EDW., sur *Hipp. Phippsii* KR. et sur *Hipp. polaris* SAB., fait cette remarque intéressante que parmi le nombre relativement considérable d'individus de ce Bopyrien qu'il a examinés, aucun ne portait plus d'une femelle. Malheureusement, HANSEN n'indique pas le sexe des Eucyphotes infestés². Néanmoins, l'ancienne remarque faite par RATHKE sur les Palæmons infestés par des

¹ Je conserve provisoirement les noms génériques *Phryxus* et *Gyge* employés par les auteurs, bien que les *Phryxus* et les *Gyge* des *Hippolyte* soient très différents des *Phryxus* des *Pagurus* et des *Gyge* des *Gebia*. Je conserve provisoirement ces deux noms spécifiques, bien que je sois convaincu qu'ils désignent l'un et l'autre plusieurs formes distinctes jusqu'à présent confondues; mais ces questions taxonomiques n'ont qu'une importance secondaire au point de vue de la castration parasitaire, seul objet de la présente note.

² H.-J. HANSEN. Oversigt over der vestlige Groenlands Fauna (*Vidensk. Meddel. fra den naturh. Foren. i Kjoebh.*, 1887, p. 197). Dans une communication préliminaire (C.-R. de l'Académie des Sciences, 13 février 1888), j'ai attribué inexactement à HANSEN l'opinion que les *Phryxus* étaient fixés uniquement sur des femelles. HANSEN dit seulement que, dans le dénombrement des parasites, il n'a tenu compte que des femelles (*kun paa Hunnerne*), sans s'inquiéter si elles étaient accompagnées ou non par un mâle. Je dois à l'auteur lui-même la rectification de cette erreur que mon peu d'habitude de la langue danoise rend peut-être excusable.

Bopyres, doit vraisemblablement être étendue aux autres Eucyphotes. N'est-il pas vraisemblable que l'explication de cette particularité singulière, doit être aussi la même dans tous les cas ?

Enfin chose curieuse à noter, KRØYER, dont les observations sont en général si précises et si exactes, dit, dans sa monographie du genre *Hippolyte*, que l'ouverture génitale femelle se trouve chez ces Carides dans le même point que celle des mâles, c'est-à-dire au côté externe des hanches des pattes postérieures *paa den ydre Side af sidste Fod par* ¹. En réalité les ouvertures femelles se trouvent comme chez les Palæmons, et les autres Décapodes à la base de la troisième paire de pattes thoraciques. Cette erreur singulière a été relevée avec une sévérité peut-être excessive, par un compatriote de KRØYER, J. E. V. BOAS ². Les erreurs des bons observateurs ont ceci de particulier, qu'elles peuvent toujours s'expliquer aisément au grand profit de la science. Il est très probable que KRØYER a pris pour des femelles, des Hippolytes mâles qui sous l'influence de la castration parasitaire, avaient pris les caractères extérieurs du sexe opposé et qu'il a été ainsi conduit à attribuer aux orifices génitaux une position identique dans les deux sexes.

2° UN PROBLÈME A RÉSOUDRE.

Je ne veux pas terminer ce chapitre des parasites Bopyriens des *Hippolyte* sans appeler l'attention sur un fait curieux dont il m'est impossible de tirer dès à présent des conséquences certaines à cause du petit nombre d'observations sur lequel il repose.

Le Professeur AGASSIZ a bien voulu m'envoyer récemment une superbe série d'Épicarides du musée d'Harvard Collège (Cambridge, Mss.). Parmi les Crustacés de cette collection se trouvent trois *Pandalus* du Cape Cod porteurs de *Phryxus* abdominaux.

¹ KRØYER. Monogr. Fremstill. af Sl. Hippolytes nordiske Arter (*Vidensk Selsk. Skr. naturv. og math. Afd. IX*, 1842, p. 27, fig. 54 A. f et fig. 97 B. g).

² « A propos de cette erreur singulière, dit BOAS, il me sera peut-être permis de faire observer ici que les travaux de KRØYER, que j'ai l'occasion d'étudier de très près, ne présentent nullement le cachet d'exactitude classique que sont portés à leur attribuer les zoologistes référents ou autres qui s'en sont occupés dans ces derniers temps. Non qu'il faille en conclure que ces travaux sont complètement inexacts, loin de là; mais j'ai cru bon de protester contre des éloges excessifs qui ne me paraissent pas justifiés. » J. V. BOAS. Studier over Decapodernes Slaegtskabsforhold (*Vidensk. Selsk.*, 1880, p. 55, note 2). — Sans vouloir exagérer la valeur des travaux de KRØYER, on peut dire qu'ils sont admirables pour l'époque où ils ont été écrits, et l'erreur qui a provoqué la protestation de BOAS est à coup sûr des plus excusables.

Ces parasites sont placés par rapport à leur hôte exactement dans la situation indiquée par KRÆYER pour le *Phryxus* abdominal de l'*Hipp. gaimardi*, la femelle est fixée sous les deux premiers anneaux de l'abdomen, les lames incubatrices se tournent en dehors ou plutôt en bas, si nous supposons l'*Hippolyte* dans sa position naturelle; la tête du Bopyre est dirigée vers le telson de l'*Hippolyte* et ses feuilletts branchiaux (lames pléales) vers la région thoracique de ce dernier. Le mâle dans nos trois exemplaires est à gauche de la femelle et par conséquent à droite de l'hôte. Mais les pattes thoraciques de la femelle sont développées du côté gauche au lieu d'être du côté droit comme chez les spécimens décrits par KRÆYER. *A priori* il ne semble y avoir aucune raison pour que le corps d'un *Phryxus* abdominal fixé sur un Eucyphote prenne une forme asymétrique et d'une asymétrie toujours la même. A la vérité la position du *Phryxus* des *Hippolyte* correspond à celles d'*Athelges paguri*, sur le Pagure et chez ce dernier l'asymétrie est déterminée par les conditions d'existence. On pourrait donc être tenté au premier abord, de chercher une explication analogue à celle que nous avons donnée pour l'orientation de *Sacculina* et de *Peltogaster*.

Mais il est évident qu'une pareille explication ne peut convenir dans le cas actuel, car les Pagures dérivant des Eucyphotes il serait très invraisemblable de considérer l'*Athelges paguri* comme l'ancêtre des *Phryxus* des *Hippolyte*. En outre les *Phryxus* ne sont pas fixés sur l'abdomen de l'*Hippolyte*, au milieu de l'anneau, mais ils s'attachent aux pattes de leur hôte.

D'ailleurs, bien que KRÆYER ait observé 11 exemplaires de *Phryxus* de l'*H. turgida*, le nombre total des spécimens examinés est encore trop insuffisant pour qu'on puisse assurer que l'asymétrie de ces *Phryxus* abdominaux est toujours dans le même sens. D'après une observation de R. WALZ, qui a observé un petit nombre des *Phryxus* abdominaux sur le *Virbius viridis* et les *Hippolyte* de l'Adriatique, ce Bopyrien serait indifféremment asymétrique dans un sens ou dans un autre ¹.

L'asymétrie des Bopyres branchiaux n'est nullement atavique, elle est acquise chaque fois à nouveau dans l'ontogénie dans un sens ou dans l'autre suivant que l'embryon pénètre dans la cavité branchiale droite, où la cavité branchiale gauche de son hôte. Il est donc probable qu'il en est de même pour les *Phryxus* abdominaux et qu'ils se déforment eux aussi dans un sens ou dans l'autre suivant que l'embryon s'attache à la patte abdo-

¹ R. WALZ, *Ueber die Familie der Bopyriden*, 1882, tab. IV, fig. 34 et 35.

minale du côté droit de son hôte, ou à celle du côté gauche. Quant à la raison qui fait que la fixation paraît avoir lieu plus souvent d'un côté que de l'autre, (si nos observations et celle de KRØYER sont confirmées à l'avenir), on pourrait la chercher peut-être dans l'inégale conformation des pattes abdominales des deux côtés chez les ancêtres des Eucyphotes. D'après GROBBEN, chez le *Penæus affinis*, le rameau interne de la première paire de pattes abdominales, est plus développé du côté gauche que du côté droit, au moins dans le sexe mâle.

Peut-être aussi faudrait-il étudier, pour se rendre compte de l'orientation des *Phryxus* abdominaux, les rapports qui unissent probablement ces Bopyriens aux Rhizocéphales du genre *Sylon*; les *Sylon* me paraissent en effet jouer en présence des *Hippolyte* (nos *Hemiarthrus*), le même rôle que les *Peltogaster* en face des *Phryxus* des Pagures (*Aithelges*)¹.

V.

THÈSES SUR LA CASTRATION PARASITAIRE².

I.

Les diverses individualités morphologiques qui composent un organisme vivant sont susceptibles d'être remplacées par des individualités étrangères de même ordre tectologique ou d'ordre différent. Des individualités étrangères de divers ordres peuvent aussi être surajoutées à un organisme déterminé. Dans ces cas la morphologie de l'être dans lequel se sont produites ces substitutions ou ces additions est évidemment modifiée ;

¹ C'est avec stupéfaction qu'on lit dans un travail récent qui a fait en France un certain bruit dans le monde zoologique l'étonnante affirmation suivante : *Personne depuis 1855 n'a pu retrouver le Sylon, en sorte que c'est là un genre que sauf KRØYER personne n'a vu et dont personne ne connaît les caractères. Le retrouvera-t-on ?* » (DELAGE, *Archives de Zoologie expérimentale*, 1884, p. 424). Nous prions le Professeur G.-O. SARS et nos collègues les zoologistes scandinaves de ne pas juger d'après un pareil modèle l'érudition des naturalistes français.

² Comme l'a fait HÆCKEL dans sa *Morphologie générale*, je tiens à déclarer ici qu'en formulant sous forme de *Thèses* une série d'aphorismes sur la castration parasitaire, je n'ai nullement la prétention de donner les lois qui régissent les phénomènes si complexes des modifications génitales des organismes sous l'influence des parasites. J'ai voulu seulement par cette espèce d'index, engager les zoologistes à m'aider à poursuivre, de leur côté, des recherches qui touchent à tant de problèmes intéressants pour les biologistes et les philosophes.

l'équilibre physiologique de l'ensemble est tantôt conservé, tantôt consolidé, tantôt ébranlé ¹.

II.

Lorsque les individualités substituées ou surajoutées constituent avec l'organisme primitif un complexe harmonique, on dit qu'il y a *symbiose* ou *mutualisme*. (Cas des Lichens, des animaux à Zooxanthelles, etc.) ².

III.

Lorsque les individualités substituées ou surajoutées constituent avec l'organisme primitif un complexe non équilibré, on dit qu'il y a parasitisme.

IV.

Un parasite constitue avec son hôte un *cœnobium hétérophysaire* dont les composants se comportent respectivement l'un par rapport à l'autre comme un organe quelconque par rapport à l'organisme, c'est-à-dire au *cœnobium homophysaire* auquel il appartient ³.

V.

Quand un organe prend une importance exagérée l'un des premiers résultats physiologiques de cette hypertrophie est l'arrêt de la reproduction sexuée (Stérilité des plantes hybrides dont les organes végétatifs deviennent exubérants; antagonisme entre la genèse et la croissance et le développement).

¹ Les Zooxanthelles parasites sont des plastides qui se substituent à d'autres plastides. Les Bopyres branchiaux sont des *personnes* qui se substituent à des *organes* dont ils remplissent la fonction. De même les *Entoniscus* se substituent aux *organes* génitaux des Crabs. Les *Athelges* remplacent la ponte des Pagures. Le *Tubularia parasitica* КОРОТКЕВЬ remplace une *personne* du cormus d'une Gorgone, etc.

² Aux cas nombreux cités par BRANDT, je puis ajouter celui des Synascidies du genre *Distaplia* qui, pendant toute la période très longue de l'hivernage ne paraissent vivre que grâce à la présence d'algues rouges symbiotiques.

³ Les mots *hétérozoïques*, *hétérophytes* ne pourraient convenir pour désigner les ensembles formés par un animal ou un végétal et leur parasite, puisque ce dernier peut être indifféremment végétal ou animal sur un hôte végétal ou sur un hôte animal.

VI.

Lorsqu'un parasite en se développant entraîne la stérilité de son hôte et le transforme ainsi de *Bion actuel* ou *virtuel* en un *Bion partiel* on dit qu'il y a *castration parasitaire* ¹.

VII.

La *castration parasitaire* peut être *directe* ou *indirecte* ².

VIII.

La *castration parasitaire* est directe lorsque le parasite détruit directement, soit par un moyen mécanique, soit pour sa nutrition, les glandes génitales de son hôte (*Tamias lysteri* châtré par *Cuterebra emasculator* ; *Portunus depurator* châtré par *Distomum megastomum* ; Lymnées, Planorbes et Paludines châtrées par les Trématodes).

IX.

La *castration parasitaire* est indirecte quand elle est produite à distance par un parasite non directement en rapport avec les glandes génitales de l'hôte.

X.

La *castration parasitaire* est parfois temporaire et peut disparaître lorsque le parasite est supprimé. (Pagures châtrés par *Athelges paguri* puis débarrassés de leur parasite.)

XI.

Le parasite *gonotome* ³ infeste généralement son hôte quand celui-ci sort à peine de la première jeunesse, vers le moment où les organes

¹ Voir HÆCKEL, *Générale Morphologie*, 1866, t. 1, p. 332 et suivantes pour l'explication des termes *Bion actuel*, etc.

² Les effets de la castration directe sont généralement beaucoup moins intéressants que ceux de la castration indirecte, surtout lorsque la castration directe a lieu chez les adultes.

³ J'appelle ainsi tout parasite susceptible de produire directement ou indirectement la castration totale ou partielle de son hôte, que celui-ci soit mâle ou femelle ou hermaphrodite.

génitaux commencent à se développer. Toutefois, une infestation plus tardive n'est nullement impossible.

XII.

La présence du parasite gonotome n'empêche pas la *croissance* de l'hôte, mais le plus souvent elle en interrompt le *développement* d'une façon plus ou moins prématurée.

XIII.

Le parasite gonotome devient mûr au moment où l'hôte serait mûr s'il n'était pas infesté. Chez les êtres à métamorphoses complètes il n'est pas rare de voir le parasite se substituer *in toto* à son hôte.

(Entomobies et Ichneumons sortant des nymphes d'insectes à l'époque même où devait avoir lieu l'éclosion de l'*imago* de l'insecte infesté.)

XIV.

Le parasite gonotome est souvent substitutif¹. Il occupe fréquemment la place qu'occuperaient normalement les glandes génitales ou les produits de la génération (cavité incubatrice).

XV.

Le parasite gonotome occupe en tout cas une position très protégée (branchie ou cavité générale du corps, etc.).

XVI.

Les effets de la castration parasitaire sont variables avec l'époque de l'infestation. Ils varient aussi avec les espèces infestées et dans une même espèce avec le sexe, ou même avec les individus infestés.

XVII.

Les modifications dues à la *castration parasitaire* portent sur les organes génitaux internes et externes, sur les caractères sexuels secondaires et sur les instincts de l'animal infesté.

¹ Voir aux Aphorismes I, II et III, ce que nous entendons par la *substitution* des parasites.

XVIII.

Chez les êtres hermaphrodites, les glandes génitales d'un sexe peuvent être atrophiées sans que les glandes génitales du sexe opposé le soient également. L'activité fonctionnelle de la glande non atteinte peut même être augmentée. (Certains hermaphrodites peuvent ainsi être transformés en organismes unisexués, *Ficus caprificus*, *Amphiura*.)

XIX.

Chez les animaux unisexués, la *castration* peut atteindre la glande génitale d'un côté du corps, et laisser indemne la glande de l'autre côté. (PÉREZ, Andrènes stylopiées).

XX.

La castration parasitaire peut amener l'arrêt de développement des caractères sexuels secondaires de l'un ou de l'autre sexe et dans ce cas son étude jette quelque lumière sur la question encore si obscure du *dimorphisme sexuel*.

XXI.

La castration parasitaire peut produire chez un animal d'un sexe déterminé les caractères sexuels secondaires du sexe opposé (pattes ovigères des Pagures mâles châtrés par *Phryxus*; organes collecteurs des Andrènes mâles stylopiées), et dans ce cas elle fournit des arguments en faveur de l'hypothèse d'un état d'hermaphrodisme antérieur à la séparation des sexes.

XXII.

Dans le cas où le parasite gonotome permet la production d'un état parfait stérile la *castration parasitaire* peut amener dans l'un et l'autre sexe une forme moyenne (forme ancestrale), et dans ce cas son étude peut éclairer les questions connexes de la progénèse, de la néoténie et du dimorphisme saisonnier.

XXIII.

La *castration parasitaire*, en faisant disparaître l'instinct génital du sexe mâle peut amener certaines manifestations d'instincts du sexe opposé (amour maternel), mais dans ce cas l'instinct maternel s'applique au parasite et le protège comme il protégerait la progéniture dans l'état normal.

XXIV.

La *castration parasitaire* en détruisant la glande génitale femelle peut déterminer chez le sexe femelle les instincts du sexe mâle (goûts belliqueux et cris spéciaux des vieilles femelles d'oiseaux à plumage de mâle).

XXV.

Généralement quand un parasite ¹ s'est fixé sur un hôte il empêche par le seul fait de sa présence la fixation de tout autre parasite de la même espèce. Si de nouveaux individus viennent à se fixer ils tendent à être éliminés par la concurrence vitale qui s'exerce entre parasites de même espèce infestant un même hôte comme entre des êtres libres vivant dans un habitat trop restreint.

XXVI.

Toutefois, certains parasites gonotomes sont grégaires (*Peltogaster socialis*, *Portunion kossmanni*), mais dans ce cas la fixation se fait simultanément pour tous les individus infestants.

VI.

PRINCIPAUX EXEMPLES DE CASTRATION PARASITAIRE.

HÔTES	PARASITES GONOTOMES.
INFUSOIRES :	
<i>Paramæcium</i> .	Bactéries.
<i>Stentor</i> sp.	<i>Eosporion stentoris</i> (Psorospermie).
<i>Paramæcium</i> , <i>Stylonychia</i> , <i>Stentor</i> , etc.	Divers Acinétiens.

¹ Ou un couple de parasites pour les Bopyriens.

HÔTES.

CŒLENTÉRÉS :

Coryne eximia.
Hydractinia echinata.
Tubularia sp.
 Diverses Géryonides.
Gorgonia sp.

VERS :

Lineus obscurus.
Leptoplana tremellaris.

ÉCHINODERMES :

Amphiura squamata.

Synapta digitata.

MOLLUSQUES :

Paludines.
 Lymnées et Planorbes.

Littorina littoralis.
Littorina obtusata.

ANNÉLIDES :

Capitella capitata.
Spio et *Nerine.*

ARTHROPODES :

Cyclops tenuicornis,
Nebalia Geoffroyi.
 Divers *Palæmons.*
Eupagurus bernhardus.
Gebia stellata.
Stenorynchus phalangium.
Carcinus mænas.
Portunus depurator.

 Diverses espèces d'Andrènes.
Polistes diadema et *P. gallicus.*
 Divers *Bombus.*
 Nombreux Insectes de divers ordres.

VERTÉBRÉS.

Tamias Lysteri.
 Homme.

VÉGÉTAUX.

Euglènes.
 Figuiers.
Melandryum album.
 Diverses Graminées.

PARASITES GONOTOMES.

Phoxichilidium sp.
Phoxichilidium mutilatum.
Phoxichilidium sp.
 Diverses *Cunina* (castration probable).
Tubularia parasitica Kor.

Intoshia linei (Orthonectide).
Intoshia Kefersteinii (Orthonectide).

Rhopalura giardii (Orthonectide) et Co-
 cépode de FEWKES.
Entoconcha mirabilis.

Sporocystes de *Distomum militare.*
 Sporocystes de divers Trématodes (*Dis-
 tomum retusum*, etc.)
 Trématode.
 Trématode.

Grégarine en T.
Toxhæmaria.

Larves de Distomes.
Saccobdella.
Bopyrus et *Probopyrus.*
Athelges paguri et *Pellogaster paguri.*
Gyge branchialis.
Sacculina fraisei.
Sacculina carcini.
Distomum megastomum (castration di-
 recte).
Stylops.
Xenos vesparum.
Sphaerularia bombi.
 Entomobies, Ichneumons, *Mermis*, *Gor-
 dius*, Entomophthorées.

Cuterebra emasculator castration (directe).
 Bacille de Koch et peut-être *Anchylos-
 tostum duodenale.*

Chytridinées.
Blastophaga grossorum.
Ustilago antherarum.
 Ergot, Carie, Charbon.

XIX

SUR LA CASTRATION PARASITAIRE

DU *LYCHNIS DIOICA* L., PAR L'*USTILAGO**ANTHERARUM* FR. ¹.

Les particularités signalées récemment par M. A. MAGNIN ² sur l'hermaphroditisme du *Lychnis dioica* L., infesté par l'*Ustilago antherarum* Fr. (*U. violacea* TUL.), ne sont pas absolument nouvelles. Quelque temps après la découverte de TULASNE, nous avons, M. Maxime CORNU et moi, observé maintes fois, aux environs de Paris, la curieuse modification des pieds femelles parasités, et le fait fut exposé par l'un de nous à la Société botanique de France (*Comptes rendus des séances*, 3^e série, t. XVI, p. 213; 1869). Depuis, j'ai pu répéter bien souvent ces observations dans le nord de la France, où l'*Ustilago antherarum* est très commun, non seulement sur le *Lychnis dioica*, mais aussi sur le *Silene inflata* LM. Il y a deux ans, j'ai de nouveau attiré l'attention des biologistes sur les effets du parasitisme de cette Ustilaginée ³. Je me suis efforcé, dès lors, de rattacher ce phénomène à un ensemble considérable de faits que j'ai étudiés sous le nom de *castration parasitaire* et sur lesquels j'ai eu l'honneur de présenter déjà plusieurs Communications à l'Académie.

Aussi la présente Note a-t-elle bien moins pour objet de revendiquer une priorité à laquelle j'attache peu d'importance, que d'insister à nouveau sur la généralité des processus physiologiques et morphologiques résultant de l'action des parasites sur la sexualité des organismes végétaux ou animaux ⁴. A ce point de vue, le travail de M. MAGNIN renferme un

¹ Le début de ce mémoire a paru dans les *C. R. de l'Académie des Sciences* du 15 nov. 1888; il a été ensuite réimprimé et augmenté dans le *Bulletin Scientifique*, t. XX, 1889, p. 81. Sous le même titre était également reproduite la note de MAGNIN qui a provoqué le travail de GIARD (N. d. l. R.).

² *Comptes rendus*, 22 octobre 1888.

³ GIARD. De l'influence de certains parasites sur les caractères sexuels de leurs hôtes (*Comptes rendus*, 5 juillet 1886).

⁴ Voir, sur cette question: GIARD, La castration parasitaire (*Bulletin scientifique du Nord de la France*, 2^e série, 10^e année, 1887, pp. 1-28), et Nouvelles Recherches (même Recueil, 3^e série, 1^{re} année, 1888, pp. 12-45). [Ce volume p. 241 et p. 262].

détail nouveau et intéressant : je veux parler de la variabilité remarquable qui a été constatée dans les effets de la castration parasitaire chez les divers pieds femelles de *Lychnis* envahis par l'*Ustilago*. Cela concorde absolument avec mes observations sur les Crustacés châtrés par les Bopyriens ou les Rhizocéphales, et avec celles de PÉREZ sur les Andrènes stylopisées.

En présence de l'extension croissante de ces phénomènes, il importe de bien définir les termes que nous avons employés précédemment ou que nous emploierons à l'avenir dans ce genre de recherches.

Nous appelons *castration parasitaire* l'ensemble des modifications produites par un parasite animal ou végétal sur l'appareil générateur de son hôte ou sur les parties de l'organisme en relation indirecte avec cet appareil. Au point de vue physiologique, ces modifications peuvent aller depuis un simple trouble de la fonction génératrice diminuant à peine la fécondité jusqu'à la stérilité complète en passant par tous les états intermédiaires ; on observe souvent en outre chez les animaux infestés une inversion de l'instinct génital.

Au point de vue morphologique, la castration parasitaire agit plus ou moins énergiquement sur les caractères sexuels primaires et même secondaires de l'organisme parasité ; elle fait souvent apparaître dans un sexe les caractères ou une partie des caractères du sexe opposé.

Pour simplifier le langage, on peut dire que la castration parasitaire est *androgène* lorsqu'elle fait apparaître dans le sexe femelle certains caractères appartenant ordinairement au sexe mâle. Elle est *thélygène* au contraire lorsqu'elle produit chez le mâle des caractères du sexe femelle. Nous disons enfin qu'elle est *amphigène* lorsqu'elle mêle les caractères des deux sexes en développant dans chacun d'eux des caractères du sexe opposé.

C'est ainsi que la castration des Crustacés décapodes par les parasites Bopyriens ou Rhizocéphales, dont nous avons cité plusieurs exemples dans les *Comptes rendus*, est généralement une castration *thélygène*. D'autre part, des observations récentes nous conduisent à penser que la castration de certains Crustacés décapodes (Écrevisses) par d'autres parasites (Branchiobdelles) est une castration *androgène* (faisant apparaître chez la femelle les appendices abdominaux mâles de la première paire). La castration du *Lychnis dioica* par l'*Ustilago antherarum* est également une castration *androgène*. Enfin la castration des Andrènes par les *Stylops*, si bien étudiée par PÉREZ, présente tous les caractères d'une castration *amphigène*.

Les exemples de castration parasitaire sont aussi nombreux dans le règne végétal que dans le règne animal. Pour les plantes comme pour les animaux, le parasite *gonotome* peut d'ailleurs être animal ou végétal. Lorsque la plante infestée est normalement dioïque, elle affecte, selon que la castration est *androgène*, *thélygène* ou *amphigène*, les allures d'une plante androdioïque, gynodioïque ou hermaphrodite. Peut-être même trouverait-on, dans certains cas, une relation causale entre les faits précédemment indiqués et la dioïcité de certains types appartenant à des familles de végétaux généralement hermaphrodites. C'est ce que semble avoir entrevu GAERTNER dans ses belles recherches sur la contabescence des étamines ¹ ; mais, au lieu d'attribuer, comme il le fait, la dioïcité à une tendance de certaines plantes à la contabescence, nous serions plutôt porté à supposer que la contabescence résultant de la présence d'un parasite a déterminé progressivement la dioïcité.

Ici s'arrêtaient la communication que nous avons adressée à l'Académie le 5 novembre 1888. Nous avons dû, limité par l'espace, supprimer dans les Comptes rendus tout ce qui suit ; nous rétablissons aujourd'hui les considérations générales, à notre avis plus importantes que tout ce qui précède.

Presque toutes les Ustilaginées produisent sur les végétaux qu'elles infestent des effets bien dignes de l'attention des botanistes. D'après GROGNOT (Cryptogames de Saône-et-Loire, 1863, p. 139), l'*Ustilago Vaillantii* TUL. lorsqu'il fructifie dans les fleurs de *Muscari* à toupet (*Muscari comosum*) empêche le développement des houppes qui couronnent l'inflorescence. Je n'ai pu étudier moi-même ce cas remarquable, mais il me semble bien probable que l'interprétation de GROGNOT est inexacte. Il est vraisemblable, d'après ce que nous avons vu chez *Lychnis dioica* que la présence du parasite produit chez *Muscari* une excitation dont le résultat est le retour à l'état normal par développement des organes sexuels des fleurs ordinairement transformées en panache pour attirer les insectes. Ces fleurs en toupet paraissent, par suite, ne pas exister. Chez d'autres Végétaux, la présence des Ustilaginées détermine, soit un polymorphisme floral, soit des pétalodies. Dans un mémoire fort intéressant publié en 1861, Ed. HECKEL ² signale ces modifications chez *Convolvulus arvensis* et les attribue, en partie, à l'autofécondation causée par une araignée *Thomisus onustus* WALK. qui détruirait les Insectes fécondateurs. Mais depuis, à l'occasion de mes publications sur la castration

¹ GAERTNER, *Beiträge zur Kenntniss der Befruchtung*, p. 117 et suiv. ; 1844.

² E. HECKEL. Recherches de morphologie, tératologie et tératogénie végétales (*Bulletin de la Société Botanique et Horticole de Provence*, 1880, 29 pages et 1 pl.).

parasitaire, le savant professeur de Marseille m'a écrit qu'il avait reconnu chez les *Convolvulus* modifiés la présence du *Thecaphora hyalina*, et cela, non seulement dans les Bouches-du-Rhône, mais à Angoulême et dans toute la Charente, la Dordogne et la Haute-Vienne. Il est évident d'ailleurs que l'autofécondation, en affaiblissant la descendance d'un végétal, la prédispose à être plus facilement infestée par les parasites.

Tout récemment, M. E. ROZE a rencontré, aux environs de Paris, près de Gif, un assez grand nombre d'échantillons de *Carex præcox* JACQ. dont la plupart des utricules gonflées et blanchâtres renfermaient les spores noirâtres de l'*Ustilago caricis* FÜCKEL (*U. urceolorum* TUL.). Un de ces échantillons d'aspect assez grêle, présentait avec l'épi mâle un seul épi femelle, ce dernier sain. En regardant attentivement l'épi mâle, M. ROZE fut surpris d'y trouver six utricules contenant l'entophyte ¹. L'*Ustilago*, à l'inverse du parasite de *Lychnis dioica* avait pénétré dans l'épi mâle pour s'y développer aux dépens des ovaires anormaux ou plutôt pour y faire développer les ovaires ordinairement avortés ².

Ce dernier cas est donc un cas de castration thélygène.

J'ai observé maintes fois dans le Nord de la France des pieds de *Saponaria officinalis* à fleurs doubles, végétant en pleins champs loin de tout jardin, et dans des terres souvent assez mauvaises. Cependant ces plantes se maintenaient doubles avec une constance extraordinaire. Toujours ces Saponaires doubles sont atteintes par l'*Ustilago saponariae* et j'attribue la pétalodie des étamines à l'excitation causée par le champignon.

L'action de l'*Ustilago antherarum* sur le *Lychnis dioica* (*Melandryum vespertinum*) est intéressante à un autre point de vue.

Je ne puis m'empêcher de comparer le développement des étamines sous l'influence du parasite à la production de l'ovule chez les Orchidées sous l'influence du mycélium pollinique. F. HILDEBRAND a montré, en effet, que chez toutes les Orchidées examinées à ce point de vue, les ovules

¹ Pendant l'impression de cette note, deux exemples nouveaux et bien intéressants de castration thélygène nous sont fournis par W. A. KELLERMAN et W. T. SWINGLE. Il s'agit de Graminées du Kansas parasitées par des Ustilaginées. Le *Tilletia Buchloëana* KELL et Sw. attaque seulement les plantes mâles des *Buchloë dactyloides* et produit anormalement le développement de gros ovaires globuleux; l'*Ustilago andropogonis* KELL. et Sw. infeste l'*Andropogon provincialis* et l'*A. hallii* et se développe non seulement dans les fleurs sessiles hermaphrodites, mais souvent aussi dans les fleurs pédonculées mâles, où elle produit des ovaires allongés. Ces Graminées se comportent donc comme le *Carex* observé par ROZE (Voir KELLERMAN et SWINGLE, New species of Kansas fungi. *Journal of Mycology. U. S. Department of Agriculture*, vol. V, n° 1, pp. 11-13).

² *Bulletin de la Société Botanique de France*, tome 35, 2^e série, X, 25 mai 1888, p. 277-278.

ne sont pas aptes à être fécondés au moment où la pollinisation a lieu et ne le deviennent jamais si la fleur ne reçoit pas de pollen. Chez le *Dendrobium nobile* et quelques autres espèces, l'ovaire ne renferme même pas d'ovules au moment de la pollinisation, et c'est seulement après que les tubes polliniques ont commencé à s'accroître à travers le tissu du stigmate et du style, que les ovules se développent assez pour qu'enfin la fécondation puisse s'opérer. Il y a donc chez les Orchidées une action excitante des hyphes polliniques sur les tissus de la plante mère qui détermine l'accroissement ou même la production des ovules ¹.

D'autre part, TREUB a signalé ce fait bien intéressant que chez une Orchidée de Java appartenant au genre *Liparis*, les ovaires non fécondés peuvent cependant parfois renfermer des ovules, mais dans ce cas l'action excitante du pollen est remplacée par celle de larves d'insectes parasites qui produisent en même temps une hypertrophie de tout le tissu ovarien : la présence de ces parasites animaux peut donc entraîner les mêmes effets que celle des tubes polliniques ².

Il est clair que l'action d'un mycélium d'*Ustilago* est bien plus comparable encore à celle d'un pollen en germination. GUIGNARD a très justement insisté sur les ressemblances morphologiques d'un faisceau d'hyphes polliniques avec un pseudo-parenchyme du champignon et VUILLEMIN compare avec raison les tubes polliniques à ceux formés par le développement des spores de certaines Entomophthorées où le noyau n'est pas fragmenté.

Ce qui se passe dans ces exemples tirés du règne végétal peut donc être rapproché des cas signalés chez les animaux où un parasite produit sur l'organisme infesté les mêmes effets que l'embryon.

Je rappellerai seulement les exemples que j'ai cités ailleurs : les caractères femelles apparaissant chez les mâles de certains animaux sous l'influence d'un parasite remplaçant le produit génital.

On pourrait encore comparer ce qui se passe dans la greffe dorsale des œufs du *Pipa* à l'action des larves cuticoles de certaines Mouches chez d'autres Batraciens (*Batrachomya*, genre de Diptères australiens).

Enfin je rappelle une fois de plus que l'influence des tumeurs de l'appareil génital, véritables parasites de l'organisme, est semblable à celle du fœtus, et produit parfois, chez la femme, des manifestations morphologiques et physiologiques tout à fait similaires.

15 novembre 1888.

¹ F. HILDEBRAND. *Botanische Zeitung*, 1863, p. 341.

² P. VUILLEMIN. *La Biologie végétale*, 1888, p. 358-359.

XX

SUR LA CASTRATION PARASITAIRE

DE L'*HYPERICUM PERFORATUM* L. PAR LA *CECIDOMYIA*
HYPERICI BREMI ET PAR L'*ERYSIPHE MARTII* LEV. ¹.

Lorsqu'un parasite animal ou végétal infeste un hôte animal ou végétal, la réaction est à la fois physiologique et morphologique. Elle peut produire des phénomènes locaux et des phénomènes généraux. Les manifestations morphologiques locales et durables, quelles que soient d'ailleurs leur forme et leur importance, doivent porter le nom de *galles* ; on peut les distinguer en *cécidies* et en *thylacies*, suivant que le sujet infesté est végétal ou animal. Les noms de *zoo-* et *phytocécidies*, *zoo-* et *phytothylacies* s'emploieront respectivement selon que le fondateur de la galle sera lui-même animal ou végétal. Les actions physiologiques générales ont pour corrélatives des manifestations morphologiques à distance, qu'on a souvent attribuées à l'épuisement de l'organisme infesté ; mais une semblable explication paraît bien vite insuffisante, si l'on observe la variation spécifique de ces phénomènes morphologiques avec les divers parasites infestant une même espèce animale ou végétale. Les plus intéressantes parmi ces manifestations sont celles qui portent sur les organes génitaux et modifient les caractères sexuels primaires ou secondaires. Nous sommes ainsi conduit à établir un lien étroit entre la production des galles et les phénomènes que nous avons désignés sous le nom de *castration parasitaire*, et nous pouvons appliquer ici, en les généralisant, les aphorismes formulés dans notre second Mémoire sur ce sujet ². Le parasite gallicole est gonotome. Il agit comme substitutif, tantôt en prenant directement la place des produits génitaux et modifiant seulement la forme du fruit (*Cecidomyia verbasci* VALL., *C. cardaminis* Wtz., etc.), tantôt en causant indirectement la stérilité de l'hôte et remplaçant le vrai fruit par de pseudofruits. Ces derniers naissent et se développent par des processus tout à fait comparables à ceux qu'on observe chez les vrais fruits ; leur composition chimique et leur structure morphologique et histologique présentent aussi

¹ C. R. Acad. Sc., 19 août 1889.

² A. GIARD. La castration parasitaire. Nouvelles recherches *Bulletin scientifique*, t. XIX. p. 36 à 43 ; 1888).

les plus grandes ressemblances avec celles des fruits ordinaires ; mais, l'excitation due au parasite étant d'une nature spécifique différente de celle produite par l'embryon, le pseudo-fruit ressemblera souvent non pas au fruit de la plante considérée, mais à celui d'un végétal appartenant à une famille différente.

Nous devons encore insister sur ce point que très souvent les réactions morphologiques générales déterminées par un parasite ne sont pas, comme importance, en rapport direct avec les réactions morphologiques locales. Nous avons déjà cité, parmi les parasites Bopyriens, les *Phryxus*, dont l'action locale est presque nulle et qui cependant produisent à distance des modifications morphologiques très importantes. Un grand nombre de zoocécidies très volumineuses (la plupart des galles du chêne, par exemple) ne déterminent que de très faibles réactions générales.

D'autres, au contraire, beaucoup moins évidentes, modifient, profondément l'organisme infesté.

Toutes les propositions que nous venons d'énoncer peuvent se vérifier facilement sur les plantes attaquées par les Diptères du genre *Cécidomyie*, par divers Cryptogames, etc. Un des meilleurs exemples nous est fourni par l'*Hypericum perforatum* L. qui, dans les bois de Meudon et Bellevue, est très souvent infesté soit par la *Cecidomyia hyperici* BREMI, soit par l'*Erysiphe martii* LEV., WINTER (*Erysiphe hypericearum* FRI.) ; les deux parasites occasionnent une castration plus ou moins complète, mais l'aspect général de la plante est absolument différent dans les deux cas.

A l'état normal, une plante d'*Hypericum perforatum* présente à peu près la forme d'un cône renversé ; elle va en s'élargissant vers le haut, les rameaux latéraux sont bien développés et forment avec l'axe principal une large grappe composée corymbiforme de fleurs très nombreuses.

Sous l'action de l'*Erysiphe martii*, tous les rameaux avortent ou restent rudimentaires ; la tige principale porte à peine quelques fleurs et souvent même reste stérile, mais les feuilles sont beaucoup plus larges qu'à l'état normal et d'un vert plus sombre lorsqu'on les a débarrassées du revêtement blanchâtre formé par le cryptogame.

Sous l'influence de la *Cecidomyia hyperici*, l'aspect général est encore plus modifié : la plante prend la forme d'un cône à sommet tourné vers le haut et très aigu, les rameaux latéraux vont en décroissant de la base au sommet. A l'extrémité de chacun d'eux et à l'aisselle des feuilles on trouve les galles déjà décrites et figurées par BREMI (1847) et antérieurement par G. GENÉ (1832), qui déclare les avoir prises longtemps pour le fruit de l'*Hypericum*. La larve de *Cécidomyie* et peut-être même l'œuf arrêtent le

développement du bourgeon, et les feuilles opposées qui enveloppent ce dernier se creusent sous forme de deux hémisphères appliqués l'un contre l'autre par leur bord libre, de façon à constituer une logette sphérique. Ces feuilles se colorent extérieurement comme certains fruits : leur parenchyme s'épaissit et leurs bords se couvrent de points noirs glandulaires, identiques à ceux qui existent sur le bord des pétales de l'*Hypericum*.

En même temps, les feuilles de la tige et des rameaux deviennent très étroites, presque linéaires. Les *Hypericum* parasités par la *Cecidomyia hyperici* ressemblent beaucoup à la variété décrite par JORDAN sous le nom d'*Hypericum microphyllum*. Cette modification est d'autant plus curieuse qu'elle contraste absolument avec les pieds voisins châtrés par l'*Erysiphe* dont les feuilles sont, comme nous l'avons dit, fortement élargies.

On sait que les pétales de l'*H. perforatum* sont dimidiés et que, sur un même pied, la dimidiation a lieu tantôt à droite, tantôt à gauche, de sorte qu'on peut distinguer des fleurs dextres et des fleurs sénestres. Il m'a paru que, sur le petit nombre de fleurs qui se développent sur les pieds atteints par la Cécidomye, la proportion des fleurs sénestres était plus considérable que sur les pieds normaux ; mais c'est là un point sur lequel je ne puis être affirmatif, à cause de la rareté des pieds normaux dans la localité où j'observais.

Les larves de *Cecidomyia hyperici* sont souvent grégaires ; mais il arrive rarement qu'il naisse, d'une même galle, plus d'un Diptère. L'éclosion se fait à l'intérieur de la galle et l'insecte parfait sort en écartant les deux valves du pseudo-fruit arrivé à maturité.

Très fréquemment, les larves de Cécidomyies sont dévorées par celles d'un Chalcidite, de la section des Torymiens, qui sort du pseudo-fruit en perçant dans sa paroi une petite ouverture circulaire. Suivant l'époque où cet Hyménoptère a fait périr les larves de Cécidomyie, la galle est plus ou moins modifiée. Lorsque la Cécidomyie est supprimée très jeune, les valves de la galle peuvent reprendre en partie leur aspect de feuilles ordinaires, et le Chalcidien réalise ainsi une série d'expériences dont on peut profiter pour étudier la production des pseudo-fruits.

Un autre Hyménoptère, appartenant au groupe des Eulophiens, fait aussi périr la larve de Cécidomyie, non plus toutefois en l'attaquant directement, mais en épuisant pour son propre compte la provision de nourriture renfermée dans le pseudo-fruit.

Ces deux parasites sont absolument comparables à ceux observés autrefois par LÉON DUFOUR dans sa belle étude sur la castration directe des fleurs de *Verbascum* et de *Scrophularia* par la *Cecidomyia verbasci* VALL.

Les exemples de ce genre sont d'ailleurs loin d'être rares, et j'espère, par la présente Note, attirer l'attention des botanistes et des entomologistes sur une série de faits d'une haute importance pour la morphologie et la physiologie générales.

XXI

COMMENT LA CASTRATION

AGIT-ELLE SUR LES

CARACTÈRES SEXUELS SECONDAIRES?¹.

Au cours de mes longues études sur la *castration parasitaire*², j'ai naturellement été amené à chercher par quelle action mystérieuse la suppression brusque ou progressive des glandes génitales à diverses périodes de leur évolution pouvait avoir un retentissement (d'ailleurs reconnu très variable avec les circonstances dans une espèce déterminée) sur la morphologie du castrat, et en particulier sur les caractères sexuels secondaires.

Les théories humorales, alors très en honneur et très discutées à la suite des recherches retentissantes de BROWN-SÉQUARD, ne pouvaient manquer d'attirer mon attention. Si je n'y ai fait aucune allusion dans les divers mémoires que j'ai consacrés à ce difficile problème de morphogénie comparée, c'est que, sous les formes diverses où j'ai pu les envisager, ces théories m'ont toujours paru passibles d'objections insurmontables.

Qu'il s'agisse de substances introduites dans le sang corrélativement et conséquemment à l'élaboration des gonades, d'une résorption des produits sexuels inutilisés, de la sécrétion de glandes annexes ou interstitielles de

¹ *Comptes rendus des séances de la Société de Biologie*, 9 janvier 1904, t. LVI, p. 4.

² Les biologistes qui ne voudraient pas prendre la peine de lire les seize notes et mémoires que j'ai publiés de 1886 à 1901 sur la *Castration parasitaire* trouveront un excellent résumé de mes recherches dans un article du professeur CH. JULIN: La castration parasitaire et ses conséquences biologiques chez les animaux et les végétaux (*Revue générale des sciences*, 5^e année, n^o 15, 26 août 1894). J'ai formulé moi-même, sous forme d'aphorismes, les conclusions générales auxquelles j'étais arrivé, dans un travail intitulé: La castration parasitaire, nouvelles recherches (*Bulletin scientifique de France et Belgique*, t. XIX, p. 21, 1888).

l'appareil génital ou de quelque autre processus analogue, toute explication basée sur la présence dans le liquide circulatoire de principes plus ou moins comparables aux diastases, et doués d'une action morphogène spéciale sur certains éléments du soma, vient se heurter à des difficultés que j'ai maintes fois signalées dans mon enseignement, et dont je voudrais rappeler ici les plus manifestes à l'occasion de notes récentes présentées à la Société.

I. — On a souvent répété, et J. von KENNEL a particulièrement défendu cette idée avec beaucoup d'habileté ¹, que le sexe mâle représente le type de l'espèce; qu'il est essentiellement progressif et qu'il détermine la marche en avant dans les variations; que les caractères sexuels secondaires mâles sont des particularités qui deviendront seulement plus tard l'apanage du sexe femelle; qu'en un mot, par rapport au mâle, le sexe femelle est dans un état de retard évolutif ou génépistase, accompagné parfois de progénèse.

Cela est exact pour un certain nombre de types (certains Mammifères, Oiseaux, Papillons, etc.); mais il faut avoir soin d'ajouter que dans ces cas, la femelle non seulement possède la propriété virtuelle et prospective de transmettre à sa postérité mâle des caractères qu'elle renferme à l'état *latent*, mais qu'elle peut parfois développer *actuellement* elle-même ces caractères lorsque la castration (surtout la castration parasitaire ou la castration sénile) vient supprimer l'action inhibitrice de l'ovaire qui arrêtaient non la croissance, mais l'évolution. Les Andrènes stylopisées, les vieilles Biches à bois de Cerfs, et surtout les vieilles femelles d'Oiseaux à plumage de mâle, nous offrent des exemples très instructifs de cette castration *androgène*. On pourrait même dire que, dans ces cas, la femelle réalise la forme typique plus facilement que le mâle, puisqu'elle atteint cette forme dès qu'elle est débarrassée de l'obstacle qui entravait sa marche en avant, tandis que le mâle ne peut y arriver si on le prive, par castration également, d'une action adjuvante (dépendant du testicule), sans laquelle il reste à l'état infantile tout en poursuivant sa croissance régulière.

Si donc on admet qu'une sécrétion quelconque en rapport avec le testicule entre en jeu pour développer les caractères sexuels secondaires

¹ J. KENNEL. Studien ueber sexuellen Dimorphismus, Variation und verwandte Erscheinungen (*Schriften herausg. von d. Naturforscher-Gesellschaft. b. d. Univ. Jurjeff-Dorpat*, IX, 1896.) Ce mémoire très documenté, très suggestif et très pénétrant, n'a pas attiré suffisamment l'attention des biologistes. Il n'est pas même cité dans le livre fort intéressant, mais un peu trop superficiel, de J.-T. CUNNINGHAM: *Sexual Dimorphism in the animal Kingdom*. London, 1900.

du mâle, il faut supposer également qu'une autre sécrétion en rapport avec l'ovaire entre en jeu pour empêcher chez la femelle l'apparition de ces mêmes caractères.

Mais il y a plus. Chez d'autres animaux (*Bonellia*, Rotifères, Cryptonisciens, etc.), c'est la femelle qui représente le type le plus évolué, et le mâle qui est la forme retardataire et souvent progénétique; de telle sorte qu'on serait conduit à admettre que, cette fois, c'est à l'ovaire que serait dévolue la fonction *favorisante*, tandis que le testicule aurait une action *empêchante* sur le développement des caractères sexuels secondaires. Ce renversement ne laisse pas que d'être bizarre et apporte une complication nouvelle aux hypothèses humorales.

Je dois ajouter, d'ailleurs, que chez beaucoup d'animaux à sexes très hétéromorphes, on ne trouve pas de glandes génitales interstitielles, et que, par contre, ces glandes existent chez des formes où les deux sexes sont absolument homomorphes.

II. — La castration unilatérale des Cervidés amène l'atrophie du bois du côté opposé au testicule enlevé. Cette action unilatérale et en diagonale s'interprète difficilement si l'on suppose une substance modificatrice des caractères sexuels uniformément répartie dans la masse du sang.

Mais dans le cas des Cervidés, la rupture d'un os (surtout des os des membres postérieurs) détermine par la décalcification générale, résultant de la formation du cal de réparation, l'atrophie plus ou moins complète des bois, et cette atrophie se produit aussi d'un seul côté et en diagonale¹. On pourrait donc invoquer l'intervention de facteurs mécaniques qui entreraient également en jeu dans le cas de l'atrophie par castration, et cela diminuerait peut-être, je le reconnais, la valeur de cette objection.

III. — Le fait le plus embarrassant à expliquer par les théories humorales du dimorphisme sexuel, est le *gynandromorphisme* assez fréquent chez certains animaux, surtout chez les Insectes, et plus spécialement frappant chez les Lépidoptères. Il s'agit de ces individus partagés géométriquement en deux par un plan sagittal médian, et dont une moitié présente tous les caractères du sexe mâle, l'autre moitié tous les caractères du sexe femelle.

On connaît, rien que chez les Papillons palæarctiques, 909 cas de cette anomalie, portant sur 211 espèces différentes. Dans les rares circonstances où l'anatomie a pu être étudiée, les organes génitaux étaient plus

¹ A. RÖRIG. Korrelationen zwischen gewissen Organen der Cerviden und den Geweihen derselben (*Verhandl. d. V. Internation. Zoologen-Congress zu Berlin*, 1901, pages 529-536).



ou moins atrophiés, parfois même réduits aux rudiments d'un seul sexe. Comment expliquer une action aussi exactement unilatérale de substances favorisantes ou empêchantes entraînées dans tout l'organisme par la circulation ?

IV. — D'une façon générale, les hypothèses basées sur l'existence présumée de ferments empêchants ou favorisants, de cytases, phylocytases, ambocepteurs, etc., me font songer dans leur complexité croissante, aux systèmes de plus en plus compliqués avec les progrès de la science par lesquels PROLÉMÉE et les astronomes de l'école d'Alexandrie, cherchaient à rendre compte des mouvements apparents des astres avant l'avènement de la théorie héliocentrique. La biologie attend encore son COPERNIC, SON KÉPLER et SON GALILÉE.

XXII

SUR UNE GALLE

PRODUITE CHEZ LE

TYPHLOCYBA ROSÆ PAR UNE LARVE D'HYMÉNOPTÈRE ¹.

Au mois d'octobre dernier, les troncs des marronniers du jardin du Luxembourg étaient couverts de milliers de *Typhlocyba rosæ* L. morts, les ailes entr'ouvertes et fixés légèrement à l'écorce par la trompe, comme s'ils avaient été tués par une Entomophthorée. La face inférieure des feuilles portait aussi un grand nombre de cadavres de ces insectes. L'examen microscopique ne me permit de découvrir aucune trace de cryptogame. Cependant, comme R. THAXTER a signalé récemment la facilité avec laquelle les *Typhlocyba rosæ* et *mali*, infestés par *Entomophthora sphærosperma* FRES., déchargent complètement leurs spores, je crus être arrivé trop tard et je remis à l'été de cette année une observation plus complète. Ma curiosité avait, je dois le dire, été fortement stimulée par ce fait que

¹ *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, 8 Juillet, 1889.

Le *Typhlocyba rosæ* vit ordinairement sur les rosiers, les pommiers et autres Rosacées, et cause souvent de très grands dommages dans les jardins. Je ne pense pas qu'on l'ait jamais signalé sur le marronnier. Malgré un examen attentif, je n'ai pu trouver les caractères séparant nettement la variété *Æsculi* du type. M. LETHIERRY, si compétent dans la connaissance des Hémiptères, attribue les quelques différences observées à l'action des parasites sur le *Typhlocyba*. Toutefois les *Typhlocyba* adaptés au marronnier semblent négliger les rosiers plantés dans le voisinage.

beaucoup de dépouilles de *Typhlocyba* présentaient une sorte d'appendice inséré vers le haut de l'abdomen et offrant à première vue le même aspect que si ce dernier était bifurqué dès sa naissance.

Cette année, vers la fin de juin, les marronniers furent de nouveau couverts de *Typhlocyba*, et je pus me convaincre qu'il ne s'agissait pas d'une Entomophthorée, mais bien d'un parasite animal, une larve d'Hyménoptère dont le genre de vie est tout à fait remarquable. Presque tous les *Typhlocyba* recueillis sur les troncs d'arbre portent, soit à droite, soit à gauche de l'abdomen, un sac dont la longueur et la largeur égalent, ou peu s'en faut, celles de l'abdomen lui-même. Dissimulé sous les ailes de l'Homoptère, dont il alourdit à peine le vol sans l'empêcher, ce sac est inséré à la partie dorsale du deuxième somite abdominal. Un épaissement chitineux, en forme de V ou plutôt d'accent circonflexe renversé, marque du côté dorsal le point d'insertion du sac. A l'intérieur on trouve une larve d'Hyménoptère courbée sur elle-même du côté ventral, de telle façon que la bouche et l'extrémité postérieure du corps se rejoignent vers le point de suspension. Les deux parties de la larve sont séparées l'une de l'autre par une cloison longitudinale qui divise le sac en deux portions communiquant entre elles vers le haut et dans le fond. Une fente étroite, dont les bords et la partie postérieure sont colorés par un pigment noirâtre, part de la pointe du V chitineux et se prolonge longitudinalement sur une longueur égale à celle d'un somite du *Typhlocyba*. Lorsque la larve est à maturité, la fente se continue jusqu'à l'extrémité libre du sac et, grâce à cette sorte de déhiscence, le parasite devient libre et tombe soit dans les anfractuosités de l'écorce, soit sur le sol, où il ne tarde pas à se transformer en nymphe à l'intérieur d'une coque grossière, semblable à celle de divers Braconides.

La larve ressemble beaucoup à celle des *Torymidæ* et en particulier du genre *Misocampus*. Elle porte sur chaque segment une rangée transverse de longs poils raides ; les mandibules sont bien développées. Le tube digestif est rudimentaire, il n'y a pas d'anus : les corps gras sont très volumineux et bourrés de cristaux rectangulaires appartenant au système du prisme droit à base rectangle. J'espère obtenir dans quelques jours l'insecte parfait et arriver ainsi à une détermination plus précise du parasite. Mais il m'a paru utile de signaler dès aujourd'hui ce premier exemple connu d'une véritable galle animale produite extérieurement sur un Arthropode par un autre Arthropode. Le sac des *Typhlocyba* est, en effet, le cas extrême d'une série de déformations, telles que celles causées chez certains Hyménoptères par les *Stylops* ou sur les Crustacés décapodes par les

Bopyriens. On peut aussi le comparer aux sacs produits également par hyperplasie de l'hypoderme cuticulaire, mais cette fois à l'intérieur de l'hôte, par les Tachinaires (*Oscyptera* et *Masicera*), soit chez des Hétéroptères, soit chez des Coléoptères, ou encore au sac dans lequel vivent les Entonisciens. Il est évident que les *Typhlocyba* ont été infestés à l'état de nymphes ou même à l'état de larves et il serait très curieux de suivre pas à pas la formation du sac. Les effets physiologiques produits sur l'organisme infesté (castration parasitaire, etc.) présentent aussi un grand intérêt et je me propose de les faire connaître dans une Communication ultérieure. Il est merveilleux de voir les *Typhlocyba* parasités se mouvoir, sauter et voler comme les individus sains jusqu'au moment précis où la larve d'Hyménoptère quitte le sac et abandonne son hôte réduit à une dépouille inanimée.

Le D^r THOMAS, généralisant avec beaucoup de sagacité l'ancienne notion de *galle végétale*, a donné le nom de *cécidie* à toute manifestation morphologique déterminée par la réaction locale d'une plante contre un parasite animal ou végétal ; d'où la distinction des *zoocécidies* et des *phyto-cécidies*. On pourrait, ce me semble, employer une nomenclature parallèle pour les galles animales. Je proposerai d'appeler *thylacies* ces productions. Nous connaissons déjà un certain nombre de *zoothylacies*, par exemple les *carcinothylacies* produites par les Bopyres sur les Crustacés décapodes, les *entomothylacies*, telles que les tumeurs déterminées par les *Cuterebra* sur la peau des Mammifères ou le sac des *Typhlocyba* que nous venons d'étudier.

Nous connaissons également des *phytothylacies* : les tumeurs à Coccidies des poissons, la pustule charbonneuse (*bactériothylacie*) etc.

Il faudrait aussi distinguer de ces *thylacies externes* les *thylacies internes*, telles que les sacs des larves de Tachinaires, des Entonisciens, les kystes des Trichines, etc. La *thylacie* des *Typhlocyba* est formée par une dilatation graduelle de l'hypoderme qui sécrète une cuticule anormale plus fortement ornée de stries ondulées que celle qui revêt le corps même de l'insecte.

Jé dois mettre en garde les entomologistes qui voudraient répéter mes observations contre une cause d'erreur qui m'a quelque temps arrêté. Bon nombre de *Typhlocyba* des allées du Luxembourg sont infestés non par la larve d'Hyménoptère dont nous avons parlé, mais par une larve de Diptère, et comme cette dernière, à maturité, sort rapidement du corps de son hôte lorsqu'on place celui-ci dans un tube de récolte, elle se mêle aux larves d'Hyménoptères également sorties. On pourrait être tenté de croire

alors, connaissant les habitudes des Tachinaires, que la larve de Diptère est l'auteur de la galle et que la larve d'Hyménoptère en est le parasite.

Peut-être en a-t-il été ainsi autrefois, mais j'ai pu constater que la larve de Diptère se trouve dans le corps même du *Typhlocyba*, la tête tournée vers l'extrémité postérieure de l'abdomen de son hôte qu'elle distend au point de lui faire légèrement dépasser les ailes, ce qui n'a pas lieu à l'état normal. Cette larve de Diptère, après être sortie par la partie dorsale des somites abdominaux moyens, se transforme en nymphe nue à la surface du sol et je pense pouvoir décrire prochainement l'insecte parfait.

XXIII

SUR LA CASTRATION PARASITAIRE.

DES *TYPHLOCYBA*

PAR UNE LARVE D'HYMÉNOPTÈRE (*Aphelopus melaleucus* DALM.) ET PAR
UNE LARVE DE DIPTÈRE (*Atelenevra spuria* MEIG.) ¹.

Les larves d'Hyménoptères et de Diptères parasites des *Typhlocyba* que j'ai signalées dans une précédente Communication ² appartiennent : la première à l'*Aphelopus melaleucus* DALMAN., la seconde à l'*Atelenevra spuria* MEIG. (*A. velutina* MACQ. ; *Chalarus spurius* SCHINER).

J'ai obtenu d'éclosions en captivité ces deux insectes qui ont, comme les *Typhlocyba*, leur hôtes, deux générations par an. L'une, provenant des nymphes formées pendant la seconde quinzaine de juin, éclôt au commencement de juillet ; l'autre infeste la deuxième génération de *Typhlocyba* : elle se transforme en nymphes vers la fin de septembre ou en octobre, et vraisemblablement passe l'hiver en cet état pour donner l'insecte parfait au printemps suivant.

Si l'on rapproche ces observations des faits antérieurement signalés par PERRIS (parasitisme de *Dryinus pedestris* DALM. sur *Athysanus maritimus* PERRIS) et par J. MIK (parasitisme de *Gonatopus pilosus* THOMS. sur *Deltocephalus xanthoneurus* FIEB.), il devient très probable que les Proctotrupiens de la famille des *Dryinidæ* sont généralement parasites des Homoptères de la famille des Jassides.

¹ Comptes rendus de l'Académie des Sciences, 4 nov. 1889.

² Voir Comptes rendus, 8 juillet 1889.

D'autre part, en comparant le résultat de nos recherches avec les anciennes données de BOHEMAN sur l'infestation de diverses Cicadelles par des larves de Diptères et, en particulier, de *Cicadula virescens* FALL. (*Thamnotettix sulphurella* ZETT.) par la larve de *Pipunculus fuscipes* FALL., il devient très probable également que les Diptères de la famille des *Pipunculidæ* sont en général parasites des Homoptères de la famille des Jassides.

Grâce à ces constatations éthologiques, nous avons pu nous procurer en abondance et étudier plus complètement qu'on ne l'avait fait les parasites (Diptères et Hyménoptères) des *Typhlocyba*, jusqu'à présent considérés comme très rares et capturés çà et là accidentellement.

Nous avons été amené aussi à nous occuper des effets très curieux de castration parasitaire produits par ces parasites sur leurs hôtes.

Les *Typhlocyba*, à élytres jaunes ou blanchâtres, forment un petit groupes d'espèces vivant souvent côte à côte sur les mêmes arbres, et présentant entre elles un mimétisme si parfait qu'il est presque impossible de les distinguer, même par un examen très approfondi des caractères extérieurs. A James EDWARDS, de Norwich, revient le mérite d'avoir récemment attiré l'attention des entomologistes sur les caractères différentiels très nets qu'on peut tirer de la forme de l'armature génitale mâle pour séparer ces diverses espèces.

En nous appuyant sur les travaux de ce sagace investigateur, nous avons reconnu que les *Typhlocyba* des marronniers, désignés dans notre première Note sous le nom de *T. rosæ* L., appartiennent en réalité à deux espèces distinctes: *T. hippocastani* J. EDW. et *T. douglasi* J. EDW., également communes sur les arbres du Luxembourg.

Ces deux espèces peuvent être parasitées par *Aphelopus* et par *Atelenevra*. Mais *Aphelopus* infeste surtout *T. hippocastani* et beaucoup moins souvent *T. douglasi*; *Atelenevra* se trouve, au contraire, presque toujours dans *T. douglasi* et très rarement dans *T. hippocastani*.

Les femelles de *T. hippocastani* et *T. douglasi*, sont très difficiles à distinguer. Cependant, chez *T. douglasi*, la tarière est plus robuste et ne présente qu'une courbure, tandis que, chez *T. hippocastani*, elle est plus faible et doublement courbée en forme de cimeterre. Chez les individus de l'une et l'autre espèce parasités par *Aphelopus*, la tarière est généralement très réduite et incapable de perforer; *Atelenevra* paraît avoir beaucoup moins d'influence sur le développement de cet organe.

L'armature génitale mâle présente des caractères différentiels très saillants. Chez *T. douglasi*, le pénis est simple et les pièces latérales ont

la forme de jambes. La castration parasitaire, soit par *Aphelopus*, soit par *Atelenevra*, n'y apporte que de très légères modifications.

Chez *T. hippocastani*, les pièces latérales sont des arcs simples et grêles, mais le pénis présente une structure très complexe et se termine par une fourche à huit branches, d'une forme très élégante.

Chez les mâles parasités par *Atelenevra* et surtout chez ceux infestés par *Aphelopus*, le pénis subit des réductions considérables : il est tantôt à six branches, tantôt à quatre, tantôt même à trois branches. Le caractère spécifique est ainsi profondément atteint, et certaines de ces formes modifiées pourraient être confondues à un examen superficiel avec *T. rosæ* L. ou *T. lethierryi* J. EDW.

Des modifications non moins grandes s'observent sur des organes singuliers, dont l'existence chez les mâles de *Typhlocyba* n'a pas encore été signalée, que je sache, et dont la fonction est tout à fait énigmatique. Il s'agit de deux invaginations de l'exoderme qui partent de la face ventrale du premier anneau de l'abdomen et s'étendent en doigts de gant jusqu'à l'extrémité du quatrième somite, et parfois même un peu plus loin. Ces organes me paraissent homologues de l'appareil phonateur des Cigales mâles.

Chez les mâles de *T. douglasi* et de *T. hippocastani* infestés soit par *Atelenevra*, soit par *Aphelopus*, les invaginations ventrales sont fort réduites : elles n'atteignent pas, en général, le deuxième somite de l'abdomen, et souvent n'existent plus qu'à l'état de deux petits goussets sur le premier anneau.

L'*Aphelopus melaleucus* paraît assez commun ; je l'ai rencontré à Wimereux et au bois de Meudon sur *T. hippocastani* et sur *T. ulmi* L. qui vivent fréquemment ensemble sur l'orme en compagnie de *T. opaca* J. EDW. Dans ces localités, le sac qui renferme la larve, au lieu d'être jaune comme chez les individus provenant du jardin du Luxembourg, est à l'ordinaire d'une couleur noirâtre. Cette couleur est évidemment protectrice pour les individus (les plus nombreux) qui vivent sur *T. ulmi*, dont l'abdomen est noir, et il est possible qu'elle soit due à l'hérédité chez les autres. Peut-être aussi *Aphelopus* présente-t-il des variétés chez les diverses espèces de *Typhlocyba* qu'il infeste. On sait, en effet, que WALKER a décrit quinze formes différentes de cet Hyménoptère et, par certains caractères, l'individu qu'il a figuré diffère quelque peu de ceux que nous avons étudiés. C'est ainsi qu'il m'a été impossible de trouver la moindre trace des cellules du disque de l'aile supérieure, que WALKER a représentées très rudimentaires, il est vrai. Je puis affirmer de plus que

le palpe possède cinq articles seulement, au lieu de six que lui attribue WALKER.

Il est possible aussi que, nous le nom d'*Atelenevra spuria*, on ait confondu diverses espèces voisines d'*Atelenevra*. L'éducation de larves recueillies chez des Homoptères variés permettra de résoudre facilement cette question.

4 novembre 1889.

XXIV

SUR LES PARASITES BOPYRIENS

ET LA CASTRATION PARASITAIRE ¹.

Les Bopyriens parasites des Crustacés décapodes sont des animaux plus nombreux en genres et en espèces qu'on ne l'avait supposé. Rien que sur les côtes de France une vingtaine de formes nouvelles ont été découvertes soit chez les Décapodes macroures, soit même chez les Brachyoures où l'on n'en avait pas signalé jusque dans ces dernières années. La rareté apparente de ces animaux tient, d'une part à ce qu'ils sont généralement très localisés et forment de petites endémies en certains points du littoral, d'autre part à ce que, par une curieuse adaptation, un grand nombre d'espèces arrivent à simuler d'une façon surprenante les viscères du Crabe dans lequel ils vivent, ce qui leur permet d'échapper facilement à une recherche superficielle ².

Tous les Bopyriens, même les *Entomiscidæ*, sont en réalité des parasites externes et cette observation doit s'étendre, quoi qu'on en ait dit, aux Rhizocéphales à toutes les périodes de leur évolution. Cependant, au point de vue de la position qu'ils occupent sur leur hôte, les Bopyriens des Décapodes peuvent se diviser en trois groupes éthologiques distincts : 1^o parasites abdominaux ; 2^o parasites branchiaux ; 3^o parasites viscéraux.

¹ *Comptes-rendus de la Société de Biologie*, 1887, t. 39, p. 371.

² Tous ces parasites seront décrits prochainement par MM. GIARD et J. BONNIER, dans un mémoire accompagné de dix planches in-4^o que M. GIARD fait passer sous les yeux des membres de la Société de biologie.

Les rapports de ces parasites avec les hôtes qu'ils infestent peuvent être résumés de la manière suivante :

I. Les Bopyriens, comme la plupart des autres parasites, infestent leur hôtes quand ceux-ci ont dépassé la période embryonnaire, mais sont encore dans la première jeunesse.

II. Le parasite arrive à maturité à l'époque où l'hôte lui-même serait mûr s'il n'était pas parasité.

III. Le parasite occupe sur l'hôte une position très protégée : la cavité respiratoire (Bopyriens proprement dits) ou la place normalement occupée par la ponte (Phryxiens) ou la place même des glandes génitales (Entonisciens).

IV. L'animal infesté paraît éprouver sous l'influence du parasite les mêmes modifications qu'il éprouverait sous l'influence de ses propres œufs. Par suite l'instinct maternel dévoyé s'applique à la protection du parasite.

V. Si l'animal infesté est un mâle, il perd les instincts de son sexe et prend plus ou moins les caractères morphologiques extérieurs du sexe femelle : il agit à l'égard du parasite comme ferait une femelle (Pagure et *Phryxus*).

On est d'abord très surpris de voir un être aussi petit que l'embryon Cryptoniscien d'un *Phryxus* produire sur les organes sexuels extérieurs une action modificatrice très énergique. Mais en y réfléchissant on s'aperçoit bientôt que le fait n'est pas absolument isolé. L'œuf humain, au premier mois de la grossesse, est un parasite de bien petite taille et cependant l'action qu'il exerce sur l'organisme maternel est assez puissante pour empêcher les autres œufs de mûrir et arrêter la menstruation. Très souvent aussi les règles cessent au début d'une tuberculose pulmonaire, alors que les bacilles parasites sont encore en trop petite quantité pour qu'on puisse leur attribuer à ce moment un épuisement profond de l'organisme. Un nourrisson occasionne certainement chez une femme dans de bonnes conditions hygiéniques une dénutrition moindre que celle qui résulte de la misère ou de la maladie. Cependant l'ovulation ne se produit plus chez la nourrice alors qu'elle continue souvent chez les malheureuses ouvrières débilitées par la vie antihygiénique de l'usine et l'absence d'une nourriture suffisante. La substitution des parasites aux produits de la génération est tout à fait comparable aux cas bien des fois observés où une tumeur de l'utérus occasionne des phénomènes identiques à ceux du début de la grossesse.

Il me semble qu'il faut attribuer l'influence exercée sur la fonction génitale par certains parasites ou par l'embryon des mammifères, qui en somme

n'est qu'un véritable parasite, non pas seulement à une action directe, laquelle est insignifiante dans le début, mais sans doute à une action indirecte (un réflexe nerveux) bien digne d'attirer l'attention des physiologistes.

DARWIN a d'ailleurs signalé la sensibilité spéciale des organes reproducteurs aux moindres influences extérieures : « Il semblerait, dit-il, que tout changement dans les habitudes de la vie, quelles que soient celles-ci, peut, s'il est assez grand, affecter d'une façon inexplicable la puissance reproductrice. » Et il ajoute : « Le résultat dépend plus de la constitution des espèces que de la nature du changement, car certains groupes entiers sont plus affectés que d'autres. » Ce qui concorde absolument avec nos observations sur les Crustacés décapodes, où nous voyons les parasites Rhizocéphales et Bopyriens agir plus ou moins, quelquefois pas du tout selon les types infestés et même selon le sexe des individus infestés.

Aux exemples de castration parasitaire que j'ai cités antérieurement ¹, on peut ajouter, chez les végétaux, le phénomène si intéressant de la capricification (castration des fleurs femelles des figuiers par un Hyménoptère *Blastophaga grossorum*) et chez les animaux le cas de plusieurs Insectes infestés par des Nématodes.

L'introduction des Nématodes dans la cavité du corps des larves d'Insectes empêche le développement des organes de la génération. Les organes génitaux des larves de Culicides et de Locustes infestées par les *Mermis* subissent un arrêt de développement. Les larves de Culicides infestées n'arrivent pas en général à l'état de nymphes ².

RÉAUMUR, qui a le premier signalé la *Sphærularia* chez les *Bombus*, dit :

« Je n'ai trouvé d'œufs aux femelles qui avaient tant de vers, soit que leur ponte fût finie, soit que l'état violent où elles se trouvaient n'eût pas permis à leurs œufs de se développer ³. »

D'après SCHNEIDER cette assertion n'est pas exacte. Du moins les œufs se développent et paraissent normaux. Cependant SCHNEIDER constate que les femelles infestées ne fondent jamais une ruche : Infizierte Koeniginnen gründen keinen Staat (*loc. cit.*, p. 8). Elles volent jusque dans les premiers jours de juin et périssent sans postérité.

SCHNEIDER dit que l'état maladif du corps empêche sans doute l'accomplissement de leurs devoirs. Mais il me paraît plus légitime de rapprocher cette modification de l'instinct de celles que j'ai observées et décrites chez les Crustacés.

¹ GIARD. La castration parasitaire (*Bulletin scientifique du Nord*, N° 1-2 1887.)

² SCHNEIDER. Ueber die Entwicklung der *Sphærularia bombi*, Breslau 1883, p. 8, note 1.

³ RÉAUMUR. Mémoires pour servir à l'histoire des insectes, 1742, t. IV, pp. 23 et pl. 4.

XXV

SUR LA TRANSFORMATION

DE *PULICARIA DYSENTERICA* GAERTN. EN UNE PLANTE DIOÏQUE ¹.

Savoir comment et pourquoi ces hermaphrodites sont devenus bisexuels, c'est là un problème aussi curieux qu'obscur à résoudre. CH. DARWIN (*Différentes formes de fleurs*, Ch. VII).

On sait que parmi les Composées de la tribu des Radiées ou Corymbifères on trouve, dans un certain nombre de genres, à côté d'espèces nettement radiées, d'autres types dont les capitules ont des fleurons ligulés peu apparents et quelquefois nuls. C'est ainsi que pour les Sénéçons, par exemple, *Senecio vulgaris* L. ne possède que des fleurons tubuleux, tandis que *Senecio Jacobæus* L. et la plupart des autres espèces ont les fleurons de la circonférence ligulés. De plus il arrive, bien que très rarement, qu'on rencontre chez des types ordinaires radiés des pieds dont les inflorescences sont formées exclusivement de fleurons tubuleux ; j'ai observé cette anomalie justement chez le *Senecio Jacobæus* sur un exemplaire remarquablement vigoureux et de grande taille qui poussait dans le bois d'Angre, près Valenciennes (frontière belge).

Aussi n'avais-je été nullement étonné lorsqu'en 1877, je rencontrai sur la route de Wimereux à Wimille ² quelques pieds de *Pulicaria dysenterica* GAERTN. dépourvus des beaux rayons jaunes qui font l'ornement de cette gracieuse Inulée. J'avais attaché d'autant moins d'importance à

¹ Bulletin scientifique 1889, p. 53-75.

Note des Éditeurs : Le mémoire original était accompagné d'une planche en couleurs qui n'est pas indispensable pour la compréhension du texte.

Lorsque ce mémoire a été écrit, GIARD ne pensait pas que son observation pût se rapporter à la *Castration parasitaire*. Une note de MOLLIARD (*Fleurs doubles et parasitisme*, C. R. Acad. Sc. 1901) indiquant la relation entre l'apparition des fleurs anormales et le parasitisme intéressant l'appareil souterrain n'avait pas été complètement repoussée par GIARD, ainsi qu'il résulte d'un passage du mémoire suivant (*Voir ce volume*, p. 333 et 334). Ce pourquoi, sans vouloir discuter l'opinion de GIARD ni substituer notre interprétation à la sienne, nous avons cru pouvoir placer le mémoire dans ce chapitre. On sait que MOLLIARD a constamment trouvé dans l'appareil souterrain des *Pulicaria* tératologiques un Coléoptère, *Baris analis* OLIVIER. (*Revue Gén. de Bot.* 1909).

² La localité précise est en face de la borne kilométrique 7, chemin n° 237 de Boulogne à Bazinghen.

cette anomalie que chez une espèce très voisine, *Pulicaria vulgaris* GAERTN., les fleurons ligulés sont ordinairement très réduits : ce qui rendait le cas tératologique facilement explicable ¹. Cependant j'avais été frappé de trouver dans la même localité *plusieurs* pieds anormaux végétant côte à côte, et soupçonnant que l'anomalie était transmissible par hérédité, j'isolai ces exemplaires tératologiques en arrachant tous les pieds normaux qui poussaient dans le voisinage. La même manœuvre fut répétée chaque année depuis dix ans. Le résultat dépassa mes espérances. Le nombre des pieds anormaux s'accrut graduellement et devint assez considérable pour occuper un espace de dix à quinze mètres carrés. De plus, à quelques mètres de distance, un nouveau massif de plantes modifiées est en voie de formation depuis deux ans.

Parmi ces plantes anormales, je remarquais chaque année depuis le début de mes observations un certain nombre d'individus dont les inflorescences étaient entourées d'un cercle de fleurons ligulés, très petits à la vérité, mais cependant nettement visibles. J'avais attribué l'existence de ces exemplaires en apparence moins modifiés, soit à un retour partiel à la forme typique, soit à un croisement avec les plantes normales poussant dans le voisinage et je n'y avais pas prêté grande attention. Cependant j'épargnais ces exemplaires supposés moins anormaux dans les massacres que je faisais des *Inula* typiques.

J'espérais d'année en année voir apparaître des états de passage entre les deux formes tératologiques. Mais jamais rien de semblable ne se produisit et j'observai constamment les deux types anormaux chacun avec son aspect bien déterminé et invariable.

L'augmentation continuelle des terres mises en culture dans le voisinage de la station de mes *Inula* tératologiques m'ayant fait craindre la disparition plus ou moins prochaine de cette intéressante localité, je recueillis l'année dernière un certain nombre d'exemplaires pour les conserver en herbier. L'idée me vint d'examiner les choses de plus près que je ne l'avais fait jusqu'alors et de chercher à m'expliquer pourquoi je ne trouvais constamment qu'*un seul* intermédiaire entre les *Pulicaria* typiques et la forme dépourvue de fleurs ligulées.

Le résultat de cet examen fut absolument inattendu. L'anomalie était beaucoup plus profonde que je ne l'avais supposé et une description complète des deux formes observées devenait nécessaire.

¹ J'ai signalé pour la première fois cette anomalie dans le *Bulletin scientifique* 3^e série, 1^{re} année, 1878, p. 54.

Pour plus de clarté et pour nous tenir provisoirement en dehors de toute hypothèse, nous désignerons par la lettre B la forme anormale dépourvue complètement de corolles ligulées et par la lettre A la forme anormale en apparence à ligules imparfaits.

Cela posé, rappelons brièvement les caractères des inflorescences normales de l'*Inula dysenterica* ; nous étudierons ensuite les deux formes modifiées. Les fleurs de la périphérie (fig. 9, a) sont femelles et disposées sur un seul rang. Leur corolle est ligulée à trois dents étalées dépassant manifestement le péricle ; le calice est formé par cinq dents courtes portant des poils qui égalent en longueur le tube de la corolle. Le style est bifide, légèrement saillant au dehors. Les fleurs du disque (fig. 9, b) sont hermaphrodites : ce sont des fleurons tubuleux à cinq divisions. Les poils de l'aigrette égalent en longueur la corolle ou peu s'en faut. Le style est bifide et vient s'étaler au-dessus des divisions de la corolle lorsque l'ovaire est prêt à être fécondé.

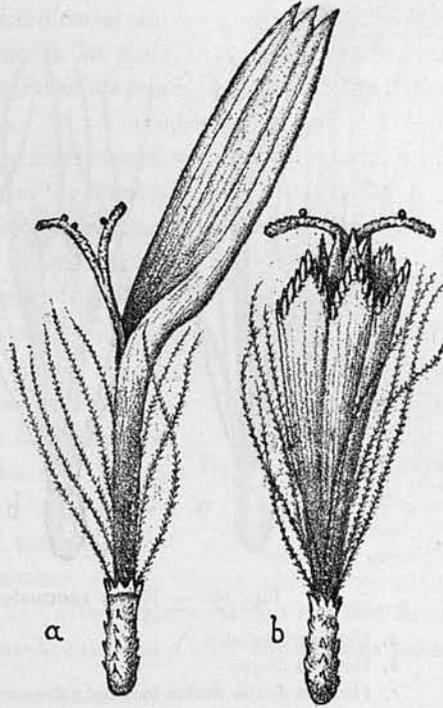


Fig. 9. — Fleurs normales.

a. Fleur périphérique.

b. Fleur du disque.

Les fleurs anormales de la forme A (celle qui, à l'œil nu, paraît une légère altération du type) sont profondément modifiées.

Les fleurs périphériques (fig. 10, a) ont une corolle irrégulièrement bilabée. L'une des lèvres, l'externe, celle qui correspond au ligule des fleurs périphériques ordinaires, est à trois dents ; l'autre, interne, parfois plus courte, est bidentée. De plus, les dents de cette corolle, au lieu d'être à contour net comme celles du ligule de la fleur périphérique normale, sont bordées de poils épais glandulaires comme celles des fleurons centraux. Enfin la corolle est beaucoup plus petite que le ligule typique.

Jamais le style n'apparaît au dehors ; il est très court et ne se voit qu'en disséquant la fleur.

Les fleurs centrales (fig. 10, *b*) sont aussi très différentes des fleurons

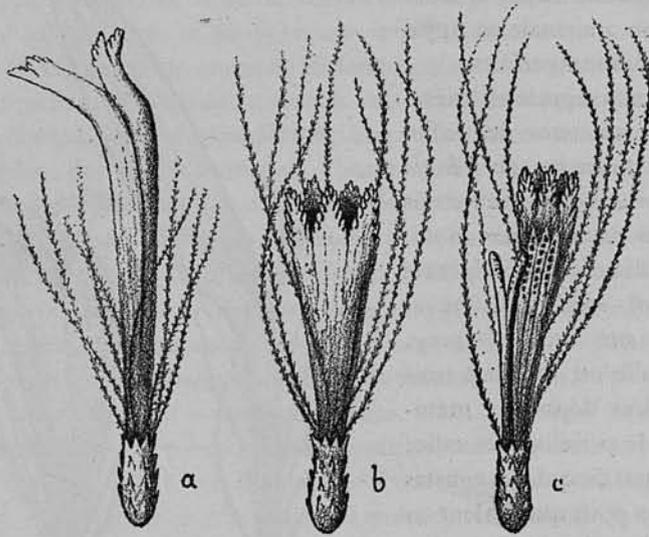


Fig. 10. — Fleurs anormales de la forme A.

- a. Fleur périphérique.
- b. Fleur du disque.
- c. Fleur du disque fendue longitudinalement pour montrer le style et les étamines.

tubuleux normaux : leur taille est plus petite, les bords des dents de la corolle sont plus glandulaires, les étamines font légèrement saillie à leur maturité, mais le style n'apparaît pas au dehors, et il faut ouvrir la corolle pour le mettre en évidence (fig. 10, *c*).

Les poils de l'aigrette sont plus nombreux et plus longs que dans la fleur normale, plus longs d'une façon absolue et surtout plus longs par rapport à la corolle. Cette longueur des poils de l'aigrette donne aux inflorescences de la forme A un aspect très particulier ; elles paraissent velues, soyeuses et ont une teinte roussâtre très spéciale due aux poils qui dépassent longuement toutes les fleurs du disque.

Les fleurs anormales de la forme B (fig. 11) sont toutes d'une même espèce : il n'y a plus à distinguer les fleurs de la périphérie de celles du centre. Leur structure est des plus curieuses ; je ne puis mieux les comparer qu'à la fleur femelle de *Petasites officinalis*, mais avec cette restriction que chez *Petasites officinalis* la fleur femelle a une corolle

d'une certaine longueur, tandis que chez la forme B de *Pulicaria*, la corolle est rudimentaire et réduite à un cercle de cinq dents très courtes (fig. 11 *co*) dépassant très peu les cinq dents du calice (fig. 11 *ca*). Il n'y a pas trace d'étamines. De plus chez les fleurs de la forme B, les poils de l'aigrette dépassent le style sans toutefois être aussi longs que ceux de la forme A.

Le style a subi une transformation importante: il s'est développé en raison inverse de l'avortement de la corolle et des étamines. Chez presque toutes les fleurs il est quadrifide ou trifide; quelquefois même il présente 5 stigmates. Un petit nombre de fleurs ont un style simplement bifide.

Mieux que toute description, la Planche jointe à ce travail et les 3 figures insérées dans le texte donneront une idée comparative des trois formes d'inflorescences que nous avons observées chez *Pulicaria dysenterica* et des modifications des fleurs composant ces inflorescences.

Les figures d'ensemble ont été exécutées d'après nature sur des fleurs vivantes par notre ami LEROY SAINT-AUBERT qui a bien voulu nous prêter le concours de son beau talent.

Les croquis au trait placés dans le texte ont été dessinés par nous d'après des préparations dans la glycérine. Ces croquis sont à la même échelle et exécutés à la chambre claire avec un même grossissement, ce qui facilite beaucoup la comparaison entre les diverses formes de fleurs.

De ce qui précède, on peut conclure facilement la signification physiologique des formes A et B.

La forme B est indubitablement, au point de vue morphologique comme au point de vue physiologique, une forme exclusivement femelle chez laquelle le développement exagéré des parties essentielles du sexe entraîne l'avortement des enveloppes florales. Les étamines insérées sur la corolle comme chez toutes les Gamopétales ont disparu avec la réduction de ce verticille.

L'existence d'un style à trois divisions et même à quatre ou cinq divisions est certainement très remarquable: mais d'autres Composées montrent tératologiquement une tendance vers un état semblable.

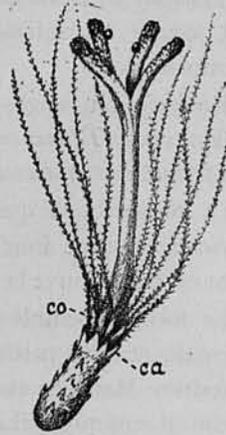


Fig. 12. — Fleur anormale de la forme B.

ca. Dents du calice.
co. Dents de la corolle.

Dans ses admirables *Opuscules phytologiques*, un botaniste français aujourd'hui trop oublié, CASSINI ¹ a signalé l'existence accidentelle d'un style trifide chez *Scorzonera hispanica* et chez *Tragopogon pratense*, ce qui fait songer immédiatement à la disposition normale du stigmate des Campanulacées.

Frédéric HILDEBRAND a observé aussi, quoique rarement, un style trifide chez *Taraxacum officinale* ² (*in seltenen Ausnahmen ist die Griffelspitze auch dreischenkelig*).

La présence de quatre et rarement cinq styles chez la forme B de *Pulicaria* indique donc un retour à un état de choses beaucoup plus ancien dont on ne retrouve la trace que chez les Épicorolliflores inférieures.

La forme A semble au premier abord différer assez peu de la forme normale et être surtout, comme celle-ci, composée de fleurs hermaphrodites. Mais, en examinant les choses de plus près, on ne tarde pas à se convaincre que, s'il existe pour les fleurs du disque un hermaphrodisme morphologique, ces fleurs sont physiologiquement du sexe mâle. En effet, le stigmate ne fonctionne pas comme appareil conducteur, c'est à peine s'il vient faire saillie au-dessus du cylindre staminal et il agit surtout mécaniquement par les *poils balayeurs* (CASSINI), les papilles stigmatiques (*Narbenpapillen*) de HILDEBRAND ³.

D'autre part, les fleurs bilabiées de la périphérie ne sont pas susceptibles d'être fécondées et leur style ne sort jamais du fond de la corolle dont l'ouverture est très étroite. Les inflorescences de la forme A sont donc exclusivement mâles.

Par suite, nous arrivons à ce résultat singulier que la forme normale hermaphrodite de *Pulicaria dysenterica* s'est transformée sur un territoire très restreint en deux formes anormales A et B que nous pouvons appeler désormais forme mâle et forme femelle.

Il est impossible, en examinant ces deux formes anormales de *Pulicaria* de ne pas songer immédiatement à ce qui existe d'une façon régulière d'une part chez *Antennaria dioica* L. (*Gnaphalium dioicum*), d'autre part chez divers *Petasites* notamment chez *Petasites vulgaris* DESF. (*P. officinalis* MÆNCH). Toutefois, la dioïcité des *Pulicaria* anormales est plus

¹ CASSINI. *Opuscules phytologiques*, I, p. 19.

² F. HILDEBRAND. *Ueber die Geschlechtsverhaeltnisse bei den Compositen*. Dresden, 1869, p. 7.

³ Ces papilles stigmatiques me semblent morphologiquement homologues aux poils de même aspect qui bordent les dents de la corolle des fleurs centrales de *Pulicaria* normale et des fleurs périphériques ou centrales de la forme A.

complète que celle des *Petasites* et se rapproche davantage de celle de *Gnaphalium dioicum*.

Mais alors une grave difficulté se présente, et la constatation de ce cas tératologique, en apparence insignifiant, prend tout à coup une importance extraordinaire.

On sait, en effet, quelle interprétation HILDEBRAND a donnée à la fin de ses consciencieuses recherches sur la fleur des Composées, à la dioïcité des inflorescences chez certaines plantes de cette famille. En raison du mépris non déguisé dans lequel certains botanistes français tiennent les publications étrangères, nous croyons cependant utile de reproduire ici quelques lignes du mémoire d'HILDEBRAND.

« Arrivons enfin, dit-il (l. c., p. 90), à ces cas, somme toute très rares (par exemple *Gnaphalium dioicum* et certains *Petasites*), où la séparation des sexes va si loin que les capitules d'une plante sont exclusivement mâles, ceux d'une autre plante exclusivement femelles. Ici encore la formation de ces fleurs aux dépens de types hermaphrodites me paraît vraisemblable au plus haut point. Dans le degré précédent ¹ de différenciation sexuelle, les capitules de chaque individu végétal étaient tous d'une seule et même espèce : dans les fleurs périphériques les organes mâles avortaient ; dans les fleurs du centre les organes femelles ne se développaient pas. Mais il est facile d'imaginer un état plus avancé où chez les capitules de certains individus les fleurs mâles dépasseraient en nombre les fleurs femelles, tandis que chez d'autres individus de la même espèce les fleurs femelles opprimeraient les fleurs mâles : ainsi se sont constituées d'abord des plantes à fleurs femelles prédominantes, d'autres à capitules presque exclusivement mâles, jusqu'à ce qu'enfin dans les deux formes les fleurs d'un sexe aient fait disparaître complètement celles du sexe opposé. Nous avons un très bon indice que les choses ont dû se passer ainsi dans ce qui a lieu chez les *Petasites*, et, par exemple, chez *Petasites officinalis*.

» Chez les plantes femelles de cette espèce, on trouve au centre des capitules de 1 à 3 fleurs bâties nettement sur le type mâle, mais imparfaitement développées ; que celles-ci soient placées au centre du capitule, cela concorde absolument avec notre théorie que la position de ces fleurs doit être tout à fait analogue à celle des fleurs mâles au centre des capitules de *Calendula*, etc. Nous trouverions, au contraire, ces rudiments de fleurs mâles à la périphérie si les fleurs hermaphrodites des

¹ Chez *Calendula*, *Gazania*, *Arctotis*, *Melampodium*, *Cryptostemma*, etc.

Composées étaient protogynes. De plus, il est particulièrement intéressant de remarquer que ces fleurs mâles imparfaites du centre des capitules donnent parfois de bon pollen avec lequel elles fécondent les fleurs femelles voisines lesquelles donnent des graines fertiles ; nous avons, dans ce cas, un excellent trait d'union entre les capitules avec fleurs femelles périphériques ligulées et nombreuses fleurs mâles centrales (par exemple *Calendula*) et ceux où toute l'inflorescence est composée uniquement de fleurs femelles comme chez *Gnaphalium dioicum*. — D'autre part, nous avons chez les plantes mâles de *Petasites officinalis* trois cas à distinguer : ou bien 1^o toutes les fleurs d'un capitule sont exclusivement mâles, ou bien 2^o il se trouve parmi les fleurs mâles quelques fleurs femelles imparfaites, ou bien 3^o quelques fleurs femelles parfaites. Le premier cas est de beaucoup le plus fréquent ; les deux autres plus rares établissent le passage entre les capitules où comme chez *Madaria elegans* les fleurs mâles du disque dépassent considérablement en nombre les fleurs femelles périphériques et le premier cas où les fleurs femelles ont complètement disparu absolument comme chez les capitules mâles de *Gnaphalium dioicum*. On ne peut imaginer une disposition plus favorable à notre manière de voir que cette variété de constitution des capitules de *Petasites officinalis* ¹.

» En résumé, nous voyons que les observations sur les divers stades de développement de la sexualité des fleurs dans chaque capitule tendent à prouver que la souche primitive des Composées possédait des capitules comprenant exclusivement des fleurs hermaphrodites protandriques. De ces capitules primordiaux sont dérivées graduellement toutes les autres sortes de combinaisons sexuelles jusqu'à la diœcie complète. Rien au contraire ne nous autorise à supposer que les fleurs hermaphrodites des Composées sont la descendance de fleurs unisexuées ². »

La théorie que nous venons d'exposer sous la forme même où l'a produite HILDEBRAND est très séduisante *a priori* et elle semble rendre parfaitement compte des faits connus jusqu'à présent.

¹ A la vérité, dans cette suite d'observations il manque encore un cas, celui où chez les plantes femelles la dernière trace de fleurs mâles a disparu au centre ; mais il est facile de supposer que ce cas parallèle au manque total de fleurs femelles dans la périphérie de la plupart des capitules mâles, se trouvera également lorsqu'on l'aura cherché plus soigneusement. (Note de HILDEBRAND).

² DELPINO, dans sa réponse à mon travail sur la distribution des sexes chez les plantes (*Atti della Società Italiana di Scienze Naturali*, vol. X, fasc. III, tiré à part, p. 8), fait dériver les végétaux *Monoclinales* des *Dielines* ; mais pour ce qui concerne les Composées, je ne puis dire sur quels faits il s'appuie pour combattre mon opinion. (HILDEBRAND).

Supposons-la donc exacte pour le moment et voyons comment elle peut s'appliquer à nos observations sur les exemplaires dioïques de *Pulicaria dysenterica*.

Si, comme l'admet HILDEBRAND, la dioïcité ne s'observe chez les Composées que comme terme extrême d'une série de modifications partant d'un état hermaphrodite et ne se réalise que par un processus très lent, souvent même en gardant des traces de l'ancien état de choses, nous devons nous attendre à rencontrer chez les plantes qui tendent à suivre la même voie que le *Petasites* ou l'*Antennaria* une suite de formes plus ou moins modifiées dans le sens mâle ou dans le sens femelle. Ces formes intermédiaires devront être surtout très nombreuses s'il s'agit d'une plante qui, jusqu'à présent, nous offrait d'une façon constante une disposition bien définie des sexes (dans le cas de *Pulicaria*, la gynomonœcie gynopériphérique).

Or, les individus anormaux mâles et femelles ont apparu *simultanément* à Wimereux dans un espace primitivement très limité. La station n'avait pas, lorsque je l'ai découverte, un mètre carré d'étendue. J'ai cru, comme je l'ai dit ci-dessus, pendant plusieurs années, que la forme A était un passage entre la plante normale et la forme B; mais c'est la constance même de cette forme A qui a attiré mon attention et m'a déterminé à regarder les choses de plus près.

Grâce au soin que j'ai pris d'arracher tous les pieds normaux autour des formes anormales, celles-ci ont occupé un espace de plus en plus grand. Je crois qu'elles se sont fortement propagées par les turions souterrains si développés chez *Pulicaria dysenterica*. Mais il me paraît très probable qu'il y a eu aussi reproduction par graines. J'ai dit que depuis deux ans un petit îlot de plantes modifiées (des deux formes) avait apparu à quelques mètres de distance de la station primitive. De plus, dans celle-ci les deux formes sont absolument mêlées, de telle sorte qu'il a fallu marquer les pieds pour reconnaître chacune d'elles après l'époque de la floraison.

Je me propose, d'ailleurs, de faire des expériences variées et de constater le degré de fécondité de la forme B comparée à la plante normale.

Quoi qu'il en soit, si nous tenons pour exacte l'opinion d'HILDEBRAND, nous devons tout au moins admettre que le passage de l'état hermaphrodite à l'état dioïque peut se produire brusquement et cela d'emblée avec une perfection physiologique absolue pour les deux sexes et avec une perfection morphologique absolue pour le sexe femelle.

Mais alors que devient l'interprétation des états variés des capitules de *Petasites*, que devient l'influence des insectes et de la sélection naturelle?

On comprend l'avantage que peut présenter la séparation des sexes pour une plante à fleurs hermaphrodites tous tubuleux, parce que, dans ce cas, l'inflorescence ne perd rien au point de vue de l'attraction qu'elle peut exercer sur les insectes et qu'elle ne devient ni plus ni moins voyante après sa transformation qu'auparavant. Au contraire, quel avantage peut avoir une plante Composée radiée à perdre ses ligules et à devenir moins voyante ? J'avais songé un instant que l'absence de corolle dans la forme femelle constituait une disposition favorable parce que dans la forme normale il arrive souvent qu'après la floraison les corolles tombent difficilement du capitule et peuvent entraîner la pourriture des graines. En tout cas, il reste toujours à expliquer ce fait que la modification n'a pas été graduelle et que l'on ne trouve pas d'états intermédiaires.

A défaut de la sélection naturelle, on pourrait être tenté de faire intervenir ici le transformisme quelque peu hétérodoxe de Patrick GEDDES et de chercher dans les conditions biologiques de la plante type les causes immédiates de la formation des variétés. Mais dans ce cas encore l'absence d'états intermédiaires serait fort embarrassante et, de plus, la production simultanée de pieds morphologiquement aussi différents que les formes A et B serait, je crois, tout à fait inexplicable.

J'ai bien examiné la question sous toutes ses faces et plus j'y ai réfléchi plus il m'a paru que, si la théorie d'HILDEBRAND était exacte, le cas de *Pulicaria dysenterica* dioïque serait la plus forte objection qu'on ait jamais opposée au Darwinisme.

Laissons maintenant un instant de côté les idées d'HILDEBRAND et voyons si le fait considéré en lui-même n'est pas susceptible d'une interprétation moins troublante.

Nous pouvons constater tout d'abord que l'apparition brusque des formes anormales A et B a tous les caractères d'un retour atavique. Elle peut se comparer, ce me semble, à l'apparition des fleurs péloriées de *Linaria* et d'un grand nombre d'autres plantes où nous voyons toutes les fleurs d'un même pied ou quelques-unes d'entre elles changer brusquement de forme et revêtir un aspect depuis longtemps inconnu chez l'espèce considérée. On sait que ces pélories sont fréquemment héréditaires et qu'il en est de même chez les animaux pour la polydactylie, monstruosité susceptible de s'interpréter également par un retour atavique.

Si nous admettons cette manière de voir, la simultanéité de la production des formes A et B perd aussi ce qu'elle avait de merveilleux. Il est évident, en effet, que si l'ancêtre présumé était dioïque, les deux

formes mâles et femelles ont dû réapparaître dans une même génération. Une plante normale, ou peut-être un simple capitule normal de *Pulicaria dysenterica*, ayant été modifié par des influences inconnues de telle façon que sa descendance fit retour vers un type ancestral dioïque, certains fruits de ce capitule ont donné naissance à des pieds mâles, d'autres à des pieds femelles, réalisant ce type ancestral.

En outre, nous ne pouvons plus nous étonner non plus qu'une plante avantageusement organisée pour attirer les insectes vers ses inflorescences renonce à cet avantage pour prendre une forme moins voyante. Car s'il s'agit d'une régression atavique, il est tout à fait compréhensible que le type ancestral qui réapparaît doit être moins parfait que la forme actuelle dont il est séparé par une suite innombrable de générations ¹.

Tout nous porte, on le voit, à considérer la forme actuelle de *Pulicaria dysenterica* comme dérivant d'un type primitivement dioïque dont le cas tératologique de Wimereux nous donne une idée approximative.

Comment pouvons-nous concevoir le passage de ce type dioïque à la forme gynomonoïque gynopériphérique que nous connaissons aujourd'hui ?

Il est évident que des deux formes A et B, c'est la forme mâle A qui se rapproche le plus de la forme actuelle. Un très léger perfectionnement du style suffirait, en effet, pour rendre la forme A physiologiquement équivalente à la forme normale actuelle, et quant à la transformation de la corolle obscurément bilabiée des fleurs périphériques en un ligule, elle a pu s'opérer rapidement sous l'influence des Insectes.

Dès que ces modifications ont été produites, la plante a passé de l'état dioïque à un état que nous appellerons gynodioïque, pour abrégier le langage, mais qui cependant diffère quelque peu de l'état gynodioïque ordinaire. Chez les plantes gynodioïques que nous connaissons aujourd'hui, on trouve, en effet : 1^o des pieds à fleurs femelles ; 2^o des pieds à fleurs hermaphrodites. Chez le *Pulicaria* au stade gynodioïque, il devait y avoir : 1^o des pieds à fleurs femelles de notre forme B ; 2^o des pieds à capitules hermaphrodites entourés d'un rang de fleurs bilabées ou ligulées primitivement stériles mais tendant à devenir femelles.

Dès l'instant où cet état gynodioïque a été atteint, les pieds femelles de la forme B ont sans doute été peu à peu éliminés. D'une part,

¹ Certains *Petasites* ont remédié à l'absence de fleurons ligulés par une odeur suave, bien rare chez les Composées et inconnue chez les Radiées. Tel est, par exemple, le *Petasites fragrans*, dont les capitules exhalent une délicieuse odeur de vanille. C'est ce qui explique peut-être pourquoi ils se sont arrêtés à un stade morphologiquement inférieur.

ils n'étaient plus indispensables à la propagation de la plante; d'autre part, beaucoup moins visibles pour les insectes que les pieds hermaphrodites, ils ont dû être vaincus par ces derniers dans la lutte pour l'existence.

On sait que l'état gynodioïque, généralement assez rare dans l'ensemble des végétaux, se rencontre principalement chez les Corolliflores supérieures (Labiées, Borraginées, Scrophularinées) et chez les Épicorolliflores (Dipsacées et Composées). J. E. SMITH l'a constaté en Angleterre sur *Cirsium palustre*, *Cirsium acaule* et *Serratula tinctoria*¹. Ces Composées nous présentent donc encore aujourd'hui un état qui n'a été que transitoire chez *Pulicaria*.

Je suis ainsi amené à considérer les Gamopétales gynodioïques comme n'étant qu'un état inférieur des hermaphrodites. Je n'ignore pas qu'en émettant cette opinion pour éviter, comme on l'a vu, une objection sérieuse à la théorie darwinienne de la sélection, je me trouve en opposition avec les idées de DARWIN lui-même relativement à la question particulière des plantes gynodioïques.

L'origine de certaines plantes dioïques aux dépens d'espèces hermaphrodites est une question qui a vivement préoccupé DARWIN. Il consacre à l'étudier tout le chapitre VII (Plantes polygames dioïques et gynodioïques) de son beau livre : *Des différentes formes de fleurs dans les plantes de la même espèce*. « On connaît, dit-il, quelques groupes d'espèces et quelques espèces isolées qui, en raison de leur alliance de tous côtés à des hermaphrodites et de la présence dans les fleurs femelles de rudiments d'organes mâles et *vice versa* peuvent être sûrement considérées comme descendant de plantes qui portaient autrefois les deux sexes réunis dans la même fleur. *Savoir comment et pourquoi ces hermaphrodites sont devenus bisexuels, c'est là un problème aussi curieux qu'obscur à résoudre.* »

H. MUELLER et DARWIN ont émis sur l'origine de ces plantes deux hypothèses différentes, mais qui supposent toutes les deux que la forme femelle des plantes dont il s'agit dérive de la forme hermaphrodite actuelle (DARWIN) ou tout au moins vient en quelque sorte la compléter.

H. MUELLER² suppose que, dans le principe, plusieurs individus présentèrent une variation qui leur permit de produire des fleurs plus belles, que les Insectes visitaient d'abord, et qu'ainsi saupoudrés de leur pollen, ils s'abattaient ensuite sur les fleurs les moins apparentes et les fécondaient. La production du pollen dans ces dernières plantes fut ainsi

¹ J.-E. SMITH. *Trans. Linn. Soc. XIII*, p. 599.

² H. MUELLER. *Befruchtung der Blumen*, pp. 319-326.

rendue inutile, et il devint avantageux pour l'espèce de voir ses étamines avorter puisqu'elle évitait par là une dépense superflue. C'est de cette façon que se seraient formées les femelles.

Mais, dit DARWIN¹, une autre manière de voir peut venir à l'esprit :

« Comme la production d'une grande abondance de semences est évidemment de haute importance pour le plus grand nombre des plantes, et comme nous avons vu dans trois cas que les femelles produisent beaucoup plus de graines que les hermaphrodites, l'augmentation de la fécondité me semble être la cause probable de la formation et de la séparation des sexes ».

Les trois cas spécialement visés par DARWIN sont ceux de *Thymus serpyllum*, *Th. vulgaris* et *Satureia hortensis*.

Des observations de DARWIN, il résulte que dix plantes de *T. serpyllum* composées par moitié d'hermaphrodites et de femelles donneraient des semences qui, comparées à celles de dix hermaphrodites, seraient dans la proportion de 100 à 72. Dans les mêmes conditions pour *Satureia hortensis*, la proportion (sujette au doute qu'entraîne la possibilité d'autofécondation des hermaphrodites) deviendrait comme 100 est à 60.

« Il est impossible de décider, ajoute DARWIN, si les deux formes provinrent de la variation que subirent certains individus en produisant plus de semences que de coutume, et, par conséquent, moins de pollen, ou de ce que certains sujets acquièrent, sous l'influence d'une cause inconnue, une tendance à voir avorter leurs étamines et, par suite, à produire plus de semences ; mais dans l'un comme dans l'autre cas, si la tendance à augmenter la production des semences fut fortement favorisée, le résultat dut être l'avortement complet des organes mâles ».

Des deux opinions de DARWIN et de MUELLER, celle de MUELLER me paraît se rapprocher le plus de la vérité. Mais elle a, ce me semble, le grand défaut de ne pas expliquer la persistance de la forme femelle à côté de la forme hermaphrodite bien mieux organisée.

DARWIN a cherché, comme nous l'avons vu, à expliquer cette persistance et même la production de la plante femelle par sa fécondité plus grande. Mais il y a bien des objections à faire à cette manière de voir.

D'abord si la fécondité de la plante femelle est si supérieure à celle de l'hermaphrodite, comment se fait-il que les pieds femelles soient infiniment plus rares que les hermaphrodites ?

Chez *Mentha aquatica* et *Brunella vulgaris*, la forme femelle est très rare

¹ DARWIN. *Des différentes formes de fleurs*, traduction HECKEL, 1878, p. 311.

(H. MUELLER). DARWIN reconnaît qu'il en est de même pour *Clinopodium* et *Hyssopus officinalis*, car, dit-il, après m'être procuré des semis de l'une et de l'autre, je les trouvai tous hermaphrodites (l. c., p. 306).

Même chez les *Thymus serpyllum* où la fécondité des femelles a été constatée expérimentalement, DARWIN lui-même a fait l'observation suivante :

« A Torquay, je rencontrai une grande difficulté à apprécier le nombre proportionnel des deux formes. Elles vivent souvent intimement mélangées, mais de larges surfaces sont occupées quelquefois par une forme seule. D'abord, je pensai que les deux formes étaient en nombre à peu près égal, mais en examinant chaque plante croissant près de l'extrémité d'un petit rocher dénudé à pic, et mesurant 190 mètres de long environ, je ne trouvai que vingt femelles ; toutes les autres, *quelques centaines environ*, étaient hermaphrodites. En outre, sur une vaste banquette disposée en talus qui était si étroitement recouverte de cette plante que, vue à la distance d'un mille, elle paraissait de couleur rosée, je ne découvris pas une seule femelle. Les hermaphrodites doivent donc dépasser considérablement en nombre les femelles, au moins dans les localités que j'ai pu examiner. »

Il est donc très probable que souvent les plantes femelles moins visibles ne sont pas fécondées. De plus, je me suis assuré que tandis que les plantes femelles donnent une progéniture mêlée de femelles et d'hermaphrodites, les graines recueillies sur des hermaphrodites ne donnent que très accidentellement des femelles, surtout lorsqu'on a soin de les recueillir dans une localité où les femelles n'existent pas et où, par conséquent, l'hermaphrodite porte-graine ne compte pas une femelle dans ses ascendants immédiats.

De là résulte que les formes femelles des plantes gynodioïques sont généralement très localisées et ne se rencontrent que dans un petit nombre de points de l'habitat du végétal.

Il existe en France de très nombreuses stations d'*Erica tetralix* L. Cependant, à ma connaissance, l'état gynodioïque de cette plante n'existe qu'en un point de la forêt de Montmorency où la forme femelle a été décrite depuis assez longtemps sous le nom de variété *anandra*. Elle pousse mélangée avec la forme hermaphrodite, mais toujours plus rare que celle-ci et sans aucune tendance à la supplanter.

Bien plus rare encore est la forme femelle d'*Erica cinerea* L. considérée comme une simple monstruosité de la plante hermaphrodite.

M. PONTARLIER, dit GRENIER ¹, nous a envoyé de Napoléon-Vendée une plante que nous ne considérons que comme une déformation de l'*E. cinerea* et dont voici la description :

« Corolles verdâtres, à peine rosées, subcylindriques, étroites et allongées de 3 à 5 millimètres de long sur 2 de large (la forme hermaphrodite a 5 millimètres de long et 4 de large) ordinairement presque une fois plus longues que le calice ou le dépassant à peine, fortement étranglées à l'origine des divisions laméolées-linéaires et dressées. Etamines égalant ou même dépassant un peu les divisions de la corolle. Style très saillant. »

Malgré la présence des étamines probablement stériles si on les eût examinées de près, cette forme me paraît tout à fait parallèle à la forme *anandra* de l'*E. tetralix* chez laquelle les étamines ont complètement disparu.

En tout cas, les formes femelles des plantes gynodioïques n'ont nullement l'apparence de formes d'avenir, de variétés naissantes, mais bien plutôt celle de types ancestraux réapparaissant d'une façon irrégulière et presque tératologique.

Enfin DARWIN a parfaitement compris le sérieux argument que fournit contre ses idées la réduction de la corolle dans la forme femelle des plantes gynodioïques. Il sent bien qu'on ne peut voir dans ce fait, comme le suppose H. MUELLER, un simple balancement résultant du développement des organes femelles. Car, ainsi que le fait remarquer H. de MOHL, lorsqu'une plante produit des fleurs hermaphrodites et des mâles formées par l'avortement plus ou moins complet des pistils, la corolle des mâles n'augmente point ses dimensions ou elle le fait, par exception, très faiblement comme dans l'*Acer*, par exemple.

L'explication que propose DARWIN me paraît d'ailleurs très discutable. « Il semble probable, dit-il (l. c., p. 315), que l'atténuation des dimensions de la corolle dans les femelles est due à une *tendance* à l'avortement allant des étamines aux pétales. »

Et DARWIN rappelle la dépendance qui semble relier les étamines aux pétales, dans les fleurs doubles, par exemple.

« Un fait, ajoute-t-il, vient appuyer cette manière de voir que dans le cas ci-dessus la diminution de la corolle est en quelque sorte le résultat de la modification des organes reproducteurs ; c'est celui-ci : dans le *Rhamnus catharticus*, non seulement les pétales mais encore les sépales verts très

¹ GRENIER et GODRON, *Flore de France*, II, p. 431.

atténués de la fleur femelle sont réduits dans leurs dimensions. Dans le Fraisier, les fleurs mâles sont les plus grandes, les hermaphrodites sont moyennes et les femelles les plus petites. Ces derniers cas, c'est-à-dire la variabilité des dimensions dans la corolle dans quelques-unes des espèces ci-dessus, par exemple, le Thym commun, et en outre ce fait que cette enveloppe ne présente jamais de grandes différences dans les dimensions de la corolle de chacune des deux formes prise isolément) me portent beaucoup à douter de l'intervention de la sélection naturelle, c'est-à-dire que, d'après l'opinion de H. MUELLER, l'avantage résultant pour les fleurs pollinifères de ce qu'elles durent être visitées les premières par les insectes soit capable de déterminer une réduction graduelle de la corolle dans la femelle. »

On le voit, l'absence de formes intermédiaires entre la forme femelle et la forme hermaphrodite avait frappé DARWIN comme elle m'a frappé moi-même, et l'avait conduit à rejeter l'influence de la sélection par les insectes.

DARWIN rejette également la manière de voir de KERNER ¹, à savoir que la corolle plus grande dans les hermaphrodites et dans les mâles servirait à protéger le pollen contre la pluie. Dans le genre *Thymus*, par exemple, les anthères avortées des fleurs femelles sont bien mieux protégées que les parfaites contenues dans la forme hermaphrodite.

En somme, DARWIN en est réduit à dire que la forme *hermaphrodite étant normale par excellence*, la corolle doit y retenir ses proportions primitives. Mais, avec sa bonne foi habituelle, il ajoute aussitôt qu'une objection non négligeable à sa manière de voir est la suivante: un avortement des étamines dans les fleurs femelles devrait avoir augmenté, de par la loi de balancement organique, les dimensions de la corolle, et ce résultat se serait produit peut-être si l'économie réalisée par la disparition des étamines n'avait profité aux organes reproducteurs femelles en donnant à cette forme un surcroît de fécondité.

En résumé, on le voit, DARWIN se trouve contraint à chercher l'explication de la forme femelle des plantes gynodioïques dans une tendance mystérieuse à l'avortement des verticilles floraux allant des étamines aux pétales, et il ne rend nullement compte de l'apparition irrégulière et tératologique de ces formes femelles.

Tout se simplifie, au contraire, et devient très compréhensible si l'on considère la disposition gynodioïque comme un retour atavique, plus ou

¹ KERNER. *Die Schutzmittel des Pollens*, 1873, p. 56.

moins fréquent suivant les espèces, mais toujours brusque quoique susceptible de se maintenir plus ou moins longtemps par voie de génération sexuée.

Pour en revenir à *Pulicaria dysenterica*, nous sommes donc conduits à conclure, d'après la discussion précédente, que l'état gynodioïque encore assez fréquemment réalisé aujourd'hui chez diverses Composées (certains *Cnicus*, *Serratula*) a existé chez notre Pulicaria comme état transitoire entre l'état dioïque que nous avons étudié et la forme normale actuelle.

Est-ce à dire pour cela que l'état dioïque est la disposition tout à fait primitive des fleurs des Composées et que la thèse d'HILDEBRAND doit être complètement rejetée? Nous ne le pensons pas, mais cette thèse doit être reportée à une époque plus ancienne de l'histoire des Épicorolliflores, époque où a sans doute existé un état hermaphrodite antérieur à l'état dioïque de *Pulicaria*.

Cette hypothèse va nous permettre en même temps d'expliquer la forme B (forme femelle) de notre *Pulicaria* de Wimereux.

Que les fleurs de la forme B représentent un état beaucoup plus archaïque que celles de la forme A, cela n'est pas douteux. Il en est de même d'ailleurs de toutes les formes femelles des plantes gynodioïques. La sélection naturelle par les Insectes chez les Végétaux a produit exactement les mêmes effets que la sélection sexuelle chez les animaux. Elle a rendu le mâle ou l'hermaphrodite fonctionnant en partie comme mâle beaucoup plus brillant que la femelle et l'a fait, par suite, dévier beaucoup plus que celle-ci du type ancestral.

Par son style à 3-5 divisions, la fleur femelle B rappelle les formes les plus primitives des Épicorolliflores, les Campanulacés, ou, mieux encore, les Caprifoliacées et les Cucurbitacées.

D'autre part, comme chez les Cucurbitacées la dioïcité n'est pas primitive et essentielle, comme de plus chez la fleur mâle (forme A) de *Pulicaria*, il existe un rudiment ovarien avec style bifide dont la formation chez un type foncièrement mâle ne se comprendrait que difficilement ¹, nous sommes amenés à supposer un ancêtre hermaphrodite d'où seraient

¹ Il faudrait admettre pour cela que le rudiment ovarien des fleurs mâles; longtemps conservé dans ce sexe par hérédité du sexe opposé comme organe témoin (semblable aux mamelles des mâles des mammifères), se serait mis tout à coup à prendre un grand développement et même à fonctionner. En présence de la haute antiquité de l'hermaphroditisme et de sa présence sur les échelons les plus inférieurs du groupe des Tétracycliques, il me paraît plus naturel de supposer qu'il a existé également chez les ancêtres éloignés des *Synanthérées*.

sorties les formes A et B par une différenciation tout à fait identique à celle exposée par HILDEBRAND pour un autre degré du phylum.

Si ces idées que nous venons de développer sont exactes, une Composée telle que *Pulicaria dysenterica* a dû passer la série des stades phylogéniques suivants :

Stade I. *Prosyanthera*. Fleurs hermaphrodites à corolle gamopétale très petite et peu visible, étamines protandriques, styles 3-5 fides.

Stade II. *Propetasus*. Capitules dioïques : les femelles gardant en grande partie les caractères de *Prosyanthera*, les mâles ayant des fleurs à corolle plus développée à style bifide rudimentaire : la périphérie des capitules mâles garnie d'un rang de fleurs femelles stériles à corolle bilabée plus visible que les fleurs du centre. C'est l'état réalisé normalement en partie par *Gnaphalium dioïcum* et par les *Petasites* : réalisé accidentellement (par retour atavique) chez le *Pulicaria* de Wimereux.

Des fleurs femelles périphériques stériles analogues à celles de la forme A de *Pulicaria* existent parfois chez *Senecio vulgaris*. C'est ce qu'on a appelé *S. denticulatus* NOLTE.

Stade III. *Propulicaria*. Plante gynodioïque. La plante femelle comme chez *Propetasus*. La plante mâle à capitules présentant au centre un nombre plus ou moins grand de fleurs hermaphrodites et de fleurs mâles et, à la périphérie, un cercle de fleurs femelles brillantes à corolle ligulée à cinq dents.

Ce stade transitoire hypothétique est réalisé en partie aujourd'hui chez diverses Composées (*Cnicus palustris*, *Cnicus acaulis*, *Serratula tinctoria*).

Stade IV. *Pulicaria*. Plante gynomonœique ; capitules à fleurons centraux tous hermaphrodites, fleurs périphériques femelles ligulées à trois dents.

J'ai la conviction que si j'étais moins ignorant que je ne le suis en botanique, si je connaissais seulement les Composées et les familles voisines de la flore exotique comme je connais celles de France, je pourrais invoquer des exemples plus nombreux et des arguments plus puissants en faveur de ma thèse. Peut-être me blâmera-t-on d'avoir entrepris ce travail avec une connaissance insuffisante de la littérature relative à l'importante

question des formes des fleurs, littérature si considérablement enrichie dans ces dernières années. Mon excuse est que, dès 1878, j'ai signalé dans le *Bulletin* les Pulicaires de Wimereux. Depuis je les ai montrées maintes fois à tous les botanistes que je connaissais sans réussir à les intéresser. Tout au plus certains d'entre eux en ont-ils desséché quelques échantillons pour leurs herbiers, ce qui d'ailleurs représente pour beaucoup de botanistes le summum d'intérêt que leur inspire un végétal. J'ai donc été contraint finalement, pour ne pas laisser perdre cette observation, d'entreprendre moi-même une besogne qui eut été plus utilement exécutée par un spécialiste expérimenté.

Il me reste, pour terminer ce travail, à citer les cas plus ou moins analogues antérieurement signalés chez d'autres végétaux. Ici encore, je crains bien de laisser passer, sans les rappeler, d'intéressantes observations publiées dans des recueils botaniques qui ne me sont pas familiers.

Je ne connais aucune description explicite de modifications identiques à celles des *Pulicaria* de Wimereux chez d'autres plantes de la famille des Composées.

J'ai cité ci-dessus la variété de *Senecio jacobæus* à fleurons ligulés nuls; cette variété, désignée par CRÉPIN sous le nom de *S. discoideus* et correspondant probablement au *S. flosculosus* JORD. est celle que j'ai rencontrée au bois d'Angres; elle doit être regardée, je pense, comme une anomalie purement accidentelle ¹.

Peut-être en est-il autrement du *Senecio dunensis* de DU MORTIER, que CRÉPIN a considéré à tort comme une variété sans ligules de *S. erucaefolius* L. (Flore de Belgique, Ed. 2, 1866, p. 225) ².

DU MORTIER dit, en effet, en parlant de cette espèce :

« Le Sénéçon que nous avons désigné dans notre Prodrôme (*Prod. Fl. Belg.* 1827) sous le nom de *Senecio dunensis* ne doit être considéré que comme une variété de *S. jacobæa*. Il présente deux formes très curieuses, l'une dépourvue de rayons, l'autre à rayons très courts » ³.

Cette dernière phrase me paraît indiquer chez le *S. jacobæus*, dans le voisinage du littoral, deux formes anormales absolument parallèles à

¹ Les fleurs de ce Sénéçon du bois d'Angres dont j'ai conservé des échantillons desséchés sont des fleurons tubuleux normaux. La plante ne diffère des *S. jacobæus* normaux que par sa grande taille (presque la hauteur d'un homme); mais elle poussait dans une excellente terre et assez isolée pour n'être gênée par aucune végétation voisine.

² Le *S. jacobæus* var. *candicans* des dunes de la Manche et de la mer du Nord a souvent été pris pour *S. erucaefolius*.

³ DU MORTIER. Bouquet du littoral belge in *Bulletin de la Société royale de Botanique de Belgique*, 6 déc. 1868, t. VII, p. 318-371; p. 38 du tiré à part.

celles que nous avons étudiées chez *Pulicaria dysenterica*. Il est probable que DU MORTIER s'est contenté, comme je l'ai fait moi-même pendant bien des années, d'examiner à l'œil nu et superficiellement les Sénéçons anormaux des dunes belges, et que la forme dite à rayons très courts est modifiée de la même façon que notre forme A de *Pulicaria*, la forme à rayons nuls étant comparable à notre forme B.

L'*Aster tripolium* L. présente également une forme dépourvue de rayons. Cette variété fut signalée, il y a trois siècles, par LOBEL, dans les marais salants du Bas-Escaut, près d'Anvers, sous le nom de *Tripolium luteum*. DU MORTIER l'indique à son tour, en 1868, dans son *Bouquet du littoral belge*, p. 38. « Cette plante, dit-il, mérite un sérieux examen et sa persistance dans les mêmes lieux depuis trois cents ans est un fait d'autant plus curieux qu'ailleurs où croît l'*Aster tripolium*, cette forme n'existe pas. Il serait à désirer que nos confrères d'Anvers essayassent de multiplier cette plante par semis afin de s'assurer si elle est constante. »

Le *Tripolium luteum* est très commun à Wimereux, soit dans l'ancien port, soit sur les bords de la rivière mêlé à l'*Aster tripolium* typique et tout ce que l'on peut dire, c'est qu'il semble que le voisinage de l'eau salée est nécessaire à la production de cette variété, car elle disparaît progressivement à mesure qu'on s'écarte de l'embouchure du Wimereux pour remonter à l'intérieur des terres.

Il est facile de répéter à Wimereux les intéressantes observations que BROCA fit naguère sur le même *Aster tripolium* à Saint-Jean-de-Luz, dans les bassins du port et le long du cours de la Nivelle¹. Mais les variations de cette plante très polymorphe et très plastique n'ont qu'une assez lointaine analogie avec celles que nous avons étudiées chez *Pulicaria*.

Un fait toutefois mérite notre attention, c'est que chez les trois Composées dont nous avons parlé (*Pulicaria dysenterica*, *Senecio jacobaeus*, et *Aster tripolium*), les formes ancestrales ont réapparu sous l'influence du voisinage de la mer. Ne peut-on formuler cette hypothèse que ces espèces se sont développées originairement sur le littoral et que le milieu maritime détermine chez elles les retours ataviques que nous avons indiqués ?

Cette hypothèse semble confirmée en partie par l'existence dans la zone maritime d'espèces appartenant aux mêmes genres, telles que *Inula crith-*

¹ BROCA. Le transformisme (*Revue scientifique*, 7^e année, 23 juillet 1870, pp. 538-539).

moïdes L., *Senecio maritimus* L. Ces dernières ne peuvent être évidemment considérées comme la souche des formes qui nous ont occupé, mais elles nous indiquent peut-être que les ancêtres communs ont vécu sur les rivages de la mer.

Je tiens à déclarer, en terminant cette note, que je suis entièrement à la disposition des naturalistes qui voudraient étudier les Pulcaires anormales de Wimereux. J'en enverrai très volontiers des pieds mâles et femelles à ceux de mes collègues qui, dirigeant des jardins botaniques, désireraient cultiver les plantes modifiées et entreprendre des expériences sur la reproduction de ces anomalies.

Wimereux, Octobre 1888.

XXVI

SUR LE PASSAGE DE L'HERMAPHRODISME

A LA SÉPARATION DES SEXES

PAR CASTRATION PARASITAIRE UNILATÉRALE ¹.

En 1888, dans mes *Nouvelles recherches sur la castration parasitaire* ², j'ai signalé ce fait singulier que l'action de certains parasites sur les glandes génitales d'un hôte hermaphrodite peut déterminer l'atrophie d'un sexe seulement et favoriser au contraire le fonctionnement du sexe opposé. C'est ainsi que chez les Ophiures (*Amphiura squamata* DELLE CHIAJE) infestées par des Orthonectides (*Rhopalura ophiocomæ* Gd) on observe, en général, avec la réduction des ovaires une activité plus grande des testicules.

Et après avoir discuté le petit nombre de cas de ce genre alors connus (on en pourrait citer plusieurs autres aujourd'hui), je concluais ainsi :

Rappelons enfin les bons effets du croisement et la nécessité si bien mise en évidence par DARWIN, de l'introduction d'un élément mâle étranger, même chez les animaux ou les plantes physiologiquement hermaphrodites, et nous pourrions nous demander si la *castration para-*

¹ *Comptes-Rendus de l'Académie des Sciences*, 20 janv. 1902.

² *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique*, t. XIX, p. 13, 22.

sitaire des Amphiures n'est pas plutôt une circonstance favorable à l'espèce. J'ai souvent observé, en effet, que les individus renfermant des œufs et des jeunes en abondance avaient les testicules très réduits (peut-être mécaniquement, peut-être aussi en raison de la dépense organique faite par la glande femelle); la castration aurait donc pour résultat de rétablir l'équilibre des sexes et rendrait physiologiquement dioïque une espèce morphologiquement hermaphrodite.

Il existe dans le règne végétal un cas absolument comparable. C'est celui de la castration du Figuier par *Blastophaga grossorum*. Les belles observations de Fritz MÜLLER et de SOLMS-LAUBACH sur la signification du *Caprificus* considéré comme mâle du Figuier à fruits comestibles me paraissent s'éclairer d'un jour nouveau et prendre un haut caractère de généralité, si on les rattache, comme nous n'hésitons pas à le faire, à la théorie de la castration parasitaire. On peut même se demander si des cas tels que ceux du Figuier et de l'*Amphiura* ne nous révèlent pas un des moyens par lesquels s'est opéré, soit chez les végétaux, soit chez les animaux, le passage de l'état hermaphrodite à l'état unisexué, et si ces espèces ne sont pas les derniers témoins d'un état de choses autrefois plus général. En d'autres termes, il est permis de supposer que la tendance qu'une espèce hermaphrodite a eue à devenir mâle ou femelle sous l'influence d'un parasite a pu être fixée et exagérée par la sélection jusqu'à la complète séparation des sexes ¹.

Des faits très curieux récemment publiés par Th. MEEHAN ² prouvent que les parasites végétaux (les Champignons en particulier) peuvent, comme les parasites animaux, déterminer la castration unilatérale et qu'ils sont capables d'intervenir ainsi dans la production de formes hybrides, absolument comme le font les horticulteurs à l'aide de la fécondation artificielle après castration unilatérale (ablation des étamines).

Dans la pépinière de MEEHAN poussaient côte à côte une grande quantité de *Vernonia baldwini* et *V. arkansana* et quelques rares *V. jamesii*. Pour accroître le nombre de ces derniers, des graines furent récoltées et semées. Cent pieds environ fleurirent en 1889; presque tous étaient des hybrides de *jamesii* avec *baldwini* ou avec *arkansana*; une douzaine seulement donnèrent le vrai *V. jamesii*.

¹ Dans un Travail antérieur, j'avais montré les rapports qui existent entre les états morphologiquement dioïques ou unisexués des *Melandryum* modifiés par l'*Ustilago violacea*.

² Th. MEEHAN, Fungi as agents in cross fertilisation (*Proceedings of the Acad. of nat. Sc. Philadelphia*, 1900, p. 341).

Cela renversait toutes les idées reçues sur la fécondation chez les Composées où la pollinisation s'opère généralement par autofécondation, tout au plus entre fleurs d'un même capitule ou d'un même pied.

Or MEEHAN avait dû lutter depuis plusieurs années contre un Champignon des racines de *Liatris* et de *Vernonia jamesii*, qui en deux ou trois ans avait complètement détruit les *Liatris* et fortement réduit le nombre des *Vernonia* de son jardin.

L'effet immédiatement visible de ce Champignon est de rendre les plantes plus rameuses; celles qui ont une allure spiciforme deviennent paniculées ¹. A l'arrière-saison la tige s'élargit, tend à devenir fasciée et émet des branches nombreuses, comme cela s'observe souvent à l'automne chez les *Solidago* et chez *Erigeron canadensis*.

Les botanistes J.-B. ELLIS, de New-Jersey, et P. HALSTED, de New-Brunswick, à qui ces plantes furent soumises, n'y constatèrent rien de plus qu'une hypertrophie des tissus envahis par le Cryptogame. Mais dès qu'il eut observé les phénomènes d'hybridation relatés ci-dessus, MEEHAN porta son attention sur les étamines et reconnut que les anthères, normalement blanches chez les *Vernonia*, étaient brunes chez les plantes parasitées et ne renfermaient pas de pollen en bon état. Le pistil seul était sain et une petite Abeille (*Halictus parallelus*, d'après J. Fox) visitant ces fleurs leur apportait le pollen blanc (normal) des autres *Vernonia*. Ainsi s'explique comment GRAY a pu trouver en liberté des hybrides entre *Vernonia* d'espèces très différentes (*arkansana* × *baldwini*, *fasciculata* × *baldwini*, *baldwini* × *lindheimeri*).

A cet ordre de faits se rattachent évidemment d'une façon très nette ceux que M. MOLLIARD a signalés dans une Note récente ², sur les pétales déterminées par des Champignons radicicoles.

Dans quelle mesure convient-il d'en rapprocher également le cas très étonnant des modifications florales de *Pulicaria dysenterica* GAERTN. que j'ai étudié naguère? C'est ce que je n'ose encore décider ³. Bien que chez

¹ Pendant un récent voyage en Corse, nous avons fréquemment observé, M. GERBER et moi, des modifications de ce genre chez une Composée très commune dans toute l'île, *Cupularia viscosa* L. Les pieds modifiés étaient surtout très abondants au voisinage des lieux habités, sur le bord des routes (notamment sur la route d'Ajaccio à la Chapelle des Grecs), près des fumiers, etc. C'est dans ces conditions qu'on rencontre surtout les plantes infestées par les Cryptogames de toute nature. L'aspect des *Cupularia* modifiés est tout à fait celui décrit par MEEHAN pour les *Vernonia*; le port spiciforme de la plante normale devient paniculiforme.

² M. MOLLIARD. Fleurs doubles et parasitisme (*Comptes rendus*, t. CXXXIII, p. 548-551; 7 octobre 1901).

³ A. GIARD. Sur la transformation de *Pulicaria dysenterica* Gaertn. en une plante dioïque (*Bull. scient. de la France et de la Belgique*, t. XX, 1889, p. 53-75, Pl. I). — Depuis la

ces *Pulicaria* tératologiques MOLLIARD ait trouvé constamment une association parasitaire intéressant les organes souterrains des plantes anormales (*loc. cit.*, p. 150), il faut convenir que les effets produits par le Cryptogame présentent dans ce cas quelque chose de très particulier. Une même cause (un Champignon radicicole) agissant dans un même lieu et dans des conditions en apparence identiques, détermine sur des individus d'une plante hermaphrodite végétant côte à côte des modifications florales A ♂ et B ♀ très différentes, sans qu'il y ait entre ces modifications de transitions graduelles !

Je dois même signaler ici une complication qui m'avait échappé lors de mes premières recherches. Certains pieds de *Pulicaria* tératologiques, mêlés en très petit nombre aux formes A et B, réalisent une troisième forme C également fort curieuse. Les capitules de la forme C se font remarquer souvent par l'existence à la périphérie de quelques fleurons soit de la forme A ♂, soit de la forme B ♀, faisant plus ou moins retour au type normal ; mais en examinant de plus près ces capitules, j'ai reconnu que les fleurons du centre sont parfaitement normaux et non dépourvus d'anthères comme dans la forme B, et que les fleurons périphériques non ligulés ont absolument la forme bilabée à pétales aigus et inégaux des fleurons périphériques des *Centaurea*. En adoptant les idées hypothétiques que j'ai développées en 1889 pour relier entre eux ces faits embarrassants, la forme C pourrait être considérée comme un rappel atavique d'un stade phylogénique *Procentaurea* dans l'évolution de *Pulicaria*.

Sans nier qu'il puisse exister dans ces transformations de *Pulicaria* qu'on pourrait appeler brusquement *disjonctives* quelque action parasitaire, il me semble que le cas est complexe et mérite de nouvelles investigations tant au point de vue physiologique qu'au point de vue morphologique.

J'ai observé d'ailleurs en divers endroits, et principalement sur les bords des routes qui traversent la forêt d'Hardelot, près Boulogne-sur-Mer, une autre modification tératologique de *Pulicaria dysenterica*, beaucoup plus comparable à celle des *Vernonia* et des *Cupularia* dont nous avons parlé ci-dessus. Le port des plantes infestées est très caractéristique : les rameaux sont plus abondants, étalés et plus effilés. Les capitules sont fort réduits, à fleurons peu nombreux (quelquefois 5 ou 6 fleurons seulement). Dans ce cas l'action d'un Cryptogame parasite radi-

publication de ce Mémoire, la station où végètent les *Pulicaria* anormales s'est étendue grâce à mes soins, et je serai très heureux d'en communiquer des spécimens vivants aux botanistes qui m'en feraient la demande.

cicole, facile à constater d'ailleurs, se manifeste par des effets continus et de même nature chez tous les pieds envahis.

Il est donc vraisemblable qu'il existe chez les Composées, et même chez une espèce particulière, des Champignons parasites radicicoles de diverses natures dont l'action morphogène varie spécifiquement. L'influence de ces parasites sur les conditions de sexualité de leurs hôtes est également variable et nous fournit des expériences naturelles d'un grand intérêt pour la Biologie générale.

XXVII

SUR CERTAINS CAS DE DÉDOUBLEMENT DES COURBES DE GALTON

DUS AU PARASITISME ET SUR LE DIMORPHISME D'ORIGINE PARASITAIRE ¹.

La méthode statistique et graphique imaginée par QUÉTELET pour l'étude des variations dans les caractères anthropologiques susceptibles d'une estimation arithmétique a été comme on sait perfectionnée et généralisée par GALTON ².

Si l'on considère, par exemple, le cas de la taille de l'homme, les statistiques montrent que, pour un ensemble donné, il existe une stature moyenne correspondant à un nombre maximum d'individus et que de part et d'autre de cette moyenne les nombres d'individus présentant des tailles diverses sont rangés symétriquement suivant une courbe que QUÉTELET appelait improprement *binomiale*. GALTON a établi que la loi de déviation a une forme exponentielle et que la courbe en question est une *courbe d'erreur*.

Depuis que le problème de l'évolution est posé d'une façon scientifique, divers zoologistes ont essayé de l'aborder en appliquant la méthode de GALTON à l'étude des variations dont on peut obtenir une mesure précise. Les travaux de W. BATESON et de W. F. C. WELDON en Angleterre, ceux

¹ *Comptes rendus de la Société de Biologie*. Séance du 28 avril 1894.

² F. GALTON. *Natural inheritance*, London. Mac Millan and Co, 1889, p. 37 et suiv.

plus récents de C. B. DAVENPORT en Amérique ont permis de préciser ce que R. BARON a appelé la *loi de variation bilatérale simultanée*¹. Les premiers résultats obtenus dans cette direction sont certainement très encourageants et notre reconnaissance est acquise aux zoologistes qui nous ont ouvert cette voie nouvelle. Cependant il y a peut-être une certaine exagération à prétendre comme le fait WELDON, que le problème de l'évolution animale est essentiellement un problème de statistique². Dans ce cas comme dans tous les autres, le calcul ne peut que rendre sous une forme indifférente, souvent plus saisissante, ce qu'on lui a confié et la statistique ne dispense pas de l'étude analytique des faits³.

C'est ainsi que toute considération arithmétique ou statistique est impuissante à expliquer une particularité singulière signalée par les auteurs dont j'ai cité les noms. En appliquant la méthode des courbes de déviation à divers organes variables (longueur des pinces des Forficules mâles, longueur des cornes céphaliques du scarabée *Xylotrupes gideon* L., largeur frontale de la carapace des *Carcinus mœnas* femelles) BATESON et WELDON ont trouvé que les individus ne peuvent pas toujours se grouper en un ensemble unique, mais que parfois ils se groupent en deux ensembles distincts de part et d'autre de deux moyennes différentes. En conséquence il n'y a pas une courbe unique, mais bien deux courbes d'erreur ayant chacune leur ordonnée maxima. Absolument comme si dans une communauté humaine les géants et les nains constituaient deux masses prédominantes les individus de taille moyenne étant les moins nombreux. Il est évident qu'un pareil état de choses indique l'existence de deux positions distinctes de stabilité maxima ou d'équilibre biologique, et l'on peut se demander si le dimorphisme ainsi révélé ne permet pas de comprendre la formation de deux espèces par disjonction d'une espèce primitive, cette disjonction s'opérant d'une façon continue ou discontinue selon la manière dont se comportent les deux formes dimorphes au point de vue de l'hérédité. Il resterait évidemment à préciser les conditions éthologiques qui déterminent ces deux états d'équilibre différents et je doute que la statistique suffise à cette besogne.

¹ R. BARON. Nouvelles considérations théoriques et expérimentales sur la loi de DELBŒUF. *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique*, XXV, 1893.

² « It cannot be too strongly urged that the probleme of animal evolution is essentially a statistical probleme. » W. R. F. WELDON. On certain correlated variations in *Carcinus mœnas*. *Proceedings of the Royal Society London*, 1893, vol. LIV, p. 329.

³ Comme l'a si bien dit HORNER : « Die Mathematik ist einem scharfen Messer zu vergleichen das nichts nützt, wenn man nichts damit zu schneiden hat und zu schneiden weiss. »

Mais en laissant ouverte cette question si intéressante, je crois que certains cas de dédoublement des courbes d'erreur peuvent recevoir une interprétation immédiate. Si, par exemple, on applique la méthode de GALTON aux variations de largeur de la queue des *Carcinus mænas* mâles dans une localité où le parasite *Sacculina carcini* est abondant, on obtient une courbe à deux sommets, et comme le parasite est externe, on voit facilement que le second maximum (le plus petit) correspondant à une largeur plus grande de l'appendice est en rapport avec la présence de la Sacculine. Il y a donc en réalité deux courbes de distribution : l'une s'appliquant aux mâles normaux, l'autre aux mâles parasités et présentant chacune en leur sommet un état d'équilibre biologique spécial. En d'autres termes, le complexe *hétérophysaire* formé par le Crabe et son parasite se comporte comme une espèce distincte du complexe *homophysaire* constituant le Crabe normal et les variations de ces deux ensembles doivent être étudiées séparément ¹.

Guidé par cet exemple, on peut se demander si un parasite interne n'agirait pas d'une manière analogue et si *Portunion mænadis* ne déterminerait pas le premier maximum observé par WELDON dans la courbe de déviation de la largeur frontale des *Carcinus mænas* femelles de Naples. J'ai examiné à ce point de vue les carapaces de cinq *Carcinus mænas* de Wimereux infestés par *Portunion*. Chez ces cinq individus, la largeur frontale exprimée en millièmes de la longueur de la carapace donne des nombres très voisins de 630.62 correspondant à la première moyenne de WELDON. Celui qui s'en écarte le plus est une femelle chez laquelle la distance des deux premières dents antérolatérales est de 19 millimètres, et la longueur de la carapace de 30 millimètres, ce qui donne pour la largeur frontale 633.33. Les Éptonischiens parasites de ces Crabes étaient adultes et avaient exercé leur action maxima. Il convient d'ajouter que la fonction de GALTON a la même valeur pour les Crabes normaux de Wimereux que pour ceux de Naples et de Plymouth.

Il est clair que nos observations sont encore trop peu nombreuses pour autoriser une conclusion ferme. Elles contiennent cependant une indication qu'on ne doit pas négliger et font présumer une action très énergique du parasite sur la courbe de déviation. Le parasite semble avoir déterminé un nouvel état d'équilibre biologique avec conservation du caractère *pædomorphique* de l'étroitesse du front ².

¹ GIARD. La castration parasitaire ; nouvelles recherches. *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique*, XIX, 1888, p. 38, IV.

² Ce caractère est pædomorphique par rapport au Crabe jeune sous sa forme définitive et non

J'ai tout lieu de croire qu'une interprétation du même genre peut s'appliquer à la courbe dédoublée signalée par BATESON ¹ pour la distribution des longueurs des pinces des Forficules mâles. Il est possible en effet d'après la longueur de la pince d'affirmer qu'un Forficule mâle possède des Grégarines et qu'il en possède en plus ou moins grande quantité. Comme ces parasites produisent un amoindrissement du caractère sexuel secondaire sans déterminer la stérilité (la castration complète étant un cas exceptionnel) il arrive fréquemment et c'est le cas sur les falaises de Wimereux comme aux îles de Farne que les individus à pinces courtes, c'est-à-dire ceux qui ont des parasites sont plus nombreux que ceux à pinces longues. Ces deux catégories forment deux ensembles ayant chacun leur état d'équilibre particulier et à chacun d'eux correspond une courbe spéciale de déviation.

Je n'ai pas étudié d'une façon spéciale le cas de *Xylotrupes gideon* et comme il s'agit d'un Insecte de l'archipel indien que nous ne possédons qu'à l'état sec dans nos collections, il est assez malaisé de savoir s'il possède fréquemment des parasites. Cela paraît cependant probable en raison de ce que nous savons de l'*Oryctes nasicornis* et de la plupart de nos Scarabéides indigènes. Bien que ces Insectes soient à métamorphoses complètes et que les Grégarines soient surtout abondantes chez les larves, leur action peut continuer pendant toute la période de la nymphose grâce aux kystes cœlomiques dont L. LÉGER nous a révélé l'existence. Il conviendrait donc d'examiner dans quelle mesure la présence de ces parasites retentit sur les caractères sexuels secondaires de l'hôte.

Tout en insistant sur l'importance de l'action des parasites dans la production de certains états dimorphiques je n'entends nullement affirmer d'ailleurs que tout dimorphisme soit le résultat d'une influence parasitaire et il est très possible que d'autres facteurs éthologiques déterminent des états multiples d'équilibre biologique dont la ségrégation et la sélection naturelle pourront s'emparer pour constituer de nouvelles espèces. Mais j'ai tenu à montrer que la statistique seule est incapable de résoudre le problème sans un examen approfondi de chaque cas particulier.

par rapport au stade *Megalopa* dont on connaît la largeur frontale exagérée. Mais les parasites Entonisciens et Rhizocéphales n'infestent le *C. manas* que lorsqu'il a dépassé le stade *Megalopa*.

¹ W. BATESON. On some case of variation in secondary sexual characters, statically examined, *Proceedings Zoolog. Soc. Lond.*, 1892, p. 585.

XXVIII

PRÉFACE

AU CATALOGUE DES ZOOCÉDIES

DE DARBOUX ET HOUARD, 1901.

Au cours de mes recherches sur la *castration parasitaire*, j'ai pu me convaincre de l'intérêt immense que présente l'étude des galles, non seulement au point de vue spécial de la réaction du parasite sur son hôte, mais aussi pour la solution de maints problèmes de biologie générale.

L'action morphogène des parasites gallicoles fournit à l'observateur avisé un vaste champ d'expériences toutes préparées par la nature, exigeant, il est vrai, pour leur utilisation, beaucoup de patience et de sagacité, mais bien plus démonstratives et plus élégantes que celles que nous pouvons réaliser par des procédés brutaux dans nos laboratoires. La détermination des formes des êtres vivants, celle des végétaux en particulier, la différenciation élémentaire des tissus, ne peuvent être mieux étudiés que dans ces productions gallaires où les agents morphogènes sont souvent susceptibles d'être disjoints et analysés chacun séparément.

La Cécidiologie est un grand chapitre de tératologie expérimentale, mais d'une tératologie qui se relie intimement à la morphologie normale, grâce à la constance des processus tératologiques déterminés par un même parasite cécidogène.

C'est aussi un des chapitres les plus intéressants de la physiologie des ferments solubles et nulle part ailleurs n'éclate avec plus d'évidence la spécificité des diverses diastases agissant sur une même substance, le protoplasme de tel végétal déterminé.

Enfin si, dans la grosse question de la reproduction, on sépare, comme il convient, l'action excitante du microgamète d'avec son rôle de support des éléments héréditaires, tout un côté du problème embryogénique, celui qui a trait à la production d'un être nouveau indépendamment de l'apport des plasmas ancestraux, ne peut-il être utilement éclairé par la comparaison avec les processus de formation des galles ?

En un mot les galles qui, comme GUIBOUT l'avait déjà dit et comme je me suis efforcé de le démontrer dans maintes publications, méritent

justement le nom de *faux fruits* ou *pseudocarpes*, ne viennent-elles pas par leur évolution jeter une vive lumière sur le développement du fruit véritable et sur les réactions qu'il détermine dans l'organisme parent, soit chez les végétaux, soit chez les animaux?

D'autre part, il ne faut pas l'oublier, les groupes zoologiques et botaniques auxquels appartiennent les êtres cécidogènes comptent parmi les plus importants, soit au point de vue des formes extraordinaires qu'ils présentent, soit surtout au point de vue des particularités singulières que nous offre leur évolution. Quel naturaliste, amené à observer les larves de Cécidomyies par la recherche de nombreuses déformations qu'elles déterminent chez les végétaux, ne sera pas curieux d'étendre plus loin ses connaissances sur ces Diptères et d'approfondir le mystère de leur reproduction pædogénétique?

Le désir de rattacher au type spécifique unique auxquels elles doivent appartenir les deux formes de galles parfois si différentes, produites par les générations successives d'un même Cynipide, ne conduira-t-il pas le zoologiste cécidologue à l'examen plus complet de deux problèmes bien captivants d'embryologie générale : celui de la parthénogénèse et celui des prétendues générations alternantes des Insectes hyménoptères?

Et je laisse de côté les questions si remplies d'intérêt de l'éthologie des Nématodes cécidogènes, des Champignons du groupe des Urédinées et des Chytridinées, etc., etc.

Nulle partie de la Biologie n'est plus propre que la Cécidiologie à inspirer des recherches passionnantes dans les directions les plus diverses et où l'on soit sûr d'arriver plus rapidement à des résultats d'une haute importance générale.

Cette affirmation, je l'ai répétée bien souvent depuis vingt ans à de jeunes naturalistes en quête d'un sujet de thèse de doctorat. Et j'ai eu le plaisir d'être parfois écouté. Depuis la belle étude de MOLLARD sur les Cécidies florales, nombreux sont les mémoires qui ont été publiés en France sous mon inspiration plus ou moins directe, sur des thèmes divers de Cécidiologie végétale ou animale.

Cela n'a pas été sans provoquer quelque étonnement et même certaines inquiétudes. « Encore un que vous lancez sur les galles ! me disait un jour un de mes collègues de l'Université, prenez garde, ils vont se manger ! »

« Soyez tranquille, ai-je répondu, j'en voudrais voir un plus grand nombre encore attaquer ce précieux gisement. Car je connais peu de territoires scientifiques encore si insuffisamment explorés, où les facultés

propres de chaque travailleur puissent se manifester avec plus d'originalité et d'indépendance en des sens multiples, avec plus de chances de travailler, sans concert préalable et sans courir le risque de se contrecarrer, à une œuvre d'ensemble d'une valeur inestimable ».....

Paris, 10 juillet 1901.

XXIX

SUR LE PARASITISME PLACENTAIRE DES MONSTRILLIDÆ ¹.

Dans deux communications à l'Académie des Sciences (*C. R.* du 29 avril 1895 et du 16 novembre 1896) j'ai démontré que les Crustacés Copépodes de la famille des *Monstrillidæ*, pélagiques à l'état adulte, sont pendant le jeune âge parasites de certaines Annélides. Ces relations éthologiques que j'ai découvertes entre les *Thaumaleus* et les Spioïdiens du genre *Polydora* ont été bientôt retrouvées par A. MALAQUIN entre les *Hæmocera* (*Monstrilla* auct. p. parte) et les Serpuliens des genres *Filograna* et *Salmacina* (*C. R. de l'Acad. des sc.*, 28 décembre 1896 et 11 janvier 1897).

Les divergences qui existent entre les observations de MALAQUIN et les miennes ne touchent pas à l'essence même des faits. J'ai constaté d'une façon indubitable chez *Thaumaleus germanicus* l'existence d'une membrane appartenant à l'hôte et dans laquelle le parasite est invaginé à la façon des Entonisciens. Chez les *Hæmocera*, au contraire, cette membrane n'existerait pas, et le parasite plongerait directement dans le sang de l'Annélide infestée. Bien que la pénétration du Crustacé dans les vaisseaux soit assez difficile à comprendre d'après la description qui nous en est donnée, je ne mets pas en doute l'exactitude de cette affirmation et, contrairement à l'avis de MALAQUIN, je crois que la différence des genres étudiés par lui et par moi peut suffire à expliquer la façon différente dont se comportent les parasites.

C'est ainsi que chez les Diptères entomobies dont l'évolution présente, au point de vue physiologique, certaine ressemblance avec celle des

¹ *Comptes rendus de la Société de Biologie*, 6 février 1897.

Monstrillidæ nous voyons les larves d'*Ocyptera bicolor*, de *Gymnosoma rotundata*, de *Frontina pacta* vivre dans un sac formé aux dépens de la paroi trachéenne de leur hôte, tandis que les larves d'un grand nombre de Tachinides et même celles d'espèces voisines des *Frontina* pénètrent brutalement par effraction dans la cavité du corps de leurs victimes où elles se meuvent librement entre les viscères. Les Hyménoptères *Proctotrypidæ* nous fourniraient des exemples du même genre.

Mais le fait capital de l'évolution des *Monstrillidæ*, celui sur lequel on ne saurait trop insister, c'est qu'à partir d'un stade très précoce et malgré un parasitisme intense, ces Crustacés présentent un développement *constamment progressif*. Le Copépode parasite entouré des tissus d'une Annélide vivant elle-même à demeure dans un tube opaque et le plus souvent très abrité, acquiert des yeux (trois yeux !) plus puissamment développés que ceux d'une foule de Copépodes libres, des poils sensoriels antennaires très complexes et un système musculaire d'une rare perfection. La vie parasitaire semble n'avoir eu d'autre résultat que la disparition du tube digestif. Encore peut-on dire que cet organe ne se forme pas, parce qu'il n'a aucune utilité chez l'adulte. Cette manière finaliste d'exprimer le fait sera expliquée ultérieurement.

Une semblable évolution ascendante, si différente de la transformation régressive (*dégénération*) que nous offrent les autres Crustacés parasites, peut être comparée au développement intra-utérin également ascendant des fœtus de Mammifères. Et il convient de remarquer aussi, qu'imitant les rapports du jeune Mammifère avec l'organisme maternel, les jeunes *Monstrillidæ* sont reliés à leur hôte par un appareil transitoire faisant fonction de placenta (appendices foliiformes) ¹.

¹ Je laisse de côté pour le moment toute discussion sur la valeur morphologique de cet appareil. Sans doute, à première vue, on est tenté de considérer les deux ou les quatre appendices lancéolés embryonnaires des *Monstrillidæ* comme représentant la seconde paire d'antennes et les mandibules absentes chez l'adulte. Mais il y a bien des raisons qui militent contre cette homologie : d'abord la structure non articulée de ces appendices et leur histologie ; en second lieu leur ordre d'apparition ; enfin leur comparaison avec des appareils plus ou moins similaires connus chez d'autres Crustacés parasites (*Herpyllobiida*, *Cryptoniscidæ*, etc.).

XXX

SUR LA SIGNIFICATION GÉNÉRALE
DU PARASITISME PLACENTAIRE ¹.

Dans le cas des *Monstrillidæ*, comme dans celui des Mammifères, le parasitisme des jeunes, soit aux dépens d'un hôte étranger, soit aux dépens de l'organisme maternel, n'a d'autre effet que de remplacer le vitellus nutritif abondant qui chez des types voisins (*Arthrostraca* et *Mysidæ*, Reptiles et Oiseaux) permet le développement direct et condensé de l'animal adulte ².

Le parasitisme *placentaire*, tout en ayant pour l'hôte les mêmes conséquences que les autres genres de parasitisme, n'entraîne pas pour le parasite lui-même toutes les modifications régressives résultant ordinairement de la vie parasitaire.

Le Monstrillide adulte est presque exclusivement ce que le font la structure intime et la composition chimique (déterminées par la phylogénie) de son plasma ovulaire fécondé, et ce germen ancestral, loin de produire un *amas informe, un être rudimentaire incomplet, muni d'organes nullement adaptés à leurs fonctions* ³, nous donne au contraire, malgré les conditions en apparence défavorables de l'évolution individuelle, un organisme merveilleusement adapté à un genre de vie très spécial et très différent de celui de l'embryon.

On voit combien il est inexact de dire que l'*ontogénèse prend des outils imparfaits, les utilise pour ses besoins, et en les faisant travailler les développe, les modifie, les transforme, les adapte, les fait ce que nous les voyons* ⁴. Les muscles du jeune *Thaumalcus* ne travaillent pas, ses yeux ne sont pas exposés à la lumière, et cependant ces organes atteignent une étonnante perfection.

¹ Comptes rendus de la Société de Biologie, 6 février 1897.

² C'est à peine si on peut attribuer au parasitisme les modifications constatées par MALAQUIN dans le *Nauplius* des *Monstrillidæ*. Les Proctotrypidés de la famille des *Platygasterini*, parasites dès l'œuf, ont malgré cela conservé la forme larvaire primitive du groupe dont la trace s'est perdue chez la plupart des autres Hyménoptères (excepté les *Ophion* et quelques autres Ichneumonides).

³ Y. DELAGE. *L'Hérédité*, 1895, p. 831, lignes 3 et 4.

⁴ Y. DELAGE, *l. c.*, p. 831, lignes 14-17.

En réalité ce qui domine et dirige l'évolution d'un embryon, c'est, comme je l'ai répété maintes fois avec insistance depuis 1874, l'éthologie de l'animal adulte ¹. C'est en vue de l'éthologie de l'adulte que s'établit dès la vie embryonnaire ce que les anciens physiologistes appelaient le *consensus partium*, ce que TREVIRANUS a désigné le premier sous le nom d'adaptation (*Zweckmaessigkeit für sich selber*), ce qui constitue pour BURDON SANDERSON les *énergies spécifiques* de l'organisme.

Mais cette constatation n'implique nullement notre adhésion aux doctrines néovitalistes de H. DRIESCH et des autres adversaires modernes de l'idée darwinienne ² ni même au néovitalisme darwiniste de BURDON SANDERSON.

Bien qu'il répudie le point de vue téléologique et qu'il admette pleinement les vues de DARWIN, BURDON SANDERSON semble reculer devant la difficulté qu'offre aux partisans de l'explication mécanique de la vie le passage de la matière inorganique aux êtres organisés. Il considère l'organisme comme une donnée indéfiniment irréductible aux seules lois de la physico-chimie ³. Cependant s'il est vrai que l'organisme d'un animal soit la manifestation, la mise en œuvre (*Auslösung*) successive des énergies spécifiques contenues dans son germplasma comme autant de ressorts tendus et solidaires les uns des autres, on peut dire également que ce germplasma est ce qu'il est, en raison de la sélection naturelle provoquée elle-même par les actions multiples des facteurs

¹ Voir notamment : A. GIARD. Sur l'éthologie de *Sacculina carcini* (*C. R. de l'Acad. des sc.*, 17 août 1874) et A. GIARD. Notes sur quelques points de l'embryogénie des Ascidies (*Ass. fr. p. l'av. des sc.*, Congrès de Lille, 1874, p. 466 et suiv.). Un exemple très anciennement connu de l'influence de l'éthologie de l'adulte sur l'évolution embryonnaire nous est fourni par le développement comparé des carnassiers et des herbivores soit chez les Mammifères, soit chez les Oiseaux.

² Les idées néovitalistes de DRIESCH ont été très longuement développées dans une série de mémoires, d'une lecture assez pénible et où les contradictions sont malheureusement trop nombreuses. Les principaux sont *Die Biologie als selbständige Grundwissenschaft*, Leipzig, 1893, et *Analytische Theorie d. organischen Entwicklung*, Leipzig, 1894. Selon nous, ce qu'on doit retenir de ces idées, moins nouvelles qu'on ne pense, a été exposé avec une grande clarté et d'une façon tout à fait indépendante par J. S. BURDON SANDERSON dans son remarquable discours : *Biology in relation to the other natural Sciences, Presidential address, before Brit. Ass. f. the adv. of Science* ; Congrès de Nottingham. (*Nature*, 14 septembre 1893-pp. 464-472.)

³ Tout en ajournant la question *sine die*, B. S. reconnaît que nous pouvons par certain côté approcher de la solution : » The only approach to it lies at present in the investigations of those rare instances in which, although the relations between a living organism and its environment ceases as a watch stops when it has not been wound, these relations can be re-established — the process of life re-awakened — by the application of the required stimulus. » — Tel est le phénomène que nous avons désigné sous le nom d'*anhydrobiose*.

primaires de l'évolution. Par suite, la conception mécanique de la vie reprend sa prééminence puisqu'elle nous explique comment l'être vivant semble réagir uniformément sous l'influence de *stimuli* extérieurs différents ¹.

Notre manière de voir n'exclut pas non plus une influence parfois très nette des actions extérieures sur l'ontogénie et par suite une adaptation transitoire de l'embryon contraire en quelque sorte à l'adaptation de l'adulte. Mais, dans ces cas intéressants, le conflit entre les deux adaptations se traduit morphologiquement par une période de repos et d'histolyse (Insectes *Metabola*, Hydrachnides, Trombidides, certains Copépodes chonistomatides, etc.). Il y a *métamorphose* et non plus simple *transformation*, la *nécrobiose phylogénique* étant pour nous le critérium de la métamorphose ².

¹ « Leben besteht in der Gleichförmigkeit der Reaktionen bei ungleichförmigen Einwirkungen der Aussenwelt. » TREVIRANUS. *Biologie oder Philosophie der lebenden Natur*, Göttingen, 1802, vol. I, p. 83.

² A. GIARD. Les faux principes biologiques, etc. (*Revue scient.*, 18 mars 1876, p. 281, 2^e colonne), et *Principes généraux de biologie*, 1877, p. xxxvi.

L'ANHYDROBIOSE
ET LA
PARTHÉNOGÉNÈSE ARTIFICIELLE

XXXI.	— L'anhydrobiose ou ralentissement des phénomènes vitaux sous l'influence de la déshydratation progressive...	page 349
XXXII.	— Parthénogénèse de la macrogamète et de la microgamète des organismes pluricellulaires.....	— 352
XXXIII.	— Développement des œufs d'Échinodermes sous l'influence d'actions kinétiques anormales	— 368
XXXIV.	— A propos de la parthénogénèse artificielle des œufs d'Échinodermes...	— 370
XXXV.	— Sur la pseudogamie osmotique (Tonogamie).....	— 373
XXXVI.	— Tonogamie ; la chose et le mot.....	— 376
XXXVII.	— Sur la parthénogénèse artificielle par dessèchement physique.....	— 380
XXXVIII.	— Retard dans l'évolution déterminé par anhydrobiose chez un Hyménoptère chalcidien	— 383
XXXIX.	— Sur l'éthologie des larves de <i>Sciara medullaris</i>	— 386
XL.	— Les faux hybrides de Millardet et leur interprétation.....	— 391

L'ANHYDROBIOSE OU RALENTISSEMENT DES PHÉNOMÈNES VITAUX

SOUS L'INFLUENCE DE LA DÉSHYDRATATION PROGRESSIVE ¹.

Les expériences de M. A. DISSARD, publiées dans le compte-rendu de la dernière séance prouvent bien que les échanges respiratoires augmentent chez les animaux qui après avoir subi une déshydratation rapide sont replacés dans les conditions ordinaires d'existence et sont en train de récupérer leur eau. Elles ne démontrent pas que ces échanges augmentent *pendant la période de déshydratation*. Par suite, elles n'autorisent pas les conclusions qu'en tire l'auteur, relativement aux habitants des hautes montagnes et n'expliquent que partiellement le rôle de la fatigue dans la pathogénie du mal de montagne.

Il faut distinguer d'ailleurs, dans l'étude de la déshydratation, la déshydratation brusque qui amène dans l'organisme des perturbations considérables et la déshydratation lente et progressive qui est sans danger pour l'être vivant et parfois même lui est utile.

La déshydratation progressive n'augmente pas les échanges respiratoires ; elle les diminue et diminue en même temps tous les phénomènes vitaux. Elle peut même aboutir à un état d'*anhydrobiose* ou vie latente par dessèchement, dont le sommeil estival de nombreux animaux n'est qu'une variété remarquable.

L'hydratation jointe souvent à d'autres conditions ambiantes fait cesser cet état de torpeur, qui, dans certains cas (surtout lorsque la déshydratation a été brusque), peut être suivi d'une période réactionnelle, pendant laquelle on observe l'augmentation des échanges signalée par M. DISSARD. Le phénomène rappelle ce qui se passe dans le réchauffement des animaux brusquement refroidis.

¹ *Comptes rendus de la Société de Biologie*, 16 juin 1894.

Les propositions que je viens d'énoncer s'appuient sur les faits suivants, dont plusieurs sont connus depuis longtemps, mais n'ont pas attiré suffisamment l'attention des physiologistes.

A. — Les graines des végétaux phanérogames, les spores de nombreux cryptogames, les bulbes, sclérotés, etc., demeurant à l'état de vie latente tant que l'humidité ne vient pas se joindre aux autres facteurs qui déterminent la germination ou la végétation.

B. — Les kystes des Protozoaires et des Protophytes peuvent rester à l'état d'anhydrobiose pendant un temps variable, très long chez certaines espèces, lorsque le dessèchement a été progressif.

J'ai gardé plus de huit ans des *Chlamydococcus phuvialis*, desséchés et enkystés contre les parois du flacon où je les avais cultivés et dont l'eau s'était complètement évaporée peu à peu. Chaque année, je détachais quelques kystes et les plaçant dans l'eau, je montrais à mes élèves la forme mobile de ces Volvocinées.

C. — Les œufs de divers Crustacés (*Apus*, *Branchipus*, *Daphnia*, etc.), pondus dans les mares qui se dessèchent rapidement, peuvent rester des mois et des années sans évoluer. Une nouvelle hydratation est nécessaire à leur développement. Dans certains cas l'évolution se fait plus facilement pour les œufs qui ont été desséchés, que pour ceux qui sont restés dans l'eau (SIEBOLD, BRAUER). On peut ainsi provoquer à volonté l'éclosion des œufs en faisant intervenir la réaction qui suit une déshydratation rapide.

D. — Beaucoup d'animaux (Turbellariés, Rotifères, Entomostracés, Acariens) pondent des œufs de deux sortes : les uns, à coque mince, se développent immédiatement et ne pourraient être desséchés impunément ; les autres, à coque épaisse, modérant l'évaporation, n'entrent en évolution qu'après avoir subi une période de déshydratation plus ou moins longue. Tantôt la déshydratation se fait par le dessèchement des mares où ont vécu ces animaux ; tantôt la ponte des œufs durables a lieu quand l'animal émigre passivement dans des régions chaudes (cas du *Syringobia*, observé par M. TROUËSSART).

E. — Les anciens observateurs (SPALLANZANI, etc.) avaient constaté qu'un grand nombre de Vers (Rotifères, Tardigrades, Nématodes) peuvent être desséchés et reviennent plus tard à la vie, lorsqu'on leur rend l'humidité nécessaire au fonctionnement des éléments anatomiques. Ces faits ont été constatés par F. POUCHET, dont SEMPER a plus récemment accepté les conclusions. D'après POUCHET, la prétendue réviviscence des Rotifères, Tardigrades, etc., serait due à la survivance des œufs de ces

animaux qui, plus résistants que les parents, ne périraient pas pendant le dessèchement. POUCHET opérait par déshydratation brusque et tuait en effet les espèces sur lesquelles il opérait. Mais il est facile de prouver que, contrairement à ce qu'il affirme, on peut, en procédant par déshydratation lente et en choisissant de préférence des espèces semi-aquatiques (*Callidina symbiotica*, *Macrobotus*, *Anguillula*), vivant dans les mousses humides, les hépatiques, etc., ramener à la vie des animaux adultes. Mes expériences personnelles confirment absolument celles des anciens physiologistes et celles plus récentes de ZELINKA, D. LANCE, etc.

F. — J'ai signalé récemment la prolongation de l'état de nymphe chez certains insectes de divers ordres (*Margarodes vitium* Gd, *Selandria salina* Gd) soumis à une déshydratation lente et la possibilité de faire cesser cet état et de déterminer l'évolution de l'imago par une nouvelle hydratation.

L'état d'hypnodie de la pseudo-nymphe des vésicants est sans doute lié à des conditions du même ordre. Les faits connus de persistance de la chrysalide pendant trois, cinq et même sept ans chez certains papillons ont été observés, surtout dans des éducations faites en captivité et sur des nymphes gardées dans des chambres sèches. Il serait intéressant de soumettre à des expériences de déshydratation et d'hydratation volontaire, les chrysalides de plusieurs Sphinx, Bombyciens, etc., et celles des Lépidoptères diurnes, chez lesquels on observe le dimorphisme saisonnier.

G. — Beaucoup de Mollusques terrestres (*Helix*, *Bulimus*, *Achatinella*, etc.) peuvent être par déshydratation progressive amenés à un état d'anhydrobiose qu'on a vu se prolonger jusqu'à cinq et sept ans. Même des espèces vivant dans les endroits très humides, telles que *Succinea putris* L., ont pu être desséchées pendant cinq mois. Il y a plus, des mollusques absolument aquatiques (*Ampullaria globosa* SWAINS. *Vivipara bengalensis* Lk, etc.) ont pu être envoyés à sec de Cochinchine et de Siam en France, et reprendre leur vitalité dès qu'on les plaçait dans l'eau. Des Ampullaires ont même pu être gardés pendant plus de six mois à l'état d'anhydrobiose (L. VIGNAL, WATTEBLÉ, etc.).

H. — Enfin, même chez les Vertébrés on connaît le cas remarquable de sommeil estival du *Protopterus* qui n'est autre chose qu'un cas d'anhydrobiose cessant à volonté par une nouvelle hydratation.

Je suis convaincu qu'il faut expliquer de la même façon, c'est-à-dire par l'action de la déshydratation progressive, la plupart des exemples connus de sommeil estival. Le réveil de la nature qui accompagne la saison des pluies dans les pays tropicaux est la contre-partie du même phénomène.

Peut-être même n'a-t-on pas assez tenu compte du rôle que joue la déshydratation dans le sommeil hivernal de beaucoup d'animaux de notre région. Pour certains Mollusques (*Helix aspersa*, *H. pomatia*) cette influence est manifeste. Il n'est pas rare de voir ces animaux se réveiller et ramper sur la neige non fondue, lorsqu'une forte pluie d'hiver leur fournit l'eau dont ils manquaient.

Je crois aussi qu'il faut rattacher aux faits signalés ci-dessus, la particularité singulière vérifiée par M. DUCLAUX qu'on peut provoquer l'éclosion précoce des œufs du ver à soie du mûrier en les plongeant pendant deux minutes dans l'acide sulfurique au maximum de concentration ¹. Il y a dans ce cas une déshydratation brusque suivie sans doute d'une réaction analogue à celle constatée par M. DISSARD dans ses expériences sur les Rongeurs.

XXXII

PARTHÉNOGÉNÈSE DE LA MACROGAMÈTE

ET DE LA MICROGAMÈTE

DES ORGANISMES PLURICELLULAIRES ²

La sexualité qui est l'expression la plus élevée des phénomènes générateurs, est liée étroitement avec les phénomènes nutritifs. La fécondation n'est en réalité qu'une impulsion nutritive donnée à l'élément, à la cellule organisée d'où procède l'être nouveau.

(Claude BERNARD. Cours de 1874.)

I. HOMOPHAGIE SEXUELLE OU NUTRITION ADDITIVE DES GAMÈTES

On sait qu'après un certain nombre de divisions successives dans un milieu déterminé les êtres unicellulaires végétaux ou animaux deviennent incapables de se multiplier à moins qu'ils ne s'unissent ou se conjuguent à d'autres individus appartenant à la même espèce et résultant eux-mêmes des divisions répétées dans un milieu différent d'un progéniteur commun. Cette union ou cette conjugaison a pour résultat soit un zygote, soit deux

¹ Congrès séricicole de Milan, 1876, p. 43.

² Volume Cinquantenaire de la Société de Biologie, p. 654 à 667, 1899.

individus dont les noyaux ont été rajeunis et qui peuvent donner naissance à un nouveau cycle d'individus issus par divisions répétées les uns des autres.

Chez les Métazoaires et les Métaphytes qui sont des complexes de plastides d'origine commune ayant gardé entre eux des rapports d'adhérence, les éléments cellulaires issus d'une cellule primitive se divisent en deux groupes. Les uns (éléments somatiques) à la suite de divisions et de différenciations multiples deviendront à tout jamais incapables de rajeunissement et sont condamnés à périr ; les autres (éléments gonadiaux), après un certain nombre de générations successives, seront aptes à s'unir avec les produits gonadiaux homologues d'un autre individu et donneront ainsi des zygotes capables de fournir de nouveaux cormus cellulaires semblables à ceux d'où provenaient les gamètes ou gonades conjuguées.

Envisagés dans toute leur généralité et sans entrer dans le détail des nombreux processus observés dans chaque cas particulier, les phénomènes de multiplication des plastides et de conjugaison de certains plastides spéciaux sont donc identiques chez les êtres unicellulaires et chez les êtres pluricellulaires. La réunion en un même zygote de deux éléments d'origine différente mais de même valeur morphologique est ce qu'on appelle fécondation ou amphigonie. Il y a *isogamie* lorsque les deux plastides conjuguées sont, en apparence du moins, morphologiquement identiques ; *anisogamie* lorsque les gamètes sont de formes différentes (*macrogamète* et *microgamète*, *gynogamète* et *androgamète*). La notion de sexe est corrélative de la différenciation morphologique des gamètes : mais la reproduction par zygotes doit être dite, par extension, reproduction sexuelle, même quand les gamètes ne présentent pas de différences appréciables.

Le fait que chaque gamète prise individuellement est généralement incapable de donner naissance à de nouveaux plastides, mais que les deux gamètes s'attirent et par leur réunion donnent naissance à un zygote doué de ce pouvoir qu'elles n'avaient pas, a conduit les naturalistes à admettre que chacun des éléments sexuels a besoin de substances contenues dans son partenaire et dont il est lui-même plus ou moins dépourvu.

De là, cette idée d'une sorte de *faim sexuelle* assouvie par la conjugaison des gamètes, idée qui découle naturellement des travaux de MAUPAS, de R. HERTWIG, etc., mais qui a été particulièrement bien développée par Van REES (87) et plus récemment par DANGEARD (99).

Ce dernier, dans deux mémoires fort remarquables publiés dans le recueil le *Botaniste* (t. VI, 1898), a donné le nom d'*autophagie sexuelle* au

phénomène d'incorporation du cytoplasme de la microgamète dans le cytoplasme de la macrogamète, les deux noyaux des éléments copulateurs s'accolant l'un à l'autre pour former un noyau double.

DANGEARD rappelle à ce sujet la formation des plasmodes chez les organismes primordiaux tels que les Vampyrelles, les Monadinées zoosporées, etc., aussi les observations de LE DANTEC, sur *Gromia fluviatilis* soumise à la mérotomie: « Il arrive souvent qu'au bout d'un certain temps les pseudopodes de l'être nucléé viennent au contact de ceux de la masse isolée. Quand cela a lieu après quelques instants seulement de séparation, la soudure est immédiate, la masse sarcodique totale s'est accrue d'une certaine quantité de substance *ayant la même constitution qu'elle*: c'est un cas de *nutrition* indéniable puisqu'il y a eu *addition*; c'est un cas de *nutrition directe* puisque la substance ajoutée n'a pas besoin d'être modifiée en quoi que ce soit avant de faire corps avec le sarcode total dont elle ne change pas la composition. » (F. LE DANTEC, 94, p. 84.)

Dans ce cas il y a, en effet, une véritable *autophagie* au sens propre du mot. Dans le cas de l'union sexuelle des gamètes, il y a plutôt *homophagie*, puisque tout nous porte à croire que les cytoplasmes des deux gamètes ne sont pas absolument identiques. leur différence de composition chimique étant justement la raison même de la conjugaison.

En outre, et il importe d'insister sur ce fait, l'homophagie sexuelle ne peut s'exercer qu'au moment où la nutrition ordinaire ou indirecte (*bromatophagie*) est momentanément interrompue.

Cette interruption temporaire est justement la caractéristique physiologique de la maturation des gamètes. Elle se manifeste morphologiquement par la persistance des chromosomes des deux cellules conjuguées. Ces chromosomes disparaîtraient en effet dans la cellule assimilée s'il y avait nutrition ordinaire de l'une des cellules aux dépens de l'autre. Avant la maturité, l'œuf, qui est particulièrement anabolique, assimile (au lieu d'additionner) les éléments cellulaires, soit qu'il s'agisse des cellules folliculaires, vitellogènes, etc., soit même qu'il s'agisse de spermatozoïdes mis prématurément à sa disposition (IWANZOFF, 98). Lorsqu'il y a polyspermie, le plus souvent un seul spermatozoïde s'additionne à la gynogamète; les autres sont assimilés par le zygote qui, aussitôt constitué, recommence à se nourrir par nutrition indirecte (c'est-à-dire, dans ce cas, par phagocytose).

On peut rapprocher de l'homophagie sexuelle les cas d'*adelphophagie*, c'est-à-dire d'addition de deux gamètes de même nom, tels que ceux observés par ZUR STRASSEN (96) chez *Ascaris megalocephala*. Deux ovules

à maturité s'unissent pour donner naissance à un zygote volumineux d'où provient un embryon monstre. Ces cas d'*adelphophagie additive* ne doivent pas être confondus avec l'*adelphophagie assimilatrice* dont les cellules ovariennes non mûres des animaux présentent de si nombreux exemples.

Peut-être y aurait-il lieu d'assimiler à ces gynogamètes doubles les spermatozoïdes de grande taille signalés par divers auteurs (C. E. PORTER, E. V. WILCOX) comme assez fréquents chez quelques animaux (*Cicada tibicen*, *Homo*). Mais l'existence de ces spermatozoïdes géants peut être attribuée à une cause différente et recevoir une autre interprétation (GIARD, 95).

L'adelphophagie additive des éléments sexuels est évidemment un retour atavique à la conjugaison additive qui existe chez de nombreux Protistes pour la constitution de plasmodes ou de zygotes susceptibles d'enkystement. Les individus additionnés sont souvent en nombre supérieur à deux.

En général, chez les êtres pluricellulaires, il y a chimiotactisme positif entre les gamètes de nom contraire et chimiotactisme négatif entre les gamètes de même nom, ce qui empêche l'adelphophagie ou la réduit à l'état de phénomène exceptionnel.

II. PARTHÉNOGÈSE DE LA MACROGAMÈTE ¹.

Si les plastides incapables d'assimilation, et par suite de multiplication, qui constituent les éléments sexuels, recouvrent leur puissance d'évolution en s'unissant par homophagie réciproque, on peut supposer que des conditions spéciales de nutrition suffiront, dans certains cas, à permettre le développement des deux gamètes ou de l'une ou l'autre d'entre elles sans qu'il y ait conjugaison et formation d'un zygote.

C'est ce qui a lieu, en effet, et nous commençons à connaître l'ensemble des processus cœnogénétiques qui déterminent ce retour ancestral à un mode spécial de génération sporogonique, la parthénogénèse ou monosporogonie. Les recherches de G. KLEBS (96, p. 218 et *passim*) jettent une vive

¹ On pourrait être tenté (et peut-être même l'a-t-on fait quelquefois) de désigner la parthénogénèse de la macrogamète et de la microgamète par les expressions plus rapides de *parthénogénèse femelle* et *parthénogénèse mâle*. Nous avons évité d'employer cette nomenclature qui pourrait créer une amphibologie. On a souvent, en effet, employé les mots de parthénogénèse mâle et de parthénogénèse femelle comme synonyme d'*arrénotokie* et de *thélytokie*, c'est-à-dire de parthénogénèse avec production exclusive de mâles ou de femelles.

lumière sur cette question. Nous empruntons à DANGEARD, en le complétant en certains points, le résumé de ses admirables expériences :

KLEBS a remarqué qu'en portant les gamétopores de *Chlamydomonas media* dans une solution nutritive, on empêche la copulation des gamètes qui passent à l'état de repos ; plus tard, les cellules ainsi formées se multiplient d'une façon végétative.

On arrive aux mêmes résultats avec les gamètes d'*Ulothrix* : placées dans une solution nutritive, elles forment des parthénospores qui ressemblent aux zygosporées ; à la germination, les premières donnent deux embryons, alors que les secondes en fournissent quatre.

L'action d'une température élevée peut produire le même effet. Ainsi les gamètes d'une Siphonée, le *Protosiphon*, se développent parthénogénétiquement à 25 ou 27° C. ; il est probable que certaines actions chimiques se produisent plus facilement à cette température et favorisent la nutrition ¹.

L'action de la température est même plus durable que celle d'une solution nutritive ; en effet, des gamètes ayant perdu l'affinité sexuelle dans une solution nutritive la recouvrent si on les replace dans l'eau ; un abaissement de température est sans effet sur les gamètes devenues isolément parthénogénétiques, ce qui semble bien indiquer une modification plus profonde de la composition chimique de ces éléments.

« Le *Spirogyra varians* étant placé dans une solution nutritive, les gamètes mâles et les gamètes femelles se développent en parthénospores qui ne présentent entre elles aucune différence sensible. Dans cette même espèce, les gamètes dont la copulation a été empêchée peuvent même continuer à se diviser sans passer à l'état de repos. Les filaments copulateurs sont disposés dans une gelée d'agar-agar qui empêche leur déplacement ; la copulation ne s'effectue qu'entre cellules rapprochées ; les gamètes isolées restent stériles. Si on fait intervenir ensuite une solution nutritive diluée, ces gamètes reprennent leur croissance végétative ».

Dans tous les cas énumérés ci-dessus, les gamètes étant isogames, chacune d'elle renferme la même quantité de substances nutritives et la parthénogénèse se produit indifféremment dans les deux sexes.

Chez les êtres plus élevés en organisation, nous savons qu'une des gamètes, appelée généralement gamète femelle ou gynogamète, présente

¹ Il n'est nullement extraordinaire de voir intervenir dans l'évolution parthénogénétique l'action de la chaleur que nous savons indispensable pour le développement de l'œuf fécondé d'un grand nombre d'animaux. Un œuf de poule fécondé renferme tout ce qu'il faut pour donner un poussin, moins une certaine quantité de chaleur qui lui sera fournie par l'incubation.

un caractère anabolique beaucoup plus prononcé et accumule des réserves tandis que son homologue tend à devenir un élément très mobile et réduit presque exclusivement à sa partie chromatique.

Il en résulte que la parthénogénèse s'observe presque exclusivement chez la gamète femelle lorsque celle-ci se trouve placée dans les conditions favorables qui lui assurent la puissance évolutive sans le concours de l'élément mâle.

Ces conditions sont d'ailleurs celles dont KLEBS a si bien mis en évidence la valeur pour la production des parthénospores dans les cas d'isogamie : à savoir la chaleur et la nourriture.

On connaît les observations anciennes de BONNET sur la multiplication parthénogénétique presque indéfinie des Pucerons maintenus en serre et bien nourris. Pour ces animaux comme pour tous ceux chez lesquels on a signalé la parthénogénèse saisonnière de la gynogamète, c'est seulement lorsque arrive la mauvaise saison qu'on voit les mâles apparaître et les femelles pondre des œufs fécondables.

Il y a donc, sous l'influence des causes favorables dont nous avons parlé, production de deux phénomènes différents :

- 1^o Les ovules mûrs se développent parthénogénétiquement.
- 2^o Ils donnent naissance à des individus du sexe femelle.

Quand les conditions deviennent moins bonnes, le phénomène n^o 2 disparaît le premier, c'est-à-dire que l'œuf parthénogénétique, moins suffisamment pourvu de nourriture, donne naissance soit à des femelles, soit à des mâles ; puis, les femelles produites dans ces conditions plus précaires, ne pondent plus que des gamètes incapables et le phénomène n^o 1 disparaît à son tour.

D'ailleurs, la relation entre la nourriture et le sexe des êtres vivants apparaît de la façon la plus évidente dans les cas de sexualité successive dont l'importance à cet égard m'a frappé depuis longtemps (GIARD et BONNIER, 87, p. 212 et suiv.), et sur lesquels NANSEN et BABOR (98) ont aussi attiré l'attention des biologistes.

Chez les Cryptogames vasculaires, PRANTL a réussi à déterminer des différences dans la distribution des sexes en variant les conditions de nutrition des prothalles de Fougères.

Pour les végétaux supérieurs, BORDAGE a montré que chez le Papayer l'ablation du bourgeon terminal, en favorisant la nutrition des bourgeons axillaires, déterminait chez ceux-ci la sexualité femelle quand on opérerait la mutilation sur un pied mâle de cette plante normalement dioïque. J'ai, à

cette occasion, rappelé plusieurs faits de variations en sens divers de la sexualité chez différents végétaux (GIARD, 98, p. 730).

Les belles recherches de A.-H. CHURCH (98) et de P. KUCKUCK (99) nous ont révélé chez une algue brune, *Cutleria multifida* GREV., une singulière pœcilogonie initiale vérifiée depuis par SAUVAGEAU et, en outre, ce fait important que, sous l'influence de causes physiques encore mal définies, l'oospore se développe parthénogénétiquement dans la Manche et les mers du Nord, tandis que dans la Méditerranée elle ne peut évoluer qu'après avoir reçu l'action d'un anthérozoïde.

Enfin, G. KLEBS (89), en expérimentant sur *Hydrodictyon utriculatum*, dont on connaît l'alternance de générations, a pu provoquer à volonté la formation des zoospores en plaçant pendant quelque temps des cellules adultes dans une solution nutritive, puis les remplaçant en eau pure. Il a pu également obtenir assez régulièrement la reproduction sexuée à la suite d'une culture de cinq à dix jours dans une solution de sucre de canne à 7 ou 10 p. 100.

Dans ces derniers cas, comme dans un certain nombre d'autres signalés chez des végétaux, et notamment chez des végétaux dioïques, par MEEHAN, MOLLIARD, etc., l'influence de la nutrition sur la sexualité ne paraît pas s'exercer d'une façon aussi évidente et constamment dans le sens que nous avons indiqué. Une discussion complète de ces exceptions apparentes nous entraînerait trop loin et nous la remettons à une publication ultérieure.

Sans chercher à expliquer la nature intime du fait de la sexualité et en se bornant à employer, comme l'a fait ROLPH, mais d'une façon plus précise, des considérations purement quantitatives, on peut relier entre eux tous les faits relatifs à la parthénogénèse de la gynogamète et au sexe du produit par l'hypothèse suivante très simple et dans une certaine mesure susceptible de vérifications expérimentales.

Supposons qu'il faille une certaine quantité q d'un protoplasme spécial que nous appellerons *protoplasme évolutif* pour assurer le développement partiel d'une gamète; qu'un certain minimum m de cette substance soit nécessaire pour donner naissance à un individu du sexe mâle et qu'un autre minimum f supérieur au précédent soit indispensable pour produire un individu du sexe femelle.

Désignons par g la quantité de substance évolutive contenue dans la gynogamète; par a la quantité de substance évolutive contenue dans l'androgamète. Les principaux cas observés de parthénogénèse de l'œuf des Métazoaires seront conditionnés de la manière suivante :

- $m > g > q$ Parthénogénèse occasionnelle et incomplète du Ver à soie et de quelques autres Bombyciens.
- $g > f$ Parthénogénèse obligatoire des œufs d'été chez les Pucerons, les Daphnies, etc.
- $g > m$ Génération parthénogénétique d'automne chez les mêmes animaux avec production de mâles ou de femelles (à la limite).
- $f > g > m$ Parthénogénèse facultative des œufs d'abeilles et de quelques autres Hyménoptères, donnant naissance exclusivement à des mâles. Chez ces Insectes, on a en même temps :

$$a > f - m$$

et par suite

$$g + a > f$$

de sorte que l'œuf fécondé $g + a$ donne naissance exclusivement à des femelles dont une partie est réduite à l'état de femelles abortives (ouvrières) par une nourriture spéciale.

L'action additive de a ne doit pas être confondue, cela va sans dire, avec l'action cinétique de l'androgamète devenue superflue dans les cas de parthénogénèse facultative.

III. PARTHÉNOGÉNÈSE DE LA MICROGAMÈTE.

La possibilité d'un développement parthénogénétique de l'androgamète, n'a été admise jusque dans ces derniers temps que pour certains Cryptogames cellulaires et avec toute sorte de réserves. F. LE DANTEC qu'on n'accusera certainement pas d'une timidité exagérée, s'exprime ainsi dans son livre récent *La Sexualité* :

« GEDDES et THOMSON voient un cas de parthénogénèse *mdle* dans le fait que chez quelques Algues inférieures, une microspore qui devrait s'unir à une macrospore plus grande, peut, à l'occasion, se développer d'elle-même ; mais il y a là une interprétation un peu risquée » (99, p. 48).

A. SEDGWICK, dans son adresse présidentielle à la section zoologique du dernier Congrès de Douvres, proclame de son côté :

« It may be mentioned as a curious fact that parthenogenesis is rarely found in the higher plants, and, as I have said, is not known for the male gamete among animals. » (99, p. 5).

DANGEARD lui-même qui, ainsi que nous le verrons, a largement contribué à éclairer l'obscur problème de la parthénogénèse et plus spécialement de la parthénogénèse de la microgamète, écrit néanmoins en la soulignant,

la phrase suivante qui semble attribuer à des causes bien vagues l'absence de développement ordinaire de l'élément mâle :

« Si les gamètes mâles ne donnent pas d'embryons, c'est ou bien qu'ils n'ont aucun souvenir ancestral précis ou bien que les tendances qu'ils pourraient manifester se trouvent annihilées par l'influence trop voisine de l'œuf ». (99, p. 274).

Il nous paraît donc nécessaire de réunir ici en en faisant ressortir la valeur, tous les faits actuellement connus qui mènent à cette conclusion : *Au point de vue physiologique comme au point de vue morphologique, les deux gamètes ont potentiellement la même valeur, et malgré la différenciation extrême réalisée dans l'hétérogamie des organismes supérieurs, la gamète mâle des Métazoaires et des Métaphytes est susceptible dans certains cas déterminés, d'un développement parthénogénétique complet.*

Chez les *Ectocarpus* où, comme l'ont reconnu BORNET et SAUVAGEAU, les phénomènes de reproduction sont beaucoup plus complexes qu'on ne l'avait supposé, on rencontre souvent soit simultanément, soit successivement, à des saisons différentes, des sporanges de deux sortes, les uns uniloculaires, donnant naissance à des zoospores parthénogénétiques ; les autres pluriloculaires, d'où sortent des zoospores qui peuvent se conjuguer deux à deux ou germer sans conjugaison par apogamie. Mais, d'une part, il n'est pas certain que la réunion des zoospores issues des prétendus gamétanges, soit une véritable fécondation, et d'autre part, il existe chez quelques espèces (*E. secundus* KÜTZ, *E. lebelii* CROUAN), de vraies anthéridies ; et chez d'autres espèces encore (*E. tomentosus* LYNGB.), on trouve des sporanges uniloculaires à spores immobiles qui viennent ajouter une complication nouvelle à la variété des éléments reproducteurs.

Tout ce qu'on peut conclure de ces données encore insuffisantes, c'est qu'il existe chez les Algues phæosporées du genre *Ectocarpus* des gonades de formes diverses toutes susceptibles (sauf les anthéridies bien caractérisées) de germer sans fécondation. Il y a donc là un commencement de parthénogénèse avec anisogamie et cette parthénogénèse se manifeste indifféremment chez des éléments de formes différentes.

Des faits plus significatifs au point de vue de l'évolution parthénogénétique de l'élément mâle, ont été signalés récemment chez les Sporozoaires. SIEDLECKI (99, p. 179-180) a vu les microgamétocytes d'*Adelea ovata* SCHNEIDER tantôt évoluer directement sans conjugaison, tantôt donner naissance à quatre éléments virgulaires (microgamètes) capables de féconder les cellules femelles. Au point de vue morphologique,

l'absence de division de certains microgamétocytes rappelle la formation des spermatozoïdes géants observés chez certains Insectes et que WILCOX attribue à la transformation directe des spermatogonies (sans division de celles-ci en spermatocytes et en spermatides).

Au point de vue physiologique, l'observation de SIEDLECKI tend à prouver que lorsque l'élément mâle ne pousse pas à l'extrême sa tendance catabolique et garde quelques réserves cytoplasmiques, il peut, comme l'élément femelle, évoluer directement et cela se comprend mieux encore chez des êtres parasites dont le corps sarcodique va être plongé rapidement dans le protoplasme des cellules de l'hôte parasité, c'est-à-dire dans un milieu particulièrement favorable à une nutrition surabondante.

Nous entrevoyons déjà quelles sont les conditions de milieu et autres qui, dans certains cas exceptionnels, permettront à la gamète mâle des animaux supérieurs de se développer isolément.

Ce sont ces conditions que, dans une note récente (99), j'ai essayé de préciser en même temps que je tentais d'expliquer par la parthénogenèse de la microgamète certains faits en apparence très extraordinaires et considérés comme des cas de fécondation anormale.

La publication de cette note m'a valu des témoignages précieux d'approbation de la part de plusieurs embryologistes des plus éminents.

A la même occasion, deux de nos collègues, MM. A. MILLARDET et F. MESNIL, attirèrent mon attention sur le mémoire cité plus haut de P. DANGEARD dans lequel se trouvent longuement exposées des idées qui se rapprochent beaucoup de celles auxquelles j'étais arrivé de mon côté.

Je regrette vivement de n'avoir pas connu plus tôt le travail du savant professeur de la Faculté de Poitiers qui m'aurait fourni de sérieux arguments à l'appui de ma thèse et qu'en tout cas j'aurais dû citer dans ma note préliminaire.

Pour réparer cette omission, je m'empresse de résumer ici la partie de cet important mémoire relative à la parthénogenèse de la microgamète.

Après avoir parlé des expériences de KLEBS et d'autres observateurs prouvant qu'on peut obtenir parfois la parthénogenèse des gamètes femelles en leur fournissant exclusivement de l'énergie sous forme d'élévation de température, d'aliments, de frottement, etc., DANGEARD ajoute que la parthénogenèse de la gamète mâle exigera des conditions spéciales difficilement réalisables, telle que particulièrement la présence de protoplasme vivant.

Il insiste avec raison sur l'analogie que présentent, avec la parthénogenèse, certains faits de polyspermie.

Nous avons vu que, chez les œufs alcithes ou à vitellus nutritif peu abondant, dès que la fécondation est opérée par le spermatozoïde le plus favorisé, les autres gamètes mâles qui auraient réussi à pénétrer dans le cytoplasme femelle sont rapidement absorbées par phagocytose. Il n'en est pas ainsi dans certains œufs très riches en vitellus nutritif. D'après RÜCKERT, chez les Sélaciens, la polyspermie existe d'une façon constante. Un seul spermatozoïde agit comme élément fécondateur; les autres restent dans le vitellus et s'y multiplient pour former des noyaux parablastiques ou mérocytes dont la fonction est de rendre plus assimilable la masse vitelline si volumineuse de l'œuf de ces animaux. OPPEL et SCHIMKEWITZ ont fait voir qu'il en est probablement de même chez les Oiseaux et chez les Céphalopodes. Les mérocytes ne participent d'ailleurs en aucune manière à la formation des tissus de l'embryon et ils disparaissent après l'absorption du jaune, vaincus dans la lutte inégale qu'ils ont à soutenir contre les plastides blastodermiques.

DANGEARD va même plus loin et il déclare (99, p. 279), *qu'on peut également parler d'une sorte de parthénogénèse* dans les cas où l'on réussit à provoquer la division d'une gamète femelle dépourvue de noyau au moyen d'un spermatozoïde, comme l'ont fait HERTWIG, BOVERI, etc.

C'est précisément dans les faits expérimentaux de cette nature que nous avons cherché nous-même un premier ensemble de preuves en faveur de la parthénogénèse de la gamète mâle qui nous semblait évidente dans les cas étudiés par BOVERI, et désignés par lui sous le nom, d'ailleurs assez impropre, de fécondation partielle.

Dès 1887, les frères HERTWIG avaient annoncé que les œufs d'Oursin énucléés par le procédé de secouage pouvaient néanmoins attirer les spermatozoïdes, et qu'un spermatozoïde pénétrant dans un de ces ovules sans noyau déterminait un fuseau de segmentation.

De 1889 à 1895, par des expériences du plus haut intérêt rapidement devenues classiques ¹, BOVERI a montré que de telles fécondations d'œufs d'Oursin sans noyau pouvaient avoir pour résultat un embryon ne différant que par la taille de la larve normale et qu'il était même possible d'obtenir le développement d'un pareil fragment par l'introduction d'un spermatozoïde d'une autre espèce. Depuis, ces résultats ont été vérifiés en partie par MORGAN et par SEELIGER. Tout récemment (99) Y. DELAGE a constaté à son tour des faits analogues non seulement chez les Oursins, mais aussi chez une Annélide (*Lanice conchylega*) et chez un Mollusque

¹ Voir notamment l'excellent traité de E. B. WILSON. *The cell in development and inheritance*. New-York, 1896, p. 258.

(Dentale) ¹. En dehors de cette intéressante généralisation, la note de Y. DELAGE contient des conclusions qui nous paraissent dépasser de beaucoup la portée de l'expérience et en fausser la signification. D'après DELAGE le noyau de l'œuf serait pour le moins inutile, peut-être même nuisible à la fécondation. Celle-ci serait, non pas, comme on le croyait, la fusion d'un noyau femelle et d'un noyau mâle dans le cytoplasme ovulaire, mais l'union d'un noyau spermatique à une masse donnée de cytoplasme ovulaire, et le transfert à ce cytoplasme ovulaire d'un plasma énergétique spécial contenu dans le spermocentre.

Il est toujours, pensons-nous, contraire aux progrès de la science de modifier une définition bien précise, admise par tous, pour faire entrer dans un même vocable des faits dont la valeur est susceptible de diverses interprétations. La fécondation, telle qu'elle est généralement comprise depuis les admirables recherches de Ed. Van BENEDEN, STRASBURGER, GUIGNARD, etc., consiste essentiellement dans la juxtaposition, après réduction caryogamique, de deux demi-noyaux provenant le plus souvent d'individus différents, un pareil assemblage ayant pour résultat d'assurer la variabilité des produits, si avantageuse pour l'évolution de l'espèce.

Le phénomène découvert par BOVERI et auquel DELAGE donne le nom de mérogonie est, à mon avis, d'une nature très différente. Il s'agit ici non d'une fécondation proprement dite, mais d'un développement tout à fait comparable à celui des œufs parthénogénétiques, avec cette différence que, dans les cas de mérogonie, c'est la microgamète (le spermatozoïde) qui fournit le premier noyau embryonnaire par dédoublement des chromosomes accompagnant le spermocentre.

BOVERI avait dit que le nombre des chromosomes restait réduit dans les larves naines provenant de la fécondation mérogonique. DELAGE a vu au contraire qu'il y a retour au nombre normal. Nous nous trouvons donc dans un cas comparable à celui de l'œuf parthénogénétique facultatif de l'Abeille, non fécondé et produisant un mâle, ou encore dans le cas des œufs parthénogénétiques accidentels des Bombyciens. En effet, dans ces deux cas, après l'expulsion du second globule polaire, la gynogamète ne contient plus qu'un nombre réduit de chromosomes, lesquels retournent au nombre normal par dédoublement.

On pourrait aussi supposer, comme me l'a suggéré GUIGNARD, que, par suite de la lésion faite à l'œuf par la mérotomie, plusieurs spermatozoïdes

¹ Il est intéressant de remarquer, bien que cela fut assez probable *a priori*, que les faits de ce genre n'ont été rencontrés jusqu'à présent que chez des animaux à embryogénie explicite (œufs pourvus de faibles réserves).

pénètrent par la brèche, et que deux d'entre eux se réunissent pour constituer le nouveau noyau. Le cas serait alors analogue à celui des œufs parthénogénétiques obligatoires où le deuxième globule n'est pas expulsé ou tout au moins ne sort pas de la gynogamète, et revient après une courte migration accoler ses chromosomes à ceux du pronucléus femelle pour remplacer le spermatozoïde absent.

Cette interprétation, à mon avis moins probable que la précédente, rattacherait le phénomène de la mérogonie à ce que j'ai appelé ci-dessus l'adelphophagie additive. Mais, au lieu de s'exercer comme chez les œufs géants d'*Ascaris*, entre éléments femelles, cette adelphophagie s'exercerait ici entre éléments mâles plongés dans un cytoplasme femelle énucléé.

Quoi qu'il en soit, la mérogonie ainsi comprise ne présente rien de contraire à la théorie générale de la fécondation, et en se reliant à des faits bien connus de la biologie des gonades, loin de révolutionner nos connaissances sur la reproduction des êtres supérieurs, elle les complète d'une façon très élégante et très inattendue.

En effet, chez les Métaphytes et les Métazoaires, la différenciation sexuelle a transformé la microgamète en un élément mobile réduit à son minimum de cytoplasme et destiné à transporter le centre kinétique mais incapable d'évoluer isolément, en même temps que la macrogamète de son côté accumulait des réserves protoplasmiques et perdait à la maturité son élément kinétique, le centrosome ¹. Mais on comprend très bien qu'en donnant à la microgamète une quantité suffisante d'un cytoplasme approprié (emprunté par exemple à l'œuf mûr de l'espèce considérée) on rende à cette microgamète la possibilité d'un développement parthénogénétique ultérieur, de même que l'enrichissement du cytoplasme ovulaire dans des conditions diverses, particulièrement favorables, détermine chez certains animaux la parthénogénèse de la microgamète.

Nous avons d'ailleurs le moyen de contrôler expérimentalement la valeur de notre hypothèse.

Si la fécondation mérogonique n'est réellement que le développement parthénogénétique de l'androgamète, le résultat de cette évolution doit être un individu semblable au mâle qui a fourni le premier noyau.

Dans les cas d'hybridité mérogonique en particulier, le produit doit avoir les caractères du progéniteur paternel. Or c'est précisément ce que BOVERI a observé chez les larves naines obtenues en faisant pénétrer le

¹ L'action kinétique de l'élément mâle est tout à fait comparable à celle exercée sur les cellules jeunes végétales ou animales par la sécrétion d'un parasite producteur de galle.

spermatozoïde d'*Echinus microtuberculatus* dans des fragments non nucléés de *Sphaerechinus granularis*. Le *pluteus* était une réduction de celui d'*Echinus microtuberculatus* (89).

Il peut se faire d'ailleurs que le cytoplasme ovulaire réagisse comme terrain spécial pour modifier dans une certaine mesure les caractères spécifiques du véritable progéniteur, ce qui expliquerait certaines contradictions entre les expériences de BOVERI et celles de SEELIGER.

On comprend aussi pourquoi Y. DELAGE a obtenu parfois un plus grand nombre d'embryons dans les développements mérogoniques que dans les vases où il faisait développer des œufs entiers comme témoins. En effet, jusqu'à leur parfaite maturité, les œufs d'Echinodermes, comme ceux d'un grand nombre d'animaux, s'accroissent par une phagocytose très intense, et nous avons dit que cette phagocytose s'exerce non seulement aux dépens d'éléments folliculaires frères de l'ovule, mais aussi aux dépens des spermatozoïdes, si on met ceux-ci en présence des œufs pour en tenter la fécondation. Chez les œufs énucléés non entièrement mûrs, les spermatozoïdes ne courent plus le risque d'être absorbés, puisque l'assimilation ne peut se faire sans la présence du noyau dans une cellule mérotomisée, et d'autre part le cytoplasme de ces fragments d'œufs peut sans doute suffire à l'évolution parthénogénétique du demi-noyau mâle.

Une seconde catégorie d'arguments à l'appui de notre hypothèse nous est fournie par les faits si curieux signalés par A. MILLARDET, dans son mémoire trop peu connu : *Note sur l'hybridation sans croisement ou fausse hybridation* (94).

Certains hybrides végétaux (de Fraisiers principalement) reproduisent exclusivement et d'une façon permanente et héréditaire le type paternel. Il est vraisemblable que dans ces cas, pour un motif quelconque, le pronucléus femelle a dégénéré et que le faux hybride n'est qu'un produit parthénogénétique de l'élément mâle.

Les cas analogues où l'hybride reproduit exclusivement le type femelle ont déjà été interprétés par FOCKE, avec juste raison, je crois, comme des cas de *pseudogamie*, c'est-à-dire de parthénogénèse de l'élément femelle déterminée par l'excitation du pollen étranger ¹.

En 1883, HÉRON-ROYER avait signalé des faits du même ordre dans ses essais sur l'hybridation de divers Batraciens anoures. Une femelle de *Pelobates fuscus* accouplée avec un mâle de *Rana fusca* et une femelle de

¹ La *pseudogamie* peut être considérée comme un rappel atavique de la conjugaison sans addition cytoplasmique apparente et sans accollement nucléaire des gamètes, dont on connaît des exemples bien nets chez les Grégariques (*Lankesteria giardi* Ming. *L. planariae* Ming, etc.).

Bufo vulgaris accouplée avec un mâle de *Bufo calamita* donnèrent un grand nombre d'embryons monstrueux qui moururent aux stades voisins de la gastrulation. Un très petit nombre d'embryons seulement eurent un développement normal et purent être élevés jusqu'à l'état adulte. Têtards et adultes étaient identiques dans la première expérience à *Rana fusca*, dans la seconde à *Bufo calamita*. Les vrais hybrides avaient péri à la suite d'une évolution tératologique due à la trop grande dissemblance des chromosomes juxtaposés. Les faux hybrides seuls avaient donné des produits parthénogénétiques normaux, c'est-à-dire conformes au progéniteur mâle.

Dans tout ce qui précède, nous nous sommes efforcé de serrer les faits d'aussi près que possible, et de ne pas émettre d'hypothèses trop en dehors du contrôle expérimental. Comme Antée, l'embryologiste doit reprendre des forces en touchant la terre. Nous avons laissé volontairement de côté toutes les théories, parfois très ingénieuses, édifiées par divers auteurs pour expliquer la nature essentielle du sexe et les causes premières de la parthénogénèse. Chercher comment se comportent les molécules chimiques dans les réactions complexes qui déterminent la modalité des organites élémentaires des plastides, c'est à l'heure actuelle, comme l'a justement remarqué R. FICK (99, p. 70), faire œuvre non de biologiste mais de philosophe de la cellule :

« Wie sich die tiefgreifenden chemischen Molecularzersetzungen zu den sogen. *Elementarorganismen* in der Zelle verhalten, das zu entscheiden, halte ich nicht für Sache der Mikroskopiker, sondern der Cellularphilosophen. »

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.

98. BABOR (J.-Fl.). — Ein Beitrag zur Geschlechtsmetamorphose. *Verhandl. k. k. Zool. bot. Ges. Wien*, 1898, 3 p.

74. BERNARD (Claude). — Nutrition et génération. Cours de Physiologie générale du Muséum. *Revue scientifique*, 26 septembre 1874, p. 290.

98. BORDAGE (E.). — Variation sexuelle consécutive à une mutilation chez le Papayer commun. *Comptes rendus Soc. Biol.*, 2 juillet 1898, p. 708.

89. BOVERI (Th.). — Ein Geschlechtlicherzeugter Organismus ohne mütterlichen Eigenschaften. *Gesell. f. Morph. und Phys. zu München*, 1889.

95. BOVERI (Th.). — Ueber die Befruchtung und Entwicklungsfähigkeit kernloser Seeigel-Eier, etc. *Arch. Entwickl.*, II, 1895, 3.

98. CHURCH (A.-H.). — The polymorphism of *Cutleria multifida* (Grev.). *Annals of Botany*, vol. XII, n° 45, p. 75-109.

99. DANGEARD (P.-A.). — Théorie de la sexualité in *Mémoire sur les Chlamydomonadinées*. *Le Botaniste*, série 6, 1898, p. 263.

98. DELAGE (Y.). — Embryon sans noyau maternel. *Comptes rendus Acad. Sc.*, t. CXXVII, 1898.

99. DELAGE (Y.). — La fécondation mérogonique et ses résultats. *C. R. de l'Acad. des Sciences*, 23 octobre 1899.

83. DUSING (C.). — Die Regulierung des Geschlechtsverhältnisses bei der Vermehrung der Menschen, Thiere und Pflanzen. *Jen. Zeitsch. f. Naturwissens*, XVII, 1883.

85. DUSING (C.). — Die experimentelle Prüfung der Theorie von der Regulierung des Geschlechtsverhältnisses. *Jen. Zeitsch. f. Naturwissens.*, XVI, Suppl. 1885.

99. FICK (R.). — Mittheilungen über die Eireifung bei Amphibien. *Verhandl. der Anatomischen Gesellschaft a. d. dreizehnten Versamml. in Tübingen*, 1899, p. 70.

81. FOCKE (Wilhelm Olbers). — *Die Pflanzenmischlinge*, p. 526, Berlin, 1881.

87. GIARD (A.) et BONNIER (J.). — Contributions à l'étude des Bopyriens. *Trav. de l'Institut zoolog. et de la station maritime de Wimereux*, t. V, 1887.

89. GIARD (Alfred). — Sur la signification des globules polaires. *Bull. scient. France et Belgique*, t. XX, 1889, p. 95-103.

95. GIARD (Alfred). — Sur les spermatozoïdes géants. *Actes de la Soc. scient. du Chili*, t. V, 1895, p. 89-90 des *Procès-verbaux*.

98. GIARD (A.). — Les variations de la sexualité chez les végétaux. *Comptes rendus Soc. Biol.*, 2 juillet 1898, p. 730.

99. GIARD (Alfred). — Sur le développement parthénogénétique de la microgamète des métazoaires. *Comptes rendus des séances de la Société de Biologie*, 4 novembre 1899.

98. IWANZOFF (N.). — Ueber die physiologische Bedeutung des Processes der Eireifung. *Bull. soc. Imp. d. nat. Moscou*, 1897. Moscou, 1898, p. 355-367.

89. KLEBS (G.). — *Biolog. Centralbl.*, IX, p. 609-616 et *Flora*, 1890, p. 351-410.

96. KLEBS (G.). — Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen, *Iena*, 1896.

99. KUCKUCK (P.). — Ueber Generationswechsel von *Cutleria multifida* Grev. *Wiss. Meeresunters.*, Kiel, Bd III. Heft I.

94. LE DANTEC (F.). — Etudes biologiques sur les Rhizopodes lobés et réticulés d'eau douce. *Bulletin scientifique de A. Giard*, t. XXVI, 1894.

99. LE DANTEC (Félix). — La sexualité. *Bibliothèque scient., Biologie*, n° 2, 1899.

94. MILLARDET (A.). — Note sur l'hybridation sans croisement ou fausse hybridation. *Mém. soc. sciences phys. et nat. de Bordeaux*, IV (série 4), 1894.

87. REES (J. van). — Over Oorsprong en Beteekenis der sexuelle Voortplanting en over den directen Invloed van den voedingst toestand op de Celdeeling. Amsterdam.

84. ROLPH (W. H.). — *Biologische Probleme*. Leipzig, 1884.

99. SEDGWICK (Adam). — Variation and some Phenomena connected with Reproduction and Sex. *Address to the zoological section, British Association for the Advanc. of Science*. Dover, 1899.

99. SIEDLECKI (M.). — Etude cytologique et cycle évolutif d'*Adelea ovata*. *Ann. de l'Institut Pasteur*, février 1899, p. 179-188.

96. ZUR STRASSEN (O.). — Riesenembryonen bei *Ascaris*. *Biol. Centralbl.*, Bd XVI, 1896, p. 426-431.

XXXIII

DÉVELOPPEMENT DES ŒUFS D'ÉCHINODERMES

SOUS L'INFLUENCE

D'ACTIONS KINÉTIQUES ANORMALES

(SOLUTIONS SALINES ET HYBRIDATION) ¹.

Au mois d'avril dernier j'ai essayé de répéter à Wimereux sur l'Etoile de mer commune (*Asterias rubens* L.), les curieuses expériences de MORGAN ² et de LOEB ³, et de provoquer par l'action de solutions salines le développement parthénogénétique de ces Échinodermes.

En raison sans doute des froids tardifs du printemps peu d'Astéries contenaient des produits génitaux parfaitement mûrs. Aussi mes résultats ont-ils été moins complets que ceux de LOEB et je n'ai pu obtenir que des stades morulaires ; mais je ne doute pas qu'en opérant à une saison plus avancée et en variant les conditions de l'expérience, on puisse voir se former la larve *Brachiolaria*.

J'ai employé surtout le chlorure de magnésium $MgCl^2 \cdot 6H^2 O$. Une solution de 203 grammes de ce sel dans un litre d'eau distillée fut mélangée en proportions diverses avec de l'eau de mer pure et filtrée. Le mélange à parties égales m'a donné les meilleurs résultats ; les œufs d'Astérie placés dans ce mélange y étaient maintenus un temps variable, de trois quarts d'heure à une heure. On les retransportait ensuite dans de l'eau de mer pure.

Un petit nombre des œufs ainsi traités me donnèrent des stades de segmentation 2, 4, 8, 16 ne différant des stades correspondants des œufs témoins fécondés que par la lenteur du processus évolutif. Tandis

¹ *Comptes rendus de la Société Biologie*, 12 mai 1900.

² MORGAN (T.-H.). The action of salt-solutions on the unfertilized and fertilized eggs of *Arbacia* and of other animals. *Archiv f. Entw. mech.*, Bd VIII, 1899, p. 448-539, Taf 7-10.

³ LOEB (J.). On the nature of the process of fertilization and the artificial production of normal larvae (Plutei) from the unfertilized eggs of the Sea-Urchin. *American journal of Physiology*, vol. III, octob. 1899, n° 3 et LOEB (J.). Ueber den Einfluss von Alkalien und Säuren auf die embryonale Entwicklung und das Wachstum. *Arch. f. Entw. mech.*, Bd VII, 1898, p. 631-641, Taf. 15.

qu'au bout de douze heures les œufs témoins venant de la même Astérie atteignaient pour la plupart le stade *blastula*, les œufs soumis à l'action de $Mg\ Cl^2$ arrivaient à peine au stade 16 qu'ils ne devaient pas dépasser.

Je n'ai pas observé que dans ces œufs à segmentation parthénogénétique le sillon de division fût plus accentué d'un côté comme cela a lieu chez les blastomères normaux des Ctenophores et des Hydroïdes et comme MORGAN l'a signalé chez les œufs d'*Arbacia* à développement provoqué par les solutions salines.

Mais les œufs parthénogénétiques à segmentation régulière étaient très rares. La plupart d'entre eux présentaient dès les premiers stades des arrêts de développement d'un ou plusieurs blastomères, les autres blastomères seuls continuant à évoluer. Ces œufs donnaient ainsi l'illusion d'un développement épibolique plus ou moins régulier à blastomères de dimensions inégales.

D'autre part, chez certains œufs, la division des chromosomes s'arrêtait sans que la segmentation du cytoplasme s'arrêtât cependant, de sorte qu'il se produisait ainsi des masses pseudo-morulaires présentant un nombre de noyaux inférieur au nombre des sphères de segmentation, mais contenant des astrosphères artificielles multiples.

Le développement parthénogénétique ne commence que lorsque les œufs ont été retirés de la dissolution saline et replacés dans l'eau de mer.

Un troisième lot d'œufs de la même Astérie non soumis à l'action du chlorure de magnésium et non fécondés ne montraient aucune *morula* régulière ou irrégulière, aucune segmentation nucléaire ou cytoplasmique.

Dans une autre série d'expériences, j'ai essayé de féconder les œufs de *Psammechinus miliaris* MUELL. par les spermatozoïdes d'*Asterias rubens* L. Bien que les Oursins comme les Astéries fussent à peine arrivés à maturité à Wimereux au milieu d'avril, j'ai obtenu cependant certains résultats dans ces tentatives d'hybridation.

Quelques œufs sont arrivés au stade *blastula* (à 32 cellules) mais la plupart des œufs fécondés n'ont donné que des stades 2, 4, 8, 16 avec les mêmes caractères que nous venons de signaler chez les œufs parthénogénétiques d'*Asterias* traités par les solutions salines : développement beaucoup plus lent que dans les œufs fécondés par les spermatozoïdes d'Oursin ; arrêt fréquent de segmentation d'un des blastomères au stade 2, de deux ou trois blastomères au stade 4, etc. ; formation de sphères de segmentation sans noyaux.

On voit très souvent, surtout dans les divisions cytoplasmiques sans chromosomes, des astrosphères multiples. On pourrait être tenté d'attribuer la production de ces astrosphères à des cas de polyspermie; mais comme ces astrosphères apparaissent également dans les œufs parthénogénétiques traités par la solution de chlorure de magnésium on doit, je pense, les considérer plutôt comme des productions artificielles indépendantes des spermatozoïdes.

Bien que ZIEGLER ¹ ait montré que, dans certains cas, la segmentation est commandée par les astrosphères sans division des chromosomes, il m'a semblé que, dans les œufs d'Oursin hybridés par *Asterias* et dans les œufs d'*Asterias* traités par les solutions salines, les astrosphères artificielles n'exercent pas une action directrice sur la formation des blastomères cytoplasmiques, et mes observations sur ce point confirment plutôt l'opinion de MORGAN.

En résumé, que l'action cinétique déterminant la segmentation d'un œuf d'Échinoderme soit due à une solution saline ou à un spermatozoïde étranger, les résultats obtenus sont tout à fait comparables, et les phénomènes de développement incomplet qu'on observe dans les deux cas présentent entre eux une grande analogie.

XXXIV

A PROPOS DE LA

PARTHÉNOGÉNÈSE ARTIFICIELLE

DES OEUFS D'ÉCHINODERMES ².

Comme il fallait s'y attendre, les curieux résultats obtenus par J. LÆB en faisant agir des solutions salines diversement titrées sur les œufs d'Échinodermes, résultats que j'ai en partie confirmés dans une note récente ³, ont provoqué de nouvelles recherches et soulevé certaines

¹ Ziegler (H.-E.). Furchung ohne Chromosomen, *Archiv f. Entw.-mech.*, Bd VI, 1898, p. 249-293 et *Zool. Centralbl.*, V, 1898, p. 790.

² *Comptes-rendus de la Société de Biologie*, 4 août 1900.

³ A. GIARD. Développement des œufs d'Échinodermes sous l'influence d'actions kinétiques anormales (solutions salines et hybridation). *Comptes rendus de la Soc. de Biologie*, séance du 12 mai 1900, p. 442-444.

critiques, les unes, très justes, les autres, à mon avis, très peu fondées.

I. — Il est évident que, pour être en droit d'affirmer l'existence de la parthénogénèse artificielle sous l'influence d'un sel en solution dans l'eau, il faut s'assurer tout d'abord que l'espèce considérée non seulement ne possède pas à la fois chez le même individu des glandes mâles et des glandes femelles bien différenciées, comme c'est le cas pour les Synaptes et pour diverses Ophiures des genres *Amphiura*, *Ophiolepis*, etc., mais aussi qu'elle n'est pas sujette à un hermaphroditisme protandrique analogue à celui que CUÉNOT a révélé chez *Asterina gibbosa*¹. C'est ainsi que j'ai dû renoncer à répéter les expériences de LÆB sur l'*Echinocardium cordatum*, parce que, des recherches que j'ai poursuivies à Wimereux, soit seul, soit en collaboration avec M. A. MICHEL, il résulte que cet Oursin présente une sexualité successive avec protandrie, les œufs commençant à paraître vers la mi-juillet dans des glandes génitales jusque-là manifestement mâles et bourrées de spermatozoïdes.

II. — Il est prudent d'ailleurs de ne pas employer pour des expériences de ce genre les espèces grégaires telles que *Toxopneustes lividus*, *Ophiothrix fragilis*, etc., parce que dans ces formes où les individus différemment sexués vivent en grand nombre dans le voisinage les uns des autres, il est très difficile d'affirmer que les œufs n'ont pas été d'une façon ou d'une autre atteints par les spermatozoïdes. Chez les Oursins, la maturation de l'œuf et la sortie des globules polaires ont lieu dans l'organisme maternel et la fécondation peut être déjà opérée au moment de la ponte. Peut-être VIGUIER n'a-t-il pas tenu assez compte de cette cause d'erreur dans les notes qu'il vient de publier en réponse à LÆB².

III. — Il ne faut pas oublier d'autre part, comme l'ont fait plusieurs embryologistes, que la parthénogénèse accidentelle a été signalée d'une façon très précise chez les Échinodermes en dehors du cas douteux d'*Asterina gibbosa*. VIGUIER aurait dû rappeler les belles observations de R. GREEFF qui, dès 1876, a fait connaître le développement parthénogénétique d'*Asterias rubens* qu'il avait étudié à Helgoland³.

¹ CUÉNOT. L'hermaphroditisme protandrique d'*Asterina gibbosa* et ses variations suivant les localités. *Zoolog. Anzeiger*, 1898.

² C. VIGUIER. L'hermaphroditisme et la parthénogénèse chez les Échinodermes. *Comptes rendus de l'Académie des sciences*, 2 juillet 1900, p. 63. — C. VIGUIER. La théorie de la fertilisation chimique des œufs de M. LÆB. *Comptes rendus de l'Académie des sciences*, 9 juillet 1900, p. 118.

³ R. GREEFF. Ueber den Bau und die Entwicklung der Echinodermen. (*Mittheilung V.*). Parthenogenesis bei Seesternen, *Sitzungsberichte d. Gesellsch. zur Beforderung d. gesamt.*

Après avoir indiqué les précautions prises pour éviter l'accès des spermatozoïdes, GREEFF donne comme argument principal en faveur de la parthénogénèse le fait qu'à l'époque où il expérimentait (commencement de mai) les produits mâles d'*Asterias* n'étaient *pas encore* mûrs (*Mitth.* V, p. 84). D'autre part, il affirme qu'à Helgoland, l'Étoile de mer ne se reproduit que depuis la fin de mars jusque vers le milieu de mai (*Mitth.* IV, p. 37). Il en est à peu près de même à Wimereux. Mais j'ai constaté que le sexe mâle mûrit le premier. GREEFF a donc pris sans doute pour un début la fin de l'activité génitale mâle; il aurait dû dire qu'en mai *il n'y avait plus* de mâles en activité. Il serait imprudent toutefois d'être trop affirmatif sur cette généralisation, et à mon avis, le meilleur criterium qu'on puisse donner pour distinguer le développement parthénogénétique, c'est la *lenteur des processus évolutifs*. GREEFF a d'ailleurs insisté sur cette lenteur. LÆB et moi-même nous l'avons observée également et il semble bien aussi qu'elle ait été très fréquente dans les expériences de VIGUIER.

IV. — VIGUIER me paraît avoir conclu trop rapidement à l'inefficacité des solutions salines pour déterminer la parthénogénèse quand celle-ci n'a pas une tendance à se produire naturellement chez la race d'Échinodermes étudiée. Les expériences de LÆB et les miennes ont été faites en prenant chaque fois des témoins et nous avons vu le développement se produire uniquement dans les lots excités par le séjour momentané dans une solution saline, les œufs témoins demeurant stériles.

En outre, VIGUIER a eu le tort de ne pas lire le travail étendu publié par LÆB en avril 1900, travail comprenant le détail des recherches du savant américain ¹. Mais même dans sa communication préliminaire : *On the nature of the process of fertilization*, etc., LÆB dit nettement (page 135, note 1) qu'il indique la teneur de ses solutions, non par le pourcentage de sel dissous, mais par une fraction de la *solution normale*. Il ne peut donc être question de solution de LÆB à l'eau douce et de solution de LOEB à l'eau de mer, et la plupart des expériences de VIGUIER

Naturwiss. zu Marburg, n° 5, mai 1876, p. 83. — R. GREEFF. Ueber den Bau und die Entwicklung der Echinodermen (*Mittheilung VI*). Entwicklung von *Asterias rubens*, *Sitzungsber. d. Gesell. z. Beförd. d. gesamt. Naturwiss. zu Marburg*, n° 4, mai 1879, p. 47-50. — R. GREEFF. Ueber den Bau der Echinodermen (*Mittheilung IV*). Ueber die Entwicklung des *Asteracanthion rubens* u. s. w., *Sitzungsber. d. Gesell. z. Beförd. d. gesamt. Naturwiss. zu Marburg*, n° 1, janv. 1876, p. 34.

¹ J. LÆB. On the artificial production of normal larvae from the unfertilized eggs of the sea urchin (*Arbacia*). *American Journal of Physiology*, vol. III, avril 1900, n° IX, p. 434-471.

ne sont pas faites dans des conditions qui les rendent comparables avec celles qu'il critique.

V. — Dans ma note précédente (*Société de Biologie*, Comptes rendus du 12 mai), je m'étais abstenu de toute interprétation théorique du *phénomène de Læb*, ne jugeant pas mes expériences assez nombreuses et assez variées pour en déduire des conclusions rigoureuses. Mais comme dans un travail récent E. BATAILLON ¹ a critiqué la théorie proposée par LÆB, je dois dire que moi aussi je suis porté à ne pas accepter complètement l'interprétation donnée par le savant physiologiste de Chicago. Je pense que l'excitation déterminée par les solutions salines est due non à une action spécifique des *ions*, mais à l'action déshydratante des sels sur les plasmas ovulaires et à l'hydratation subséquente lorsque l'œuf est remis dans l'eau de mer pure. En d'autres termes, le phénomène de LÆB me paraît se rattacher directement aux processus évolutifs qui, soit chez les nymphes, soit chez les œufs, résultent d'une déshydratation momentanée (Voir ma note du 16 juin 1894 sur l'*anhydrobiose*).

L'action chimique n'est pas primitive: elle est la conséquence de l'anhydrobiose suivie de réhydratation et consiste dans l'apparition de diastases qui rendent possible l'évolution cellulaire. Dans la fécondation vraie, LÆB a raison de distinguer la fonction excitante du spermatozoïde de son rôle comme support de l'hérédité paternelle. Il reste à chercher si l'action excitante est due à une zymase transportée par le spermatozoïde ou à une action déterminant comme les solutions salines la production des zymases ovulaires.

XXXV

SUR LA PSEUDOGAMIE OSMOTIQUE

(TONOGAMIE) ².

Dans une communication antérieure ³ j'ai dit que le développement des œufs d'Échinodermes provoqué par l'effet des solutions salines sans le concours des spermatozoïdes était dû non à l'influence spécifique

¹ E. BATAILLON. La segmentation parthénogénétique expérimentale chez les Amphibiens et les Poissons. *Comptes rendus de l'Académie des sciences*, 9 juillet 1900, p. 115.

² *Comptes Rendus de la Société de Biologie*. 5 janvier 1901.

³ A. GIARD. A propos de la parthénogénèse artificielle des œufs d'Échinodermes. *Comptes rendus de la Société de Biologie*, séance du 28 juillet 1900, n° 28, p. 761.

des ions, mais à l'action déshydratante des sels employés sur les plasmas ovulaires et à celle de l'hydratation subséquente lorsque l'œuf est remis dans l'eau de mer pure. Il nous semblait, en effet, téméraire d'attribuer dans le *phénomène de Læb* un rôle prépondérant à l'ionisation et de vouloir interpréter par les seules lois de l'osmose les échanges interstitiels qui s'accomplissent dans un organisme aussi compliqué que l'œuf mûr. Notre collègue, M. LAPICQUE, a justement insisté dans une séance récente (*Comptes rendus* du 27 octobre, p. 879) sur les dangers qu'il y a d'assimiler un tissu de cellules vivantes à un précipité colloïdal, et la critique qu'il a faite de la méthode s'applique *a fortiori* au cas de la cellule-œuf.

D'autre part, certaines solutions salines, celle de chlorure de magnésium en particulier, exercent une action déshydratante manifeste sur les cellules vivantes.

Dans un mémoire qui n'a pas suffisamment attiré l'attention des biologistes, Tycho TULLBERG a indiqué, il y a quelques années, la remarquable action anesthésiante d'une solution au centième de chlorure de magnésium ¹. Des expériences faites, cet été, sous mes yeux, par M. A. MICHEL, dans mon laboratoire de Wimereux, montrent tout le parti qu'on peut tirer de ce procédé pour la fixation à l'état d'extension des Actinies et autres animaux marins.

Or, on sait, depuis les intéressantes recherches de R. DUBOIS, que le mécanisme de l'action d'un grand nombre d'anesthésiques consiste dans une action déshydratante ². Si, à la dose de 1/100, le chlorure de magnésium exerce déjà un effet de déshydratant assez énergique pour produire l'anesthésie d'un Actiniaire, son action à la dose de 12 p. 100, que LÆB a employée et que sur son conseil j'ai employée également avec succès pour provoquer la segmentation des œufs d'Échinodermes, doit déterminer une déshydratation bien plus intense.

D'ailleurs, dans un travail qui a paru presque jour pour jour en même temps que ma note rappelée ci-dessus, LOEB, abandonnant sa première manière de voir, attribue comme moi-même la parthénogenèse artificielle à l'augmentation de la pression osmotique du milieu et à la perte par l'œuf d'une certaine quantité d'eau.

Dans de nouvelles expériences, LÆB a pu, en effet, obtenir le développement des *blastulæ* et même des *plutei* en employant pour augmenter la

¹ T. TULLBERG. Ueber Conservierung von Evertebraten in aussgedehnten Zustand, 1892. Analyse dans les *Archives de Zoologie expérimentale*, 1892, (2), t. X, p. xi des *Notes et revue*.

² R. DUBOIS. Mécanisme de l'action des anesthésiques. *Revue générale des sciences pures et appliquées*, II, 1891, p. 561.

pression osmotique du liquide ambiant non plus des électrolytes, mais des corps non conducteurs (sucre de canne par exemple) ¹.

C'est donc enfoncer une porte ouverte que de s'efforcer de prouver par une analyse chimique d'ailleurs peu démonstrative, si les chiffres donnés sont exacts, que le spermatozoïde n'agit pas par un apport de magnésium ²; ce qui, au surplus, n'avait jamais été la pensée de LÆB, autant que je l'ai pu comprendre, même dans son mémoire préliminaire.

Mais il y a lieu de rapprocher des nouvelles expériences de LÆB les résultats si importants obtenus naguère par KLEBS en faisant agir des solutions salines et sucrées sur les *Spirogyra* et divers autres Cryptogames. On sait que KLEBS obtenait ainsi la formation de parthénospores ou la germination parthénogénétique de la gynogamète et même de l'androgamète ³. Ne peut-on supposer que, dans ces cas encore, ce qui a été considéré comme le résultat exclusif de phénomènes nutritifs était dû en partie pour le moins, à l'action osmotique des solutions employées?

J'ai déjà rappelé à l'appui de ma manière de voir que les œufs des Branchipes et des *Apus* ont besoin pour leur développement parthénogénétique d'un dessèchement suivi d'un réhydratation.

Il en est sans doute de même pour les œufs parthénogénétiques de nombreux Crustacés Cladocères et Ostracodes.

Il convient de citer également les expériences de TICHOMIROFF (*Boll. mens. Bachicolt. Padova*, 1886), qui a vu se produire les premières phases de la segmentation des œufs de Vers à soie préalablement immergés pendant 2 min. 1/2 dans l'acide sulfurique concentré.

Il est bien évident que toutes les parthénogénèses provoquées ne sont pas nécessairement dues à la déshydratation suivie d'hydratation (*tonogamie*). Certaines actions mécaniques ou chimiques semblent en effet produire des résultats analogues à ceux obtenus par les modifications de la tension osmotique. Les expériences de R. DUBOIS et celles beaucoup plus précises de WINKLER et d'OUDEMANS montrent que le liquide spermatique privé de spermatozoïdes peut aussi déterminer un développement pseudogamique ⁴.

¹ J. LÆB. Further experiments on artificial parthenogenesis and the nature of the process of fertilization. *American Journal of Physiology*, IV, août 1, 1900, p. 178.

² Y. et M. DELAGE. Sur les relations entre la constitution chimique des produits sexuels et celle des solutions capables de déterminer la parthénogénèse. *Comptes rendus de l'Académie des sciences*, 24 décembre 1900, p. 1227.

³ KLEBS. Die Bedingungen der Fortpfl. bei einigen Algen und Pilzen, 1896, p. 245.

⁴ WINKLER. Ueber die Furchung unbefruchteter Eier unter der Einwirkung von Extractivstoffen aus Sperma. *Nachricht. d. K. Gesell. d. Wiss. zu Göttingen*, 1900, Heft II.

Enfin, nous avons montré que l'adjonction des substances nutritives ovulaires à l'androgamète suffisait dans les cas de mérogonie et dans ceux de fausse hybridité à produits semblables au mâle, pour donner également un développement parthénogénétique, par pseudogamie nutritive ou *trophogamie*.

Mais il importe de distinguer nettement tous ces cas de pseudogamie d'avec la fécondation vraie ou fertilisation qui est fondamentalement, comme l'a démontré MAUPAS, un phénomène nucléaire, un *rajeunissement karyogamique*¹.

Déjà, dans son dernier mémoire, LÆB s'est servi justement du mot de parthénogénèse artificielle (*artificial parthenogenesis*), que j'avais également employé (*Comptes rendus de la Société de Biologie*, 28 juillet 1900, n° 28, p. 761), mais il est regrettable qu'il appelle encore processus de fertilisation (*process of fertilization*) ce qui n'est qu'une pseudogamie cinétique dans le sens le plus large du mot.

XXXVI

TONOGAMIE ;

LA CHOSE ET LE MOT².

Par *Tonogamie* (pseudogamie osmotique), j'ai désigné³ (D) les phénomènes de parthénogénèse artificielle qui me paraissent avoir pour cause plus ou moins prochaine une excitation résultant d'un changement de tonicité du protoplasme par modification de l'hydratation. Ce sont, je crois, les plus nombreux et on peut y rattacher beaucoup de ceux qu'on a parfois attribués à d'autres facteurs (température, anesthésiques, etc.).

¹ Je laisse de côté, pour le moment, la question si intéressante des deux cycles cellulaires à n et $2n$ chromosomes dont les travaux de STRASBURGER et de DANGEARD ont montré l'importance, surtout en ce qui concerne les Métaphytes et les Métazoaires.

² *Comptes rendus de la Société de Biologie*, 19 mars 1904.

³ Dans la présente note je désignerai par les lettres A, B, C, D mes publications antérieures sur la parthénogénèse artificielle :

A. Parthénogénèse de la macrogamète et de la microgamète des organismes pluricellulaires, *Vol. du Cinquantenaire de la Société de Biologie*, 1899.

B. Développement des œufs d'Echinodermes sous l'influence d'actions kinétiques anormales

Il est évident que le mot *tonogamie* n'est qu'une abréviation de *tonopseudogamie*, et, dès mes premières publications sur ce sujet de la parthénogénèse artificielle (A et B), j'ai bien insisté sur la nécessité qu'il y avait de distinguer l'action cinétique qui provoque le développement d'avec l'apport de matières plasmatiques dû au spermatozoïde dans les cas de *plastogamie*, les seuls pour lesquels il convienne de retenir l'ancien terme *fécondation*.

D'autre part, la terminaison *gamie* rappelle aussitôt la similitude des résultats (la production d'un embryon) ; la critique qu'on en a pu faire est donc absolument puérile.

Avant d'exposer les données intéressantes que m'a fournies l'étude de la tonogamie chez les *Sabellaria*, étude que j'ai reprise après de QUATREFAGES (1849), je voudrais insister sur certains faits dont l'importance me paraît considérable pour appuyer les vues que j'ai développées antérieurement.

I. — Dans un beau mémoire publié en 1902, L. MATRUCHOT et M. MOLLIARD ont prouvé que les modifications déterminées par le gel dans la structure du protoplasme et du noyau des cellules végétales sont absolument de même nature que celles occasionnées par la dessiccation, c'est-à-dire par une déshydratation progressive ¹. Or, l'on sait qu'un refroidissement intense et momentané favorise le développement des œufs fécondés (*Bombyx mori*, etc.) et peut aussi provoquer l'évolution parthénogénétique des œufs vierges. Le mécanisme de cette évolution est ainsi rattaché au phénomène de déshydratation.

II. — Par une série de recherches qui méritent toute l'attention des physiologistes, W. JOHANNSEN a montré comment les anesthésiques peuvent être utilisés pour le *forçage* des végétaux. Le développement d'un bourgeon à fleur, après la période de repos, n'est pas sans une grande analogie avec l'évolution de la macrogamète à la suite des phénomènes

solutions salines et hybridation. *Comptes rendus de la Société de Biologie*, t. LII, n° 17, 12 mai 1900, p. 442.

C. A propos de la parthénogénèse artificielle des œufs d'Échinodermes. *Comptes rendus de la Société de Biologie*, t. LII, n° 28, 28 juillet 1900, p. 761.

D. Sur la Pseudogamie osmotique (Tonogamie). *Comptes rendus de la Société de Biologie*, t. LIII, 5 janvier 1901, p. 2-4.

Consulter aussi pour l'action générale de la déshydratation :

A. GIARD. L'*anhydrobiose* ou ralentissement des phénomènes vitaux sous l'influence de la déshydratation progressive. *Comptes rendus de la Société de Biologie*, t. XLVI, 16 juin 1894, p. 497.

¹ MATRUCHOT (L.) et MOLLIARD (M.). Modifications produites par le gel dans la structure des cellules végétales. *Revue générale de Botanique*, t. XIV, 1902, p. 401 et suiv.

de maturation ¹. Et, dans ce cas encore, il me paraît bien probable (quoique la conclusion ne soit pas nettement formulée par JOHANNSEN) que l'action déshydratante des anesthésiques, signalée naguère par R. DUBOIS, a une part prédominante dans la mise en marche des divisions cellulaires.

Un très curieuse observation, rapportée ici même par J. JOLLY ², prouve le parallélisme qui existe entre le forçage par la chaleur et celui produit par les anesthésiques; la condensation du protoplasme est le phénomène commun qui réunit des faits en apparence très différents.

III. — En ce qui concerne l'action de l'acide carbonique mise en évidence par DELAGE et GARBOWSKI, je rappellerai qu'on sait depuis longtemps que cet anhydride augmente la pression osmotique à l'intérieur des cellules vivantes; c'est ainsi que des grains de pollen de *Lathyrus latifolius* ayant déjà formé leurs tubes polliniques dans une solution sucrée de concentration convenable, à l'intérieur d'une chambre humide, viennent à éclater quand on fait passer pendant cinq minutes un courant de gaz carbonique ³. On s'explique ainsi l'arrêt momentané du développement des œufs d'Astéries sous l'action de CO₂ et l'action tonogamique consécutive de l'eau de mer naturelle quand ces œufs y sont placés. Je m'étonne que les recherches de LOPRIORE n'aient pas été connues des embryogénistes qui ont, en ces derniers temps, employé l'anhydride carbonique comme excitateur de la parthénogénèse expérimentale.

IV. — Plusieurs embryogénistes, et, tout récemment encore, T. GARBOWSKI ⁴, ont objecté contre la tonogamie, qu'en abaissant par addition d'eau douce la pression osmotique d'au moins 12 p. 100 de sa valeur, on n'empêche pas la parthénogénèse chez *Asterias glacialis*. J'ai répondu d'avance à cette objection (D, p. 3) en faisant remarquer à ce sujet, comme DASTRE, LAPICQUE, etc., l'ont fait à propos d'autres phénomènes, que la membrane d'une cellule vivante *ne doit pas être assimilée à un simple dialyseur artificiel*; un certain état d'équilibre osmotique peut parfaitement être réalisé sans qu'il y ait isotonie des milieux en présence.

¹ W. JOHANNSEN. Das Aethervverfahren beim Fruchtreiben, Jena, 1900. Voir aussi du même auteur: Sur l'ivresse et l'assoupissement chez les plantes (traduit par M^{lle} J. WÉRY dans la *Revue de l'Université de Bruxelles*, VIII, nos 9, 10, 1903, p. 713).

² J. JOLLY. Action de la chaleur sur le développement. Floraison d'automne déterminée par un incendie. *Comptes rendus de la Société de Biologie*, 24 octobre 1903, p. 1192.

³ LOPRIORE (G.). Ueber die Einwirkung der Kohlensäure auf das Protoplasma der lebenden Pflanzenzelle. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, 1895, XXVIII, p. 531, 626.

⁴ T. GARBOWSKI. Ueber parthenogenetische Entwicklung der Asteriden. *Bulletin de l'Académie des sciences de Cracovie*, déc. 1903, p. 813.

La concentration des solutions employées dans les expériences de parthénogénèse artificielle ne nous donne que des indications générales d'effets probables. Il importe d'en vérifier toujours la réalisation sur les œufs dont on veut provoquer le développement tonogamique. Ici, comme dans bien d'autres cas, le dernier mot doit rester à la morphologie pour la discussion des résultats.

J'ai déjà dit (C, p. 764) que mes idées sur le déterminisme de la tonogamie concordent surtout avec celles de BATAILLON. Elles sont aussi en parfaite harmonie avec les vues générales émises par J. MASSART ¹ sur le réflexe osmotique :

« Contrairement à l'avis de PFEFFER ² et de M. VERWORN ³ (et ajouterai-je, de LOEB, *p. parte*), je crois que l'action excitante des solutions n'est pas due aux propriétés chimiques des corps dissous. On peut se demander, avec ROTHERT ⁴, si elle ne tiendrait pas à la sortie de l'eau du protoplasme, en d'autres mots, si la sensation qu'éprouvent les cellules quand elles sont baignées par une solution hypertonique, n'est pas celle d'une sortie d'eau à travers le protoplasme, et si, dans les conditions inverses, elles ne sentent pas une pénétration d'eau. Mais, quelle que soit la sensation, la réponse est la même dans tous les cas de déshydratation suivie de réhydratation ».

Et, au point de vue du langage, pour répondre à une critique qui m'a été faite de divers côtés, je dirai encore, avec MASSART : « Il n'y a pas d'avantage à remplacer le terme ancien *tono* par le terme *osmo* (ROTHERT, 1901). »

La parthénogénèse artificielle est donc très souvent pour moi une riposte formatrice, un *mérisme* ou plutôt un *néisme* déterminé par tono-excitation. Par le mot *tonogamie*, j'ai voulu faire comprendre que ce *néisme* n'aboutit pas à une production désordonnée de cellules ou à une organisation pathologique (analogue aux tumeurs et aux galles), mais qu'il a pour résultat un embryon de tout point comparable à celui qui provient de la plastogamie sexuelle.

¹ J. MASSART. Essai de classification des réflexes non nerveux. *Annales de l'Institut Pasteur*, 1901, p. 15.

² W. PFEFFER. Ueber chemotactische Bewegungen von Bacterien, Flagellaten und Volvocineen. *Unters. a. d. bot. Institut zu Tübingen*, Bd II, 1888.

³ M. VERWORN. *Physiologie générale*, trad. franç., Paris, 1900.

⁴ W. ROTHERT. Beobachtungen und Betrachtungen über tactische Reizerscheinungen ; *Flora*, Bd 88, p. 371.

XXXVII

SUR LA PARTHÉNOGÉNÈSE ARTIFICIELLE
PAR DESSÈCHEMENT PHYSIQUE ¹.

On sait que GREEF a observé le premier, il y a une trentaine d'années, la parthénogénèse accidentelle de l'Étoile de mer (*Asterias rubens*). Il m'a semblé intéressant de chercher quel pouvait être, dans les expériences du professeur de Marbourg, le facteur déterminant de ce développement anormal. Et comme la plupart des cas de parthénogénèse expérimentale, actuellement connus, me paraissent devoir être attribués à un phénomène de déshydratation suivi de réhydratation, je me suis demandé si un simple dessèchement physique ne suffirait pas à produire le même résultat. Le hasard d'une dissection interrompue, un simple retard dans l'immersion des œufs extraits de la glande génitale femelle n'auraient-ils pas déterminé une déshydratation physique comparable dans ses effets, à la déshydratation chimique causée par les solutions salines hypertoniques ?

Pour m'en assurer, j'ai recueilli à Wimereux, dans les derniers jours de mars, des *Asterias rubens* en parfait état de maturité génitale. Les glandes femelles, aussitôt extraites de l'animal, ont été placées sur des feuilles de papier buvard et retournées plusieurs fois jusqu'à ce que la trace d'humidité qu'elles laissaient sur le papier au point de contact devînt insignifiante.

On avait auparavant fait sur chaque glande deux prises d'œufs aussitôt immergés dans deux récipients témoins, les uns sans addition de spermatozoïdes, les autres normalement fécondés. Ces derniers présentèrent une évolution régulière; les autres demeurèrent complètement stériles. Quant aux œufs prélevés quelques minutes plus tard, après dessèchement de la glande et non fécondés, il se segmentèrent comme je l'avais supposé, et offrirent une proportion de développements parthénogénétiques que je puis évaluer à 15 p. 100 environ dans les cas les plus favorables.

Aussitôt replacés dans l'eau de mer les œufs déshydratés perdent leur vésicule germinative et donnent naissance aux globules polaires. Toutefois ces processus et ceux qui les suivent, c'est-à-dire les premières phases de la

¹ *Comptes-Rendus de la Société de Biologie*, 16 avril 1904.

segmentation, marchent avec une grande lenteur. C'est ainsi que, cinq heures après le début de l'évolution, on trouve de nombreux stades IV, de rares stades VIII, et surtout diverses formes de segmentation anormales. Après dix-huit heures seulement on observe des morules très avancées et de très rares blastules normales (emboliques).

A partir du stade IV la segmentation montre une tendance générale à devenir épibolique au lieu d'être égale et régulière comme dans les œufs fécondés d'*Asterias*. Chez beaucoup d'œufs l'épibolie est même aussi régulière que chez les œufs de Gastropodes ou d'Annélides Chætopodes qui présentent ce mode de segmentation (*Littorina*, *Nereis*, etc.). Les quatre premiers blastomères qui sont d'abord disposés en tétraèdre se rangent ensuite dans un même plan, et deux d'entre eux sont en contact par un plan qui se projette horizontalement suivant une ligne déterminant l'orientation de l'embryon et qu'on voit par transparence à travers les petites cellules épiboliques du côté du pôle animal (côté des globules polaires).

Contrairement à ce qui a lieu dans les développements parthénogénétiques obtenus à l'aide de solutions salines, les divers blastomères possèdent chacun un noyau et un seul. J'ai observé cependant un petit nombre d'œufs chez lesquels il y avait eu division des noyaux sans division corrélative du cytoplasme, et qui, par conséquent, présentaient l'aspect d'une segmentation intravitelline.

Il arrive très fréquemment aussi qu'une ou plusieurs des sphères de segmentation s'arrêtent dans leur évolution tandis que les autres continuent à se diviser et, comme ces arrêts peuvent se produire à un moment quelconque à partir du stade II, il en résulte que l'on peut voir les formes les plus variées de segmentation totale mais irrégulière. Parfois aussi les arrêts ne sont pas définitifs; ce sont de simples retards évolutifs et tout se régularise dans la suite avec plus ou moins de lenteur.

En somme, dans ces expériences, comme dans celles que j'ai faites antérieurement sur les développements parthénogénétiques par d'autres procédés, le fait qui domine est le ralentissement du processus physiologique de la segmentation; mais il semble que, par une sorte de compensation, il y ait tendance à la production, chez les œufs à développement normal palingénétique, de modes abrégatifs et cœnogénétiques analogues à ceux qu'on rencontre d'une façon régulière et constante à la suite de la fécondation chez d'autres animaux. C'est ainsi que, dans le cas actuel, l'épibolie tend à remplacer l'embolie. Dans d'autres cas la segmentation intravitelline se substitue à une morula ordinaire. Il m'est

arrivé au début de mes recherches sur ce sujet de jeter comme œufs non segmentés des blastoderms qui m'auraient donné plus tard, si j'avais eu plus de patience, des embryons semblables à ceux qui dérivent d'une fécondation.

Pour obtenir des développements parthénogénétiques par dessèchement physique, il importe de saisir d'une façon très précise le moment où ce dessèchement est suffisant mais non exagéré. Si l'on attend trop longtemps, la glande génitale, au lieu de garder son aspect et sa consistance normales, se gonfle et devient élastique, légèrement résistante au toucher, et malgré la perte d'eau, l'ensemble de l'organe paraît plus volumineux. A ce moment les œufs replacés dans l'eau de mer ne se développent plus. La vésicule germinative reste intacte avec son nucléole parfaitement net. Mais on voit dans le cytoplasme une ou plusieurs (deux ou trois) grosses vacuoles à contenu réfringent qui semblent indiquer une altération du plasma ovulaire.

Le dessèchement paraît agir en modifiant les rapports du noyau et du protoplasme et en faisant ainsi cesser l'état de *dépression* où se trouve l'œuf mûr, conformément aux idées ingénieuses récemment exposées par R. HERTWIG¹. D'une façon générale on pourrait peut-être comparer l'action excitante du dessèchement physique sur le développement de l'œuf à l'excitation produite par l'évaporation sur le système cutané, de même que l'action similaire de la déshydratation chimique peut être assimilée d'autre part à celle des purgatifs salins sur la muqueuse intestinale. Dans l'un et l'autre cas l'activité des divisions cellulaires est provoquée par des causes de même nature, et si on laisse de côté l'amphimixie qui est un phénomène d'un autre ordre, la multiplication des cellules dérivées de l'œuf obéit aux mêmes lois que la prolifération des cellules somatiques.

¹ R. HERTWIG. Ueber das Wechselverhältniss von Kern und Protoplasma. *Sitzungsb. d. Gesell. für Morph. u. Phys.* München, 4 nov. 1902 et 19 mai 1903.

XXXVIII

RETARD DANS L'ÉVOLUTION
 DÉTERMINÉ PAR ANHYDROBIOSE

CHEZ UN HYMÉNOPTÈRE CHALCIDIEN

(*Lygellus epilachnæ*, nov. gen. et nov. spec.)¹.

Depuis près de trente ans j'ai observé presque chaque année les diverses phases évolutives de la belle Coccinelle phytophage, *Epilachna argus* FOURC. sur la Bryone² (*Bryonia dioica* JACQ.), dans une haie du hameau de Saint-Roch, à Valenciennes, et en 1876 j'ai indiqué l'action modératrice exercée sur la multiplication de ce Coléoptère par un Hyménoptère Chalcidien qui attaque les larves et surtout les nymphes d'*Epilachna*, malgré les épines barbelées dont elles sont couvertes³.

M. P. MARCHAL, chef des travaux de la Station entomologique de Paris, ayant signalé, l'été dernier, l'abondance exceptionnelle d'*Epilachna argus* à Fontenay-aux-Roses⁴, j'attirai son attention sur l'apparition probable du parasite que j'avais découvert autrefois dans le nord de la France, et, en effet, vers la fin du mois de juillet, M. MARCHAL m'envoya deux petits tubes remplis de nymphes d'*Epilachna* parasitées et des Chalcidiens récemment éclos, identiques à mes exemplaires de Valenciennes.

Par suite de diverses circonstances un de ces tubes ne fut pas ouvert immédiatement. Il resta pendant tout l'hiver dans une chambre chauffée. Quelques éclosions de Chalcidiens s'étaient produites dans le courant de septembre, et ces insectes avaient péri rapidement. Aussi grande fut ma surprise quand ces jours derniers (10 juillet), ayant ouvert un certain nombre de nymphes d'*Epilachna* restantes et desséchées, dans le but d'établir une statistique des parasites qu'elles avaient pu héberger, je m'aperçus que plusieurs d'entre elles renfermaient des larves ou des

¹ *Comptes Rendus de la Société de Biologie*, 25 juillet 1896.

² C'est V. AUDOUIN qui, le premier, découvrit les mœurs d'*Epilachna argus*, à Sèvres, près Paris (WESTWOOD. *Introd.*, 1839, I, p. 397, fig. 49, n° 22).

³ *Bulletin scientifique du Département du Nord*, t. VIII, 1876, pp. 211-216.

⁴ *Bull. de la Soc. entomologique de France*, 10 juillet 1895, p. cccci-ccciï.

nymphes d'Hyménoptères encore parfaitement vivantes. Plusieurs nymphes d'*Epilachna* contenaient même, à la fois, des larves et des nymphes du Chalcidien. Légèrement humectées, les petites larves s'agitaient très vivement.

Par suite de l'état d'anhydrobiose dans lequel se sont trouvés ces Hyménoptères, leur développement a donc été retardé d'une année et ce retard pourrait sans doute être prolongé plus longtemps en maintenant les conditions qui l'ont produit.

La constatation de ces faits est intéressante au point de vue de la physiologie générale et aussi au point de vue pratique. On comprend en effet que l'éclosion des parasites, échelonnée sur plusieurs années, peut avoir pour résultat de régulariser plus complètement leur action modératrice en réservant un certain nombre d'individus après les années défavorables (années sèches ayant diminué le nombre des hôtes phytophages).

D'autre part, notre observation montre avec quelle prudence il convient d'interpréter certaines expériences sur la génération des Insectes. La parthénogénèse a été constatée très sûrement chez divers Chalcidiens. Mais, dans quelques cas au moins, elle ne paraît pas démontrée d'une façon suffisante. Ainsi, Arn. FOERSTER¹ raconte qu'il a obtenu, trois années consécutivement, des centaines d'exemplaires d'*Astichus arithmeticus* FOERST., sortant d'un champignon dans lequel les larves vivaient en parasites aux dépens d'un Coléoptère du genre *Cis*. Comme ces *Astichus* étaient tous des femelles, FOERSTER paraît disposé à croire qu'il s'agissait de trois générations successives qui auraient été par conséquent, pour les deux dernières au moins, d'origine parthénogénétique. Mais n'est-il pas possible que dans cette éducation faite en captivité, à l'abri de la pluie, il se soit produit pour certaines larves ou nymphes un ralentissement du développement analogue à celui que nous avons constaté chez le parasite d'*Epilachna*? Au lieu de trois générations successives, FOERSTER aurait eu ainsi trois éclosions successives d'insectes appartenant à une même génération.

Le Chalcidien parasite d'*Epilachna argus* appartient à la famille des *Eulophoidæ* telle que l'a délimitée FOERSTER. C'est, je crois, la première fois qu'un Hyménoptère de cette famille est signalé chez les *Coccinellidæ* dont les parasites Chalcidiens sont généralement des *Encyrtoidæ* (*Homalotylus*).

¹ *Hymenopterologische Studien*, II. Heft, 1856, p. 80.

Je ne puis le faire rentrer dans aucun des genres d'Eulophiens actuellement décrits. Il paraît se rapprocher surtout des *Cirrospilus* et *Solenotus*: mais la disposition des sillons de l'écusson ne permet pas de le placer dans le premier de ces genres, et la structure des antennes le différencie des *Solenotus*.

A cause de sa livrée sombre et pour rappeler l'hôte qu'il infeste, je l'appellerai *Lygellus epilachnæ*, et je le caractériserai rapidement comme il suit :

Lygellus epilachnæ, nov. gen. et sp. Longueur, 1^{mm},5. Corps entièrement noir luisant, légèrement velu. Antennes de sept articles du funicule. Pas d'annelet. Articles 1-4 du funicule à peu près égaux entre eux, cylindriques, deux fois aussi longs que larges; le premier un peu plus court et subconique; les trois derniers articles (5-7) formant une massue régulièrement ovoïde. Mésonotum présentant un sillon médian longitudinal. Écusson grand, divisé en trois bandes longitudinales sensiblement de même largeur, par deux sillons qui aboutissent au mésonotum de part et d'autre du sillon médian de celui-ci. Ailes velues, les supérieures présentant à peu près la nervation de l'*Eulophus xanthopus*, RATZBURG. (Ichneumonon, II, 1844, t. VIII, fig. 1); une fausse nervure parallèle au bord postérieur. Hanches et bases des cuisses noires; extrémité postérieure des cuisses, jambes et tarses blanchâtres; ces derniers brunâtres à leur extrémité.

Une nymphe d'*Epilachna* peut renfermer jusque quinze à vingt larves parasites. Ces larves se transforment, sans filer de coques et sans sortir de leur hôte, en nymphes nues, d'un brun noirâtre foncé. Le *Lygellus* à l'état parfait sort en perforant la peau desséchée de la nymphe d'*Epilachna*.

Il serait intéressant de rechercher si l'*Epilachna chrysolina* FAB., espèce voisine d'*E. argus* qui, dans le midi de l'Europe et en Tunisie, est parfois nuisible aux melons, ne posséderait pas un parasite du même genre.

Peut-être même pourrait-on tenter d'introduire le parasite d'*E. argus* dans les localités ravagées par *E. chrysolina*.

XXXIX

SUR L'ÉTHOLOGIE DES LARVES DE

SCIARA MEDULLARIS G^D ¹.

Les larves de *Sciara medullaris* G^D. étaient très communes ce printemps dans les tiges desséchées de *Senecio jacobæa* L., sur les falaises et les dunes fixées, aux environs de la station zoologique de Wimereux ². Ces larves, lorsqu'elles ont atteint toute leur croissance, mesurent environ 8^{mm} de long. Leur structure est pareille à celle que nous ont fait connaître, chez d'autres espèces du groupe L. DUFOUR, LABOULBÈNE, OSTEN-SACKEN, PERRIS, BELING, etc. Leur couleur semble un beau jaune orangé, sauf la tête, qui est d'un brun foncé. En réalité le corps, toujours lubrifié par une sécrétion spéciale, est d'une admirable transparence, et la couleur jaune est celle des corps grassex très volumineux qu'on aperçoit à travers les téguments ³.

La larve jeune, à l'éclosion, est complètement incolore; même la tête, très volumineuse alors par rapport au corps, est transparente et présente seulement une teinte brunâtre le long de son bord postérieur. Cette première larve est métapneustique comme les larves récemment écloses des Cécidomyies parthénogénétiques. L'unique paire de stigmates est placée sur le onzième segment. Il existe huit bourrelets ambulatoires distribués à la partie antérieure des segments 3-10. Ces bourrelets disparaissent chez la larve plus âgée, qui est péripneustique et porte les stigmates au nombre de huit paires sur les segments 1 (prothoracique) et 4 à 10 (abdominaux); les troncs trachéens longitudinaux sont réunis dorsalement par deux commissures, l'une antérieure, située au-dessus des premiers stigmates, à soudure ampullaire comme chez les larves des Cécidomyies, l'autre postérieure, située après le huitième stigmate et sans trace de soudure médiane.

¹ *Comptes rendus de l'Académie des sciences*, 26 mai 1902.

² Voir, pour les caractères qui distinguent cette *Sciara* de *S. præcox* MEIGEN, les *Comptes rendus de l'Académie*, n° 20, 20 mai 1902, page 1125, note 1.

³ Il est curieux de noter que cette couleur est identique à celle des chenilles d'*Hipocrita (Euchelia) jacobæa* L. qui vit également sur le Seneçon. L'odeur très particulière qu'exhale la chenille et l'insecte parfait d'*Euchelia* se retrouve aussi chez *Sciara medullaris*.

Alimentation. — Les auteurs sont loin de s'accorder sur la nourriture que prennent les larves de *Sciara*. Il y a doute même pour celles qui habitent la moelle des végétaux (*S. morio* FAB., *S. præcox* MEIG., *S. albifrons* SCHILLING, *S. giraudii* EGGER). KALTENBACH, qui a observé les larves de *S. præcox* dans les tiges sèches de divers Chardons, pense qu'elles se nourrissent des restes qu'ont laissés les larves d'autres Insectes. STÆGER, qui les a trouvées dans les tiges de *Lappa major* GAERTN., semble les considérer comme phytophages (ZETTERSTEDT, *Dipt. Scand.*, t. X, p. 3735; HEEGER, *Sitzb. d. k. Akad. Wien*, t. XI, 1853). PERRIS croit que toutes les larves de *Sciara* veulent une nourriture animalisée ou du moins très azotée, comme le sont les Champignons, les excréments d'Insectes, le fumier, etc. Quelques-unes, même, seraient carnassières (*Ann. Soc. ent. de France*, 1870, p. 162).

Pour ce qui concerne les larves de *Sciara medullaris*, j'ai constamment trouvé leur intestin rempli de cellules de la moelle du Seneçon et, de plus, j'ai fréquemment rencontré des larves creusant leurs galeries isolément à travers la moelle parfaitement saine, loin de tout débris animal. Si ces larves se rassemblent, en général, dans des cavités forées par d'autres Insectes, c'est pour une raison qui, comme nous le verrons plus loin, n'a aucun rapport immédiat avec leur régime alimentaire.

La partie antérieure du tube digestif est pourvue de deux cæcums latéraux glandulaires et d'aspect hépatique tels qu'il en existe fréquemment chez les Crustacés, mais plus rarement chez les Insectes. Ces cæcums disparaissent pendant la transformation en Insecte parfait. Nous reviendrons sur ce point et nous parlerons d'autres particularités anatomiques intéressantes des larves de *S. medullaris* dans une Note spéciale consacrée aux phénomènes évolutifs qui accompagnent la nymphose et la production des organes de l'adulte chez ces Diptères.

Anhydrobiose. — Il y a quelques années, j'ai signalé la curieuse propriété que présentent les larves de certains Diptères de la famille des Syrphides de pouvoir, comme beaucoup d'animaux inférieurs et malgré leur organisation relativement élevée, subir un dessèchement très intense et demeurer pendant plusieurs semaines dans cet état de vie ralentie qui caractérise l'anhydrobiose¹.

Depuis, j'ai observé le même phénomène chez une belle larve d'Eristalien, d'une merveilleuse transparence, qui vit dans les plaies ulcéreuses de

¹ A. GIARD, Sur un changement de régime des larves de *Melanostoma mellina* (*Bull. soc. ent. de France*, t. LXV, mai 1896, p. 234-235).

l'écorce des Chênes-lièges, en Tunisie. Les larves de *Sciara medullaris* présentent au plus haut degré cette faculté d'anhydrobiose, comme le prouvent les expériences suivantes :

1° Le 25 mars, j'ouvre longitudinalement une tige de *Senecio* renfermant un amas d'une soixantaine de larves, et je laisse cette tige exposée à l'air dans une chambre chauffée. Après 24 heures, les larves sont sèches, immobiles, leur tégument est fripé, opalescent, grâce à la rétraction des corps graisseux et autres organes internes.

Trois semaines plus tard, le 16 avril, je place la tige de Sénéçon en chambre humide. Au bout de quelques heures les larves reprennent, avec leur activité, leur aspect luisant et leur couleur normale : elles filent de nouvelles toiles et forent de nouvelles galeries dans la moelle avoisinante. L'expérience aurait pu certainement être prolongée plus longtemps.

2° Une larve est mise en observation dans l'eau sur un porte-objet et couverte d'un verre mince. La préparation, abandonnée après examen, dessèche rapidement, la larve est devenue immobile et inutilisable pour l'étude. Il suffit, le lendemain matin, de faire pénétrer une goutte d'eau par capillarité sous le verre mince pour rendre à la larve son aspect normal, et l'on peut recommencer le même manège pendant une dizaine de jours (sans doute davantage) sans que l'évolution ultérieure de l'insecte soit compromise par les dessèchements répétés si l'on rétablit ensuite les conditions régulières d'existence.

3° Cette faculté d'anhydrobiose est liée à un hydrotropisme positif assez prononcé et qu'on met facilement en évidence par une expérience très simple.

Après avoir desséché incomplètement une tige de Sénéçon renfermant des larves de *Sciara medullaris*, il suffit de plonger la tige par une extrémité dans l'eau ou de l'humecter en un point déterminé pour voir toutes les larves se diriger vers le point humide, d'autant plus rapidement que le chemin offre moins d'obstacles et que la moelle présente plus de cavités libres. A l'approche de la nymphose, l'hydrotropisme positif se change en hydrotropisme négatif.

On comprend combien l'anhydrobiose des larves de *Sciara* donne de facilités pour l'étude des transformations de ces Diptères qu'on peut ainsi avancer ou retarder à volonté.

Les effets du dessèchement sont tout à fait comparables à ceux du refroidissement et souvent plus puissants que ces derniers pour arrêter les phénomènes vitaux, ainsi que je l'ai montré dans une Note

antérieure ¹, dont les conclusions ont été confirmées depuis par J. LOEB, A.-W. GREELY, J. DEWITZ, etc.

Instincts sociaux et migrations. — On sait que les larves de *Sciara* se réunissent fréquemment en amas renfermant parfois des milliers d'individus. Cela s'observe surtout chez les espèces vivant sous les feuilles mortes ou sous l'écorce des arbres. En soulevant celle-ci on voit les larves rangées côte à côte formant des plaques très étendues. Les mouvements de ces larves sont rendus plus aisés par la substance lubrifiante qui recouvre leurs téguments, et les groupements qu'elles constituent ont pour résultat de diminuer l'évaporation, de la rendre plus lente et de permettre ainsi, en cas de sécheresse prolongée, l'établissement graduel de l'état protecteur d'anhydrobiose dont nous avons parlé.

Pour les espèces qui vivent dans les tiges, si, comme nous l'avons fait dans une des expériences énumérées plus haut, on met à découvert les cavités renfermant des amas de larves, celles-ci sécrètent en abondance le liquide de leurs glandes salivaires et forment des travées visqueuses qui, en se croisant en tous sens et en se concrétant à l'air libre, déterminent la production d'une sorte d'épiphragme commun de même aspect que celui des Gastéropodes terrestres et jouant exactement le même rôle physiologique.

Chez les espèces qui vivent dans les espaces libres, sous des débris végétaux, etc., l'hydrotropisme et l'instinct social agissent concurremment et bien plus activement, à mon avis, que le besoin de meilleure nourriture pour provoquer les étonnantes migrations maintes fois signalées par les auteurs et parfois encore attribuées aujourd'hui aux larves de *Sciara thomae* L. (*Heerwurm*). Les recherches de Max NOWICKI et de Th. BELING ont mis hors de doute que ces bandes de larves migratrices appartiennent à une autre espèce, *Sciara militaris* Now. (rarement aussi à *Sciara gregaria* BEL.). Les larves de *Sciara thomae*, que BELING déclare encore inconnues, vivent dans les débris des Pins malades, comme j'ai pu le constater dans les dunes de Condette, près Boulogne-sur-Mer. Les nymphes nues et sans coques sont souvent réunies par groupes nombreux dans les détritux poussièreux du bois sous les arbres abattus.

Instincts d'apparence finaliste ou prophétique. — Les larves de *Sciara* qui se développent dans les tiges des végétaux malades ou morts ont toujours été précédées, dans cet habitat, par d'autres insectes dont elles

¹ A. GIARD, L'anhydrobiose ou ralentissement des phénomènes vitaux sous l'influence de la déshydratation progressive (*Comptes rendus de la Société de Biologie*, t. XLVI, 16 juin 1894, p. 497).

utilisent les galeries. C'est ce qu'avait remarqué KALTENBACH pour les larves du *Sciara præcox*, qu'il considérait, pour cette raison, comme coprophages. GERCKE a vu de même que *S. giraudii* accompagne, dans les tiges de *Malva* et *Athæa*, les larves d'*Apion*. Les tiges de *Senecio jacobæa*, où nous trouvions nos larves de *S. medullaris*, étaient constamment perforées par les galeries d'un beau Curculionide, *Lixus punctiventris* BOHEM.

Les œufs des *Sciara* très délicats et très peu résistants au dessèchement, doivent être pondus en des endroits abrités ¹. Les jeunes larves ont une armature buccale trop faible pour perforer des tissus sains et résistants. Il n'est donc pas surprenant que la femelle pénètre dans les cavités qu'elle rencontre sur les vieilles tiges ou qu'elle y insinue son oviducte pour y déposer sa progéniture.

D'autre part, comme ni les nymphes ni l'Insecte parfait ne sont pourvus d'aucun appareil perforant, on ne voit pas non plus comment les *Sciara* adultes pourraient sortir des tiges où elles ont vécu à l'état larvaire s'il n'y avait d'avance des ouvertures toutes préparées pour leur évasion.

Un fait signalé par PERRIS sur une *Sciara* du Pin maritime semble entourer ce phénomène de circonstances mystérieuses :

Les larves du *Sciara convergens*, écrit-il, sont censées savoir que le fragile Diptère auquel elles doivent donner naissance est tout à fait incapable de percer l'écorce sous laquelle elles ont vécu, et il est dans leur instinct, comme dans celui de tant d'autres larves, de lui préparer les voies. Lors donc que le moment de la métamorphose est venu, elles se mettent en quête d'un trou de sortie de *Tomieus*, et comme en même temps un grand nombre de larves, poussées par le même besoin et guidées par la même sagacité, la même sûreté d'appréciation, se livrent aux mêmes recherches, il arrive que plusieurs convergent vers le même point. Toutes, à l'envi, dégagent alors et nettoient les abords de la porte de sortie, de manière qu'elle ne présente plus aucun obstacle. Délivrées désormais de toute préoccupation, elles creusent dans les détritux une niche où elles se logent, puis elles s'enveloppent d'une coque blanchâtre et pellucide formée, non de filaments, mais d'une bave que la larve dégorge à la manière des larves de *Sciaphila*, et c'est dans cette coque qu'elles se changent en nymphes. On en rencontre quelquefois plus de 20 groupées de la manière originale que j'ai dite et figurée et, toujours au centre, on est sûr de trouver un trou de *Tomieus* ou de *Hy-lurgus*. Ce fait de merveilleux instinct de la larve de *Sciara* est vraiment remarquable ; il est aussi une nouvelle preuve des ressources infinies de la Nature pour la conservation des espèces, et c'est lui qui m'a inspiré le nom que je lui ai donné. (PERRIS, *Ann. Soc. ent. de France*, 1870, p. 156).

L'observation très intéressante de PERRIS, dégagée de toute conception anthropomorphique ou finaliste, est la traduction pure et simple du

¹ Les œufs de *S. medullaris* sont de forme ovoïde, aigus aux deux extrémités, de couleur blanchâtre, disposés en petits amas irréguliers et non en chapelets, comme ceux de *S. convergens* et autres espèces.

changement de sens de l'hydrotropisme des larves au moment de la nymphose. Chez la *Sciara medullaris*, si l'on élargit, par une section de la tige, la surface de communication de la cavité avec l'extérieur, on voit, à l'époque de la transformation, toutes les larves se disposer plus ou moins perpendiculairement à cette surface, après avoir sécrété une trame irrégulière de mucus desséché dans laquelle la partie inférieure de la nymphe reste engagée au moment de l'éclosion ; la partie supérieure fait saillie à l'extérieur normalement à la surface.

D'ailleurs, la position des nymphes en un point où elles peuvent être facilement impressionnées par l'air extérieur est encore déterminée par une autre cause.

Chez tous les Insectes, de légers changements dans l'état hygrométrique sont nécessaires pour provoquer l'éclosion des nymphes, et j'ai cité ailleurs les expériences très simples qui mettent en évidence l'action utile de ces hydratations et déshydratations successives ¹.

Toute l'histoire biologique des larves de *Sciara* semble donc dominée et dirigée par les rapports de leur organisme avec les conditions d'humidité du milieu dans lequel elles se trouvent placées.

XL

LES FAUX HYBRIDES DE MILLARDET

ET LEUR INTERPRÉTATION ².

Il y a une dizaine d'années, MILLARDET a montré que les hybrides entre diverses espèces de Fraisiers peuvent ressembler complètement soit au type paternel, soit au type maternel, et il a donné à ce fait le nom de *fausse hybridation* ³. Postérieurement, il a publié des observations

¹ Chez une *Sciara* dont les larves vivent à Wimereux dans les fourmilières de *Lasius niger* et de *Lasius flavus*, et qui est peut-être identique à *Sciara subterranea* MAERKEL des nids de *Formica rufa*, les nymphes du Diptère bénéficient des soins hygrométriques donnés par les Fourmis ouvrières aux larves et nymphes de leur propre espèce. Il est intéressant de constater que les larves des *Microdon*, Diptères appartenant au groupe des Syrphides et présentant, comme les *Sciara*, la faculté d'anhydrobiose, se rencontrent également dans les fourmilières.

² *Comptes rendus de la Société de Biologie*, 20 juin 1903, t. LV, p. 779).

³ MILLARDET (A.-J.). Note sur l'hybridation sans croisement ou fausse hybridation. *Mém. Soc. Sc. phys. et natur. de Bordeaux*, t. IV, 4^e sér., 1894.

analogues sur quelques hybrides d'Ampélidées. Certaines races de *Vitis vinifera* fécondées par le pollen de *Vitis rotundifolia* (*Scuppernon*) ont donné des plantes ressemblant complètement à *V. vinifera*, mais dont le pollen était moins bon. C'étaient de *faux hybrides*. Mais le croisement inverse de *V. rotundifolia* par le pollen de *V. vinifera* produisait des hybrides ordinaires intermédiaires entre les deux parents. MILLARDET aurait aussi réussi à féconder plusieurs races de *V. vinifera* avec le pollen d'*Ampelopsis hederacea* et obtenu des plantes tout à fait semblables à *V. vinifera*. Le croisement inverse ne donnait rien ¹.

Dans une excellente revue d'ensemble, à la fois historique et critique, des idées nouvelles sur l'hybridation, C. CORRENS a résumé récemment les belles recherches de MILLARDET, et il a fait remarquer non sans raison que, pour ce qui concerne les Ampélidées et surtout pour les croisements d'*Ampelopsis hederacea* et *Vitis vinifera*, il peut rester quelque doute dans les esprits. Malgré tout le soin que MILLARDET mettait dans ses expériences, peut-être une pollinisation tardive a pu se produire et vicier les résultats obtenus.

« Peut-être aussi, ajoute CORRENS, le pollen d'*Ampelopsis* n'a-t-il agi que comme *stimulant* pour provoquer le développement *parthénogénétique* des embryons de *V. vinifera*. En ce cas, on ne pourrait plus parler de *faux hybrides* au sens du créateur de ce mot. Dans ses deux communications, MILLARDET explique clairement qu'il entend par faux hybrides de *vrais* hybrides ressemblant complètement à la mère ou complètement au père : il ne s'inquiète pas de savoir si, dans la génération suivante, ils restent ou non semblables (*ob sie sich in der folgenden Generation gleich blieben oder nicht, kam für ihn nicht in Betracht*). Ce sont seulement les cas extrêmes de l'état de choses *ordinaire*. Si les produits ressemblent à la mère parce qu'ils sont dus à la parthénogénèse sous l'influence stimulante du pollen, on doit dire avec FOCKE qu'il y a *pseudogamie*. Dès 1881, FOCKE a distingué nettement de la vraie fécondation ce qu'on appelle aujourd'hui la *fécondation végétative*, deux processus fondamentalement différents, et qu'on ne sépare pas toujours assez complètement, même à l'heure actuelle. Le développement parthénogénétique d'un élément gonadial mâle dans le sac embryonnaire n'a pas été constaté jusqu'à présent. L'hypothèse de WEBBER pour l'endosperme de *Zea mais* n'est pas soutenable comme l'a montré LE RÉF. Et même si elle eût été démontrée vraie, elle ne détruirait en rien la notion de *véritables faux hybrides*.

« Une autre question est celle de savoir si l'expression *fausse hybridation* est satisfaisante. BATESON voudrait la remplacer par celle de *monolepsis*. Mais BATESON, contrairement à l'opinion de MILLARDET, établit une différence fondamentale entre les vrais hybrides et les faux hybrides et les oppose les uns aux autres ² ».

¹ MILLARDET. Note sur la fausse hybridation chez les Ampélidées. *Revue de viticulture* de P. Viala, 21 décembre 1901.

² CORRENS (C.). Neue Untersuchungen auf dem Gebiet der Bastardierungslehre. Herbst 1901 bis Herbst 1902. Sammelreferat, *Botan. Centralblatt*, Bd XCII, 1903, n° 21, p. 487.

D'une façon générale, je suis absolument d'accord avec CORRENS pour considérer la fausse hybridation comme un phénomène de pseudogamie. Les faux hybrides sont le résultat d'un développement parthénogénétique, soit de la macrogamète (ressemblance unilatérale maternelle), soit de la microgamète (ressemblance unilatérale paternelle). J'ai depuis longtemps exposé ma manière de voir à ce sujet ¹.

Mais il est une affirmation contre laquelle il m'est impossible de ne pas protester. C'est celle que j'ai reproduite en la soulignant dans le texte même de CORRENS.

Bien qu'à l'époque où MILLARDET publia ses observations, l'attention n'était pas attirée sur les lois de MENDEL et leurs importantes conséquences, l'éminent botaniste n'avait nullement négligé de suivre la postérité de ses faux hybrides, et il s'était assuré que, d'une façon générale, les descendants continuaient à garder purement et indéfiniment leur caractère unilatéral.

Une seule fois, cette règle s'était trouvée en défaut. Il s'agissait des hybrides obtenus par le croisement du Fraisier *Black-Haubois* (*F. elatior*) fécondé par *Gaillon rouge* (*F. vesca*): les produits sont exactement du type spécifique maternel. Or, un de ces hybrides à type *elatior* qui avait fleuri sous gaze reproduisit dans sa descendance le type *vesca*.

« *Ce cas*, dit MILLARDET en soulignant la phrase, *est jusqu'ici pour moi, le seul exemple certain de retour spontané d'un faux hybride de Fraisier au type d'une des espèces qui le composent* ». (L. c., p. 13).

Pour unique qu'elle fût, cette exception suffisait à ruiner mon explication des faux hybrides par la parthénogénèse, car en pareille matière, un seul fait positif prévaut sur un grand nombre de faits négatifs. Aussi je crus devoir, avant de publier mon travail du *Cinquantenaire de la Société de Biologie*, consulter MILLARDET sur la valeur de ma théorie et sur le cas exceptionnel qui m'embarrassait.

Le 19 novembre 1899, je recevais de Bordeaux la lettre suivante :

Mon cher collègue,

Vous avez certainement trouvé l'explication de la fausse hybridation, et je vous en fais tous mes compliments.

Je vous envoie un nouvel exemplaire de mon mémoire sur les Fraisiers. Voyez à la page 13, ma note *manuscrite*. Le fait *unique* que je signalais est dû à une erreur. Il y avait certainement dans ma terre de bruyère venue de la lande des graines de *Fragaria*

¹ Voir GIARD (A.). Sur le développement parthénogénésique de la microgamète des Métazoaires. *Comptes rendus de la Société de Biologie*, 4 novembre 1899; et surtout: GIARD (A.). Parthénogénèse de la macrogamète et de la microgamète des organismes pluricellulaires. *Cinquantenaire de la Société de Biologie, volume jubilaire*, 1899, p. 654-657.

vesca qui ont levé avec celles que je semais. J'ai fait depuis plusieurs semis de graines du même faux hybride en terre de bruyère préalablement chauffée à 110 degrés dans l'autoclave et n'ai jamais plus obtenu de *vesca*.

Je pense publier bientôt quelques observations sur ce même sujet.

Bien à vous,

MILLARDET.

La mort a empêché MILLARDET de publier le travail qu'il m'annonçait : il m'a donc paru important de faire connaître cette lettre qui contient l'expression dernière de sa pensée sur le problème de la *fausse hybridation*. Comme on peut en juger, les *faux hybrides* n'étaient plus pour lui le terme ultime d'une série de vrais hybrides de plus en plus voisins d'une des souches parentes, mais bien le résultat d'une pseudogamie avec développement parthénogénétique du pronucleus mâle ou du pronucleus femelle.

Quant à la nécessité de distinguer de la fécondation vraie l'action cinétique qui provoque le développement, c'est-à-dire la fécondation végétative de STRASBURGER, j'ai été des premiers à la proclamer et j'y ai encore fait allusion récemment dans ma note sur la dissociation de la notion de paternité ¹.

¹ GIARD (A.). Dissociation de la notion de paternité, *Comptes rendus de la Société de Biologie*, 25 avril 1903, t. LV, p. 497.

LA POECILOGONIE.

XLI.	— De l'influence de l'éthologie de l'adulte sur l'ontogénie du <i>Palaemonetes varians</i> .	page 397
XLII.	— Sur le bourgeonnement des larves d' <i>As- tellium spongiforme</i> et sur la pœcilo- gonie chez les Ascidies composées.....	— 399
XLIII.	— Nouvelles remarques sur la pœcilogonie	— 403
XLIV.	— Convergence et Pœcilogonie chez les Insectes.....	— 406
XLV.	— Y a-t-il pœcilogonie saisonnière chez <i>Charaxes Jasius</i>	— 412
XLVI.	— La Pœcilogonie.....	— 415

XLI

DE L'INFLUENCE

DE L'ÉTHOLOGIE DE L'ADULTE

SUR L'ONTOGÉNIE DU *PALAEEMONETES VARIANS*

LEACH ¹.

Lorsque je m'occupais, en 1874, du développement du *Molgula socialis*, j'ai insisté sur l'influence que pouvait avoir sur l'évolution ontogénique d'un animal le genre de vie du progéniteur, et j'ai tenté d'expliquer de cette manière les différences de formes embryonnaires des *Molgula* et des *Anurella*, si semblables entre elles à l'état adulte. Depuis, j'ai appliqué les mêmes idées au développement des Ophiures ovipares et vivipares.

Un exemple plus curieux et plus démonstratif encore nous est fourni par le *Palaemonetes varians* LEACH, qui vit tantôt dans les eaux saumâtres des estuaires, tantôt dans des lacs depuis longtemps séparés de la mer et dont l'eau est devenue tout à fait douce. Ici, en effet, il s'agit d'animaux appartenant à la même espèce, absolument identiques entre eux à l'état adulte et présentant un développement différent, suivant qu'ils vivent dans l'eau douce ou dans l'eau salée.

Mon attention a été attirée sur ce fait au cours de l'étude très minutieuse que j'ai dû entreprendre des divers types de Palaemons pour la monographie des Bopyriens, à laquelle nous travaillons, J. BONNIER et moi, depuis plusieurs années.

Des femelles de *Palaemonetes varians* provenant des lacs de l'Italie méridionale, comparées avec celles que l'on peut recueillir dans le vieux port de Wimereux, présentaient, avec ces dernières, une différence très étonnante au moment de la gestation.

Deux femelles, l'une de Naples, l'autre de Wimereux, prises au hasard, mais à peu près de même taille (4 centimètres environ de l'extrémité du rostre à celle de la queue) incubaient la première des œufs longs de 3 demi-millimètres, le second des œufs mesurant plus d'un demi-

¹ *Comptes Rendus de la Société de Biologie*, t. XLI, 4 mai 1889. — (La figure 12 a paru dans la Notice de Giard).

millimètre seulement. Comme conséquence, tandis que la femelle de Wimereux portait 321 œufs, celle de Naples n'en avait que 25, et néanmoins cette dernière paraissait la plus chargée.

Le développement du *Palaemonetes* de Naples a été suivi d'une façon très complète par Paul MAYER. Je n'ai pu encore étudier pas à pas, d'une façon comparative, l'ontogénie des *Palaemonetes* de Wimereux ¹. Mais je crois pouvoir affirmer, dès aujourd'hui, que l'évolution de ce dernier est beaucoup plus explicite et dilatée que celle de la forme d'eau douce, dont les œufs sont chargés d'un vitellus nutritif plus abondant (à peu près dans la proportion de 27 à 1).

Il est intéressant de remarquer que, chez l'Écrevisse fluviatile, les œufs

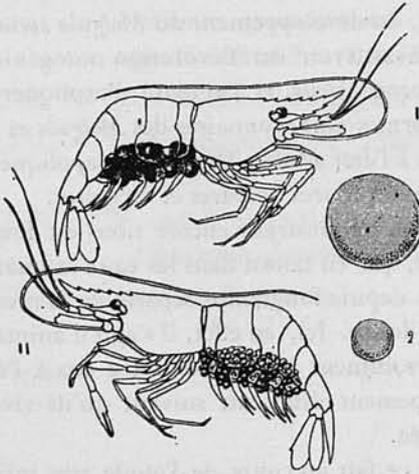


Fig. 12. — La Pæcilogonie chez *Palaemonetes varians*.

I, femelle adulte d'eau douce (Naples). — II, femelle adulte d'eau saumâtre (Wimereux). 1, œuf du type d'eau douce de grandeur comparative à 2, œuf du type saumâtre.

sont également très volumineux et le développement plus direct et plus condensé que chez les types voisins habitant les mers. L'observation pourrait être étendue à bien d'autres animaux d'eau douce appartenant aux groupes les plus divers (Planaires, Oligochaetes, etc.). La cause déterminante de cette modification doit être cherchée très vraisemblablement dans la concurrence vitale, bien moins active dans les eaux douces. Le nombre des embryons peut être réduit sans danger pour l'espèce, et, dès lors, ces embryons peu

nombreux ont la réserve nutritive suffisante pour atteindre le plus rapidement possible, parfois même avant de quitter l'œuf, la forme définitive. La ségrégation maintient la particularité acquise et la rend constante.

Des exemples analogues peuvent être cités parmi les animaux à génération dimorphes d'hiver et d'été (*Leptodora hyalina*, etc.). Mais, dans ce cas, les formes à embryogénie dilatée et condensée alternent avec une certaine

¹ Un travail récemment publié en France sur ce Crustacé n'est malheureusement qu'une compilation sans la moindre vue originale et sans aucune donnée embryogénique.

régularité, suivant les conditions climatériques qui les déterminent.¹ Chez le *Palaemonetes varians*, au contraire, la variation embryogénique est fixée, et ce Crustacé pourrait être comparé à certains papillons qui se ressemblent à l'état adulte, mais présentent des chenilles très différentes (certains *Deilephila* et certains *Cucullia* par exemple).

Les adversaires du transformisme réclament souvent des exemples de modifications accomplies pour ainsi dire sous nos yeux. Je connais peu d'expériences plus convaincantes que celle réalisée par la nature sur *P. varians*, expérience qu'il serait facile de varier dans divers sens, en reprenant pour ce Palaemon le mode opératoire suivi par SMANKEVITSCH dans ses observations sur la transformation des Artémies en Branchipes.

Très importante serait l'étude comparative du développement du *Palaemonetes* d'eau douce dans les diverses localités où il a été signalé. Car il est bien évident qu'en deux points différents la ségrégation a dû s'effectuer à des époques différentes, et l'on peut s'attendre à des modifications ontogéniques variables et progressives avec la diminution de la salure de l'eau, peut-être aussi avec la température du lieu.

XLII

SUR LE BOURGEONNEMENT

DES LARVES D'*ASTELLIUM SPONGIFORME* Gd

ET SUR LA

PÆCİLOGONIE CHEZ LES ACIDIÉS

COMPOSÉES².

Le Diplosomien récemment étudié par A. PIZON³, à Saint-Vaast-la-Hougue, est sans doute celui que S. Jourdain a observé antérieurement dans la même localité⁴. Or il peut rester quelque doute sur l'identité de

¹ Peut-être l'influence du climat s'exerce-t-elle aussi dans une certaine mesure sur le *P. varians*. A ce point de vue, il serait curieux de comparer le *Palaemonetes* des eaux saumâtres de l'Italie à celui de Wimereux.

² *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, 2 fév. 1891.

³ PIZON, *Sur la blastogénèse chez les larves d'Astellium spongiforme* (*Comptes rendus*, 19 janvier 1891).

⁴ JOURDAIN, *Sur les Ascidiés composées de la tribu des Diplosomidæ* (*Comptes rendus*, 15 juin 1885).

cette forme avec l'espèce que j'ai rencontrée à Roscoff et à Wimereux et que j'ai décrite sous le nom d'*Astellium spongiforme*. D'après S. JOURDAIN les orifices oraux ne seraient pas entiers, mais pourvus de six dents très courtes. Sans discuter ici la valeur du genre *Astellium*, je puis affirmer que l'*A. spongiforme*, bien étalé, a l'orifice buccal parfaitement arrondi et entier comme je l'ai dit, et comme l'a depuis confirmé LAHILLE. A l'état de demi-contraction ou sur les individus arrachés du cormus, les bandes musculaires longitudinales du siphon buccal peuvent donner l'illusion de six dents qui, en réalité, n'existent pas.

La ressemblance des larves étudiées par A. PIZON avec celle que j'ai figurée, ne prouve pas grand'chose ; les têtards des *Diplosomidæ*, sont pour la plupart très semblables entre eux et présentent même une grande analogie avec les embryons de Pyrosomes, comme je l'ai établi dans ma Note sur la parenté des *Luciæ* et des *Diplosomidæ* ¹. D'ailleurs, comme je l'ai rappelé dans cette Note, l'*A. spongiforme* type existe aussi à Saint-Vaast et, de plus, cette question de l'identité du *Brevistellium* de S. JOURDAIN avec l'*Astellium* n'a qu'une importance secondaire dans le débat soulevé par A. PIZON.

J'ai représenté sur le têtard d'*Astellium*, récemment éclos, un oozoïte et un blastozoïte complets, plus un deuxième blastozoïte dont je n'ai pas figuré la branchie parce qu'elle n'existe qu'à l'état de bourgeon indifférencié, caché par le futur intestin, la masse brunâtre, désignée par la lettre I³ dans la figure citée par PIZON. Cette masse brunâtre, reste de l'endoderme primitif, a représenté successivement l'intestin primordial de l'oozoïte, puis du premier blastozoïte. Au stade figuré, elle représente l'intestin du deuxième blastozoïte, et elle représentera plus tard, jusqu'à épuisement, l'intestin des blastozoïtes successifs ; de même que, dans tous les œufs à embryogénie condensée, les réserves deutoplasmiques représentent l'archentéron de l'embryon.

Je n'ai dit nulle part, comme l'avance PIZON, que les cinq ou six blastozoïtes presque complètement développés que j'ai observés chez les larves fixées depuis sept ou huit heures dérivait des tubes exodermiques. Je considérais autrefois ces prolongements comme devant servir ultérieurement à l'extension à distance de la colonie, et je leur donnais, pour ce motif, le nom de *tubes stoloniaux*. Mais la colonie étant, dans le début, composée d'une chaîne, l'animalcule le moins développé au

¹ GIARD, Sur l'embryogénie des Tuniciers du groupe des *Luciæ* (*Comptes rendus*, 13 décembre 1875).

moment de l'éclosion était, disais-je, « celui qui se trouve à droite et à la partie inférieure du têtard » dans la figure discutée.

Il y a longtemps que KROHN et METSCHNIKOFF pour les Botrylliens, DELLA VALLE pour les Botrylliens et les *Reticulatæ*, ont relevé l'erreur que nous avons commise, H. MILNE-EDWARDS et moi, en attribuant aux tubes exodermiques un rôle immédiat dans la cormogénèse. Toutefois, il ne me paraît pas encore suffisamment établi que ces organes ne contribuent en aucun moment à la production de nouveaux individus. En ce qui concerne les Diplosomiens, j'ai signalé, en 1872, le bourgeonnement direct, que j'ai appelé improprement *pylorique*, et qu'il vaut mieux désigner sous le nom de *bourgeon œsophagien*. Ce bourgeon correspond, comme je l'ai indiqué depuis pour *Distaplia*, à la cloison ovarienne (*tube épocardique* E. VAN BENEDEN) des Polycliniens¹. PIZON est d'accord avec moi sur ce point, puisqu'il fait naître le bourgeon œsophagien de la *membrane péribranchiale, près de la naissance de l'œsophage*.

Mais il est un fait d'une importance capitale qui semble avoir complètement échappé à PIZON, c'est que chez les Synascidies la rapidité du développement et le nombre des blastozoïtes produits par un même œuf dépend très souvent, dans une large mesure, des conditions éthologiques. J'ai insisté autrefois sur l'indépendance relative des divers rudiments de l'oozoïte et des blastozoïtes, et sur les variations que présente l'embryogénie des Ascidies composées suivant les conditions de milieu et les réserves nutritives mises à la disposition de l'embryon. Dans ses très intéressantes *Recherches sur les Tuniciers*, LAHILLE nous donne un nouvel exemple fort démonstratif de ces variations. Le *Leptoclinum Lacazii*, GIARD (*Diplosomoides*, LAHILLE) présente des œufs de deux sortes qui peuvent se rencontrer dans un même cormus. Les uns, pauvres en vitellus nutritif, donnent de petites larves dont la queue se résorbe de très bonne heure et qui n'ont pas encore bourgeonné le troisième jour; les autres, riches en deutoplasme, produisent des larves qui nagent encore le quatrième jour et contiennent déjà, à ce moment, une colonie de trois individus, dont deux blastozoïtes pourvus de branchies; *au bout d'une douzaine d'heures, on a une colonie d'une dizaine de blastozoïtes*.

Cette observation de LAHILLE confirme d'une façon éclatante mes indications d'il y a vingt ans. D'ailleurs le cas des Synascidies n'est pas isolé dans le règne animal.

¹ A. GIARD, Sur deux Synascidies nouvelles pour les côtes de France (*Comptes rendus*, 26 octobre 1886).



SCHNEIDER et HÆCKEL ont vu que, suivant les quantités de réserves nutritives contenues dans l'œuf, le scyphopolype d'*Aurelia aurita* L. donne naissance par bourgeonnement à une série d'*Ephyra* ou se transforme par hypogénèse en une seule *Ephyra* qui, d'abord fixée, devient nageuse en se métamorphosant en Méduse (*Ephyra pedunculata* HÆCKEL).

L'*Ophiothrix fragilis* MÜLLER, ainsi que je l'ai constaté, pond, suivant les conditions éthologiques, tantôt des œufs qui se transforment en un *pluteus* parfait, tantôt des *pluteus* imparfaits, tels que ceux étudiés par APOSTOLIDES, tantôt même des embryons incapables de nager, qui donnent une Ophiure par développement direct.

Nous avons montré presque simultanément, BOAS et moi, que chez *Palæmonetes varians* LEACH la dimension et le nombre des œufs ainsi que la rapidité des métamorphoses varient suivant que l'animal vit dans les eaux saumâtres du Nord ou dans les lacs d'eau douce du Midi.

Enfin, PORTSCHINSKI a découvert que *Musca corvina* présente des œufs et des larves complètement différents aux environs de Saint-Petersbourg et dans le sud de la Russie.

Je propose de donner le nom de *pæcilogonie* à cette particularité que possèdent certains animaux d'offrir des processus embryogéniques plus ou moins condensés, suivant les conditions éthologiques où vivent les parents et les réserves nutritives accumulées dans l'œuf. L'étude des espèces *pæcilogones* est des plus importantes pour l'Embryogénie comparée, puisqu'elle nous permet de comprendre de quelle façon des types voisins ont pu passer d'une évolution dilatée à un développement plus ou moins condensé. Certains exemples, faussement rattachés aux générations alternantes ou à l'hétérogonie (développement des Trématodes, de *Leptodora hyalina*, etc.), reçoivent aussi une vive lumière si on les rapproche des formes *pæcilogones* dont ils constituent un cas limite compliqué de progénèse.

XLIII

NOUVELLES REMARQUES
SUR LA PŒCİLOGONIE ¹.

Il y a quelques mois, dans une Communication à l'Académie (*Comptes rendus* du 2 février 1891), j'ai fait connaître et désigné sous le nom de *pœcilogonie* la particularité que présentent certains animaux appartenant à une même espèce de suivre un développement ontogénique différent en divers points de leur habitat ou même dans une localité unique, mais dans des conditions éthologiques variées.

La *pœcilogonie* est un phénomène d'ordre général qui mérite toute l'attention des biologistes. Il importe d'en faire ressortir l'importance, et je profite, pour cela, de l'occasion que vient m'offrir la découverte récente de deux cas nouveaux par les professeurs W.-K. Brooks et F.-H. HERRICK ².

Un Crustacé macroure, assez abondant sur la côte atlantique de l'Amérique du Nord, l'*Alpheus heterocheles*, présente trois modes de développement différents suivant les localités où on l'étudie. A Key-West (Floride), l'embryon sort de l'œuf comme la jeune Écrevisse, avec tous les caractères de l'animal adulte; le développement est condensé (cœnogénétique), ainsi que l'avait constaté PACKARD. Aux îles Bahama, au contraire, l'*A. heterocheles* a une larve qui passe par cinq états différents avant de ressembler à l'adulte; le développement est dilaté (palingénétique). Enfin, à Beaufort (Caroline), la même espèce sort de l'œuf sous une forme assez semblable aux stades embryonnaires 2 et 3 des larves observées aux îles Bahama.

Le second cas est encore plus curieux. Dans une même localité (New-Providence, aux Bahama), l'*Alpheus Saulcyi*, commensal de deux sortes d'Éponges, l'une verte, l'autre brune, présente deux modes d'embryogénie différents suivant les conditions éthologiques. Les individus qui vivent dans l'Éponge verte ont un grand nombre d'œufs très petits dont le déve-

¹ *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, 27 juin 1892.

² The embryology and metamorphosis of the Macrourea (*Johns Hopkins University circulars*, vol. XI, n° 97. Baltimore, avril 1892, pp. 67-68).

loppement est dilaté; ceux qui vivent dans l'Éponge brune portent un petit nombre d'œufs très gros, d'où sortiront, par développement condensé, des larves plus rapprochées de l'état adulte.

Le cas de l'*Alpheus Saulcyi* est donc tout à fait comparable à celui de *Palæmonetes varians* que nous avons fait connaître, Boas et moi ¹, mais, comme les deux formes de l'*Alpheus* ont été observées dans une même localité, on peut en déduire que le facteur température n'entre pas directement en jeu dans la production des variétés *macrogenitor* et *microgenitor* de *Palæmonetes* ².

Il est inutile de faire remarquer que la pœcilogonie nous montre de la façon la plus nette, et avec la précision d'une expérience toute faite, par quels processus s'est opéré le passage de l'embryogénie dilatée à l'embryogénie condensée dans les genres très nombreux où ces deux formes de reproduction se rencontrent chez des espèces voisines.

Au point de vue taxonomique, l'importance de la pœcilogonie est très grande également. Qu'une des variétés pœcilogoniques d'une même espèce vienne à présenter une modification, si légère soit-elle, de l'état adulte, les classificateurs ne manqueront pas d'en faire une espèce nouvelle. En raisonnant d'après les idées généralement acceptées aujourd'hui, on justifierait ainsi cette création: sans doute les deux formes sont très voisines à l'état adulte, mais les différences embryogéniques suffisent pour nécessiter une distinction spécifique. Et, en fait, une foule d'espèces entomologiques sont établies sur des considérations de cette nature (par exemple dans les genres *Deilephila*, *Cucullia*, etc.). Il ne sera pas toujours facile de distinguer si des espèces voisines sont issues de races pœcilogoniques ou si elles proviennent de formes convergentes à l'état adulte, mais ayant des larves originairement distinctes. Je crois cependant que, dans beaucoup de cas, l'expérience pourra résoudre la difficulté. Chez les espèces d'origine pœcilogonique, la différenciation des adultes portant sur

¹ A. GIARD, De l'influence de l'éthologie de l'adulte sur l'ontogénie de *Palæmonetes varians* (*Bulletin de la Société de Biologie*, 4 mai 1889, p. 326-328, et Boas, *Vidensk. Meddel. fra naturh. Foren. i Kjobenhavn*, 1889).

² Il serait intéressant de savoir jusqu'à quel point les variétés pœcilogoniques sont transmissibles par hérédité. Brooks paraît croire que chez *Alpheus Saulcyi* les individus parasites de l'Éponge verte (var. *microgenitor*) sont nés de la variété de l'Éponge brune (var. *macrogenitor*); qu'arrivés à une certaine taille ils ont émigré dans l'Éponge verte et se sont adaptés à ce nouvel habitat. Cette opinion ne me paraît pas démontrée, bien que l'exemple de *Leptoclinum lacazii* où les individus pœcilogoniques habitent le même cormus et celui de *Leptodora* dont nous parlons plus loin semblent venir l'appuyer. Dans le cas de *Palæmonetes*, la question pourrait être tranchée par l'expérience, et je regrette bien que l'installation insuffisante du laboratoire de Wimereux ne m'ait pas permis de la résoudre.

des caractères quelconques et généralement indépendants du système génital, la fécondité des croisements sera le plus souvent conservée à un certain degré. Chez les espèces convergentes, au contraire, la différenciation spécifique étant établie depuis longtemps et bien antérieurement à la convergence, les croisements seront stériles et souvent même impossibles. J'ai constaté, par exemple, que les diverses espèces de *Typhlocyba* de la section de *T. rosæ*, si merveilleusement convergentes qu'on les distingue difficilement même à la loupe, sont dans un état d'amixie forcée, l'appareil copulateur présentant des différences énormes chez des formes qui paraissent identiques et qui vivent souvent côte à côte sans jamais se croiser (*T. rosæ*, *T. hippocastani*, *T. douglasi*, etc.). La comparaison des formes pæcilogoniques et des formes convergentes nous explique ainsi dans une certaine mesure les différences qui existent au point de vue de la fécondité des croisements des diverses espèces à l'état sauvage, différences qui ont vivement et à juste titre préoccupé DARWIN et ROMANES.

J'ai montré ailleurs que le développement dimorphe de *Leptodora hyalina* et de certains *Syncoryne*, souvent désigné sous le nom vague et confus de *génération alternante*, est, en réalité, un cas de *pæcilogonie saisonnière*, se rattachant facilement aux exemples de *pæcilogonie géographique* et de *pæcilogonie éthologique* que nous avons cités. Le dimorphisme saisonnier de quelques Lépidoptères, Diptères, etc., n'est qu'un cas limite de *pæcilogonie saisonnière*.

Lorsque la condensation embryogénique est poussée plus loin, elle aboutit à des phénomènes de progénèse qui viennent encore compliquer la pæcilogonie, soit éthologique (cas de l'Axolotl), soit saisonnière (cas des Cténophores signalé par CHUN). Enfin la parthénogénèse obligatoire, qui n'est, comme je l'ai fait voir ¹, que le résultat de la condensation embryogénique étendue aux premiers phénomènes de l'ovogénie, peut aussi s'ajouter à la pæcilogonie. Les phénomènes connus sous le nom d'*hétérogonie* chez les Trématodes, les Aphidiens, les Cynipides, etc., le développement pædogénétique des Cécidomyies et des *Chironomus* ne sont que des cas de pæcilogonie éthologique ou saisonnière compliqués de parthénogénèse.

¹ GIARD, Sur les globules polaires, etc. (*Bull. scientifique*, t. XXII, p. 220; 1890).

XLIV

CONVERGENCE ET PŒCILOGONIE

CHEZ LES INSECTES ¹.

C'est un fait bien connu de tous les entomologistes que certains Insectes, très semblables entre eux à l'état adulte, ont des larves fort différentes. De nombreux exemples de cette particularité ont été signalés, principalement parmi les Lépidoptères, dont les larves sont mieux connues que celles des autres groupes. Mais tous les Insectes à métamorphoses complètes peuvent présenter le même phénomène, et, s'il est beaucoup plus rare chez les *Ametabola*, c'est que, chez ceux-ci, le passage de l'état larvaire à l'état parfait se faisant graduellement, d'une façon insensible, la larve et l'*imago* sont soumises à peu près aux mêmes adaptations.

Une des questions les plus importantes et en même temps un des problèmes les plus difficiles à résoudre de la zoologie moderne est de savoir si, dans l'appréciation des rapports de parenté entre animaux semblables, mais présentant une embryogénie différente, il convient d'attacher plus d'importance aux dissemblances évolutives qu'à la similitude des adultes.

La question se résoudrait immédiatement par l'affirmative si le principe de FRITZ MUELLER, la loi biogénétique fondamentale de SERRES et de HÆCKEL, était applicable dans toute sa rigueur, c'est-à-dire si les divers stades ontogéniques d'un animal répétaient exactement la phylogénie ou les formes ancestrales successives. En effet, s'il en était ainsi, l'embryogénie nous indiquerait les véritables rapports de parenté, et la ressemblance plus ou moins grande des adultes dans certains cas, devrait être interprétée comme le résultat d'une convergence due à l'éthologie similaire de ces formes adultes.

Mais, chez les animaux à métamorphoses, les formes embryonnaires sont soumises, pendant une longue période, à l'action modificatrice des milieux et souvent même leur évolution dépend, dans une large mesure, de l'éthologie de l'adulte. Dès lors, le principe de FRITZ MUELLER devient difficilement applicable, et, chose singulière, mais pourtant très réelle,

¹ Bulletin de la Société entomologique de France, 1894.

la détermination des rapports de parenté devient d'autant plus ardue que l'on connaît mieux les diverses phases évolutives. Il est vrai que si une demi-science vient ainsi compliquer le problème, nous pouvons espérer qu'une science plus complète, je veux dire la connaissance de l'embryogénie dynamique d'un plus grand nombre d'espèces, nous en donnera la solution.

Dès aujourd'hui, nous pouvons distinguer deux grandes catégories d'Insectes se ressemblant à l'état adulte et différant aux stades primordiaux de l'évolution.

1^o Certains Insectes appartenant à un même genre ou à des genres distincts, parfois même assez éloignés, et présentant, en tout cas, des états larvaires bien différents, ont des formes adultes très voisines par suite de convergences dues aux conditions de milieu, quelle que soit d'ailleurs la nature de ces convergences (ressemblance protectrice, mimétisme direct ou indirect, isotypie, etc.) ;

2^o Chez d'autres Insectes, les diverses générations d'une même espèce considérées aux divers points de la distribution géographique, aux diverses saisons de l'année ou dans des conditions de nutrition différentes, ont des larves qui ne se ressemblent pas, bien que l'adulte reste constamment semblable à lui-même ou ne présente que des modifications très légères. C'est ce que nous avons appelé *pæcilogonie*¹. Dans ce cas, les larves sont devenues divergentes en s'adaptant à des milieux éthologiques différents.

Le résultat final est le même dans les deux cas ; mais, au point de vue de la consanguinité et par suite de la classification naturelle, ces deux catégories de faits sont loin d'avoir la même signification. Les espèces voisine *d'origine pæcilogonique* ont entre elles la parenté la plus étroite et doivent être rapprochées les unes des autres malgré leurs divergences embryonnaires ; les espèces qui se ressemblent *par convergence* peuvent, au contraire, n'avoir que des rapports phylogéniques assez éloignés et doivent être considérées comme nettement distinctes.

Au point de vue pratique, il n'est pas toujours bien commode de décider si deux formes ressemblantes sont des espèces *pæcilogoniques* ou des espèces *convergentes*.

Dans certains cas, cependant, la distinction est facile et le doute n'est pas permis.

¹ A. GIARD. Sur le bourgeonnement des larves d'*Astellium spongiforme* Gd. et sur la *Pæcilogonie* chez les Ascidies composées (C. R. de l'Académie des sciences, 2 février 1891).

A. GIARD. Nouvelles remarques sur la *Pæcilogonie* (C. R. de l'Académie des sciences, 27 juin 1892).

Lorsque, par exemple, les espèces qui, par une lente sélection, sont devenues convergentes, appartiennent à des genres suffisamment éloignés, les caractères anatomiques profonds et les caractères embryogéniques ne sont pas altérés par la convergence au point d'être méconnaissables. La ressemblance n'est que superficielle, et si les anciens naturalistes ont pu être trompés par l'aspect similaire des adultes, l'erreur n'est plus possible aujourd'hui. Le mimétisme si parfait des *Leptalis* et des *Ithomia*, celui de *Papilio paradoxa* et d'*Euplœa midamus*, l'imitation des Danaïdes ou des Acréides par diverses espèces de *Papilio* ou de *Diadema* n'en imposent plus à aucun entomologiste. La ressemblance, d'ailleurs moins exacte, de *Dichonia aprilina* L. et *Moma Orion* Esp., est encore un exemple du même genre ¹.

Même lorsque la convergence des adultes a lieu chez des espèces congénères, ce qui nous prive, en grande partie, des indications de l'anatomie comparée, on peut encore, dans bien des cas, reconnaître l'origine nettement distincte des deux espèces et établir que leur ressemblance est due à l'action du milieu sur l'*imago*. C'est ce qui a lieu, par exemple, dans les cas d'isotypie. Quelque voisines que soient des formes telles que *Pieris brassicæ* et *Pieris rapæ*, les divers *Euplœa*, etc., le fait que ces espèces fréquentent les mêmes localités sans se confondre et sans se croiser, indique clairement que les différences larvaires qu'elles présentent, dans des conditions de milieu identique, sont des différences phylogéniques anciennes.

¹ Dans un article sur quelques cas de faux mimétisme, publié récemment dans *Le Naturaliste* (15 février 1894), M. le professeur PLATEAU regardé comme faux le mimétisme de ces deux Noctuéliens, car les dates d'apparition des deux espèces sont si différentes, dit notre collègue, qu'il faudrait de véritables perturbations dans les saisons pour les rencontrer à la même époque de l'année. Nous ne pouvons accepter cette manière de voir ; les conditions que M. PLATEAU réclame pour le mimétisme vrai sont beaucoup trop étroites. Il suffit de lire les travaux de WALLACE pour comprendre que, même actuellement, une espèce imitatrice n'a pas nécessairement la même distribution que l'espèce mimée, l'une ou l'autre pouvant disparaître par extinction ou apparaître par introduction d'une façon indépendante dans certaines localités. Il faut, dans les questions de ce genre, envisager les espèces en question non seulement dans l'espace, mais dans le temps, le mimétisme pouvant survivre aux causes qui l'ont produit. En ce qui concerne les deux Noctuelles qui nous occupent, il est facile de répondre à l'objection de M. PLATEAU. *Moma Orion* paraît en plaine vers le mois de juin, mais dans nos régions montagneuses, il est plus précoce et on le rencontre en avril-mai ; quant à *Dichonia aprilina*, BRUAND l'a obtenu d'éclosion printanière et BERCE émet la supposition très vraisemblable que, en Suède, où l'hiver arrive de bonne heure, les éclosions n'ont lieu qu'au mois d'avril, ce qui justifierait le nom donné par LINNÉ (voir BERCE, Faune ent. Fr., Noctuelles, 2^e part., p. 52). D'ailleurs, le mimétisme des *M. Orion* et *D. aprilina* est manifestement un mimétisme indirect ; ces deux papillons ressemblent aux Lichens et le dessin fondamental, très constant chez les diverses Noctuelles, vient aider à la convergence.

La chose est encore bien plus évidente lorsqu'il s'agit d'Hyménoptères parasites, isotypes, dont les larves ont habité dans un même hôte ou de parasites des végétaux dont les larves ont vécu côte à côte sur la même plante. *Hormomyia capreae* BREMI se distingue à peine, à l'état adulte, d'une autre Cécidomyie, vivant également très souvent sur le Saule-Marceau, *Salix capreae*, et dont la galle a été décrite par SCHLECHTENDAL sous le n° 332¹. Mais les larves de ces deux Diptères restent distinctes et produisent des galles très différentes sur les feuilles du même arbre. Il n'y a donc nul doute que la ressemblance des adultes est une simple convergence et n'indique pas une parenté immédiate.

Lorsque, au lieu de vivre dans un même milieu, les larves ont un habitat différent, la question devient beaucoup plus délicate à résoudre.

GUENÉE dans un remarquable mémoire sur quelques *Bombyx* européens², a considéré comme espèces distinctes deux types, *Bombyx spartii* HB. et *Bombyx callunæ* PALEN, qui représentent, l'un une forme méridionale, l'autre une forme septentrionale, du *B. quercus* L. Si l'on examine une collection un peu étendue de *B. quercus*, telle que celle de notre collègue M. J. FALLOU, on voit facilement qu'il est à peu près impossible de séparer les adultes de ces trois espèces, certaines formes de *B. quercus* passant manifestement, comme GUENÉE et BELLIER DE LA CHAVIGNERIE le reconnaissaient déjà, soit à *B. spartii*, soit à *B. callunæ*.

GUENÉE a découvert que la chenille jeune de *B. callunæ* diffère de celle de *B. quercus*, mais que les divergences ne tardent pas à diminuer après les premières mues et finissent même par disparaître. On pourrait être tenté de voir dans cette dissemblance des larves à l'état jeune une preuve de la séparation primitive des deux espèces. Mais l'habitat différent suffirait à expliquer cette divergence; l'une des deux formes, sans doute *B. callunæ*, a gardé la première larve ancestrale, qui s'est altérée chez *B. quercus* et *B. spartii*, et ces espèces doivent vraisemblablement être considérées comme des formes pæcilogoniques légèrement modifiées à l'état adulte³.

¹ SCHLECHTENDAL. Die Gallbildungen (Zoocecidien), 1891, p. 40.

² Ann. Soc. ent. Fr., 1858, p. 435 à 442.

³ La fécondité des espèces considérées dans leurs croisements *inter se* pourra quelquefois permettre de reconnaître si, dans un cas donné, il y a convergence ou pæcilogonie. En effet, chez les espèces convergentes, la différenciation spécifique étant établie depuis longtemps et bien antérieurement à la convergence, celle-ci ne s'exerçant pas d'ailleurs sur les organes génitaux, les croisements seront stériles et souvent même impossibles. Chez les espèces d'origine pæcilogonique, au contraire, la différenciation des adultes portant sur des caractères quelconques et souvent indépendants du système génital, la fécondité des croisements pourra être gardée. Mais ce dernier point n'est pas constant et les organes génitaux peuvent être modifiés rapidement chez des espèces nettement pæcilogoniques.

Nous avons d'ailleurs des preuves directes de l'existence de la pœcilogonie chez les Insectes.

Dans deux mémoires très importants, publiés en russe, et dont nous devons l'analyse à notre savant collègue C.-R. von OSTEN-SACKEN, l'entomologiste russe PORTCHINSKY a démontré que la vulgaire *Musca corvina* présente deux formes larvaires distinctes dans les diverses parties de son vaste habitat. Dans le nord de la Russie, cette Mouche coprophage pond généralement vingt-quatre œufs de taille moyenne, d'où sortent des larves qui présentent deux phases très nettes d'évolution. En Crimée et dans le sud de la Russie, où les Insectes coprophages sont plus abondants et par suite la concurrence vitale plus intense, le même Diptère ne pond plus qu'un œuf très volumineux, dont la métamorphose, très rapide et condensée, rappelle celle des Pupipares, la larve arrivant presque d'emblée à sa dernière phase évolutive.

Des faits analogues sont d'ailleurs connus chez divers Lépidoptères et notamment chez le Ver à soie du Mûrier (*Serica mori*). Dans le sud de l'Europe, cette espèce fournit une race intéressante, dite *Trevoltini*, qui, non seulement, donne plusieurs générations annuelles, mais se distingue du type en ce que les chenilles ne subissent que trois mues au lieu de quatre. Cultivée dans le nord, cette race ne tarde pas à reprendre les caractères ordinaires de l'espèce (la seconde ou la troisième année), ainsi que l'a constaté ROBINET ¹.

Comme la chenille de *Serica mori* varie peu en grandissant, la particularité physiologique de la suppression d'une mue ne frappe guère l'œil ; mais, dans d'autres cas, les modifications morphologiques sont plus apparentes.

Th. GOOSSENS a signalé plusieurs exemples fort intéressants de pœcilogonie géographique. La chenille de *Deilephila euphorbiae* ne présente pas, dans l'Ardèche et dans le département du Var, le pointillé jaune ordinaire et les taches rosées sont remplacées par des taches d'un jaune pâle. La chenille d'*Heliothis marginata*, blonde ou verte dans le nord, est le plus souvent d'un brun presque noir en Provence. Dans le midi de la France, la partie dorsale de la chenille de *Zygæna fausta* est presque toujours fauve ; à Paris, cette partie est vert d'eau ².

¹ ROBINET. *Art d'élever les Vers à soie* ; traduction du comte Dandolo, 1825, p. 317.

² Th. GOOSSENS. *Des variations sur les chenilles* (Ann. Soc. ent. Fr., 1871, p. 118). — Voir aussi sur le même sujet les observations de MAC LACHLAN, Maurice GIRARD et J. FALLOU (Ann. Soc. ent. Fr., 1867, p. 323 et suiv.). Ces diverses publications ont été trop oubliées par les auteurs qui se sont occupés récemment de ces questions si importantes et généralement si mal étudiées.

Que, dans des cas de ce genre, les adultes des deux variétés pœcilogoniques arrivent à différer quelque peu aux deux extrémités de l'habitat, et l'on ne manquera pas d'établir deux espèces en disant : Sans doute, les Insectes parfaits sont peu différents, mais les larves présentent aussi des dissemblances qui ne permettent pas la réunion des deux formes.

C'est ce qui est arrivé bien certainement pour un grand nombre d'espèces dites *vicariantes* ou *représentatives* de l'ancien et du nouveau continent : *Triæna psi* et *Triæna occidentalis*, par exemple. La comparaison des iconographies de GUENÉE et d'ABBOT est très instructive à cet égard ¹.

Parfois même, la variation des adultes portera exclusivement sur les caractères anatomiques de l'armature génitale, de telle sorte que les formes pœcilogoniques, tout en gardant une grande ressemblance à l'état adulte, ne pourront plus être croisées, et cet état d'amixie facilitera plus tard la divergence des deux espèces, même si elles restent en contact dans un point de leur habitat. C'est ainsi que, d'après GROTE et SMITH, *Agrotis haruspica* et *Agrotis rubifera* sont des formes américaines représentatives des types européens *A. augur* et *A. rubi*, dont elles diffèrent seulement par l'armature génitale mâle ².

Mais, dès que ces modifications de l'appareil génital interviennent, on peut se demander si elles n'ont pas précédé et déterminé la pœcilogonie, au lieu d'être causées par elle ou produites après elle. Cette question est difficilement résoluble aujourd'hui et rentre dans les nombreux problèmes que ROMANES a posés dans son travail sur la *sélection physiologique* ³.

Dans d'autres circonstances, la pœcilogonie paraît être due à la nourriture différente des larves. Si certaines chenilles sont modifiées directement

¹ Un cas opposé à celui de la *convergence* est celui de la *divergence* des adultes chez des espèces ayant des larves semblables, par exemple *Jochoaera alni* d'Europe et *J. funeralis* d'Amérique. Les faits de ce genre rendent plus compréhensibles les cas de *pœcilogonie* énumérés ci-dessus.

² Voir aussi TUTT, *British Noctua*, V, 1892, Introduction, p. xvi.

³ Au même ordre d'idées se rattache l'étude des variétés génitales des Orthoptères du genre *Nisoniades* et des diverses espèces de *Typhlocyba*, du groupe de *T. rosae*, *hippocastani*, *douglasi*, etc. J'ai signalé ailleurs la ressemblance extraordinaire de ces dernières, qui vivent sur les mêmes végétaux et aux mêmes époques, mais dans un état d'amixie forcée. Les parasites de ces *Typhlocyba* (Diptères et Hyménoptères) étant identiques, il est difficile de voir dans cette ressemblance un mimétisme direct. [Voir A. GIARD, *Nouvelles remarques sur la pœcilogonie*, C. R. de l'Académie, 27 juin 1892, et sur la castration parasitaire des *Typhlocyba* par une larve d'Hyménoptère (*Aphelopus melaleucos* Dalm.) et par une larve de Diptère (*Athaleura spuria* Meig.), C. R. de l'Académie des sciences, 4 novembre 1889].

par la plante nourricière, comme cela est connu chez un grand nombre d'espèces, on comprend aussi que quelques-unes se soient adaptées définitivement à une plante déterminée et aient gardé d'une façon permanente une livrée différente. POULTON a montré, en effet, après bien d'autres, que beaucoup de chenilles se laissent mourir de faim plutôt que de toucher à une nourriture dont leur race a perdu l'habitude. Peut-être est-ce à une pœcilogonie nourricière qu'il faut attribuer la livrée différente des chenilles de *Cucullia verbasci* et *C. scrophulariæ*, Noctuelles dont la similitude à l'état adulte ne s'explique guère facilement par la convergence.

Enfin, certains cas de ressemblance chez des Insectes dont les larves sont différentes, mais vivent dans les mêmes localités, parfois sur les mêmes plantes, sont difficiles à interpréter dans l'une ou l'autre des alternatives que nous avons indiquées (*convergence* ou *pœcilogonie*). Nous citerons, par exemple, *Lithosia complana* et *L. lurideola*, *Deilephila euphorbiæ* et *D. nicæa*.

Au reste, nous nous sommes donné uniquement pour but, dans cette courte note, de poser un problème très important de biologie générale, touchant à la fois à l'embryogénie, à l'éthologie et à la taxonomie. Peut-être, par certains côtés, le problème est-il abordable expérimentalement. En tous cas, la question pourra recevoir de vives lumières de la part de nos collègues spécialistes, s'ils veulent bien étudier de près les divers cas du genre de ceux énumérés ci-dessus, qui passent journellement sous leurs yeux et dont ils peuvent, mieux que personne, préciser le déterminisme naturel.

XLV

Y A-T-IL PŒCILOGONIE SAISONNIÈRE

CHEZ *CHARAXES JASIUS* L. ?¹

Il a paru, dans le cours de l'année dernière, deux excellents mémoires sur l'évolution de *Charaxes Jasius* L. Le premier, dû à M. le Dr P. STÉPI, a été publié dans la *Feuille des jeunes Naturalistes*, sous le titre : « Contribution à l'histoire naturelle de *Charaxes jasius* » (F. J. N.,

¹ *Bulletin de la Société Entomologique de France*, 1904.

XXXIII, n° 388 [février 1903], pp. 56-63). Le second, dont l'auteur est M. l'abbé J. ALBISSON, est intitulé : « Notes biologiques pour servir à l'histoire naturelle de *Charaxes jasius* » ; il est imprimé dans le t. XXX (p. 77-82) du *Bulletin de la Société d'étude des Sciences naturelles de Nîmes*, sorti des presses en novembre 1903.

A la lecture de ces notes, on constate facilement que les deux entomologistes, bien qu'assez voisins, ont travaillé tout à fait indépendamment chacun de son côté, l'un à Marseille, l'autre à Nîmes. Tous deux ont fait preuve de beaucoup de persévérance et de sagacité et leurs observations portent le cachet de l'observation la plus consciencieuse.

Aussi convient-il d'attribuer une importance toute particulière aux discordances qui existent dans leurs descriptions et de chercher s'il ne serait pas possible de les interpréter sans mettre en doute l'exactitude de l'un ou de l'autre observateur.

Voici, placés côte à côte, en parallèle et en serrant de très près le texte des deux auteurs, les points principaux où ils sont en divergence :

D'après M. P. STÉPI.

- 1° La jeune chenille sort de l'œuf en perçant au moyen de ses mandibules la partie inférieure de l'entonnoir formé par le micropyle. Elle en agrandit l'ouverture en rongant la coquille qu'elle finit par dévorer entièrement.
- 2° A sa naissance la chenille de *Jasius* mesure un millimètre et demi de long. Elle est jaune ; une bande noire entoure la tête, embrassant les mandibules, les côtés du casque et les cornes.
- 3° Au moment de se suspendre pour se chrysalider, la chenille de *Jasius* mesure cinq centimètres et demi de long. La chenille subit cinq mues, non compris la nymphose. Quelquefois, mais très rarement, la chenille se transforme après la quatrième mue.

D'après M. J. ALBISSON.

- 1° A l'aide du devant de sa tête la jeune larve, à l'éclosion, fait sauter le couvercle de sa prison.
- 2° A sa naissance la chenille est longue d'environ cinq millimètres, ce qui est une belle taille pour un Diurne. Sa couleur est d'un vert jaunâtre ; la tête est complètement noire... Les appendices cornus qui surmontent la tête sont jaunâtres.
- 3° Arrivée au terme de sa croissance, la chenille mesure de trois et demi à quatre centimètres.
- 4° Il y a quatre mues.

En raison même du voisinage des lieux où ont eu lieu les observations, on ne peut évidemment songer à une pæcilogonie géographique. D'autre

part la chenille de *Charaxes jasius* vivant exclusivement sur l'Arbousier (*Arbutus unedo* L.), on ne peut supposer non plus qu'il s'agisse d'une variation due à une différence de nourriture.

Il y a tout lieu au contraire de faire intervenir une influence saisonnière. En lisant avec soin les mémoires de MM. P. SIÉPI et J. ALBISSON, on s'aperçoit, en effet, que le premier a étudié surtout les chenilles de la génération d'été, durant 43 jours et donnant le papillon en septembre, tandis que M. ALBISSON s'est occupé exclusivement des chenilles écloses en septembre, passant l'hiver et donnant le papillon au mois de juin de l'année suivante. Il y aurait donc chez *Charaxes jasius* pœcilogonie saisonnière, c'est-à-dire évolution différente des deux générations de printemps et d'été. Le léger dimorphisme saisonnier décrit et figuré soigneusement chez l'adulte par M. le D^r SIÉPI serait accompagné de dissemblances morphologiques et éthologiques chez les larves ; une des plus intéressantes porterait sur la taille de la larve à la naissance, une autre sur le nombre des mues.

Des faits analogues sont connus chez un certain nombre d'animaux inférieurs. Peut-être ne sont-ils pas excessivement rares chez les Insectes. Mais les renseignements que nous avons sur les premiers états de ces Arthropodes sont encore si maigres et généralement si peu précis qu'on a pu considérer comme des erreurs d'observation les quelques cas où des indications de ce genre ont été fournies. C'est pourquoi on ne saurait trop insister sur l'intérêt qu'auraient des études faites à ce point de vue sur des espèces même vulgaires, pourvu qu'on y procédât avec un soin minutieux et une précision dont MM. SIÉPI et ALBISSON nous ont donné l'exemple.

Il existe encore une légère différence entre les faits observés par nos deux confrères, mais celle-ci me paraît sans grande signification. « Les chenilles hivernant, dit M. SIÉPI, restent souvent des semaines entières sans manger ; on comprend aisément que leurs rangs soient considérablement éclaircis ». M. ALBISSON croit, au contraire, qu'à part les attaques des Oiseaux insectivores, les chenilles n'ont rien à craindre et souffrent peu du jeûne, du froid, de la pluie et même de la gelée. On comprend que de semblables appréciations peuvent varier avec les années, l'exposition et d'autres facteurs cosmologiques ou biologiques.

XLVI

LA POECILOLOGIE ¹.

« Toutes les fois que l'on voit un fait *exceptionnel*, le premier travail, je dirai presque le premier devoir imposé à l'homme de science, est de faire tous ses efforts pour le faire rentrer dans la règle commune par une explication qui exige quelquefois plus de travail et de méditation que la découverte elle-même. . . . ».

« Mais quand un fait *exceptionnel* échappe à toute explication ou du moins résiste à tous les efforts que l'on a fait consciencieusement pour le soumettre à la loi commune, il faut en chercher d'autres qui lui soient analogues ; quand on les a trouvés, il faut les classer *provisoirement* au moyen de la théorie qu'on s'est formée ».

H. SAINTE-CLAIRE DEVILLE, Recherches sur la décomposition des corps par la chaleur et la dissociation (*Bibliothèque universelle. Archives*, IX, p. 59 ; 1860).

Une des questions les plus importantes et en même temps un des problèmes les plus difficiles à résoudre de la zoologie moderne, est de savoir si, dans l'appréciation des rapports de parenté entre animaux semblables à l'état parfait, mais présentant une embryogénie différente, il convient d'attacher plus d'importance aux dissemblances évolutives qu'à la similitude des adultes.

La question se résoudrait immédiatement par l'affirmative si le principe de Fritz MUELLER, la loi biogénétique fondamentale de SERRES et de HÆCKEL, était constamment applicable dans toute sa rigueur, c'est-à-dire si les divers stades ontogénétiques d'un animal répétaient exactement la série phylogénique ou les formes ancestrales successives. En effet, s'il en était ainsi, l'embryogénie nous indiquerait les véritables rapports de parenté, et la ressemblance plus ou moins grande des adultes chez des types à embryons dissemblables devrait être interprétée comme le résultat d'une convergence due à l'éthologie similaire de ces formes adultes.

Mais il arrive fréquemment que le développement embryonnaire est simplifié et abrégé chez certains types dits cœnogénétiques, et chez les

¹ Ce mémoire a été présenté au Congrès international de Zoologie, réuni à Berne le 15 août 1904 ; il a été publié, en outre, dans le *Bulletin scientifique* t. XXXIX, 1905, p. 153-187.

animaux à embryogénie explicite les formes larvaires palingénétiques sont soumises pendant une longue période à l'action modificatrice des milieux et souvent aussi leur évolution dépend dans une large mesure de l'éthologie de l'adulte. Dès lors, le principe de Fritz MUELLER devient d'une application délicate et, chose singulière, mais pourtant très réelle, la détermination des rapports de parenté devient d'autant plus ardue que l'on connaît mieux les diverses phases évolutives. Il est vrai que si une demi-science vient ainsi compliquer le problème, nous pouvons espérer qu'une science plus complète, — je veux dire la connaissance de la morphodynamique embryonnaire d'un plus grand nombre d'espèces, — nous facilitera la solution.

Dès à présent, nous pouvons distinguer deux grandes catégories d'animaux se ressemblant à l'état adulte et présentant des dissemblances plus ou moins grandes aux diverses périodes de l'ontogénie.

1° Certaines formes appartenant à un même genre ou à des genres distincts, parfois même assez éloignés mais présentant en tous cas des larves bien différentes, ont des états adultes très voisins (quelquefois difficiles à séparer) par suite de convergences dues aux conditions de milieu, quelle que soit d'ailleurs la cause de ces convergences (homochromie, ressemblance protectrice, mimétisme direct ou indirect, isotypie, etc.).

2° Chez d'autres animaux, les divers individus ou les diverses générations d'une même espèce considérés en des points variés de la distribution géographique, aux diverses saisons de l'année, ou dans des conditions de nutrition différentes, ont des larves qui ne se ressemblent pas, bien que l'adulte reste constamment semblable à lui-même, ou ne présente que des modifications très légères. C'est la particularité que j'ai désignée naguère (92) sous le nom de pœcilogonie. Les larves sont devenues divergentes en s'adaptant à des milieux différents. L'hérédité a maintenu la similitude des adultes.

Le résultat final est le même dans les deux cas : variété dans l'évolution, ressemblance très grande ou presque identité à l'état parfait. Mais au point de vue de la consanguinité et par suite de la classification naturelle (généalogique) ces deux catégories de faits sont loin d'avoir la même signification. Les espèces voisines d'origine pœcilogène ont entre elles la parenté la plus étroite et doivent être rapprochées les unes des autres malgré leurs divergences embryonnaires ; les espèces qui se ressemblent par convergence peuvent au contraire n'avoir que des rapports phylogé-

niques assez éloignés et doivent être considérées comme nettement distinctes.

Lorsque je signalai, il y a une quinzaine d'années, les premiers exemples connus de pæcilogonie, ces faits paraissaient rares et exceptionnels. Depuis, on les a observés très souvent et dans presque tous les groupes d'animaux. Peut-être, cependant, n'ont-ils pas été encore étudiés avec un soin suffisant. En outre, parmi les zoologistes qui les ont fait connaître, il en est peu qui en aient saisi toute la portée. La plupart n'ont pas su se dégager d'un cercle vicieux dont on retrouve plus ou moins la trace dans leurs écrits. Ils ont considéré les modifications embryonnaires qu'ils avaient constatées comme des caractères taxonomiques suffisants pour l'établissement de nouvelles espèces et ne se sont pas préoccupés de rattacher ces variations à des causes éthologiques ou, en général, aux facteurs primaires de l'évolution.

Il m'a donc paru qu'il serait utile d'attirer à nouveau l'attention sur des phénomènes si curieux et de faire ressortir la valeur des arguments qu'ils fournissent à la théorie de la descendance modifiée.

Le premier fait qui semble souvent conditionner la pæcilogonie est l'apparition de l'endotokie chez des espèces appartenant à des groupes où la règle est l'exotokie. Corrélativement, et probablement comme conséquence de l'accumulation des réserves plus abondantes dans l'œuf, la viviparité se substitue à l'oviparité et l'ontogénie tend à prendre une allure plus ou moins cœnogénétique.

CŒLEENTERATA. — Chez les Cœlentérés, le facteur primaire qui paraît déterminer ces modifications est l'habitat dans des eaux plus froides, soit qu'il s'agisse d'animaux vivant dans les grandes profondeurs, tels que le Corail noble (de LACAZE-DUTHIERS) ou le *Sympodium coralloïdes* (A. KOWALEWSKY et MARION), soit que l'on ait affaire à des types à la fois abyssaux et subpolaires : diverses espèces de *Nephthya* (KOREN et DANIELSEN), *Gorgonia capensis* (S.-J. HICKSON).

Lorsque, chez une espèce, l'influence modificatrice se fait sentir seulement chez un certain nombre d'individus placés dans des conditions spéciales, nous voyons se réaliser un exemple typique de pæcilogonie. C'est ce qui a lieu chez un Alcyonaire, *Clavularia crassa* M. EDW., qui habite généralement dans la zone littorale de la Méditerranée tout à fait près du rivage, au milieu des rhizomes de *Posidonia*. MARION et KOWALEWSKY ont fait connaître, en 1883, une variété de cette espèce qui se fixe dans les eaux un peu plus profondes, à la face inférieure des pierres,

et que pour cette raison ils ont nommée *Clavularia petricola*. *C. petricola* ne diffère morphologiquement de *C. crassa* que par une légère différence dans la forme des spicules ou sclérites. Mais j'ai pu constater maintes fois, chez les Synascidies et chez les Bryozoaires, combien ces productions peuvent varier dans une même espèce et, sans sortir du groupe des Alcyonaires, MARION rappelle qu'il a eu l'occasion d'observer des variations analogues chez deux formes d'*Alcyonium* (*A. palmatum* des fonds vaseux et *A. palmatum* forme acaule des fonds coralligènes) sans les consacrer par un terme spécifique nouveau (78).

« Mais, ajoute-t-il, nous avons ici, à propos des Clavulaires, un élément de plus, un phénomène biologique important qui, ailleurs, dans d'autres groupes, aurait incontestablement une valeur assez considérable; nous voulons dire la *viviparité* régulière des Clavulaires pétricoles opposée à l'*oviparité* constante des Clavulaires des Posidonies. Cela suffirait pour admettre une espèce physiologique en l'absence de toutes différences morphologiques (83) ».

Dans cet exemple, nous pouvons admettre que la variation déterminée par les facteurs primaires n'est pas encore fixée par l'hérédité. Les deux formes vivent côte à côte; il n'y a pas d'amixie (pas d'amixie géographique tout au moins); mais que l'isolation ou la sélection physiologique entrent en jeu, et nous pouvons prévoir la naissance d'une espèce nouvelle, ou, si l'une des formes vient à disparaître, étant moins bien armée dans la lutte pour la vie, tout se passera comme si une des deux *Clavularia* se transformait lentement en l'espèce voisine.

Un exemple du même genre nous est offert dans un groupe voisin des Actyons, les Actiniaires ou Anémones de mer.

On sait que le docteur CARLGREN, de Stockholm, a observé la viviparité chez un grand nombre d'Actinies des mers arctiques.

Parmi ces espèces vivipares, on trouve une forme qu'APPELLÖF a également rencontrée dans les dragages au large de Bergen et qui ne diffère d'*Urticina* (*Tealia*) *crassicornis* O.-F. MUELLER que par la faible dimension des papilles verruciformes adhésives. CARLGREN l'a désignée sous le nom de *U. crassicornis* forma *laevis*. Chez les nombreux individus de cette forme qu'il a recueillis au Spitzberg, il a trouvé la cavité du corps remplie de jeunes à divers états de développement. Or, sur nos rivages, *U. crassicornis* type est constamment ovipare.

U. laevis semble donc être une forme pœcilogonique spéciale aux mers polaires et séparée uniquement de la souche, au point de vue morphologique, par le caractère insignifiant de la dimension des verrues.

Chez les Discoméduses, SCHNEIDER puis HÆCKEL ont vu que, suivant les quantités de réserves nutritives contenues dans l'œuf, le scyphopolype d'une même espèce, *Aurelia aurita* L., donne naissance, par bourgeonnement successif, à une série nombreuse de larves pélagiques *Ephyra* ou se transforme directement par hypogénèse (HÆCKEL) en une seule *Ephyra* qui, d'abord fixée, devient nageuse au moment de la transformation en Méduse (*Ephyra pedunculata* HÆCKEL). C'est là un fait de pœcilogonie qui nous permet de mieux comprendre de quelle façon s'est établie l'évolution cœnogénétique très condensée d'autres Méduses, les *Pelagia* par exemple ¹.

ECHINODERMATA. — C'est encore par le même processus que les espèces pœcilogoniques paraissent prendre naissance chez les Échinodermes.

Chez ces animaux, des formes vivipares sont connues depuis longtemps et l'endotokie se présente d'une façon plus compliquée que chez les Cœlentérés. On peut citer parmi les Holothuries *Chirodota rotifera* POURT. et *Phyllophorus urna* GRUBE où les jeunes se développent dans la cavité du corps du parent, *Psolus ephippifer* W. THOMSON et quelques espèces de *Cucumaria* qui ont des chambres incubatrices. Parmi les Astéries, sans parler du cas bien connu d'*Asterina gibbosa*, les *Blakia* et les *Pteraster* ont un développement direct. Chez les premiers, les œufs sont incubés dans les espaces en arcades de la surface abactinale; chez les seconds, la surface dorsale forme un vaste marsupium. Parmi les Ophiures, on connaît depuis longtemps la viviparité d'*Amphiura squamata* DELLE CHIAJE et d'*Ophiacantha marsupialis* LYM. Il convient de citer encore *Amphiura magellanica* STUDER, *Ophiacantha vivipara* STUDER et *Ophiomyxa vivipara* d'après les recherches de SMITH et STUDER sur les Échinodermes des mers antarctiques.

Enfin, chez les Oursins, il suffit de rappeler parmi les cas de viviparité

¹ Bien qu'ils se rattachent étroitement à la pœcilogonie, il convient de distinguer et d'étudier à part les faits que j'ai groupés (98) sous le nom d'*allogonie* et dont j'ai cité un exemple très net chez *Campanularia calyculata* HINCKS.

Les Hydraires allogoniques peuvent être comparés aux Insectes qui, présentant des larves identiques, diffèrent à l'état adulte (voir ci-dessous p. 432, note). Dans un mémoire tout récent, HARGITT (04) a fait connaître de nouveaux cas fort intéressants d'allogonie chez les Hydraires Gymnoblastiques.

Podocoryne conchicola PHILIPPI est une forme allogonique (méduse à 4 tentacules) de *Podocoryne carnea* SARS (méduse à 8 tentacules).

De même *Gemmaria implexa* ALDER, dont la méduse à deux tentacules (ALLMAN, HARGITT), présente à Naples une forme allogonique dont la méduse a quatre tentacules (DU PLESSIS).

Les formes méduses à 2 ou à 4 tentacules sont respectivement progénétiques par rapport aux formes méduses à 4 ou à 8 tentacules.

signalés par Wyville THOMSON les curieux marsupiums ambulacraires d'*Hemiaster philippii* (76).

En étudiant la distribution géographique de ces diverses espèces, on comprendra comment nous avons été conduit à formuler, dès 1878, la règle suivante :

Dans un groupe déterminé, les types à embryogénie condensée deviennent de plus en plus nombreux à mesure que l'on s'avance vers les pôles. Les embryons pélagiques sont plus spécialement adaptés aux eaux des mers chaudes.

Ces propositions sont vraies surtout pour les animaux littoraux et ne peuvent s'appliquer sans restriction à ceux qui vivent dans les profondeurs ou qui suivent les courants marins.

Quoi qu'il en soit, nous devons nous attendre, d'après ce qui précède, à retrouver la pæcilogonie chez les Echinodermes. Et en effet, LUDWIG a fait la remarque intéressante qu'*Asterina cephea* VAL., de la mer Rouge et de l'Océan Indien, espèce si voisine d'*A. gibbosa* de nos mers qu'on pourrait la considérer comme une simple variété, présente contrairement à cette dernière, et conformément à la règle générale, les pores génitaux à la partie dorsale. Il a constaté le fait sur plusieurs exemplaires venant des Philippines. *Asterina cephea* habitant les mers chaudes, abandonne au hasard de la vie pélagique des œufs qui doivent donner naissance à des larves nageuses ; *A. gibbosa* des mers tempérées rassemble et protège sous sa face ventrale de gros œufs d'où sortent des embryons très peu mobiles et déjà fort avancés dans leur développement.

A. gibbosa n'est donc qu'une forme pæcilogonique de *A. cephea*. De même *Asterias Muelleri* n'est sans doute qu'une variété pæcilogonique septentrionale du vulgaire *Asterias glacialis* des côtes de France [SARS (44)].

L'*Ophiothrix fragilis* MUELLER, espèce si variable et à si large dispersion, est également un type pæcilogonique en voie d'évolution et qui se divisera probablement en plusieurs espèces distinctes dans un avenir plus ou moins éloigné.

Suivant les conditions éthologiques, l'évolution de cette Ophiure se fait tantôt par des *Pluteus* normaux (comme dans la Méditerranée), tantôt par des *Pluteus* imparfaits tels que ceux étudiés par APOSTOLIDES (à Roscoff), tantôt même par des embryons très condensés, incapables de nager et qui donnent une Ophiure presque sans métamorphoses (à Wimereux, etc.).

GYMNOTOCA. — Parmi les Annélides, la famille des Polygordiens nous offre un cas de pœcilogonie tout à fait comparable à ceux des Cœlentérés et des Échinodermes.

Confirmant et complétant les recherches antérieures de METSCHNIKOFF et de RAJEWSKI, WOLTEREK (01) a montré que *Polygordius lacteus*, type de la mer du Nord, suit un développement très différent de celui de sa variété à peine distincte *P. neapolitanus*, de la Méditerranée, étudiée à Naples par HATSCHKE. Ici encore, c'est le type septentrional qui est cœnogénétique. Les discordances ne portent pas uniquement sur les processus évolutifs, mais aussi sur des particularités histologiques profondes (structure des néphridies et du système nerveux). La température ne semble pas d'ailleurs être le seul facteur agissant, car KLEINENBERG et SPENGLER ont recueilli dans le plankton, à Messine et à Naples, des larves de *Polygordius* ressemblant à celles de la mer du Nord.

Nous parlerons plus loin des faits très intéressants de pœcilogonie saisonnière récemment signalés par LAUTERBORN (03) chez certains Rotifères (*Anuræa*).

L'aspect différent et les dimensions également différentes des œufs chez les Chétopodes Néréidiens, selon qu'ils sont pondus par la forme *Nereis* ou par la forme *Heteronereis*, me porte à supposer qu'il existe aussi chez ces animaux des phénomènes de pœcilogonie et peut-être une adaptation plus parfaite à la vie pélagique chez les descendants de la forme hétéronéridienne.

Enfin c'est avec raison, pensons-nous, que CAULLERY et MESNIL (98) ont rattaché à la pœcilogonie les particularités de développement très singulières qu'ils ont découvertes chez les Cirratulien et les formes épitokes de *Dodecaceria*.

Des phénomènes de pœcilogonie (avec reproduction progénétique) ont été récemment observés par CUÉNOT (04) chez un Mollusque Nudibranche, *Staurodoris verrucosa*. CUÉNOT a fait ressortir l'importance de cette constatation pour l'étude taxonomique des Doridiens.

Mais les zoologistes désireux d'étudier la pœcilogonie chez les Mollusques devront principalement porter leur attention sur les faits récemment groupés par BOETTGER (03) sous le nom, d'ailleurs assez impropre, d'*hétérostylie*. Les données malheureusement trop rares que je possède sur cette question m'ont été fournies en grande partie par BOETTGER lui-même et surtout par mes amis H. FISCHER, P. PELSENER et PH. DAUTZENBERG que je tiens à remercier de leur obligeante assistance.

Par *hétérostylie*, BOETTGER désigne la particularité présentée par certains genres de Mollusques Gastéropodes (Pleurotomides, *Purpura* des mers chaudes, etc.) où l'on rencontre des groupes d'espèces conjuguées *ayant la même coquille mais avec des apex différents*.

Les meilleurs exemples se trouvent, d'après BOETTGER, dans le mémoire de R. STURANY : Expeditionen S. M. Schiff Pola in das Rote Meer ; Zool. Ergebnisse (*Denkschr. math. nat. Cl. K. Akad. d. Wiss. Wien*, Bd. 74, 1903). Il s'agit de *Murex tribulus* L. (p. 219) et de *Fusus bifrons* STUR. (p. 220). Les figures 3 a et 4 a de la Pl. I, relatives à *Fusus bifrons* et à sa variété *paucicostata*, sont particulièrement instructives ¹. La protoconque, rudimentaire dans le type, est très développée dans la variété.

Toutefois il n'y a pas chez les formes adultes identité absolue, car dans la variété *paucicostata* les varices longitudinales disparaissent plus vite et sont absentes sur les derniers tours comme cela est expliqué dans le texte (p. 221). Il n'est pas rare d'observer chez notre *Sipho gracilis* de pareilles différences dans l'embryon avec des coquilles adultes beaucoup plus semblables que dans le cas signalé par STURANY.

Des espèces d'une hétérostylie approximative, c'est-à-dire montrant des apex embryonnaires très différents avec des coquilles adultes à peu près semblables, se rencontrent chez les Pyramidellidés où des formes appartenant au genre *Parthenina* ont le sommet embryonnaire immergé, tandis que d'autres très voisines pour les derniers tours de l'adulte ont le sommet hétérostrophe bien visible et très dégagé.

Des cas assez précis d'hétérostylie peuvent aussi être constatés chez *Purpura hæmostoma* L. (voir fig. dans : DAUTZENBERG, Contributions à la faune malacologique des îles Açores. *Résultats Camp. Monaco*, 1890, pl. I) et chez *Purpura sertata* HEDLEY (Scientific Results of the trawling Expedition of H. M. C. S. « Thetis ». *Memoirs of Australian Museum*, IV, 1903, p. 303, fig. 96).

Chez les *Pleurotoma* et particulièrement chez les *Pleurotoma* des grandes profondeurs qui présentent aussi des cas d'hétérostylie, les choses ont moins de netteté en ce sens que la séparation n'est pas aussi marquée entre la protoconque et les tours suivants. Toutefois, on pourra examiner avec profit, au point de vue qui nous occupe, deux espèces signalées par WATSON (Challenger's Reports, Part. XLII) : *Clathrella compsa* (Pl. XIX, fig. 9) et *Clathrella porcellana* (pl. XXVI, fig. 13).

¹ *Fusus bifrons* a été décrit par STURANY en 1900 (*K. Akad. d. Wiss. Wien Sitz. Math. Naturw. Cl.*, pp. 197-198).

Enfin il existe des *Triforis* dextres ayant le sommet caréné et treillissé des *Triforis*, mais dont la partie adulte rappelle à s'y méprendre la partie similaire des *Cerithiopsis* qui ont l'apex sans carène, lisse et de forme bien différente. On peut trouver aussi des *Bittium* et des *Cerithiopsis* réalisant ce phénomène d'hétérostylie entre espèces de genres distincts.

Dans ces derniers cas, il est évidemment très difficile de décider si l'on doit faire intervenir la pœcilogonie ou si la ressemblance constatée n'est pas due plutôt à la convergence des adultes sous l'influence de conditions éthologiques similaires ou par l'action de l'orthogénèse. La même difficulté se retrouve comme nous le verrons dans d'autres groupes et principalement chez les Insectes (voir ci-dessous p. 429).

Mais le plus souvent la pœcilogonie hétérostylique des Mollusques Gastéropodes trouve, pensons-nous, une explication satisfaisante dans les conditions d'existence très diverses où peut se rencontrer l'embryon de ces animaux qui tantôt se développe au rivage et tantôt mène une existence pélagique.

C'est ainsi que chez *Purpura lapillus*, espèce de la zone des *Fucus*, le développement est absolument direct (avec une curieuse adelphophagie embryonnaire bien étudiée par P. PELSENER) tandis que d'autres espèces du même genre ont, comme nous l'avons dit, une protoconque pélagique très différente des autres tours et séparée de ceux-ci par un bourrelet saillant. Ces formes larvaires pélagiques à velum très étendu sont même assez tranchées pour avoir été considérées naguère comme des genres distincts (*Sinusigera* D'ORBIGNY, *Cheletropis* FORBES). Leur présence ou leur suppression dans une espèce suffit, comme le remarque SIMROTH (04), à faire apparaître l'hétérostylie.

PLATYELMIA. — Le phylum des Vers plats et en particulier le groupe des Trématodes semble être la terre promise des types pœcilogoniques. Nulle part ailleurs, si ce n'est peut-être dans la classe des Batraciens, on ne trouve une pareille plasticité des formes embryonnaires et une si grande facilité d'adaptation des larves aux diverses conditions de milieu.

Nous rappellerons tout d'abord les beaux mémoires de ZELLER sur *Polystomum integerrimum* où se trouvent si bien décrites les deux taxies évolutives suivies par ce parasite, selon qu'il s'arrête sur les branchies du Têtard pour y achever son évolution, ou que, pénétrant dans l'intestin, il arrive finalement à l'état parfait dans la vessie de la Grenouille transformée. Chez *Polystomum* la pœcilogonie est divergente, c'est-à-dire que les formes adultes elles-mêmes ne se ressemblent plus, même au point de

vue anatomique, et, chose intéressante, la forme ectoparasite du Têtard concorde par son organisation avec une autre espèce le *P. ocellatum* RUD. parasite externe de la Tortue *Emys lutraria* BR.

Mais, aujourd'hui que nous savons d'une façon certaine que les germes contenus dans les rédies et les sporocystes ont la valeur de véritables œufs, nous pouvons dire que les diverses complications du cycle ontogénique des Trématodes appelés Digénétiques s'expliquent merveilleusement par une pœcilogonie due à l'abondance plus ou moins grande de nourriture, et accompagnée de progénèse dans une partie des phases évolutives.

Les formes pœcilogoniques plus ou moins progénétiques (rédies et sporocystes) se succèdent sans interruption jusqu'au moment où les réserves de l'hôte étant épuisées et la nécessité de la dissémination se faisant alors sentir, on voit se produire en effet une forme disséminatrice active, le *cercaire*, qui aboutit rapidement à l'état adulte normal du Distome.

Ainsi disparaît du cadre de la Génésiologie un des modes évolutifs les plus embarrassants à expliquer parmi les phénomènes réunis arbitrairement autrefois sous le nom de générations alternantes.

Chez les Turbellariés, les belles recherches de E. BRESSLAU (04) ont commencé à jeter quelque lumière sur le problème très complexe du dimorphisme évolutif par œufs d'été et œufs d'hiver, et il est probable que les résultats obtenus dans ce groupe pourront être étendus à d'autres Métazoaires tels que les Rotifères, les Gastrotriches, etc..

La dissogonie des Cténophores, que CHUN nous a révélée dans une série de travaux intéressants, se relie en partie aux faits précédents, en même temps qu'elle présente des analogies frappantes avec la néoténie des Axolots et la progénèse (avec évolution ultérieure) des Salmonides ¹.

¹ La *néoténie* ne doit pas être confondue avec la *progénèse* : Il y a néoténie quand un animal, en devenant adulte, retient certains caractères infantiles. Un homme adulte qui a gardé ses dents de lait (nous en connaissons des exemples) est un cas de néoténie partielle. Chez les néoténiques, la croissance continue, mais avec des arrêts de développement plus ou moins nombreux. Il y a progénèse, au contraire, quand dans un développement normal et avec une croissance normale, les organes génitaux évoluent prématurément, et permettent à l'animal de se reproduire avant que sa croissance soit terminée et qu'il ait pris les caractères de l'adulte. L'apparition des signes de la puberté et le fonctionnement des organes génitaux chez les enfants de l'un et l'autre sexe constituent des cas bien connus de progénèse chez l'espèce humaine. Pratiquement, chez les animaux inférieurs surtout, il est parfois assez difficile de distinguer la néoténie de la progénèse. La pédogénèse est la progénèse des larves.

NEMATELMIA. — Chez les Nématodes, ERCOLANI (75) a signalé depuis longtemps, sous le nom de *dimorphobiose*, des particularités qui semblent bien devoir être rattachées à la pœcilogonie.

Mais ce sont surtout les recherches expérimentales de A. CONTE (80) qui nous permettent d'apprécier le rôle que les variations introduites par l'action des milieux dans l'embryogénie des Vers ronds ont pu jouer dans le polymorphisme évolutif remarquable de ces animaux à organisation si uniforme.

CONTE opérait sur des espèces à vie libre qu'il cultivait sur des milieux artificiels de composition variée.

Sur colle de pâte, *Rhabditis monohystera* s'est maintenu pendant six mois constamment vivipare ; dans ces conditions, les œufs se développent dans l'utérus, y éclosent, et les embryons sont ensuite expulsés à l'extérieur. Très exceptionnellement, dans les débuts de culture sur lames, on constate des pontes d'œufs non éclos, mais toujours à des stades très avancés. L'activité reproductrice et la taille des individus adultes varient proportionnellement à la richesse nutritive du milieu. Mais que celui-ci soit riche ou appauvri, que le nombre des embryons soit grand ou petit, il y a toujours viviparité. Sur pommes de terre, les résultats sont analoges, mais la réduction de taille des individus est presque immédiate.

Dans les cultures sur peptone, les résultats sont au contraire bien différents : immédiatement, l'oviparité devient la règle, et l'on rencontre dans les cultures de nombreux œufs dont beaucoup n'ont pas encore atteint le stade à deux blastomères. Cette oviparité ne peut d'ailleurs être attribuée simplement à l'accumulation excessive des œufs dans l'utérus. En effet CONTE a pu voir, sur colle de pâte, des individus renfermant jusqu'à 105 œufs et 20 larves ; ils ne pondaient que des embryons éclos, tandis que, sur peptone, des femelles ne renferment que 6 à 8 œufs les pondaient au début de leur développement. Une femelle ovipare transportée sur colle de pâte redevient rapidement vivipare.

Dans ses admirables recherches sur les mues et l'enkystement des Nématodes, MAUPAS a signalé, après J. PÉREZ, que chez *Rhabditis teres*, cultivé en milieux artificiels, les embryons éclosent dans l'utérus maternel, en perforant les parois et dévorent leur mère. MAUPAS attribue ce parasitisme accidentel à l'inanition ou à la sénilité. CONTE a vu les mêmes phénomènes se produire chez *R. monohystera* lorsque la colle de pâte entre en putréfaction. Sur une autre espèce, *Diplogaster longicauda* CLP., il a pu également en provoquer l'apparition en faisant, sur lames, des cultures dans la colle de pâte. Cette espèce, au début, ovipare, devient vivipare,

quand le milieu s'épuise, et les larves arrivent enfin à se développer dans le corps de la mère et à s'y enkyster.

Lorsque je m'occupais, en 1874, du développement de *Molgula socialis*, j'ai montré l'influence que pouvait avoir sur l'évolution ontogénétique d'un animal le genre de vie du progéniteur, et j'ai tenté d'expliquer de cette manière les différences de formes embryonnaires des *Molgula* à larves urodèles et des *Anurella* Ascidies si semblables entre elles à l'état adulte. L'exemple des Nématodes étudiés par CONTE confirme absolument cette interprétation.

CRUSTACEA. — Un exemple plus curieux et plus démonstratif encore nous est fourni par la pœcilogonie d'un Palémon, le *Palæmonetes varians* LEACH, qui vit tantôt dans les eaux saumâtres des estuaires, tantôt dans des lacs depuis longtemps séparés de la mer et dont l'eau est devenue tout à fait douce. Ici, en effet, il s'agit d'animaux appartenant à la même espèce, absolument identiques entre eux à l'état adulte, et présentant un développement différent suivant qu'ils vivent dans l'eau douce ou dans l'eau salée.

Mon attention a été attirée sur ce fait au cours de l'étude très minutieuse que j'ai dû entreprendre des divers types de Palémons pour la monographie des Épicarides à laquelle nous travaillons, J. BONNIER et moi, depuis plusieurs années.

Des femelles de *Palæmonetes varians* provenant de lacs de l'Italie méridionale, comparées à celles que l'on peut recueillir dans le vieux lit du Wimereux et dans la Liane, à Boulogne-sur-mer, présentaient avec ces dernières une différence très étonnante au moment de la gestation.

Deux femelles, l'une de Naples, l'autre de Wimereux, prises au hasard, mais à peu près de même taille (4 centimètres environ de l'extrémité du rostre à celle du telson), incubaient la première des œufs longs de 3 demi-millimètres, la seconde des œufs mesurant un peu plus d'un demi-millimètre seulement; d'où les noms de variétés *macrogenitor* et *microgenitor* donnés respectivement à ces deux types.

Comme conséquence, tandis que la femelle de Wimereux portait 321 œufs, celle de Naples n'en avait que 25, et néanmoins cette dernière paraissait la plus chargée.

Le développement des *Palæmonetes* de Naples a été tracé de main de maître par Paul MAYER. Nous avons étudié presque simultanément, BOAS et moi (89), l'ontogénie des *Palæmonetes* de la mer du Nord et du Pas-de-

Calais, et nous avons reconnu chacun de notre côté que l'évolution de cette forme marine est beaucoup plus explicite et dilatée que celle de la forme d'eau douce dont les œufs sont chargés d'un vitellus nutritif plus abondant (à peu près dans la proportion de 27 à 1).

Il est intéressant de noter que chez l'Écrevisse fluviatile, les œufs sont également très volumineux et le développement plus direct et plus condensé que chez les types voisins habitant la mer.

Cette loi pourrait être étendue à beaucoup d'animaux d'eau douce appartenant aux groupes les plus divers (Planaires, Oligochètes, etc.) comparés aux types marins correspondants. La cause déterminante de cette condensation embryogénique doit être cherchée très vraisemblablement dans le fait que la concurrence vitale est moins active dans les eaux douces. Par suite, le nombre des embryons peut être réduit sans danger pour l'espèce, et dès lors ces embryons peu nombreux ont une réserve nutritive suffisante pour atteindre le plus rapidement possible, parfois même avant de quitter l'œuf, la forme définitive. La ségrégation maintient la particularité acquise et la rend constante.

J'avais pensé naguère que, peut-être, la température différente dans les deux habitats pouvait avoir joué un rôle dans l'établissement de la pæcilogonie chez *Palæmonetes varians*. Mais, depuis, la connaissance de deux cas nouveaux et fort importants d'évolution pæcilogonique, signalés également chez les Crustacés Décapodes par W.-K. BROOKS et F.-H. HERRICK, m'a fait renoncer à cette idée.

Un Crustacé macroure assez abondant sur la côte atlantique de l'Amérique du Nord, *Alpheus heterochelae*, présente trois modes de développement suivant les localités où on l'étudie. A Key-West (Floride), l'embryon sort de l'œuf, comme la jeune Écrevisse, avec tous les caractères de l'animal adulte: le développement est condensé (cœnogénétique), ainsi que l'avait constaté PACKARD. AUX îles Bahama, au contraire, l'*A. heterochelae* a une larve qui passe par cinq états différents avant de ressembler à l'adulte; le développement est dilaté (palingénétique). Enfin, à Beaufort (Caroline), la même espèce sort de l'œuf sous une forme assez semblable aux stades embryonnaires II et III des larves observés aux îles Bahama.

Le second cas est encore plus curieux. Dans une même localité (New-Providence, aux Bahama), l'*Alpheus Saulcyi* commensal de deux sortes d'Éponges, l'une verte et l'autre brune, présente deux modes d'embryogénie différents suivant les conditions de milieu. Les individus qui vivent

dans l'Éponge verte ont un grand nombre d'œufs très petits dont le développement est dilaté; ceux qui vivent dans l'Éponge brune portent un petit nombre d'œufs très gros, d'où sortiront, par développement condensé, des larves beaucoup plus rapprochées de l'état adulte.

Le cas de l'*Alpheus Saulcyi* est donc tout à fait comparable à celui du *Palæmonetes varians*, mais comme les deux formes de cet *Alpheus* ont été observées dans une même localité, on peut en déduire que le facteur température n'entre pas en jeu non plus dans la production des variétés *macrogenitor* et *microgenitor* de *Palæmonetes*.

Dans ces exemples comme dans celui des *Clavularia* de Marseille, il serait intéressant de savoir jusqu'à quel point les variétés pœcilogoniques sont transmissibles par hérédité et dans quelle mesure elles peuvent être produites directement par l'action de facteurs primaires. HERRICK paraît croire que chez *Alpheus Saulcyi* les individus parasites de l'Éponge verte (var. *microgenitor*) sont nés parfois de la variété de l'Éponge brune (var. *macrogenitor*) et, qu'arrivées à une certaine taille, les larves ont émigré dans l'Éponge verte et se sont adaptées à ce nouvel habitat. Cette opinion ne me paraît pas absolument démontrée, bien que d'autres exemples semblent venir l'appuyer: celui de *Leptodora hyalina* notamment et celui de *Leptoclinium lacazei* dont nous parlerons plus loin. Pour *Palæmonetes*, la question pourrait être facilement tranchée par l'expérience dans un laboratoire maritime suffisamment installé. Les adversaires du transformisme réclament souvent des exemples de modifications accomplies pour ainsi dire sous nos yeux; il serait difficile, ce me semble, d'imaginer une expérience plus convaincante que celle réalisée par la nature sur *P. varians*, expérience qu'on pourrait varier dans divers sens, notamment en reprenant pour ce Palémon le mode opératoire suivi par SMANKEVITSCH dans ses observations sur la transformation des Artémies en Branchipes. Très importante aussi serait l'étude comparative de l'embryogénie de *Palæmonetes varians*, en eau douce, dans les divers endroits où il a été signalé comme habitant des lacs. Car il est bien évident qu'en deux points différents de son très large habitat, la ségrégation a dû s'effectuer à des époques différentes, et l'on peut s'attendre à rencontrer des modifications ontogéniques variables et progressives avec la diminution de la salure de l'eau.

Peut-être aussi les variations dans le développement correspondent-elles seulement à un petit nombre d'états d'équilibre biologique réalisables et, dans ce cas, la pœcilogonie apparaîtrait par mutation, c'est-à-dire brusquement et sous des formes identiques en diverses localités.

Pour en revenir aux *Alpheidae*, COUTIÈRE (99), dans sa belle Monographie de cette famille de Macroures, a beaucoup augmenté les données que nous possédions relativement à la pæcilogonie des diverses espèces, et surtout à celle des espèces du genre *Synalpheus*. Mais la question demeure encore très obscure et ne pourra sans doute être résolue que sur place, par un embryologiste comprenant en même temps l'importance de la systématique et l'intérêt des observations éthologiques.

Chez les Phyllopoies, le développement dimorphe bien connu de *Leptodora hyalina* est manifestement en rapport avec les époques de ponte. C'est un excellent exemple de pæcilogonie saisonnière ditaxique. Par des gradations continues, les faits de ce genre nous conduisent insensiblement vers un cas limite fort important : le *dimorphisme saisonnier* de certains Insectes (Lépidoptères, Diptères, etc.).

ARACHNIDA. — En étudiant les métamorphoses des Acariens de la famille des Tyroglyphides, TROUESSART a reconnu que, chez les *Trichotarsus*, les hypopes peuvent revêtir deux formes différentes qu'il a désignées sous les noms d'*hypope enkysté* et d'*hypope migratile*. Les deux formes semblent devoir apparaître chacune suivant les conditions éthologiques. On les rencontre en hiver, dans les colonies de *Trichotarsus osmiæ* et *T. Ludwigi*, installées dans les nids d'*Osmia cornuta* et de *Megachile lonalap*. La forme enkystée est la plus nombreuse. Les deux formes sont provoquées par la disette qui règne en hiver dans les nids d'Abeilles où toutes les provisions ont été consommées. L'hypope enkysté est une forme d'hibernation ; l'hypope migratile une forme de dissémination. Ici, comme chez les Trématodes, nous nous trouvons en présence d'une pæcilogonie éthologique dépendant de l'abondance des réserves nutritives.

INSECTA. — Chez les Insectes, des phénomènes de pæcilogonie comparables à ceux observés chez les Trématodes et compliqués comme chez ces derniers par la progénèse et la parthénogénèse, ont été signalés depuis longtemps chez les Pucerons (Homoptères), les Cynipides (Hyménoptères), les Cécidomyides et les Chironomides (Diptères). Ces développements pæcilogoniques sont déterminés en partie par les facteurs primaires température et alimentation.

Mais dans un grand nombre d'autres cas moins bien étudiés jusqu'à présent, il est plus difficile de démêler les causes qui ont occasionné le polymorphisme (généralement polychroïsme) des états jeunes d'une même espèce.

C'est un fait bien connu de tous les entomologistes que certains Insectes, très semblables entre eux à l'état adulte, ont des larves fort différentes. De nombreux exemples de cette particularité ont été signalés, principalement chez les Lépidoptères.

Heliothis maritima et *Heliothis dipsacea*, *Acronycta psi* et *Acronycta cuspis* sont des Papillons qu'on a quelque peine à distinguer, mais dont les chenilles sont bien caractérisées. *Cucullia lactuæ* et *C. lucifuga* ne pourraient pour ainsi dire pas être séparés si on ne les avait élevés de chenilles qui sont très différentes. Ch. OVERTHÜR raconte que les Nymphalides *Gynæcia dirce* et *Gynæcia dirceoides* sont tellement pareils à l'état parfait que Constant BAR ne put distinguer, à Rennes, les Papillons de ces deux espèces que lui-même avait élevés à l'île Portal, en Guyane, et qu'il avait envoyés en Europe sans avoir pris soin de les étiqueter séparément ¹.

Étant donnée l'insuffisance de nos connaissances relatives aux premiers états des Coléoptères, il est probable que beaucoup de cas du même genre doivent passer inaperçus dans cet ordre d'Insectes, et que, dans les familles très homogènes, des individus en apparence identiques mais vivant sur des végétaux différents appartiennent peut-être à des espèces distinctes.

Tous les Insectes à métamorphoses complètes peuvent présenter les mêmes phénomènes et, s'il est beaucoup plus rare chez les *Ametabola*, c'est que, chez ceux-ci, le passage de l'état larvaire à l'état parfait se faisant graduellement d'une façon insensible, la larve et l'imago sont soumis à peu près aux mêmes adaptations.

Au point de vue pratique, il n'est pas toujours bien commode de décider si deux formes ressemblantes sont des espèces pœcilogoniques ou des espèces convergentes. La difficulté est parfois presque insurmontable lorsque l'on ne connaît pas la bionomie des types en discussion.

Dans certains cas, cependant, la distinction est facile et le doute n'est pas permis.

Lorsque, par exemple, les espèces qui par une lente sélection sont devenues convergentes appartiennent à des genres suffisamment éloignés, les caractères anatomiques profonds et les caractères embryogéniques ne sont pas altérés par la convergence au point d'être méconnaissables. La ressemblance n'est que superficielle, et si les anciens naturalistes ont pu

¹ Ch. OVERTHÜR, Études de Lépidoptérologie comparée, fasc. I, mars 1904, p. 12, note. — Voir aussi, à l'égard de ces *Gynæcia* : SAPP, Papillons de Surinam, pl. CXLIX et texte correspondant.

être trompés par l'aspect similaire des adultes examinés superficiellement, l'erreur n'est plus possible aujourd'hui. Le mimétisme si parfait cependant des *Leptalis* et des *Ithomia*, celui de *Papilio paradoxa* et d'*Euplœa midamus*, l'imitation des Danaïdes ou des Acræides par diverses espèces de *Papilio* ou de *Diadema* n'en imposent plus à aucun entomologiste. Parmi les Papillons indigènes la ressemblance, d'ailleurs moins exacte, de *Dichonia aprilina* L. et *Moma Orion* Esp. est encore un exemple du même genre ¹.

Même lorsque la convergence des adultes a lieu chez des espèces congénères, ce qui nous prive en grande partie des indications de l'anatomie comparée, on peut encore dans bien des cas reconnaître l'origine nettement distincte des deux espèces et établir que leur ressemblance est due à l'action du milieu sur l'imago. C'est ce qui a lieu par exemple dans les cas d'isotypie. Quelque voisines que soient des formes telles que *Pieris brassicæ* et *Pieris rapæ*, les divers *Euplœa*, etc., le fait que ces espèces fréquentent les mêmes localités sans se confondre et sans se croiser indique clairement que les différences larvaires qu'elles présentent dans des conditions de milieu identiques sont des différences phylogéniques anciennes.

La chose est encore bien plus évidente lorsqu'il s'agit d'Hyménoptères parasites isotypes dont les larves ont habité dans un même hôte ou de parasites des végétaux dont les larves ont vécu côte à côte sur la même plante. *Hormomyia capreæ* BREMI se distingue à peine à l'état adulte d'une autre Cécidomye (*Rhabdophaga* sp.) vivant également sur la *Salix*

¹ Dans un article « Sur quelques cas de faux mimétisme », publié dans « Le Naturaliste » du 15 février 1894, M. le professeur PLATEAU regarde comme faux le mimétisme de ces deux Noctuelles, car les dates d'apparition des deux espèces sont si différentes, dit notre collègue, qu'il faudrait de véritables perturbations dans les saisons pour les rencontrer à la même époque de l'année. Nous ne pouvons accepter cette manière de voir. Les conditions que M. PLATEAU réclame pour le mimétisme vrai sont beaucoup trop étroites. Il suffit de lire les travaux de WALLACE pour comprendre que, même actuellement, une espèce imitatrice n'a pas nécessairement la distribution géographique de l'espèce mimée, l'une ou l'autre pouvant disparaître par extinction ou apparaître par introduction d'une façon indépendante dans certaines localités. Il faut, dans les questions de ce genre, envisager les espèces dont il s'agit non seulement dans l'espace, mais dans le temps, le mimétisme pouvant survivre aux causes qui l'ont produit. En ce qui concerne les deux Noctuelles qui nous occupent, il est facile de répondre à l'objection de M. PLATEAU. *Moma Orion* paraît, en plaine, dans le mois de juin, mais dans les régions montagneuses, il est plus précoce. Quant à *Dichonia aprilina*, BRUAND l'a obtenu d'éclosion printanière, et BERCE émet la supposition très vraisemblable que, en Suède, où l'hiver arrive de bonne heure, les éclosions n'ont lieu qu'au mois d'avril, ce qui justifierait le nom donné par LINNÉ (voir BERCE, Faune entomol. de France, Noctuelles, 2^e part., p. 52). D'ailleurs le mimétisme des *M. Orion* et *D. aprilina* est manifestement un mimétisme indirect ; ces deux Papillons ressemblent aux Lichens, et le dessin fondamental, très constant chez les diverses Noctuelles, vient aider à la convergence.

capraea et dont la galle a été décrite par SCHECHTENDAL sous le n° 332 de ses *Gallbildungen* (*Zoocecidien*, 1891, p. 40). Mais les larves de ces deux Diptères restent distinctes et produisent des galles très différentes sur les feuilles du même arbre. Il n'y a donc nul doute que la ressemblance des adultes est une simple convergence et n'indique pas une parenté immédiate¹.

Lorsqu'au lieu de vivre dans un même milieu les larves ont un habitat différent, la question devient beaucoup plus délicate à résoudre.

GUÉNÉE (58), dans un remarquable mémoire *Sur quelques Bombyx européens*, a considéré comme espèces distinctes deux types, *Bombyx spartii* et *Bombyx callunæ* PALEN, qui représentent l'un une forme méridionale, l'autre une forme septentrionale de *B. quercus* L. Si l'on examine une collection un peu étendue de *B. quercus*, on voit facilement qu'il est à peu près impossible de séparer les adultes de ces trois espèces certaines formes de *B. quercus* passant manifestement, comme GUÉNÉE et BELLIER DE LA CHAVIGNERIE le reconnaissaient déjà, soit à *B. spartii* soit à *B. callunæ*.

GUÉNÉE a découvert que la chenille jeune de *B. callunæ* diffère de celle de *B. quercus*, mais que les divergences ne tardent pas à diminuer après les premières mues et finissent même par disparaître.

On pourrait être tenté de voir dans cette dissemblance des larves à l'état jeune une preuve de la séparation primitive des deux espèces. Mais l'habitat différent suffit, il me semble, à expliquer cette divergence ; l'une des deux formes, sans doute *B. callunæ*, a gardé la livrée de la première larve ancestrale qui s'est altérée chez *B. quercus* et *B. spartii*, et ces espèces doivent vraisemblablement être considérées comme des formes pæcilogoniques fixées et légèrement modifiées à l'état adulte.

Il en est de même, pensons-nous, pour *Eriogaster lanestris* L., *Eriogaster arbusculæ* FRR. et *Eriogaster senecta* GRAES, dont la ressemblance à l'état adulte est très grande, bien que les chenilles divergent considérablement.

¹ Un cas opposé à celui de la convergence est celui de la divergence des adultes chez des espèces ayant des larves semblables. Les exemples de ce genre, innombrables chez les Coléoptères et surtout chez les Hyménoptères et les Diptères, peuvent aussi se rencontrer chez les Lépidoptères : « Il m'est éclo, dit de GRASLIN, dix à douze variétés d'*Agrotis ripæ* si différentes entre elles que j'aurais été fort embarrassé pour les déterminer si je ne les avais élevés de la même chenille ». Les *Orthosia instabilis* et *gracilis* sont dans le même cas. Les *Jochaera alni*, d'Europe, et *J. funeralis*, d'Amérique, différents à l'état adulte, ont la même chenille. De pareils faits rendent plus compréhensibles les exemples de pæcilogonie énumérés ci-dessus.

On hésite davantage à se prononcer lorsqu'à la différence de nourriture vient s'ajouter quelque autre particularité éthologique (le nombre des générations par exemple). Je crois cependant qu'il faut encore considérer comme un cas de pæcilogonie l'exemple de *Leioptilus carphodactylus* HB. et de sa variété *buphthalmi* HFM., qui diffèrent par la chenille et par la chrysalide, et dont l'un vit sur *Inula conyza* et n'a qu'une génération, tandis que l'autre se nourrit de *Buphthalmum salicifolium* et paraît deux fois dans l'année ¹.

Peut-être aussi doit-on considérer comme pæcilogonique saisonnier le *Charaxes jasius*. [GIARD (94)].

Nous avons d'ailleurs des preuves directes et indiscutables de l'existence de la pæcilogonie chez les Insectes.

SIEBOLD (37) avait déjà signalé, sans préciser le nom de l'espèce, la viviparité de certaines Éphémères. Les recherches ultérieures de CALORI (48), de CAUSARD (96) et de HEYMONS (97) ont prouvé que le vulgaire *Chloeopsis diptera* LATREILLE, ovipare dans le Nord de son habitat (Berlin, France septentrionale), devient vivipare dans le midi de la France et en Italie. C'est donc un exemple de pæcilogonie géographique en sens inverse de ceux que nous avons vu exister chez les Échinodermes et plusieurs autres groupes d'animaux marins. Peut-être aussi, dans certains points de l'habitat de *Chloeopsis* s'agit-il, comme l'a suggéré HEYMONS, d'une pæcilogonie saisonnière.

Dans deux mémoires très importants, publiés en russe, et dont nous devons l'analyse à notre savant collègue C.-R. VON OSTEN-SACKEN, l'entomologiste russe PORTCHINSKY a démontré que la vulgaire *Musca corvina* présente deux formes larvaires distinctes dans les diverses parties de son vaste habitat. Dans le nord de la Russie, cette Mouche coprophage pond généralement vingt-quatre œufs de taille moyenne, d'où sortent des larves qui présentent deux phases très nettes d'évolution. En Crimée et dans le sud de la Russie, où les Insectes coprophages sont plus abondants et par suite la concurrence vitale plus intense, le même Diptère ne pond plus qu'un œuf très volumineux, dont la métamorphose très rapide et condensée rappelle celle des Pupipares, la larve arrivant presque d'emblée à sa dernière phase évolutive.

Ainsi, comme le dit OSTEN SACKEN :

« The wonderful power of adaptation of these larvae to their environment in a certain measure, destroys the parallelism which we naturally

¹ O. HOFFMANN, *Illustrierte Zeitschr. f. Entom.*, Bd. III, 1898, p. 341.

expect to exist between the systematic characters of larva and imago.... Distantly related species belonging to different genera issue from larvae almost indistinguishable from each other. Again closely related and almost indistinguishable imagos, species of the same genus differ in their oviposition (size and number of eggs) and their larvae follow a different law of development (as to the degree of maturity the larvae reaches within the body of the mother, the number of stages of development it passes through) ».

Des faits analogues sont d'ailleurs connus chez divers Lépidoptères et notamment chez le Ver à soie du mûrier (*Sericaria mori*). Dans le sud de l'Europe, cette espèce fournit une race intéressante, dite Trevoltini, qui, non seulement donne plusieurs générations annuelles, mais se distingue du type en ce que les chenilles ne subissent que trois mues au lieu de quatre. Cultivée dans le nord, cette race ne tarde pas à reprendre les caractères ordinaires de l'espèce (la seconde ou la troisième année) ainsi que l'a constaté ROBINET.

Comme la chenille de *Sericaria mori* varie peu en grandissant, la particularité physiologique de la suppression d'une mue ne frappe guère l'œil ; mais dans d'autres cas, les modifications morphologiques sont plus apparentes.

Th. GOOSSENS (70) a signalé plusieurs exemples parfaitement nets de pœcilogonie géographique chez les Lépidoptères.

La chenille de *Deilephila euphorbiae* ne présente pas dans l'Ardèche et dans le département du Var le pointillé jaune ordinaire, et les taches rosées sont remplacées par des taches jaune pâle. La chenille d'*Heliothis marginata*, blonde ou verte, dans le nord, est le plus souvent d'un brun presque noir en Provence. Dans le midi de la France, la partie dorsale de la chenille de *Zygæna fausta* est presque toujours fauve ; à Paris cette partie est vert d'eau.

Que dans les cas de ce genre, les adultes des deux variétés pœcilogoniques arrivent à différer quelque peu aux deux extrémités de leur habitat, et l'on ne manquera pas d'établir deux espèces que les divergences larvaires paraîtront rendre tout à fait légitimes.

C'est ce qui est arrivé bien certainement pour un grand nombre d'espèces dites *vicariantes* ou *représentatives* de l'ancien et du nouveau continent : *Triæna psi* et *Triæna occidentalis* par exemple. La comparaison des Iconographies de GUÉNÉE et d'ABBOTT est très instructive à cet égard. (Voir aussi TURR, *British Noctuae*, V, 1892, Introduction, p. XVI).

Parfois même, la variation des adultes portant exclusivement sur les caractères anatomiques de l'armature génitale, les formes pœcilogoniques, tout en gardant une grande ressemblance à l'état adulte, ne pourraient plus être croisées, et cet état d'amixie facilitera plus tard la divergence des deux espèces, même si elles restent en contact en divers points de leur habitat. C'est ainsi que, d'après GROTE et SMITH, *Agrotis haruspica* et *Agrotis rubifera* sont des formes américaines représentatives des types européens *A. augur* et *A. rubi* dont elles diffèrent seulement par l'armature génitale mâle.

Au même ordre d'idées se rattachent l'étude des variétés génitales de certains Orthoptères, des Lépidoptères *Hesperidae* du genre *Nisoniades* et des diverses espèces d'Homoptères du genre *Typhlocyba* du groupe de *T. rosae*, *hippocastani*, *douglasi*, etc.

J'ai signalé ailleurs la ressemblance extraordinaire de ces Cicadelles qui vivent sur les mêmes végétaux et aux mêmes époques mais dans un état d'amixie forcée. Les parasites de ces *Typhlocyba* (Diptères et Hyménoptères) étant identiques, il est difficile de voir dans cette ressemblance un mimétisme direct¹.

Mais, dès que les modifications de l'appareil génital interviennent, on peut se demander si elles n'ont pas précédé et déterminé la pœcilogonie au lieu d'être causées par elle ou produites après elle. Cette question est difficilement résoluble aujourd'hui et rentre dans les nombreux problèmes que ROMANES a posés dans son travail sur la sélection physiologique.

Quant aux causes prochaines de la pœcilogonie polytaxique (le plus souvent ditaxique) des larves de nombreux Lépidoptères, il est difficile d'en donner dès à présent une explication lamarckienne. Je me suis contenté d'en esquisser naguère une tentative d'interprétation darwinienne en rattachant cette pœcilogonie au mimétisme évolutif et défensif²; mais il est clair que nous devons nous efforcer d'aller plus loin aujourd'hui. L'étude des pigments, telle que l'a entreprise M. von LINDEN, jettera sans doute quelque lumière sur ce sujet délicat.

Dans plusieurs circonstances, la pœcilogonie paraît due, comme nous l'avons dit ci-dessus, à la nourriture différente des larves. Si certaines chenilles sont modifiées directement par la plante nourricière, comme cela

¹ A. GIARD, Sur la castration parasitaire des *Typhlocyba* par une larve d'Hyménoptère, *Aphelopus melaleucos* DALM. (C.-R. de l'Acad. des Sc., 8 juillet et 4 nov. 1889).

² A. GIARD, Recherches sur les Synascidies (*Archiv. de Zool. expér. et gén.*, t. 1, 1872, p. 561, note).

est connu chez un grand nombre d'espèces. (*Eupithecia*, etc.), on comprend aussi que quelques-unes se soient adaptées définitivement à une plante déterminée et aient gardé d'une façon permanente une livrée nouvelle. E. Poulton a montré en effet, après bien d'autres, que beaucoup de chenilles se laissent mourir de faim, plutôt que de toucher à une nourriture dont leur race a perdu l'habitude. Peut-être est-ce à une pœcilogonie nourricière qu'il faut attribuer les livrées différentes des chenilles de *Cucullia verbasci* et *C. scrophulariæ* par exemple, Noctuelles dont la ressemblance à l'état adulte ne s'explique guère facilement par la convergence.

Enfin certains cas de ressemblance chez des Insectes dont les larves sont différentes, mais vivent dans les mêmes localités, parfois même sur les mêmes plantes, sont difficiles à interpréter dans l'une ou l'autre des alternatives, convergence ou pœcilogonie. Nous citerons entre autres cas énigmatiques celui de *Lithosia complana* et *L. lurideola*, et celui de *Deilephila euphorbiæ* et de *D. nicaæ*.

TUNICATA. — Les Tuniciers, comme beaucoup d'animaux à larves pélagiques, présentent d'assez grandes variations dans leur ontogénie, même chez une espèce donnée, et la fixation de la larve urodèle dépend beaucoup de l'état du milieu aquatique où elle est placée.

Un fait d'une grande importance et qui n'a pas suffisamment attiré l'attention, c'est que, chez les Synascidies, la rapidité du développement et le nombre des blastozoïtes produits par un même œuf au début de l'évolution dépend très souvent, dans une large mesure, des conditions éthologiques. J'ai insisté autrefois sur l'indépendance relative des divers rudiments de l'oozoïte et des blastozoïtes, et sur les variations que présente l'embryogénie des Ascidies composées suivant les conditions de milieu et les réserves nutritives mises à la disposition de l'embryon. Dans ses intéressantes recherches sur les Tuniciers, LAHILLE (90) nous a donné un nouvel exemple fort démonstratif de ces variations. Le *Leptoclinum lacazei* GIARD (*Diplosomoides lacazei* LAHILLE), espèce des eaux assez profondes, présente des œufs de deux sortes qui peuvent se rencontrer dans un même cormus. Les uns, pauvres en vitellus nutritif, donnent de petites larves dont la queue se résorbe de très bonne heure et qui n'ont pas encore bourgeonné le troisième jour après la naissance au moment où elles se fixent. Les autres, riches en deutoplasme, produisent des larves qui nagent encore le quatrième jour et contiennent déjà une colonie de trois individus, dont deux blastozoïtes pourvus de branchies;

au bout d'une douzaine d'heures, après la fixation on a une colonie d'une dizaine de blastozoïtes.

Nous avons dans ce cas un développement pæcilogonique des produits génitaux issus d'un même cormus. Chez les *Colella*, CAULLERY (96) nous a révélé un cas fort curieux de pæcilogonie gemmipare qui devra être rapproché peut être des particularités si extraordinaires du bourgeonnement de *Doliolum* et d'*Anchinia*.

VERTEBRATA. — C'est EHRENBAUM (96) qui, le premier, à ma connaissance, signala un cas de pæcilogonie chez les Poissons. En étudiant le développement de l'Esturgeon, à l'embouchure de l'Elbe, cet excellent naturaliste fut frappé des différences qui existaient entre ses observations et celles de J.-B. RYDER faites sur le même Poisson en Amérique. Tandis que, dans l'Elbe, il ne s'écoulait guère plus de 70 à 80 heures entre le moment de la fécondation et celui de l'éclosion des larves RYDER indique, pour l'Esturgeon du fleuve Delaware, un délai de 6 jours, c'est-à-dire à peu près le double. Cette différence ne peut-être attribuée exclusivement à la température, car les larves observées par RYDER mesuraient 11,5 mm. et étaient un peu plus évoluées que celles étudiées par EHRENBAUM qui avaient 9,3 mm. de longueur. Les plus jeunes larves de l'Elbe présentaient quelques caractères embryonnaires qui manquaient aux tout premiers stades figurés par RYDER. Ceux-ci ressemblaient au stade 2 des planches d'EHRENBAUM correspondant aux larves de 11 mm. dans le Delaware.

EHRENBAUM a lui-même rapproché ces faits de ceux que nous avons signalés BOAS et moi chez *Palæmonetes varians* et qui constituent un des meilleurs exemples de pæcilogonie. Il est probable que des recherches ultérieures montreront que l'évolution cœnogénétique des Esturgeons du Delaware est due à une salure moins intense des eaux du fleuve américain comparées à celles de l'Elbe.

Quelque temps après, HEINCKE (98) découvrit des faits analogues chez un autre Poisson à très vaste dispersion, le Hareng (*Clupea harengus*). Le jeune Hareng des eaux saumâtres de la Schley appartenant à la race de printemps (*Frühjahrshering*) sort de l'œuf dans un état d'évolution remarquablement plus avancé que la larve du Hareng d'eau salée de la baie d'Eckerfœrder qui appartient à la race d'automne (*Herbsthering*).

Il importe de remarquer que, outre le facteur salure, nous voyons intervenir ici la saison.

Des observations de BRUNO HOFER (97), de IMHOF (96) et surtout de A. FEDDERSEN (95), il semble bien résulter que l'Anguille est aussi un

Poisson pœcilogonique susceptible de donner en mer une larve pélagique *Leptocephale* comme l'ont démontré surtout les travaux de GRASSI et CALANDRUCCIO, ou de se développer plus ou moins cœnogénétiquement en eau saumâtre ou en eau douce. D'après FEDDERSEN, l'anguille du nord serait même devenue en certains points *strictly fresh water species*, différente de l'Anguille migratrice par des caractères bien définis.

Dans mes dragages aux îles Glénans et au large de Concarneau, il m'est arrivé souvent de recueillir de jeunes Congres déjà parfaitement transformés et d'une taille notablement inférieure aux *Leptocephalus morisii* que je trouvais abondamment, non loin de là, dans l'anse de Porzou. Il est d'ailleurs manifeste que des modifications, même très légères, dans les conditions éthologiques peuvent déterminer rapidement des changements morphologiques dans l'ontogénie de divers Poissons.

A Wimereux, en avril-mai, le filet fin permet de se procurer en abondance des larves de Plies (*Pleuronectes platessa*) longues de 10 à 12 mm. encore parfaitement symétriques et transparentes. Transportées en aquarium, ces larves se couchent sur le côté et commencent à se pigmenter dès le lendemain, tout en continuant d'ailleurs à évoluer très normalement.

D'une façon générale, je puis d'ailleurs confirmer les vues émises il y a déjà longtemps par WELDON: beaucoup de larves nageuses peuvent prolonger plus ou moins longtemps leur existence pélagique, quelquefois même acquérir une maturité progénétique et néoténique sous cet état, et, inversement, beaucoup de ces larves peuvent aussi se fixer plus rapidement que de coutume si elles sont placées brusquement dans une eau dormante ou dans des conditions nouvelles de température, d'oxygénation, etc.

Les Batraciens sont, comme les Trématodes, un groupe de choix pour l'étude expérimentale de la pœcilogonie. La néoténie, normale chez l'Axolotl, accidentelle chez les Tritons, a donné lieu à des mémoires nombreux et importants qui ont fait ressortir la plasticité embryonnaire de ces Urodèles.

Les mémorables expériences de Marie von CHAUVIN sur la Salamandre vivipare (*Salamandra atra*) constituent un des plus beaux exemples qui se puisse citer de pœcilogonie expérimentale.

Ces recherches ont été reprises récemment par KAMMERER (04) qui a démontré en outre que le développement palingénétique de *Salamandra maculosa* pouvait être plus ou moins abrégé par l'action des milieux

(dessèchement, etc.). S'il est exagéré de conclure avec KAMMERER à l'unité spécifique des deux formes *Salamandra atra* et *Salamandra maculosa*, les faits observés n'en sont pas moins très instructifs pour expliquer la formation des deux espèces aux dépens d'un type ancestral commun.

Chez les Anoures, HERTWIG a réussi à transformer l'œuf holoblastique de la Grenouille en un œuf méroblastique en condensant le jaune au moyen d'un centrifugeur.

Les particularités si diverses d'incubation que nous offrent beaucoup de Batraciens des régions chaudes, permettent de comprendre comment les caractères embryogéniques ont pu se modifier et différer chez des genres très voisins et même chez les espèces d'un même genre.

Nototrema marsupiatum, du Pérou et de l'Équateur, porte un très grand nombre d'œufs de très petite taille. *Nototrema oviferum*, de Vénézuéla, ne porte que 30 œufs environ, de grandes dimensions. Il y a donc entre ces deux formes le même rapport qu'entre les variétés *microgenitor* et *macrogenitor* de *Palæmonetes varians*.

Hylodes martinicensis présente une embryogénie plus ou moins condensée selon la sécheresse ou l'humidité des diverses îles qu'elle habite dans les Antilles. On trouve d'autres exemples fort intéressants dans le résumé très complet et très suggestif que Lilian SAMPSON a donné de la question dans *American Naturalist* (sept. 1900) ou dans celui que WIEDERSHEIM a publié vers la même époque dans *Biologisches Centralblatt*.

La viviparité de *Lacerta vivipara* et celle de la Vipère, qui n'est qu'une oviparité (ovoviviparité) plus ou moins déguisée, peut à peine être citée comme cas de pœcilogonie, mais il existe chez les Reptiles Ophidiens des exemples plus démonstratifs de l'action des facteurs primaires sur l'évolution. Les Serpents du genre *Epicrates* pondent, suivant les circonstances, tantôt des œufs à coque parcheminée, tantôt des petits déjà complètement formés.

On peut aussi rapprocher de la pœcilogonie les faits intéressants de polymorphisme des œufs chez plusieurs Oiseaux. Les œufs de certains *Sylviidae* et *Turdidae* ont une tendance au polymorphisme ditaxique. Ainsi une série nombreuse d'œufs de *Melizophilus undatus* (BODDAERT) peut être facilement divisée en deux groupes dont l'un incline vers l'olive l'autre vers le rougeâtre (il s'agit de la couleur des mouchetures). La couleur olive des œufs d'Oiseaux a souvent une tendance à virer au bleu

(Rossignols, Faisans, Pluviers, Mouettes). Chez *Cisticola schænicula*, chez *Uria troile*, chez le Coucou, le polymorphisme est encore plus accentué ¹.

A côté de la pœcilogonie éthologique (géographique ou saisonnière), on peut aussi observer, chez certains animaux, une pœcilogonie sexuelle qui parfois se manifeste déjà dans la production des œufs. Les œufs mâles et femelles de quelques *Dinophilus* (*D. apatris*), de certains Rotifères, etc., les embryons mâles à évolution spéciale des Rotifères, de la Bonellie, des Épicarides (*Entoniscus*, etc.) sont des exemples classiques de cette pœcilogonie dont l'étude est très importante au point de vue de la question si obscure de la détermination du sexe ².

Une très curieuse et très instructive variété de pœcilogonie sexuelle s'observe dans le développement de certains castrats d'un sexe déterminé comparés aux individus normaux de sexe opposé, par exemple dans l'évolution convergente du plumage chez le jeune Faisan mâle et chez la vieille poule Faisane à ovaires en régression.

« Le même changement doit s'opérer de part et d'autre, dit Isidore GEOFFROY ST-HILAIRE, puisque le point de départ est le même et que la vieille femelle et le jeune mâle tendent vers le même but. Mais le changement se fait chez l'une et chez l'autre très inégalement vite ; à l'une il faut plusieurs années, à l'autre une seule année suffit. En outre, l'ordre selon lequel s'opère le changement n'est pas non plus exactement le même. Il suffira de comparer les jeunes mâles conservés dans tous les musées avec les détails que j'ai donnés sur les vieilles femelles pour s'apercevoir que, dans l'un et l'autre cas, le changement s'est opéré d'une manière différente. Il n'est jamais possible de dire d'une vieille poule Faisane chez laquelle le changement a commencé, qu'elle a exactement le plumage d'un jeune Faisan mâle de tel ou tel âge. *C'est donc par deux voies différentes que la nature, dans l'un et l'autre cas, marche vers un résultat finalement semblable* ». [Essai de zoologie générale, 1841, p. 507-508].

Le morphogéniste peut tirer les déductions les plus importantes de l'étude des développements pœcilogoniques provoqués par les actions lentes mais profondes mises en jeu par la castration parasitaire.

Dans ce travail, nous n'avons envisagé que les animaux, mais il serait facile de prouver qu'il existe chez les végétaux des faits analogues au

¹ KOITEL, *Naumannia*, 1858, p. 137. — LUNEL, *Bull. Soc. Ornith. Suisse*, 1865, p. 9.

² Chez divers Lépidoptères (*Sphinx*, *Zygènes*, etc.), on observe des caractères différents de la chenille dans les deux sexes.

développement pœcilogonique considéré sous ses formes diverses. Nous nous contenterons de citer seulement divers mémoires de HUTH (95) de KUCKUCK et de SAUVAGEAU (99) très suggestifs à cet égard.

Outre l'intérêt qu'ils présentent en eux-mêmes, les faits que nous avons rappelés ci-dessus nous paraissent acquérir par leur groupement une valeur scientifique plus grande, et les vues d'ensemble qu'ils suggèrent favoriseront, je pense, les progrès de l'embryogénie.

La pœcilogonie, cela saute aux yeux, nous montre de la façon la plus nette et avec la précision de véritables expériences réalisées par la nature par quels processus s'est opéré le passage de l'embryogénie dilatée (palinogénie) à l'embryogénie condensée (cœnogénie) dans les groupes très nombreux où ces deux modes de reproduction se rencontrent côte à côte chez des genres voisins, parfois même chez des espèces voisines. Certaines espèces pœcilogoniques ne nous offrent-elles pas en quelque sorte à volonté tantôt le premier mode évolutif, et tantôt le second, suivant les circonstances et les conditions de milieu où elles sont placées ?

Dans un mémoire des plus intéressants (03) et qui est un modèle d'observations éthologiques admirablement conduites R. LAUTERBORN a montré le lien très étroit qui unit les variations saisonnières de certains Rotifères (*Anurae cochlearis*) à l'existence chez cette espèce d'une pœcilogonie parthénogénétique.

Ces variations saisonnières, auxquelles LAUTERBORN donne le nom de *cyclomorphoses*, s'expliquent facilement chez les animaux qui comme *Anurae* ou comme nombre de Cladocères présentent, à côté de la reproduction sexuée, une série de générations monogoniques qui transmettent intégralement (sans l'action diminuante de l'amphimixie) toutes les modifications lamarckiennes acquises ou augmentées par chaque génération successive sous l'influence des variations du milieu.

Les organismes limnétiques qui, comme les Copépodes, se reproduisent sans schizogonie et sans parthénogénèse, varient bien localement mais non avec périodicité saisonnière quoi qu'ils puissent présenter, comme nous l'avons vu (chez *Leptodora* par ex.), un développement pœcilogonique.

Au point de vue taxonomique, l'importance de la pœcilogonie est très grande également. Qu'une des variétés d'origine pœcilogonique issues d'une même espèce vienne à présenter une modification, si légère soit-elle, de l'état adulte, les classificateurs ne manqueront pas d'en faire une espèce nouvelle. En raisonnant d'après les idées généralement acceptées

aujourd'hui, on justifierait ainsi cette création : « Sans doute, dirait-on, les deux formes sont très voisines à l'état adulte, mais les différences embryogéniques suffisent pour nécessiter une distinction spécifique ». Et, en fait, une foule d'espèces entomologiques sont établies sur des considérations de cette nature. (Par exemple dans les genres *Melitææ*, *Deilephila*, *Cucullia*, etc.).

Sans doute il ne sera pas toujours facile de distinguer si des espèces voisines sont issues de races pæcilogoniques ou si elles proviennent de formes convergentes à l'état adulte mais ayant des larves originairement distinctes. Je n'ai pas cherché à dissimuler cette difficulté; je crois cependant, comme je l'ai dit plus haut, que dans beaucoup de cas l'expérience pourra nous aider à sortir d'embarras.

En effet, la fécondité ou l'infécondité des espèces considérées dans leurs croisements *inter se* pourra souvent permettre de reconnaître si, dans un cas donné, il y a convergence ou pæcilogonie.

Chez les espèces d'origine pæcilogonique, la différenciation des adultes portant sur des caractères quelconques et généralement indépendants du système génital, la fécondité sera le plus souvent conservée à un certain degré dans les croisements. Chez les espèces convergentes, au contraire, la différenciation spécifique étant établie depuis longtemps et bien antérieurement à la convergence, les croisements seront stériles et souvent même impossibles. J'ai constaté, par exemple, que les diverses espèces de *Typhlocyba* de la section de *T. rosæ*, si merveilleusement convergentes qu'on les distingue difficilement même à la loupe, sont entre elles dans un état d'amixie forcée, l'appareil copulateur présentant des différences énormes chez des formes qui paraissent identiques et qui vivent souvent côte à côte sans jamais pouvoir se croiser (*T. rosæ*, *T. hippocastani*, *T. douglasi*, etc.). La comparaison des formes pæcilogoniques et des formes convergentes nous explique ainsi, dans une certaine mesure, les différences qui existent au point de vue de la fécondité des croisements de diverses espèces sauvages, différences qui ont vivement, et à juste titre, préoccupé DARWIN et ROMANES.

Dans tout ce qui précède, j'ai apporté, je crois, pas mal de données nouvelles, mais je me suis borné le plus souvent à rapporter des faits déjà connus, dont quelques-uns n'avaient pas, ce me semble, attiré l'attention d'une façon suffisante, et j'ai cherché à dégager de ces faits des points de vue nouveaux.

En créant le mot de Pæcilogonie pour désigner tout un ensemble de

phénomènes évolutifs, en apparence assez dissemblables, j'ai parfaitement conscience de n'avoir pas supprimé du même coup toutes les difficultés de la question. Mais il y a déjà un progrès réalisé quand des problèmes, même non résolus, sont rattachés à un autre problème considéré jusque là comme distinct, et nos explications scientifiques ne sont généralement pas autre chose. On l'a dit fort justement :

« L'exemple si mémorable de l'illustre NEWTON, nous invite à considérer un phénomène naturel comme suffisamment expliqué, dès que nous pouvons le synthétiser, c'est-à-dire (littéralement) le poser en compagnie de plusieurs autres » (RAOUL BARON, 1888).

BIBLIOGRAPHIE.

00. APPELLÖF. — Studien ueber Actinienentwicklung (*Bergens Museum Aarboeg*, 1900, n° 1, p. 4, note 1).
89. BOAS (J.). — Kleine Carcinol. Mittheil. ueb. d. ungleiche Entwick. d. salzw. u. der süßwasser Form v. *Palæmonetes varians* (*Zool. Jahrb., System.* Bd. IV, p. 793-805, Pl. XXXIII). — Voir aussi *Vidensk. Meddel. fra natur. Foren. i Kjøbenhavn*.
03. BOTTFER (O.). — Ueber den wissenschaftlichen Wert der Schnecken und Muschelschalen (*Ber. Senckenb. nat. Ges.*, 1903, p. 177-187).
03. BOULENGER (G.-A.). — On the nursing habit of a South-american frog (*Proc. Zool. Soc. London*, 1903, II, pp. 115-116).
03. BRESSLAU (E.). — Die Sommer und Wintererier der Rhabdocælen des süßsen Wassers und ihre biologische Bedeutung (*Verhdlgn. deutsch. Zool. Ges.*, 1903 pp. 126-139).
92. BROOKS (W.-K.) et HERRICK (F.-H.). — The embryology and metamorphosis of the Macroura (*John's Hopkins University circulars*, vol. XI, n° 97. Baltimore, avril 1892, pp. 67-68).
48. CALORI (L.). — Sulla generazione vivipara della *Chloe diptera* L. (*Nuovi annali dell. Sc. natur.* (2), vol. 9, Bologna 1848). — Traduit et annoté par JOLY (*Bull. Soc. d'études d. Sc. nat. de Nimes*, V, n° 4, 1877). Cf. *Archiv. f. Nat.*, Jahrg. 45, Bd 2, 1879, p. 66.
01. CARLGREN (O.). — Die Brutpflege der Actiniarien (*Biol. Centrabl.*, XXI, 1901, pp. 468-484 (13 text. figg.)).
96. CAULLERY (M.). — Sur les *Cololla* et le polymorphisme de leurs bourgeons (*C. R. Acad. S.*, t. CXXII).
98. CAULLERY (M.) et MESNIL (F.). — Les formes épitokes et l'évolution des Cirratulien (*Annales de l'Université de Lyon*, Fasc. XXXIX, 1898). — Voir aussi : *International Congress of Zoology*, Cambridge 1898, p. 220.
96. CAUSARD (M.). — Sur une Éphémère vivipare (*C. R. Acad. Sc.*, t. CXXIII, 1896, p. 705-708).
92. CHUN (C.). — Die Dissogonie eine neue Form der geschlechtl. Zeugung (*Festschr. f. Leuckart*, Leipzig 1892).

02. CLUBB (J.-A.). — Actiniae, with an Account of their peculiar Brood Chambers (*Rep. Coll. Nat. Hist. « Southern Cross »*, London, 1902, p. 294).
00. CONTE (A.). — De l'influence du milieu nutritif sur le développement des Nématodes libres (*C. R. Soc. de Biologie*, séance du 28 avril 1900).
99. COUTIÈRE (H.). — Les Alpheidae, morphologie externe et interne, formes larvaires, bionomie (*Ann. Sc. nat. Zool.* (sér. 8), t. IX, chap. V, p. 414 et suiv.).
04. CUÉNOT (L.). — Contributions à la Faune du Bassin d'Arcachon (III. Doridiens) (*Bull. Soc. scient. Arcachon*, 1904, p. 13 et 14).
96. EHRENBAUM (E.). — Beitrage zur Naturgeschichte einiger Elbfische (*Wissensch. Meeresuntersuch. Biol. Anst. Helgoland N. F. I.*, 1896, p. 71-72).
75. ERCOLANI (G.-B.). — Osservazioni elmintologiche sulla dimorfobiosi nei Nematodi (*Mem. Acad. Bolog.*, V, pp. 391-441, Pl. — Rendic. 1874-75, pp. 73-80).
95. FEDDERSEN (A.). — Ueber das Laichen des Aales in Süßwasser (*Zeitschr. f. Fischerei u. deren Hilfswissenschaften*, 1895, pp. 156-167).
74. GIARD (A.). — Sur l'éthologie de *Sacculina carcini* (*C. R. Acad. Sciences*, t. LXXIX, p. 241, séance du 27 juillet 1874).
78. GIARD (A.). — Particularités de reproduction de certains Échinodermes en rapport avec l'éthologie de ces animaux (*Bull. scient. du dép. du Nord*, t. X, p. 296).
89. GIARD (A.). — De l'influence de l'éthologie de l'adulte sur l'ontogénie de *Palæmonetes varians* LEACH (*C. R. de la Soc. de Biologie*, 9^e sér., I, 1889, p. 326).
91. GIARD (A.). — Sur le bourgeonnement des larves d'*Astellium spongiforme* GD. et sur la pœcilogonie chez les Ascidies composées (*C. R. Acad. Sc.*, t. CXII, p. 301, séance du 2 février 1891).
92. GIARD (A.). — Nouvelles remarques sur la pœcilogonie (*C. R. Acad. Sciences*, t. CXIV, p. 1549, séance du 27 juin 1892).
94. GIARD (A.). — Convergence et pœcilogonie chez les Insectes (*Ann. Soc. entomol. de France*, t. LXIII, 1894, pp. 128-137).
98. GIARD (A.). — Sur l'éthologie de *Campanularia calyculata* HINCKS: Stolonisation et Allogonie (*C. R. de la Soc. de Biologie*, 8 janv., p. 17-20).
04. GIARD (A.). — Y a-t-il pœcilogonie saisonnière chez *Charaxes jasius*? (*Bull. Soc. ent. Fr.*, 10 fév. 1904, pp. 43-45).
71. GOOSSENS (Th.). — Des variations chez les chenilles (*Ann. Soc. entom. Fr.*, 1871). — Voir aussi sur le même sujet les observations de MAC LACHLAN, Maurice GIRARD et J. FALLOU (*Ann. Soc. ent. Fr.*, 1867, p. 323 et suiv.). Ces diverses publications ont été trop oubliées par les auteurs qui se sont occupés récemment de ces questions si importantes et généralement si peu étudiées.
96. GRASSI. — Ulteriori studi sullo sviluppo dell' Anguilla e sul Grangi (*Atti. Accad. Lincei, Rend* (3), vol. 5, sem. 1, p. 241).
96. GRASSI et CALANDRUCCIO. — Reproduction and metamorphosis of the common Eel (*Anguilla vulgaris*) (*Proceed. R. S.*, vol. LX, p. 260, déc. 1896 et *Q. J. Micr. Sc.*, nov. 1896, p. 371).
58. GUÉNÉE. — Monographie des Bombyx européens du groupe de *B. quercus*. (*Ann. Soc. ent. Fr.*, 1858, pp. 435-442).
04. HARGITT (CHAS.-W.). — Notes on some Hydromedusae from the Bay of Naples (*Mitth. Zool. Stat. zu Neapel*, Bd. 16, 1904, p. 574 et 577).
98. HEINCKE (F.). — Naturgeschichte des Herings, Th. I, Text, 1 Haelfte, 1891, p. 20, fig. 1.

88. HERRICK (E.-H.). — The abbrev. metam. of Alpheus and its relation to the conditions of life, habits, color variations, etc., of Alpheus (*J. Hopk. Univers. Circulars*, VII, n° 63, pp. 34-35).
97. HEYMONS (R.). — Ueber den Nachweis der Viviparität bei Eintagsfliegen (*Zool. Anz.*, n° 533, XX, 1897, p. 205).
00. HICKSON (S.-J.). — Marine investigations in South-Africa, Capetown 1900, p. 84 et note.
97. HOFER (Bruno). — Welche Ansicht hat der Versuch zur Einbürgerung des Aales in Donaugebiet? (*Allg. Fischereizeitg.*, XXII Jhrg, n° 23, 1897, p. 445-447). — Analysé dans *Zool. Centralbl.* VI, n° 3, p. 102.
96. HUTH (E.). — Heteromericarpié und aehnliche Erscheinungen der Fruchtbildung (*Abhandl. u. Vortraege aus d. Ges. d. Naturwiss.*, IV, 1895).
96. IMHOF. — *Biolog. Centralblatt*, XVI, p. 431.
04. KAMMERER (Paul). — Beitrag zur Erkenntnis der Verwandtschaftsverhaeltnisse von *Salamandra atra* und *maculosa* (*Archiv. Entw. Mech.*, Bd. XVII, Heft 2, 1904, p. 102, 1 Pl.).
83. KOWALEVSKY (A.) et MARION (A.-F.). — Documents pour l'histoire embryogénique des Alcyonaires (*Ann. du Musée d'Hist. nat. de Marseille*, Zool., t. I, mém. n° 4).
90. LAHILLE (F.). — Recherches sur les Tuniciers des côtes de France, Toulouse 1890.
93. LAUTERBORN (R.). — Der Formenkreis von *Anuræa cochlearis* II Teil. Die cyclische oder temporale Variation von *Anuræa cochlearis* (*Verhandl. Naturhist. Med. ver. Heidelberg*, N. F. Bd. 7, Hft 4, 1903, p. 529-621).
04. LUDWIG (H.). — Brutpflege bei Echinodermen (*Aug. Weismann's Festschrift Zoologische Jahrbücher*, supplément VII, 1904, p. 683).
04. LUDWIG (H.). — Notiz über Brutpflege bei Echinodermen (*Zoologischer Anzeiger*, p. 423).
78. MARION (A.-F.) — Deux jours de dragages dans le golfe d'Alger (*Revue d. Sc. nat. de Montpellier*, t. VII, n° 2, p. 137-164, Pl. 6, 7, 8 et 9).
79. OSTEN-SACKEN (C.-R. von). — On Mr. Portschinski's Publications on the larvae of the Muscidae (*Berlin. Entomolog. Zeitschrift*, Bd XXXI, 1887, Heft I, pp. 17 à 28).
90. RYDER (J.-E.). — The Sturgeons and Sturgeon industries of the eastern Coast of the U. S. with an account of experiments bearing upon Sturgeon culture (*Bull. of the U. S. Fish Commission*, vol. VIII, for 1888, Washington 1890, p. 231-328).
00. SAMPSON (Lilian V.). — Unusual modes of breeding and development among Anura (*Am. Nat.*, vol. 34, sept. 1900, pp. 687-715). — Ce mémoire contient une excellente bibliographie du sujet.
44. SARS (M.). — Mémoire sur le développement des Astéries (*Ann. Sc. nat.* (3), Zoologie, II, p. 190, Pl. 13, A).
99. SAUVAGEAU (C.). — Les Cutleriacées et leur alternance de générations (*Ann. Sc. Bot. nat. sér.* 8, vol. 10, déc. 1899).
37. SIEBOLD (Th. von). — Fernere Beobachtungen ueber die Spermatozoa der wirbellosen Thiere (*Archiv. f. anat. u. Phys.* Jahrg. 1837, p. 425).
04. SIMROTH (H.). — Neuere Arbeiten über die Morphologie und Biologie der Gastropoden (*Zool. Centralbl.*, XI, 1904, p. 752).
76. THOMSON (C. Wyville). — Notice of some peculiarities in the mode of propagation of certain Echinoderms of the southern sea (*Journ. Linn. Soc., Zool.*, vol. XIII, pp. 55-79).

04. TROUËSSART (E.-L.). — Sur la coexistence de deux formes d'hypopes dans une même espèce chez les Acariens du genre *Trichotarsus* (*C. R. Soc. de Biol.*, t. LVI, 13 févr. 1904, p. 305).
 04. TROUËSSART (E.-L.). — Deuxième note sur les hypopes du genre *Trichotarsus* (*C. R. Soc. de Biol.*, t. LVI, 28 févr. 1904, p. 365).
 00. WIEDERSHEIM (R.). — Brutpflege bei niederen Wirbelthieren (*Biol. Centralbl.*, Bd. 20, 1900).
 01. WOLTERECK (R.). — Ueber zwei Entwicklungstypen der *Polygordius* Larve (*Verhandl. d. V. Internat. Zoologen Congress zu Berlin*, 1901, pp. 729-736). — Voir aussi : *Zoologica*, Heft 34, Trochophora-Studien I, 1902.
 72. ZELLER (E.). — Untersuchungen ueber die Entwick. d. *Polystomum integerrimum* (*Zeitschr. f. wiss. Zool.*, XXII Bd., 1872).
 76. ZELLER (E.). — Weitere Beitræge zur Kenntniss der Polystomien (*Zeitschr. f. wiss. Zoologie*, XXVII, 1876, pp. 238-274, Pls XVII et XVIII).
-

MÉTAMORPHOSES.

XLVII. — Transformation et métamorphose.....	page 449
XLVIII. — Sur le déterminisme de la métamorphose.....	— 451
XLIX. — La métamorphose est-elle une crise de maturité génitale?.....	— 455
L. — Les idées de Lamarck sur la métamorphose.....	— 458

XLVII

TRANSFORMATION

ET MÉTAMORPHOSE ¹.

Les auteurs de mémoires ou même de traités classiques d'embryogénie emploient souvent d'une façon vague et presque indifféremment les mots de *transformations* ou de *métamorphoses* pour désigner les changements de forme successifs que subissent beaucoup d'animaux au cours de leur évolution. Dans mes diverses publications et surtout dans mon enseignement oral, je me suis toujours efforcé de définir nettement ces deux termes et de montrer les différences physiologiques auxquelles ils correspondent.

Il y a *transformation* lorsque la forme d'un animal ou d'un organe change graduellement, grâce à la multiplication des plastides et à leur différenciation, l'élimination des éléments anciens se faisant uniquement par le jeu des fonctions sécrétrices et excrétrices. Le développement de l'Axolotl par exemple, depuis l'œuf jusqu'à la forme branchiale sexuée, nous offre une série de transformations. Les Cténophores, les Chætonathes, les Nématodes nous offrent d'excellents modèles d'animaux dont l'évolution s'accomplit par de simples transformations.

Il y a *métamorphose* lorsque le changement de forme de l'animal résulte de la destruction d'un organe ou d'un ensemble d'organes par la mort et la régression sur place des plastides qui les composent et l'utilisation des matériaux de dégénérescence ainsi produits pour la reconstruction d'organes nouveaux ou le développement ultérieur d'organes antérieurement existants.

La disparition des branchies externes d'une larve de Triton, la résorption des panaches branchiaux de l'Axolotl quand il se métamorphose en Amblystome sont des exemples de métamorphose partielle. La régression de la queue des têtards de Batraciens anoures ou celle de la corde dorsale et de l'appendice caudal des larves d'Ascidies sont déjà des types plus nets de phénomènes métaboliques. Enfin les choses vont encore plus loin dans ce qu'on a appelé la *métamorphose complète* des Insectes métaboles, bien

¹ *Comptes rendus de la Société de Biologie*, 1898, p. 956.

que là encore le processus métabolique, quoique très généralisé, ne s'étende pas cependant à tous les systèmes d'organes. On oublie souvent que des exemples de régression, tout aussi caractéristiques s'observent également chez bien d'autres animaux, notamment chez nombre de Bryozoaires, chez beaucoup d'Acariens (Hydrachnides, Trombidides, etc.), chez certains Crustacés (Cryptonisciens, Choniosomatides et Herpylobiides), chez les Cirripèdes (Rhizocéphales), etc.

On peut aussi facilement se convaincre que l'accumulation des réserves nutritives dans les œufs à embryogénie abrégée ou condensée (œufs cœnogénétiques), et la consommation de ces réserves sont dues à des processus physiologiques tout à fait comparables à ceux de la métamorphose.

D'une manière générale, on peut dire que la *transformation* est un processus d'évolution continue, régulière; la *métamorphose* est un processus discontinu et en quelque sorte révolutionnaire.

La mue ou exuviation (*ecdysis*), qui accompagne souvent la métamorphose, est un fait tout à fait indépendant de cette dernière et peut aussi bien se rencontrer dans les cas où il y a seulement transformation.

Dès 1877, je me suis efforcé de montrer comment la métamorphose définie comme nous venons de le faire et caractérisée objectivement par la *nécrobiose normale* ou *phylogénique* pouvait être utilisée comme critérium de l'abréviation ou condensation embryogénique (*cœnogénie*, HAECKEL, 1875; *tachygénèse*, PERRIER, 1896).

En comparant la *nécrobiose phylogénique* à la *nécrobiose pathologique*, telle qu'on l'observe dans les tumeurs, j'ai fait voir que la dégénérescence des éléments plastidaires devait être attribuée dans les deux cas à des causes identiques. Le développement des tissus de cellules proprement dites, se faisant plus rapidement que celui des éléments différenciés (nerfs, vaisseaux, etc.), l'irrigation vasculaire insuffisante entraîne la dénutrition, l'asphyxie des plastides et leur dégénérescence granulo-graisseuse¹.

Les beaux travaux de BATAILLON sur les métamorphoses des Amphibiens et du Ver à soie, comme la note présentée aujourd'hui même à notre Société, par le D^r TERRE, confirment absolument notre interprétation en même temps qu'ils nous font entrer plus complètement dans l'analyse intime de phénomènes dont nous n'avions indiqué que les grandes lignes.

¹ A. GIARD. *Principes généraux de Biologie* (Introduction à la traduction de l'*Anatomie comparée des Invertébrés*, de Huxley, 1877, pp. xxiv-xl). Voir aussi pour la signification de la *métamorphose* mon article « Les faux principes biologiques, etc. » (*Revue scientifique*, 18 mars 1876, p. 280-281). — *Controverses transformistes*, p. 63).

Nous savons aujourd'hui que la métamorphose est accompagnée de troubles fonctionnels considérables (circulatoires et respiratoires), et l'on pourrait peut-être rapprocher les *inversions circulatoires* observées dans l'évolution des Insectes de celles qu'on connaît d'une façon permanente chez les Tuniciens, animaux chez lesquels le métabolisme embryonnaire est bientôt remplacé par un métabolisme génital également très actif.

Enfin, dès 1888, m'appuyant sur les admirables recherches d'Antoine SCHNEIDER et surtout de METCHNIKOFF et de KOWALEVSKY, j'ai insisté à maintes reprises sur le rôle important dévolu à la phagocytose dans les révolutions organiques qui se traduisent morphologiquement par la métamorphose et à ce point de vue encore, il y a lieu de comparer les processus normaux de métabolisme aux processus pathologiques de l'inflammation ¹.

Il m'a paru utile de rappeler brièvement ces principes généraux, base de mon enseignement à la Sorbonne. Je les considère comme très importants pour l'orientation des recherches embryogéniques. C'est en travaillant dans cette voie qu'on peut espérer faire quelque progrès à la science que j'ai appelée naguère la *morphodynamique* ² et qu'on désigne parfois aujourd'hui sous le nom de *biomécanique*.

XLVIII

SUR LE DÉTERMINISME

DE LA MÉTAMORPHOSE ³.

Les diverses opinions émises depuis quelques années sur les processus intimes de la métamorphose peuvent être résumées à peu près de la manière suivante pour ce qui a trait surtout à l'histolyse musculaire :

A. — L'histolyse est le résultat d'une nécrobiose purement chimique, suivie ou non de phénomènes phagocytaires selon la durée de la métamorphose (KARAWAJEW, RENGEL, KOROTNEFF, etc., chez les Insectes).

¹ A. GIARD. L'évolution des êtres organisés (Leçon d'ouverture du cours d'évolution, nov. 1888), *Bulletin scientifique*, t. XX, 1889, p. 24.

² A. GIARD. L'œuf et les débuts de l'évolution, *Bulletin scientifique*, t. VIII, 1876 p. 252 et suiv.

³ *Comptes rendus de la Société de Biologie*, 10 fév. 1900.

B. — L'histolyse est le résultat d'une nécrobiose chimique. Secondairement et accessoirement il intervient dans une mesure variable (5 p. 100 LOOSS, 95 p. 100 BATAILLON) une phagocytose leucocytaire (A. LOOSS, E. BATAILLON, chez les Batraciens). BATAILLON apporte en outre cette donnée nouvelle et très importante que chez les Batraciens et les Insectes (Ver à soie) les troubles respiratoires (asphyxie de certains éléments) sont le point de départ du processus histolytique.

C. — L'histolyse est le résultat d'une nécrobiose chimique due aux mauvaises conditions physiologiques (inanition, asphyxie, etc.). Le processus est complété sans doute par une phagocytose dont les agents sont les myoblastes (L. TERRE, chez les Abeilles).

D. — L'histolyse est accomplie par des phagocytes myoblastiques dérivés des noyaux musculaires et du sarcoplasma sans désintégration préalable des faisceaux musculaires (S. MAYER, E. METCHNIKOFF, chez les Batraciens).

E. — L'histolyse est accomplie par une phagocytose leucocytaire sans altération préalable perceptible du muscle. Les leucocytes entrent en jeu stimulés par les sécrétions internes qui accompagnent la prolifération des gonades. (CH. PÉREZ, chez les Fourmis et les Tinéites).

Il n'est pas facile, à l'heure actuelle, de se prononcer d'une façon absolue en faveur d'une de ces opinions à l'exclusion de toutes les autres. Il est fort possible que chacune d'elles renferme une part de vérité et que les processus ne soient pas identiques pour les divers animaux à métamorphoses, voire même pour les divers organes d'un même animal.

Pour nous en tenir à un point de détail qui a cependant une certaine importance, ne voyons-nous pas METCHNIKOFF, qui a tant contribué à faire accepter la phagocytose myoblastique chez les larves de Batraciens, se prononcer absolument pour la phagocytose leucocytaire chez les Insectes¹ ? Il est possible d'ailleurs que les dernières recherches d'ANGLAS jettent un jour nouveau sur ce point en nous montrant que tous les plastides histolysés des Insectes ne sont pas phagocytés et que certains phénomènes d'histogénèse ont pu être pris pour des phénomènes d'histolyse.

A diverses reprises j'ai exposé la façon générale dont je comprends la métamorphose². Je voudrais seulement aujourd'hui insister sur certains faits qui me portent à croire avec BATAILLON et TERRE que les phénomènes phagocytaires de l'histolyse, quel que soit l'agent qui en est chargé, sont précédés par un état semi-pathologique des éléments histolysés, état résultant de l'asphyxie, de l'inanition, du non-fonctionnement, aussi bien que des sécrétions internes de l'organisme métabole.

¹ Voir : M. CAULLERY et F. MESNIL. Sur le rôle des phagocytes dans la dégénérescence des muscles chez les Crustacés, *Comptes rendus Soc. de biol.*, 6 janvier 1900, p. 9, note 1.

² Voir notamment : A. GIARD. Transformation et Métamorphose. *Comptes rendus Soc. de biol.*, 22 octobre 1898, p. 956-958.

I. — De ce que les muscles examinés avant la phagocytose ne présentent pas d'altérations de structure appréciables, on ne peut inférer qu'il ne sont pas déjà touchés. En effet si l'on place dans un récipient de faible capacité un grand nombre d'animaux appartenant à des espèces pélagiques aux muscles transparents et bien développés (*Mysis*, *Sagitta*, larves de *Corethra*, etc.), on ne tarde pas à voir, dès que l'oxygène fait défaut, ces animaux perdre leur transparence, devenir opalescents, puis opaques. Leurs mouvements se ralentissent peu à peu : cependant ils nagent encore et leurs fibres musculaires fixées et colorées ne présentent sur les coupes aucune modification apparente. Il est manifeste néanmoins au seul examen macroscopique que les échanges chimiques sont troublés. La mort survient en quelques heures si l'on prolonge l'expérience ; au contraire, les muscles reprennent leur complète activité si les animaux sont placés à temps dans de l'eau plus aérée.

II. — Tandis qu'en les maintenant dans une eau renouvelée, les têtards d'Ascidies urodèles à structure élevée (*Astellium*, Botrylles) vivent plusieurs jours d'une vie active, ces embryons se métamorphosent rapidement dès qu'on les place dans les conditions de l'expérience précédente. On peut les faire se fixer et obtenir l'histolyse de la queue en quelques heures par ce procédé. Le métabolisme peut être activé de la même façon chez les larves de beaucoup d'animaux à métamorphose (Bryozoaires, etc.).

III. — On ne peut objecter avec Ch. PÉREZ¹ que l'asphyxie devrait être générale dans l'organisme d'un animal métabole et non limitée à certains organes ; car nombreux sont les faits qui démontrent que le besoin d'oxygène varie avec les divers tissus et avec le degré d'évolution des plastides. Les œufs d'Ascarides et de beaucoup d'animaux parasites peuvent se développer avec des quantités infinitésimales d'oxygène et dans des conditions qui seraient absolument asphyxiques pour d'autres tissus.

IV. — Pendant la métamorphose, les éléments qui doivent être histolysés se trouvent à la condition numéro 2 de F. LE DANTEC. Les muscles en particulier ne fonctionnant plus dégagent beaucoup moins d'acide carbonique ; leur chimiotactisme négatif est, par suite, presque aboli. En outre, chez les Insectes où le tissu musculaire est riche en phosphore, ce corps est éliminé en partie tout au moins sous forme de phosphates dont

¹ PÉREZ (Ch.). Sur la métamorphose des Insectes, *Bull. Soc. Ent. de Fr.*, 27 décembre 1899, p. 398-402.

le chimiotactisme est positif; la créatine et autres produits azotés du muscle ont aussi un chimiotactisme positif. Tout cela suffit pour expliquer la phagocytose leucocytaire là où elle existe.

V. — Bien que la digestion intra-cellulaire ait précédé phylogénétiquement la digestion extra-cellulaire, la phagocytose apparaît nettement dans la métamorphose comme un processus cœnogénétique ¹. Elle atteint son maximum chez les Diptères cycloraphes, chez certains Crustacés parasites, chez les larves urodèles d'Ascidies, partout où le métabolisme est intense. Son rôle est bien plus limité dans les cas de métamorphose partielle (Hyménoptères). On peut supposer quoique cela ne soit pas encore absolument démontré, que chez les Insectes hémimétaboles, la phagocytose est remplacée, comme dans les cas de transformation simple, par les actions cytolytiques à distance qui existent plus ou moins dans les divers tissus des animaux sous l'action des liquides qui les baignent et pour lesquelles ANGLAS a récemment proposé le nom de *lyocytose* ².

VI. — Refuser d'admettre que le point de départ de l'histolyse existe dans les altérations préalables des tissus qui doivent être remplacés et prétendre que les phagocytes surexcités par des stimulines vont attaquer précisément les éléments condamnés à disparaître, c'est il me semble revenir sous une forme nouvelle à la théorie de la prédestination, aux propriétés prépotentielles des plastides, en un mot aux idées vitalistes et téléologiques si contraires aux progrès de la science.

¹ Nous nous trouvons ici dans un cas comparable à ceux où la division directe, manifestement antérieure à la caryokinèse, réapparaît par cœnogénèse lorsqu'il doit se former rapidement un grand nombre de cellules dans un tissu déjà âgé. D'ailleurs, l'embryogénie des Éponges siliceuses comparée à celle des Éponges calcaires et d'une manière générale tous les développements condensés comparés aux développements explicites prouvent surabondamment la signification cœnogénétique de la phagocytose dans de nombreux processus évolutifs.

² ANGLAS (J.). Note préliminaire sur les métamorphoses internes de la Guêpe et de l'Abeille. La *Lyocytose*, *Comptes rendus Soc. de biol.*, 27 janvier 1900, pp. 94-96.

XLIX

LA MÉTAMORPHOSE EST-ELLE UNE CRISE
DE MATURITÉ GÉNITALE ?¹.

Dans une récente communication, notre collègue Ch. PÉREZ a défini la métamorphose *une crise de maturité génitale* (1)².

Une bonne définition, disent les logiciens, doit *convenire toto et soli definito*. Soumettons la définition de M. Ch. PÉREZ à cette double épreuve.

I. — Toute métamorphose est-elle accompagnée d'une crise de maturité génitale ?

Sans parler des métamorphoses plus ou moins étendues qui, chez les animaux inférieurs, font du *Pilidium* un Némertien, de l'*Actinotrocha* un *Phoronis*, du *Pluteus* un Oursin, du *Cyphonautes* un *Membranipora*, etc., nous avons chez les larves urodèles des Ascidies et chez les têtards des Batraciens anoures des exemples d'un métabolisme très net sans crise génitale correspondante.

Bornons-nous aux Insectes : Les Papillons de la génération d'automne de certains *Sphinx* sont stériles dans le nord de leur habitat. Le fait a été constaté pour *Acherontia atropos* L. par de nombreux observateurs, en Angleterre, en Norvège, dans le nord de l'Allemagne et, par moi-même, dans le nord de la France ; les organes génitaux sont ou complètement atrophiés, ou tout à fait rudimentaires. Et cependant ces Papillons sont le résultat d'une métamorphose complète malgré l'absence de poussée génitale (2).

Dans les cas, certainement très rares, mais dont on connaît cependant plusieurs exemples, où l'on voit une chenille parasitée par une larve de Diptère ou d'Hyménoptère donner à la fois un Papillon et l'imago de l'Insecte parasite, la castration parasitaire supprime la poussée génitale de l'hôte sans empêcher la métamorphose.

Un cas bien curieux, mais un peu différent, est celui observé par A.-P. MORRES, de Salisbury, qui, en activant par la chaleur le développement

¹ *Bulletin de la Société Entomologique de France*, 1900.

² Les chiffres entre crochets renvoient à l'index bibliographique de la note.

d'une chenille d'*A. atropos*, obtint, six semaines après la nymphose, un Papillon dans le ventre duquel il trouva, en l'ouvrant, une larve de 10 mill. de long. L'optimum calorique d'évolution du parasite de coïncidant pas avec celui de l'hôte, celui-ci avait pu opérer sa métamorphose avant d'être épuisé par son ennemi (3).

Les curieuses expériences de J.-Th. OUDEMANS sont encore plus démonstratives. En châtrant des chenilles d'*Ocneria dispar*, avant les deux dernières mues qui précèdent la nymphose, cet habile entomologiste put mener à bien l'éducation des chenilles opérées et vit éclore des Papillons tout à fait normaux, présentant même encore des instincts sexuels (4).

La stérilité plus ou moins complète déterminée par les *Conops* chez les *Bombus*, par les Rhipiptères chez les Andrènes et autres Insectes modifie parfois, sans le supprimer, le métabolisme de ces animaux.

La *castration parasitaire* des Termites et la *castration alimentaire* des larves d'Hyménoptères sociaux n'empêchent pas non plus la métamorphose, bien qu'elles modifient singulièrement les formes de l'adulte.

On pourrait encore invoquer les exemples si intéressants de *gynandromorphie* des Lépidoptères presque toujours accompagnés d'atrophie génitale (5).

II. — Toute crise génitale est-elle forcément accompagnée d'une métamorphose.

Faut-il rappeler les cas de *néoténie* si fréquents chez l'Axolotl et constatés aussi, plus rarement, chez *Triton alpestris* LAUR. et *Triton punctatus* DAUB. Chez l'Axolotl, en particulier, une première et parfois même plusieurs poussées génitales successives ont lieu pendant la période larvaire précédant la métamorphose en Amblystome, et celle-ci peut être suivie de nouvelles crises de maturité sexuelle. Dans les cas d'*hermaphroditisme protandrique* des Myzostomes, des Épicarides, etc., dans les cas de *dissogonie* signalés par CHUN chez les Cténophores une première poussée génitale se produit également avant que l'animal ait réalisé la forme de l'adulte. Non seulement, comme nous l'avons dit, chez les Hyménoptères sociaux la *castration alimentaire* n'empêche pas la métamorphose, mais la suppression de la *castration nutritive*, chez les Vespides, permet une nouvelle poussée génitale nullement accompagnée de métabolisme (6).

Chez les Insectes, on peut dire que très souvent, loin de déterminer la métamorphose, une crise intense de maturité génitale suffit à l'em-

pêcher de se produire. C'est ce qui a lieu chez les générations parthénogénétiques d'été des Pucerons, chez les *Bacillus* et quelques autres Phasmides, chez les larves pædogénétiques de Cécidomyies, etc. Comme je l'ai fait remarquer ailleurs, la parthénogénèse est dans ces cas le terme ultime d'un processus dont le début est la reproduction anticipée (*progénèse*) accompagnée souvent de viviparité et de la suppression de l'imago devenu inutile.

En somme, l'indépendance *relative* des divers appareils physiologiques, conséquence du principe de l'épigénèse de C.-F. WOLFF, est, comme on pouvait s'y attendre, beaucoup plus grande entre le soma et les gonades qu'entre les divers systèmes d'organes de la vie de l'individu. Le soma et les gonades forment un complexe généralement symbiotique; mais il peut arriver parfois que le soma se développe en vrai parasite aux dépens des gonades et achève ainsi son évolution (cas des générations automnales d'*Atropos*); il peut arriver également que les gonades agissent comme parasites (et même plus énergiquement que certains parasites) et arrêtent le développement du soma (diverses formes de *progénèse*).

Il faut se garder de confondre la *métamorphose* avec les *livrées nuptiales* qu'on observe chez beaucoup d'animaux pendant les poussées génitales. La livrée nuptiale est un ensemble de modifications *transitoires* qui apparaissent et disparaissent périodiquement sous l'influence des crises sexuelles. La métamorphose, au contraire, comme tout phénomène évolutif vrai, est définitive et *irréversible*.

On ne peut objecter comme exemple de réversion la pseudo-chrysalide des Cantharidiens qui semble bien, d'après les recherches de J. KÜNCKEL d'HERCULAIS, n'être qu'un phénomène curieux d'enkystement saisonnier (7).

Si chez les insectes la livrée nuptiale semble permanente, si elle accompagne la métamorphose et si celle-ci coïncide avec la maturité génitale, c'est qu'en raison des nécessités de la dissémination, ces animaux ont des ailes, et que toute mue nouvelle devient impossible dès que les ailes sont acquises (8).

*
**

PÉREZ (Ch.). — Sur la métamorphose des Insectes. *Bull. Sco. ent. Fr.*, 27 déc. 1899, p. 398-402.

4. OUDEMANS (J.-Ch.). — Falter aus castrirten Raupen, wie sie aussehen und wie sie sich benehmen. *Zoolog. Jahrbüch. Abtheil. System.*, XII, 1898, p. 72-88.

2. AIGNER-ABAFI (Ludwig von). — *Acherontia Atropos* L. *Illustrierte Zeitschr. f. Entomol.* Bd. IV, 1899, p. 211.

3. MORRES *in* MARSHALL. — Entomologists Magazine, XXXII, 1896.
6. MARCHAL (P.). — La castration nutritive chez les Hyménoptères sociaux. *C. R. Soc. de Biologie*, 5 juin 1897, p. 556.
5. SCHULTZ (Oskar). — Ueber den inneren Bau gynandromorpher Macrolepidopteren. *Illustrierte Zeitschr. f. Entomologie*, Bd. II, 1897, p. 191 et 215.
7. KUNCKEL D'HERCULAIS (J.). — Observations sur l'hypermétamorphose ou hypnodie chez les Cantharidiens. — La phase dite de pseudochrysalide considérée comme phénomène d'enkystement. *C. R. Acad. Sc.*, 12 févr. 1894; et *Soc. ent. Fr., Congrès annuel*, 1894, p. 136.
8. BOAS (J.-E.-V.). — Lehrbuch der Zoologie, 1888; et surtout: Einige Bemerkungen ueber die Metamorphose der Insecten. *Zoolog. Jahrb. Abheil. System.*, XII, 1899, p. 397.

L

LES IDÉES DE LAMARCK

SUR LA MÉTAMORPHOSE ¹.

Les idées de LAMARCK sur les causes de la métamorphose chez les Insectes sont loin d'être demeurées inconnues.

Elles furent classiques à leur heure. Je les ai maintes fois rappelées dans mes cours, à titre de document historique, et si elles n'ont plus été discutées par les embryogénistes modernes (LUBBOCK, BRAUER, F. et H. MUELLER, etc.) qui se sont occupés de cette question, c'est que la position du problème s'est singulièrement modifiée depuis le développement de nos connaissances sur l'histolyse et l'histogénèse et depuis que grâce à DARWIN, à SERRES, à HAECKEL, l'on a mieux compris l'importance de l'hérédité, trop négligée par LAMARCK qui attachait une valeur prépondérante à l'action des facteurs primaires de l'évolution.

Mais encore en 1834, dans un excellent livre qui nous donne parfaitement l'état de la science entomologique vers le milieu du XIX^e siècle, Th. LACORDAIRE résume la théorie de LAMARCK sur la métamorphose, en lui opposant une critique pénétrante et des objections dont le temps n'a pas diminué la portée. Je cite textuellement ce passage de *l'Introduction à l'Entomologie des Suites à Buffon* :

« Les causes de la métamorphose nous sont encore inconnues, et la meilleure explication qu'on en ait donnée, celle de LAMARCK, nous paraît plus ingénieuse que

¹ *Comptes-rendus de la Société de Biologie*, 10 janvier 1903. [Communication faite à propos d'une note de Ch. PÉREZ : Les idées de LAMARCK sur les causes de la métamorphose chez les Insectes. *C. R. Soc. Biologie*, 27 décembre 1902, p. 1528].

solide ; on conçoit très bien avec lui que l'Insecte, dans son état parfait, ayant des téguments cornés qui jouent le rôle d'un squelette intérieur en servant de support aux organes qu'ils renferment, n'aurait pu croître si, dès sa naissance, ces téguments eussent offert cette solidité, et qu'il a dû lui être assigné une certaine période pendant laquelle son corps étant mou tant à l'extérieur qu'à l'intérieur, il opérait son développement ; mais cela n'explique que la nécessité de la mue qui, en effet, est commune à tous les Articulés. Les changements qui s'opèrent dans tous les animaux à l'époque où ils deviennent aptes à la génération et que LAMARCK met en avant comme une seconde cause aussi puissante que celle qui précède, ne rendent pas davantage compte de la métamorphose, c'est-à-dire de cet enroulement d'un animal dans plusieurs enveloppes de formes différentes. Un Crabe parvient à son état adulte en subissant de simples mues, tout aussi bien qu'un Coléoptère qui éprouve une transformation complète ; et, parmi les Insectes eux-mêmes, une Punaise est dans le même cas. Il y a donc à ces changements merveilleux une cause plus profonde que les conditions d'existence ordinaires et sur laquelle notre ignorance est complète ¹. »

Par suite des progrès de la science, des deux parties de la théorie de LAMARCK, l'une est devenue presque une tautologie ; c'est celle qui associe l'idée de mue à celle de protoplasme chitinogène et l'idée de dissémination génératrice sexuelle à celle d'*imago*, dernier terme de la métamorphose chez les Insectes ; l'autre a été démontrée inexacte : c'est celle qui lie indissolublement à l'idée de métamorphose celle de crise génitale.

D'une part il ne faut pas confondre avec la métamorphose les *livrées nuptiales* permanentes de certains animaux (Insectes, etc.) à revêtement chitineux. D'autre part, entre beaucoup d'exemples très démonstratifs, des phénomènes métaboliques aussi étendus que ceux connus dans le stade *Cypris* (*pupa stage*) des Cirripèdes ou dans la larve *Cyphonautes* des Bryozoaires du genre *Membranipora* n'ont aucun rapport immédiat avec les poussées génitales qu'ils précèdent de beaucoup.

La métamorphose suppose chez les formes ancestrales de l'animal considéré une évolution palingénétique avec adaptations successives très intenses à des conditions d'existence variées (nutrition, etc.) et suppression ultérieure, par un cœnodynamisme plus ou moins rapide, des organes devenus inutiles au représentant actuel du type métabole.

Nous sommes loin encore de pouvoir débrouiller complètement aujourd'hui l'écheveau enchevêtré de causes intervenant dans le déterminisme de ces phénomènes embryogéniques.

¹ Th. LACORDAIRE. *Introduction à l'Entomologie*. I. 1834, p. 19-20.

AUTOTOMIE ET RÉGÉNÉRATION.

Ce chapitre ne renferme pas tout ce que GIARD a écrit sur l'Autotomie. Deux articles ont déjà été réimprimés dans les *Controverses transformistes* (p. 154 et sq.) dont ce volume est, en quelque sorte, la suite.

Les deux articles en question sont :

L'autotomie dans la série animale ;

Sur l'autotomie parasitaire et ses rapports avec l'autotomie gonophorique et la schizogonie. Nous donnons ici :

- LI. — Sur les régénérations hypotypiques..... page 463
- LII. — Sur la transformation de *Biota orientalis*
en *Retinospora*..... — 466
- LIII. — Polydactylie provoquée chez *Pleurodeles*
Wallii..... — 468
- LIV. — Y a-t-il antagonisme entre la greffe et la
régénération ?..... — 471
- LV. — Sur la loi de Lessona..... — 476

SUR LES RÉGÉNÉRATIONS HYPOTYPIQUES ¹.

On sait depuis longtemps que les Orthoptères Blattides à l'état larvaire peuvent régénérer les membres qu'ils ont perdus, soit par mutilation accidentelle, soit par autotomie. En 1894, W. BATESON et H. BRINDLEY, en étudiant avec soin chez diverses Blattes les variations du nombre des articles du tarse, ont découvert un fait très curieux et très important. Le tarse des *Blatta americana*, *orientalis* et *germanica* compte normalement cinq articles. Or un grand nombre d'individus appartenant à ces espèces sont tétramères, et l'examen de plusieurs centaines de jeunes nouvellement éclos, prouve, d'autre part, que cette variation est rarement congénitale. L'on est donc conduit à supposer que la réduction du nombre des articles tarsiens est une conséquence de la régénération ².

Le fait est d'ailleurs facile à vérifier expérimentalement. Il doit être généralisé. Tout récemment, en effet, des expériences dues à M. E. BORDAGE, directeur du Muséum de Saint-Denis (île de la Réunion) ont démontré que les Phasmides *Monandroptera* et *Raphiderus* (également pentamères à l'état normal) se comportent comme les Blattides dans les régénérations qui suivent l'autotomie ³.

Par la comparaison des longueurs relatives des articles tarsiens anormaux rapportées au tarse entier et par la construction de la courbe d'erreur probable et de la courbe galtonienne de ces éléments, BATESON et BRINDLEY ont reconnu que les proportions des articles des extrémités tétramères régénérées sont aussi constantes que celles des articles du tarse normal. Ils en ont conclu que cette modification méristique constituait un cas de variation discontinue (*néogénèse* ou *halmatogénèse* au sens de

¹ *Comptes rendus de la Société de Biologie*, 27 mars 1897.

² W. BATESON. *Materials for the study of variation*, 1894, p. 63 et p. 415-421.

³ E. BORDAGE. Notes aux *Comptes rendus de l'Académie des sciences*, séances du 25 janvier et du 15 février 1897. — La régénération des membres amputés chez les Phasmides avait déjà été signalée par GUILDING (1804), FORTUNA (1845), MONTROUZIER (1855), DESMAREST (1859), etc. ; mais c'est à M. E. BORDAGE que revient le mérite d'avoir précisé les conditions de ce phénomène d'autotomie et démontré la variation *tétramérique* des membres régénérés.

Th. EIMER) pouvant jeter quelque lumière sur l'origine de plusieurs espèces de Blattes signalées par BRISOUT de BARNEVILLE comme normalement tétramères ¹.

A mon avis, ces résultats si intéressants sont susceptibles d'une interprétation différente. Ils doivent être rapprochés d'autres phénomènes de variation consécutifs à des régénérations et qui tendent à faire apparaître dans la partie régénérée non pas une forme *nouvelle* mais une disposition *ancestrale* existant souvent encore chez des espèces voisines de celles qu'on étudie. Ainsi les Lépidismides, représentants actuels des Orthoptères ancestraux sont tétramères. Chez les Locustides où la tétramérie est également la règle, la régénération des membres amputés paraît se faire sans réduction du nombre des articles tarsiens ².

Voici d'ailleurs quelques exemples à l'appui de ma manière de voir.

I. — Dans une série de publications qui n'ont pas suffisamment attiré l'attention des zoologistes, G. BOULENGER a montré que chez certains Lézards, la queue régénérée présente une écaillure différente de celle du groupe dont ils font partie et rappelant une forme phylogénique antérieure. Les *Gymnophthalmus*, Lézards de la famille des *Tejidae* (*Chalcidinae*) possédant l'apparence trompeuse de Scincoïdes reproduisent une queue à écaillure franchement tejoïde analogue à celle des *Heterodactylus*; l'*Ophisaurus* (*Pseudopus*) qui d'après COPE est un Lézard voisin des *Anguis*, reproduit sur sa queue régénérée les écailles des Diploglossides ancestraux. F. WERNER a fait connaître depuis de nombreux cas du même genre ³. Le premier figuré est peut-être le *Tejus monitor* à queue régénérée dessiné par S. de MÉRIAN (*Voyage à Surinam*, 1705, pl. LXX).

II. Corrado PARONA a étudié l'autotomie et la régénération des appendices dorsaux chez *Tethys leporina* (*Phœnicurus*). Bien que l'auteur ait négligé de noter ce fait très important, la planche accompagnant son mémoire montre d'une façon très nette que les appendices régénérés sont

¹ *Annales Soc. entom. de France*, 1848. Bulletin, p. XIX.

² Ach. GRIFFINI. Di un *Pristes tuberosus anomalo*. *Bollet. d. Mus. di Zool. e. anatom. comp. d. R. Univ. di Torino*, XI, n° 244, mars 1896. — J'ai constaté que les larves des Hémiptères Pentatomides sont dimères comme les Hémiptères ancestraux; les adultes sont trimères, mais certains cas tératologiques me paraissent devoir être interprétés comme un retour accidentel à la dimérie par régénération.

³ BOULENGER (G. A.), in Mivart, on the possible dual Origin of Mammalia, *Proc. Roy. Soc. London*, XLIII, 1888, p. 378; — On the scaling of the reproduced tail in Lizards, *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 1888, p. 351, figs; — Iguana with reproduced tail, *Proc. Zool. Soc.*, 1891, p. 466. — WERNER (F.). Ueber die Schuppenbekleidung des regenerierten Schwanzes bei Eidechsen. *Sitzb. Akad. Wien*, t. CV, 1896, p. 123, 1 pl.

tous ramifiés comme les appendices dorsaux des Tritoniadés dont les Téthys sont la descendance ¹.

III. — La polydactylie provoquée par mutilation chez les Axolotls (BARFURTH) et chez *Pleurodeles Walllii* (GIARD, *C. R. Soc. de Biologie*, 7 déc. 1895) peut, dans certains cas spéciaux, être considérée comme un retour atavique.

IV. — Il faut aussi interpréter de la même façon la régénération de tubes pluriannelés constatée par DAVENPORT chez des *Obelia* normalement pauciannelés ².

V. — Enfin ces considérations doivent s'étendre aux végétaux. En 1886 (*Bull. Scient.*, t. XVII, p. 131), j'ai montré qu'après avoir été dépouillé de ses jeunes rameaux par les chenilles d'*Ocneria dispar*, un *Biota orientalis* avait donné naissance à des pousses garnies de feuilles aciculaires de *Retinospora* (ancêtres non fasciés des Thuyas). Depuis, des faits analogues ont été observés par d'ETTINGSHAUSEN et KRASAN en Styrie, sur divers arbres, à la suite de ravages intenses causés soit par les insectes soit par des froids rigoureux (L'Atavisme chez les plantes, *Soc. phys. et d'hist. nat. de Genève*, 1890, et *Revue scientifique*, XLV, 1890, p. 188-189).

Ainsi, dans un grand nombre de cas de régénération, soit que les réserves nutritives soient insuffisantes, soit plutôt qu'il y ait avantage pour l'individu mutilé à abrégier le processus de réintégration et à ne pas parcourir entièrement tous les stades phylogéniques ancestraux, le type morphologique du membre reproduit correspond non pas à l'état d'équilibre stable actuellement réalisé dans l'espèce considérée, mais à un état d'équilibre précédent (généralement au maximum de stabilité immédiatement antérieur à celui de l'époque actuelle).

Je donne à ces cas de régénération si intéressants pour la Biologie générale le nom de régénérations *hypotypiques*, me réservant d'insister plus longuement sur leur signification et sur les rapports de l'*hypotypie* avec l'autotomie, particulièrement avec l'autotomie gonophorique des Annélides.

¹ C. PARONA. L'Autotomia e la regenerazione delle appendici dorsali nella Tethys leporina, *Atti della R. Università di Genova*, 1891, pl. VII.

² DAVENPORT. Studies in Morphogenesis II. Regeneration in Obelia and its bearing on the diffusion in the Germplasma. *Anatom. Anz.* IX Bd, n 9.

LII

SUR LA TRANSFORMATION

DE *BIOTA ORIENTALIS* EN *RETINOSPORA* ¹.

Un magnifique *Biota orientalis*, planté au milieu d'une pelouse dans un jardin près de Valenciennes et âgé d'une vingtaine d'années fut attaqué en 1877 par une ponte de *Liparis dispar*. Les chenilles de ce Bombycien parurent d'abord goûter médiocrement cette nourriture inusitée. La femelle qui les avait produites provenait évidemment des ormes d'une promenade longeant le jardin sur lesquels *Liparis dispar* se montre chaque année en abondance. Cependant bon nombre de papillons vinrent à bien et de nombreuses pontes furent déposées à l'abri du feuillage épais du thuya. En 1878, les chenilles se montrèrent nombreuses et si voraces que vers l'automne le malheureux conifère était presque complètement dépourvu de parties vertes. Les *Liparis* furent détruits avec soin et d'autant plus facilement qu'aucun obstacle ne les dérobait plus à la vue. Bientôt de nouvelles pousses se produisirent, mais à mon grand étonnement, l'aspect de l'arbre était complètement changé. Au lieu des ramilles aplaties, couvertes de feuilles squamiformes imbriquées, l'arbuste présentait des rameaux cylindriques garnis de feuilles en aiguilles, rappelant le faciès du genévrier. En un mot, le *Biota* était devenu un *Retinospora*. Cette transformation eût-elle persisté? c'est ce qu'il m'est malheureusement impossible d'affirmer; l'arbre déjà si fortement éprouvé périt pendant le rigoureux hiver de 1879-80, qui fut fatal à tant d'arbres verts dans le Nord de la France.

En cherchant si les auteurs ne signalaient pas quelque autre exemple d'une semblable transformation, j'ai rencontré un article intéressant de M. E.-A. CARRIÈRE (*Revue horticole*, 1875) qui signale des cas analogues et de plus la métamorphose inverse, celle des *Retinospora* en Thuya.

Nous résumerons brièvement cet article dû à un homme de haute valeur dont les services au Muséum ont été bien mal récompensés.

Le sous-genre *Retinospora* assez répandu aujourd'hui dans les jardins publics ou privés comprend les espèces suivantes: *R. squarrosa* SIEB et

¹ *Bulletin Scientifique*, tome XVII, 1886, p. 131.

Zucc.; *R. leptoclada* Zucc; *R. juniperoides* Carr., et *R. dubia* Carr., (*Thuya ericoides* Hort.).

Ce sont en général des arbustes de taille réduite et dont l'origine est, ainsi qu'on va le voir, peu connue ou sujette à discussion.

Une forme singulière nommée *R. ellwangeriana* va nous fournir quelques indications. Cette forme présente çà et là des ramilles aplaties couvertes de feuilles squamiformes qui rappellent le *Thuya occidentalis* dont la plante sort et dont elle a l'odeur. Tant que les rameaux sont cylindriques les feuilles sont longuement linéaires, subdécussées, mais ne dégagent aucune odeur, tandis qu'au contraire aussitôt que les ramilles s'aplatissent et que les feuilles sont squamiformes une odeur très forte et très agréable se dégage de ces parties lorsqu'on la frotte entre les doigts. *R. ellwangeriana* n'est donc qu'une forme transitoire de passage entre *R. dubia* et *Thuya occidentalis* et ce passage s'opère presque tous les ans sur quelques-uns des pieds de *R. dubia* cultivés au Muséum. Une autre série de *Retinospora* à feuilles plus larges, piquantes et comme décussées, se rattache au *Biota orientalis*.

En 1866, dit CARRIÈRE, nous avons semé des graines que nous avons récoltées sur un *Biota orientalis* très nain et compact. De tous les individus issus de ces graines un seul reproduisit l'espèce; tous les autres, au nombre de 27, donnèrent des plantes beaucoup moins vigoureuses à feuilles très glauques, blanchâtres, aciculaires, très aiguës, en un mot, des plantes qui paraissaient rentrer dans le sous-genre *Retinospora*.

Enfin, CARRIÈRE cite le *Biota meldensis* qu'il propose d'appeler *Retinospora meldensis*. Cette plante présente en effet les caractères physiques des *Retinospora*, mais quand par hasard elle fructifie, c'est sur des ramilles aplaties rappelant celles des *Biota* dont elle a aussi les fruits.

Les *Biota* paraissent donc issus des *Retinospora* par un phénomène de fasciation qui, d'abord accidentel et partiel, est devenu à peu près général. L'état primitif n'apparaît que par atavisme dans certaines conditions encore mal définies et notamment lorsque le végétal est affaibli, comme semble le démontrer le cas que nous avons cité au début de cette note.

LIII

POLYDACTYLIE PROVOQUÉE

CHEZ *PLEURODELES WALLII* MICHAELLES ¹.

Comme tous nos Tritons indigènes, *Pleurodeles Wallii*, originaire d'Espagne, présente quatre doigts aux extrémités antérieures et cinq aux extrémités postérieures. Mais les cas tératologiques paraissent nombreux chez cette espèce, puisque sur quatre exemplaires, LEYDIG ² en trouva un qui possédait six doigts à la patte postérieure gauche et un autre dont les deux extrémités postérieures étaient tétradactyles. On pouvait donc prévoir que l'animal serait propre à des recherches de tératogénie expérimentale ³. Aussi ayant pu, il y a quelques mois, m'en procurer des exemplaires vivants, je m'empressai de mettre un d'entre eux dans des conditions qui m'avaient déjà permis d'obtenir chez d'autres Urodèles des cas de polydactylie.

Un Pleurodèle long de 18 centimètres et parfaitement normal est placé dans un globe de verre de 59 centimètres de circonférence, c'est-à-dire d'un diamètre à peu près égal à la longueur de l'animal. Celui-ci, quoi qu'en dise LEYDIG, est assez actif, surtout pendant l'été. Il aime à respirer l'air en nature et se tient ordinairement la partie supérieure du crâne ou tout au moins les narines et l'extrémité du museau hors de l'eau. Si le récipient est rempli seulement à moitié environ, si de plus on a soin de ne mettre dans l'eau aucune plante aquatique assez solide pour former un point d'appui, le Pleurodèle est obligé, à cause de la courbure du verre, de faire des efforts continuels pour prendre sa position favorite, et il use dans ces efforts les doigts de ses extrémités, surtout des antérieures.

Quand cette usure est suffisante et que l'excitation du moignon régénérateur a été prolongée quelque temps, on augmente la quantité de nourriture, on diminue la quantité d'eau et l'on ajoute quelques plantes

¹ *Comptes-rendus de la Société de Biologie*, 7 déc. 1895.

² LEYDIG, F. Die Rippenstacheln des *Pleurodeles Wallii*. *Archiv f. Naturg.*, 1879, p. 211-234, pl. XIV-XV.

³ Il existe chez les Lézards du genre *Chalcides* et chez les Tortues du genre *Cistudo* des espèces où le nombre des doigts est également dans un état d'équilibre instable et, par suite, très favorable à des études expérimentales sur l'hérédité.

aquatiques à feuilles raides (*Ceratophyllum*, par exemple). L'animal, mis à l'aise et bien nourri, ne tarde pas à subir une mue précédée d'une période de repos pendant laquelle les doigts sont régénérés, mais le plus souvent avec des modifications tératologiques¹.

L'expérience dont je montre les résultats à la Société a été commencée en mars 1894. Depuis cette époque les mues ont été au nombre de quatre (une provoquée, les autres normales).

Un procédé élégant et très commode permet de suivre les phases du développement tératologique. On prépare sous l'eau les peaux exuviées en les étalant sur un papier assez résistant et on les dessèche comme on ferait pour conserver des Algues. On obtient ainsi des images fort jolies et en même temps absolument exactes des extrémités aux diverses périodes de leur réintégration.

Sur les dernières dépouilles ainsi préparées on voit que les membres antérieurs sont devenus hexadactyles, les deux doigts internes s'étant dédoublés. Le dédoublement est plus complet à la patte droite que du côté gauche. Aux membres postérieurs le doigt médian de chaque côté (celui qui a été le plus usé) est devenu double à son extrémité. La monstruosité ressemble en somme à certains cas anormaux de polydactylie (*polydactylie irrégulière* de BATESON) constatés chez l'espèce humaine, au cas décrit par Athol JOHNSON par exemple².

Les résultats de cette expérience se rapprochent de ceux observés dans la régénération des parties mutilées chez les Axolotls.

On sait que ces animaux, en captivité, se font fréquemment par leurs morsures des amputations plus ou moins considérables, et l'on constate en pareil cas l'apparition fréquente de variations tératologiques dans les membres régénérés. BARFURTH, qui a repris récemment l'étude de ces faits en les soumettant à un déterminisme expérimental rigoureux, conclut de ses recherches que le nombre des cas de régénération tératologique augmente proportionnellement à l'étendue de la partie amputée, et il cherche à expliquer ce résultat par la théorie de WEISMANN :

« Chaque cellule propre à la régénération contient un idioplasme accessoire (*Neben-Idioplasma*) renfermant tous les *déterminants* des élé-

¹ Quand le Pleurodèle a été soumis à une période de jeûne prolongé, la mue qui se produit dès qu'on rétablit le régime ordinaire est beaucoup moins pigmentée que les mues ordinaires : ce qui confirme ce fait sur lequel nous avons souvent insisté, que les pigments sont avant tout des produits d'excrétion. C'est seulement d'une façon secondaire que la sélection naturelle intervient pour en modifier la disposition d'une façon avantageuse à l'espèce.

² BATESON, W. *Materials for the study of variation*, 1894, p. 354, fig. 103.

ments qui vont se constituer dans la région distale régénérée. Et comme chaque organe est formé par de nombreux *déterminants* distincts les uns des autres et contenus tous ensemble dans l'idioplasme accessoire, il en résulte que le processus mécanique de la régénération est très compliqué ; d'autant plus compliqué que la partie à régénérer est plus importante. En d'autres termes, la régénération est d'autant plus compliquée et par suite elle occasionnera des variations *fautives* (tératologiques) d'autant plus fréquentes que l'amputation aura été faite plus haut ¹. »

Notre expérience démontre qu'il n'est pas nécessaire, pour expliquer les faits, de recourir à une théorie aussi compliquée.

Quelle que soit l'étendue de la portion du membre amputée, on obtient des monstruosité si l'on agit assez longtemps et assez énergiquement sur la zone génératrice. Naturellement, quand les choses sont abandonnées à elles-mêmes après l'amputation, comme cela a lieu dans les expériences de BARFURTH, si le moignon est situé très haut, le temps pendant lequel il est soumis aux excitations extérieures étant relativement plus long et ces excitations étant plus fortes en raison de la difficulté de la locomotion, il y aura plus de chances pour que des variations tératologiques se produisent que s'il s'agissait de régénérer seulement une faible partie du membre. Mais nous avons vu que, même dans ce dernier cas, il est possible de produire à coup sûr la polydactylie en excitant intentionnellement le moignon.

En un mot, la production de monstruosité par action sur le jeune bourgeon régénérateur me paraît tout à fait comparable à la production de cas tératologiques par actions mécaniques sur l'embryon aux débuts de l'évolution (secouage, brossage, compression, etc. ; expériences de LEREBoullet, RYDER, etc.). Ce rapprochement n'est pas évidemment une explication dernière, mais il a au moins le mérite de ne pas dépasser les faits observés.

BARFURTH distingue dans les produits de ses expériences une polydactylie *vraie* à signification phylogénique (réapparition d'un cinquième doigt à la patte antérieure de l'Axolotl, par exemple) et une polydactylie *fausse* purement ontogénique (duplication d'un certain nombre de doigts dans les membres régénérés). Pratiquement, il n'est pas toujours facile d'établir une semblable distinction entre les monstruosité d'origine phylogénique et celles d'ordre ontogénique. D'ailleurs les unes et les autres peuvent être congénitales. Il resterait à voir s'il en est de même

¹ BARFURTH. D. Die experimentelle Regeneration überschüssiger Gliedmassentheile (Polydactylie) bei den Amphibien. *Archiv. für Entwicklungsmech. der Org.*, Bd 1, p. 91-116, Taf. V, 1894.

quand, au lieu d'apparaître très tôt chez l'embryon sans provocation apparente (ce qui ne veut pas dire sans provocation réelle possible), ces anomalies sont produites chez l'animal plus avancé en âge, comme dans les expériences de BARFURTH et les miennes.

C'est dans ce cas seulement qu'on pourrait parler d'hérédité de la polydactylie *acquise*. Mais il faut se garder d'appliquer cette expression, comme on l'a fait récemment ¹, aux faits de transmission héréditaire si fréquemment observés dans la polydactylie congénitale aussi longtemps au moins qu'on n'aura pas démontré que ces derniers résultent d'une cause extérieure agissant sur l'embryon et non d'une qualité inhérente au germe lui-même et venant de ses ancêtres.

LIV

Y A-T-IL ANTAGONISME

ENTRE LA « GREFFE »

ET LA « RÉGÉNÉRATION » ? ².

Dans un ouvrage récent traitant de diverses questions de Biologie générale, M. Y. DELAGE s'exprime ainsi au sujet de la Greffe :

« Parfois des cellules de même espèce histologique, appartenant à un même animal et à des tissus qui d'ordinaire se soudent facilement, refusent absolument de se souder, bien qu'elles soient parfaitement vivantes. Ainsi un Lombric, une Planaire n'acceptent pas la greffe d'un morceau détaché, ni même d'ordinaire la simple cicatrisation d'une incision. De nombreuses expériences m'ont appris *qu'il y a antagonisme entre la Greffe et la Régénération* : les cellules de la plaie refusent de se souder parce qu'elles peuvent faire autre chose de mieux, régénérer ce qui manque ; par contre, la greffe est particulièrement aisée là où l'aptitude à la régénération fait défaut. Les végétaux en sont un exemple ³. »

¹ Remy SAINT-LOUP. Sur la formation d'un caractère anatomique et sur l'hérédité de cette acquisition. *C. R. de la Société de Biologie*, 23 nov. 1895, p. 755. Tous les éleveurs donnent, à tort ou à raison, du phosphate de chaux aux rongeurs en captivité pour éviter le rachitisme sans que cela influe en rien sur l'apparition accidentelle d'individus polydactyles.

² *Comptes-rendus de la Société de Biologie*, 15 fév. 1896.

³ Y. DELAGE. *La structure du protoplasma et les théories sur l'hérédité*, 1895, p. 107.

Il est regrettable que M. Y. DELAGE n'ait pas fait connaître les *nombreuses expériences* sur lesquelles il appuie cette loi nouvelle que lui-même qualifie de *mystérieuse*.

Toutes mes expériences personnelles, toutes celles tentées récemment par divers biologistes me semblent démontrer au contraire que la greffe s'opère sans difficulté chez des animaux dont le pouvoir régénérateur est très développé. Et ce n'est pas seulement le simple raccord d'un morceau détaché qu'on peut réaliser, mais on peut obtenir plus ou moins facilement plusieurs combinaisons autoplastiques, homoplastiques ou même hétéroplastiques.

J'appelle *autoplastique* la greffe d'une partie empruntée à un être vivant et soudée sur cet être lui-même. Cette greffe peut être le raccord d'une partie amputée remise en place avec ou sans changement dans son orientation ou encore la transplantation de cette partie en une région différente de l'organisme dont elle provient. Il y a greffe *homoplastique* quand la greffe et le sujet greffé appartiennent à des individus différents de la même espèce; greffe *hétéroplastique* quand la greffe et le sujet appartiennent à des espèces distinctes plus ou moins voisines.

Les greffes artificielles s'obtiennent très facilement chez les Ascidies composées et la concrescence (greffe naturelle), s'observe aussi assez fréquemment chez ces Tuniciers soit entre les ramifications d'un même cormus (autoplastie), soit entre branches voisines de deux cormus de même espèce (homoplastie). La concrescence est même un phénomène normal dans certains cas, par exemple chez les Cynthiadiées du genre *Synstyela*. Et cependant les Synascidies sont des animaux dont le pouvoir régénérateur est très actif¹.

Les Éponges et les Coralliaires présentent les mêmes particularités avec une netteté aussi grande, peut-être même plus grande encore.

Et si l'on veut objecter que chez ces divers animaux composés il s'agit non d'une régénération véritable, mais d'une reconstitution des cormus par gemmiparité, comparable au bourgeonnement de nouvelles branches sur un végétal précédemment taillé, il est facile de montrer que l'objection est sans valeur. Car l'examen de la surface sectionnée, après quelques jours, prouve qu'il y a eu réellement régénération individuelle d'un très grand nombre de personnes du cormus. Seuls sont éliminés complètement

¹ A. GIARD. *Recherches sur les Synascidies*, thèse de 1872. Les expériences sur la régénération des Synascidies ont été récemment reprises avec soin et les résultats étudiés avec toutes les ressources de la technique moderne par mon élève M. CAULLERY (*Bulletin scientifique*, t. XXVII, 1895).

les individus qui, dans l'opération de la section, ont reçu des blessures entraînant la mort. Même des portions aussi réduites qu'un postabdomen de Polyclinien peuvent, comme je l'ai montré, reconstituer rapidement une Ascidie complète.

Si dans certains cas l'on ne peut obtenir la cicatrisation d'une simple incision chez des animaux doués d'une grande puissance régénératrice, cela n'arrive que quand l'incision est abandonnée à elle-même et pour des raisons d'ordre mécanique. Souvent, en effet, des dispositions musculaires spéciales déterminent des rétractions ou des constriction qui empêchent l'affrontement des lèvres de la blessure et rendent toute soudure impossible. C'est ce qu'on voit de la façon la plus évidente chez les Némertiens du genre *Cerebratulus*, par exemple, et chez maintes Annélides où les muscles annulaires déterminent une forte constriction quand les muscles longitudinaux ont été sectionnés. C'est ce qui a lieu également lorsqu'on fait une incision sur les siphons d'une Ascidie du genre *Ciona* ; les muscles formant sphincter autour des ouvertures branchiale et atriale déterminent la rétraction des muscles longitudinaux et la plaie reste béante. Dans ce cas encore la soudure devient impossible ; la régénération entre en jeu et il se forme un siphon comme dans les expériences de LÆB et de MINGAZZINI ¹.

Mais il n'en est plus de même si on prend soin de remettre les choses en l'état naturel et de rétablir les contacts en contrebalançant par des sutures l'action des muscles. Il faut en outre prendre quelques précautions pour éviter les particules étrangères du tube digestif s'il s'agit d'Annélides.

En opérant sur le Lombric chez lequel M. DELAGE déclare n'avoir pu obtenir la greffe d'un morceau détaché ni même la simple cicatrisation d'une incision, deux élèves de KORSCHULT, H. RIEVEL et E. JOEST ² ont obtenu non seulement les greffes autoplastiques et homoplastiques les plus variées (soudure normale, intercalation d'un fragment renversé, soudure de deux extrémités de même nom), mais ils ont même pu

¹ Chez les *Ciona intestinalis*, si abondantes au milieu des moules sur les écluses du port de Boulogne, il arrive que par le mouvement des écluses le choc des coquilles tranchantes de *Mytilus* occasionne des traumatismes dans le manteau des Ascidies. Aussi n'est-il pas rare de trouver des individus présentant trois siphons et tout à fait comparables aux monstres que l'on peut produire expérimentalement.

² KORSCHULT. Transplantations versuche an Regenwürmern (*Sitzungsberichte der Gesellschaft zur Beforderung der gesammten Naturwissenschaft zu Marburg*, n° 2, décembre 1895.)

réaliser la greffe hétéroplastique de deux espèces différentes (*Lumbricus communis* et *L. rubellus* par exemple) ¹.

Des expériences de transplantation ont été tentées avec succès également par WETZEL sur l'Hydre d'eau douce, et cependant on sait combien grande est la faculté régénératrice de cet animal ².

Enfin BORN a publié dans deux mémoires fort intéressants les résultats qu'il a obtenus en greffant de diverses façons des parties vivantes de larves de Batraciens ³. Comme JOEST et RIEVEL, WETZEL et BORN ont pu réunir deux extrémités de même nom, ce qu'on n'a jamais pu réaliser chez les végétaux.

Dans la dernière phrase du passage cité ci-dessus, M. DELAGE fait entendre, si j'ai bien compris sa pensée, que les végétaux se greffent aisément parce qu'ils sont peu ou point susceptibles de Régénération, ce qui viendrait à l'appui de sa thèse.

L'argument me paraît faible. Il y a chez les végétaux deux conditions évidemment défavorables à la Régénération : 1^o l'absence d'éléments cellulaires migrants ; 2^o l'impossibilité pour les cellules différenciées de revenir à l'état embryonnaire. Mais ces obstacles n'empêchent pas cependant le phénomène de se produire. Sans parler des régénérations qui sont dues à la zone cambiale chez les végétaux supérieurs, on peut citer de véritables réparations dans les tissus foliaires quand ceux-ci subissent un traumatisme à l'état très jeune (par les attaques des insectes en particulier.)

Les filaments des *Spirogyra* et autres Zygnémées qui se greffent constamment pour la reproduction par conjugaison, sont aussi parfaitement capables de régénérer les cellules amputées.

Certaines Algues Floridées nous présentent même, ainsi que j'ai pu l'observer à Wimereux, un processus qui tient à la fois de la Greffe et de la Régénération. Quand les filaments de *Griffithsia setacea* ont été exposés à une action traumatique (chocs, coup de soleil, etc.), il arrive

¹ Au point de vue de la question si discutée des rapports du soma avec les gonades, les greffes hétéroplastiques de Lombrics pourraient donner des indications précieuses, en ayant soin toutefois de ne tenir compte que des éléments génitaux formés après la soudure. Les intéressantes expériences de M. P. CARNOT sur le cobaye pourraient être utilisées dans le même but.

² G. WETZEL. Transplantationsversuche an Hydra (*Arch. f. mikr. Anat.*, 45 Bd, 2 Heft, 1895.)

³ G. BORN. Die künstliche Vereinigung lebender Theilstücke von Amphibienlarven. *Jahresb. Schles. Gesellschaft für vaterl. Cultur. Med. Sect.*, Breslau, 1894.

Ueber die Ergebnisse der mit Amphibienlarven angestellten Verwachsungsversuche. *Verh. Anatom. Gesellsch. zu Basel*, 1895.

souvent que les cellules qui les constituent sont altérées et périssent sur une certaine étendue, ce qu'on reconnaît aisément à la teinte orangée que prend l'Algue en ces points mortifiés. Considérons un filament dont la partie basilaire et la partie terminale restées saines sont ainsi séparées par une partie médiane réduite au cylindre externe de cellulose. On voit que la cellule distale de la portion basilaire et la cellule proximale de la partie terminale ne tardent pas à proliférer et régénèrent de chaque côté deux régions vivantes terminées par des ménisques convexes qui vont à la rencontre l'une de l'autre et finissent par se souder. La régénération est même si parfaite, que quand la région nécrosée présentait un rameau latéral, celui-ci est également reproduit à la place qu'il occupait antérieurement.

Il est donc inexact d'affirmer que *l'aptitude à la régénération fait défaut chez les végétaux*, et l'on voit que cette régénération peut être combinée dans certains cas avec la greffe par approche ¹.

De tous ces faits, il me paraît résulter qu'il n'existe aucun antagonisme entre la Greffe et la Régénération, mais que ces deux processus sont plutôt deux modes de manifestation différents d'une même propriété : la tendance de la matière vivante à constituer des complexes organiques homophysaires ou hétérophysaires aussi bien équilibrés que possible.

Quand des éléments cellulaires possédant encore un certain potentiel plastique sont excités par une section, ils donnent lieu soit à une Régénération, soit à une Greffe suivant la position qu'ils occupent et suivant les contacts qu'ils reçoivent des agents extérieurs (cas de la Régénération) ou des cellules avoisinantes du greffon (cas de la Greffe).

Il est bien entendu que l'évolution des cellules issues des éléments proliférants dépend aussi et surtout des particularités physico-chimiques héréditaires de leur protoplasma, particularités qui, chez les végétaux, tout au moins, peuvent être modifiées par une sorte d'hybridation dans le cas de greffe.

¹ Parmi d'autres lacunes bibliographiques en ce qui concerne les greffes végétales, on peut reprocher à M. DELAGE de n'avoir pas tenu compte des importantes recherches de L. DANIEL, publiées de 1891 à 1894 dans les *Comptes rendus de l'Académie*, la *Revue générale de Botanique* et la *Revue des sciences naturelles de l'Ouest*.

LV

SUR LA LOI DE LESSONA ¹.

Dans la séance du 9 juillet 1898, GIARD présentait à la Société de Biologie, au nom de M. Edm. BORDAGE une Note intitulée *Cas de régénération du bec des oiseaux expliqué par la loi de LESSONA*. Il s'agissait de cas de régénération du bec observés, à la Réunion, chez des Coqs de race malaise, après mutilation au cours des combats acharnés que se livrent ces oiseaux, spécialement élevés dans ce but. Dans cet exemple, — aussi bien que dans celui qui nous est offert par la régénération du bec chez les Cigognes, — l'auteur voyait une confirmation de la loi de LESSONA.

Après avoir présenté cette communication, A. GIARD la fit suivre des observations que voici :

Je crois devoir faire remarquer combien les faits signalés par M. E. BORDAGE sont en harmonie avec ceux que j'ai cités dans une communication faite ici sous le titre : « Y a-t-il antagonisme entre la greffe et la régénération ? » (*C. R. de la Société de Biologie*, séance du 15 février 1896, p. 180). M. BORDAGE nous montre, en effet, que chez les Oiseaux comme dans les autres groupes d'êtres vivants, la puissance régénératrice n'exclut nullement la possibilité d'une greffe (dans ce cas *autoplastique* et *homotopique*) et cela contrairement aux affirmations, d'ailleurs dénuées de preuves expérimentales, d'un auteur récent.

En ce qui concerne la loi de LESSONA dont M. E. BORDAGE fait une si ingénieuse application, j'ai déjà insisté sur ce point important que dans la pensée du grand naturaliste italien, cette loi n'avait nullement la signification finaliste qu'on a voulu lui donner. (Voir A. GIARD : « Sur l'autotomie parasitaire et la schizogonie ». *C. R. de la Société de Biologie*, séance du 1^{er} mai 1897, p. 381, note 2).

¹ *C. R. Soc. de Biologie*, 1898, p. 735.

MISCELLANÉES ETHOLOGIQUES.

A. Mimétisme.

- LVI. — Sur le mimétisme et la ressemblance protectrice page 479
- LVII. — Sur le mimétisme parasitaire — 483
- LVIII. — Sur un Diptère Stratyomide (*Beris valata*) imitant une Tenthrède (*Athalia annulata*) — 487
- LIX. — Sur le mimétisme d'*Arctophila mussitans* et *Bombus muscorum* — 488
- LX. — Un Amphipode mimétique des hydraires — 489

B. Allotrophie.

- LXI. — Le Carabe doré est-il frugivore ? — 491
- LXII. — Sur un changement de régime des larves de *Melanostoma mellina* — 494

C. Instinct.

- LXIII. — Changement d'instinct chez *Megachile centuncularis* — 496

D. Calcification hibernale.

- LXIV. — Sur la calcification hibernale — 498

E. Espèces substitutives.

- LXV. — *Brosicus cephalotes* et *Scarites laevigatus* .. — 501

F. Allogonie.

- LXVI. — Sur l'éthologie du *Campanularia caliculata* — 502

G. Adaptation.

- LXVII. — Sur l'adaptation brusque de l'Épinoche — 506
- LXVIII. — Particularités de reproduction en rapport avec l'éthologie — 509

A. — MIMÉTISME

LVI

SUR LE MIMÉTISME

ET LA RESSEMBLANCE PROTECTRICE ¹.

On sait depuis longtemps que certaines espèces d'animaux rappellent par leur aspect, leur forme, leur couleur, d'autres espèces appartenant à des groupes très différents, quelquefois des fleurs ou d'autres productions végétales, quelquefois enfin des corps inorganiques. Le premier observateur qui paraît avoir entrevu l'importance de ces imitations est Bernardin de SAINT-PIERRE. Les *Études de la nature* sont remplies de faits de l'ordre de ceux dont nous parlons, interprétés dans le sens des causes finales. Aujourd'hui, grâce aux travaux de LAMARCK, de GÛETHE, de GEOFFROY SAINT-HILAIRE, de DARWIN, on ne cherche plus *pourquoi le bœuf a des cornes, mais comment les cornes sont venues au bœuf*, et ce qui n'était qu'un beau spectacle à contempler est devenu un problème à résoudre. BATES le premier en essaya la solution à propos du fait si curieux des *Leptalis* imitant les *Ithomia*. Bientôt après TRIMEN dans le sud de l'Afrique, WALLACE dans la Malaisie, observaient des faits du même genre, et ce dernier tentait de les expliquer tous à l'aide de la sélection naturelle. Depuis lors la question du *mimétisme* ou du *mimicry*, comme disent les Anglais, a préoccupé vivement les zoologistes,

On trouve communément dans la Manche *Lamellaria perspicua* et *Lamellaria tentaculata* (forme mâle). J'ai récolté des centaines d'individus de ce Mollusque et toujours c'est avec un nouvel étonnement que j'ai constaté la variété d'aspects et de colorations qu'il présente et sa merveilleuse adaptation avec les objets environnants.

¹ Notice sur les Titres et Travaux scientifiques de A. GIARD, p. 235. Ce chapitre réunit des faits publiés, d'une part dans la thèse de GIARD (*Arch. de Zool. exp. et gén.*, t. I, 1872), d'autre part dans « Le laboratoire de Wimereux en 1888 » *Bull. Scient.*, t. XIX, 1888, p. 492.

Sur le Mimétisme, voir aussi la note relative au Faux mimétisme dans « Convergence et Pœcilogonie chez les Insectes », p. 405.

Mais cette harmonisation ne paraît pas se faire immédiatement ni même d'une manière bien rapide, car lorsqu'ils quittent l'Ascidie, les *Lamellaria* trahissent leur présence par les vives couleurs qu'ils conservent encore longtemps en parcourant les parois des vases dans lesquels ils sont renfermés.

Le *Lamellaria perspicua*, lorsqu'il est fixé sous les pierres, se confond avec la surface rugueuse irrégulièrement tachetée du granit. Il offre une teinte grise avec des punctuations blanches, brunes ou noirâtres. Quand on le trouve sur le *Leptoclinum fulgidum*, il est au contraire d'un brun rouge uniforme et il faut quelque attention pour le distinguer de la masse commune sur laquelle il forme seulement une légère élévation. Sur le *Leptoclinum gelatinosum*, il est jaune chamois avec des taches plus sombres qui simulent les ouvertures buccales et le cloaque commun ; j'en ai trouvé qui imitaient de même les *Leptoclinum durum* et *asperum*.

Quant à *Lamellaria tentaculata*, quand on le voit sur une branche de *Cystoseira* il est impossible de ne pas le prendre d'abord pour une jeune colonie de *Didemnum niveum* ; sur une plaque de *Leptoclinum perforatum* il devient presque invisible tant il s'harmonise bien avec l'animal qui lui sert de substratum ; la forme même de ces animaux concourt à augmenter l'illusion et le siphon formé par le repli antérieur imite admirablement les ouvertures cloacales des Ascidies composées.

Le mimétisme des *Lamellaria* est purement *défensif* puisque les Ascidies étant fixées n'ont aucun moyen d'échapper aux poursuites de leurs ennemis. Cette distinction du *mimétisme défensif* et du *mimétisme offensif* ne me paraît pas avoir été indiquée, bien qu'elle soit à mon avis très importante. De même qu'un homme se déguise pour se dérober à un danger ou pour commettre un crime, les espèces imitatrices ont pour but les unes de se cacher, les autres de surprendre leur proie. Les premières sont les plus nombreuses, je le reconnais, mais il est facile de trouver des exemples du second cas. L'un des plus frappants et des plus nets me paraît être fourni par certaines *Entomobies cimécophages* : les *Alophora hemiptera* et *subcoleoptrata* simulent, comme leur nom l'indique, des Hémiptères mégapeltides, ce qui leur permet d'approcher des Pentatomes et de déposer leurs œufs sur ces animaux. Il en est de même de la *Gymnosoma rotundata*, qui par la disposition des taches de son abdomen rappelle tout à fait l'aspect de certaines larves de nos Punaises des bois.

Au premier abord il paraît singulier que des animaux qui possèdent une coquille, c'est-à-dire un abri solide, arrivent dans un but de protection

à faire passer cette coquille de l'extérieur à l'intérieur et deviennent des Mollusques nus. Mais un peu de réflexion nous rend compte de cette transformation. Chez des animaux assez transparents pour prendre la teinte parfois très vive des aliments dont ils se nourrissent, il est évident que la coquille ne pouvait servir qu'à les rendre plus visibles aux yeux de leurs ennemis en tranchant par sa couleur sombre sur le fond rouge ou jaune formé par l'animal. Or, une fois vus, ces Mollusques cherchent vainement un refuge dans leur retraite calcaire contre les attaques d'animaux de leur classe mieux armés et plus audacieux.

Il n'est donc pas étonnant de voir la sélection éliminer peu à peu un abri aussi insuffisant, et c'est ce qui s'est produit d'une façon corrélative dans plusieurs groupes de Gastéropodes. Cette dernière observation nous amène à caractériser à un autre point de vue le mimétisme des *Lamellaria*: c'est un *mimétisme direct*.

Il y a *mimétisme direct* quand un animal prend l'aspect d'un être organisé quelconque ou même d'une substance inorganique parce qu'il a un intérêt immédiat à prendre ce déguisement.

Il y a *mimétisme indirect* quand des animaux de groupes différents arrivent à se ressembler par suite d'une adaptation commune à des conditions d'existence semblables, en dehors de toute influence atavique, bien que cette influence, dans un grand nombre de cas, puisse faciliter les variations corrélatives.

Un grand nombre de classifications dites paralléliques ne reposent que sur des faits de mimétisme indirect et nullement sur des homologues véritables et phylogéniques; les *Lamellaria*, les *Pleurobranches*, les *Limaces* sont trois termes correspondants chez les *Prosobranches*, les *Opisthobranches* et les *Pulmonés*: mais les ressemblances que présentent ces animaux sont tout à fait indirectes; c'est ce que STRICKLAND et WOODWARD appellent des ressemblances imitatives, ce que j'appellerai plus volontiers des ressemblances *professionnelles*.

Le mimétisme des *Lamellaria* est *variable* et *temporaire*, mais il ne paraît pas soumis à l'influence de la volonté, comme le mimétisme des Poulpes et des Seiches; il diffère aussi en ce point du mimétisme des Turbots et des Crustacés.

Il ne faut pas confondre le mimétisme temporaire avec ce que j'appellerai le *mimétisme évolutif*, remarquable surtout chez certains Insectes chez lesquels il détermine des faits de polymorphisme très intéressants. Le *mimétisme évolutif* est celui qui se produit à une époque déterminée de la vie d'un animal, au moment où il peut être utile et qui persiste pendant

toute la période pour laquelle il s'est réalisé. Tel est par exemple le mimétisme de la chenille du *Smerinthus tilix* qui, verte sur la feuille de l'arbre qui l'a nourrie (orme, tilleul, poirier), devient très souvent brune au moment où elle descend le long de l'écorce pour s'enterrer et se transformer en chrysalide.

Il faut encore distinguer du *mimétisme temporaire simple*, le *mimétisme périodique* de l'Hermine et des autres animaux qui changent de teinte suivant les saisons. De ce dernier se rapproche le dimorphisme que présentent plusieurs espèces de Lépidoptères, notamment les *Vanessa prorsa*, *gamma*, *Antiopa*, plusieurs Noctuelles et, parmi les Phalènes, la *Cidaria tristata*. Mais ici la périodicité est relative à l'espèce et non à l'individu et de plus la différence des formes de première et de seconde génération paraît soumise, dans une large mesure, à l'influence des conditions extérieures de température.

Enfin nous ferons observer que le mimétisme des *Lamellaria* atteint son but protecteur par simple *dissimulation* et non par *terrification*. Un grand nombre d'Insectes qui vivent sur les troncs des arbres revêtent la livrée brillante des Vespriens, les plus puissants des hôtes des vieux bois. Tels sont les *Ctenophora*, la *Spilomyia vespiformis* chez les Diptères, plusieurs *Sesia* chez les Lépidoptères, etc. Malgré leurs couleurs voyantes ces animaux sont protégés par leur ressemblance avec des êtres dangereux et redoutés.

Les Ascidies composées présentent elles-mêmes un exemple remarquable de *mimétisme défensif*, et à ce point de vue on peut les grouper en trois catégories :

1° Les unes, comme le *Perophora*, la *Clavelina*, etc., trouvent dans leur extrême transparence un puissant moyen de protection : elles arrivent à ne ressembler à rien, à s'annihiler pour l'œil qui les guette, et souvent, après les avoir aperçues un instant, on est longtemps à les retrouver si un léger mouvement de l'eau vient à les déplacer quelque peu.

2° D'autres Ascidies arrivent au même résultat en agglutinant des grains de sable, ce qui les fait ressembler à un petit bloc arénacé et doit de plus les rendre une proie fort désagréable, car les substances fixées adhèrent fortement au test, dont la surface est ainsi transformée en une sorte de papier de verre très grossier. Telles sont parmi les Ascidies simples de nombreuses espèces de Molgulidées, et parmi les Ascidies composées le *Polyclinum sabulosum* n. sp.

3° Enfin il est des Ascidies composées, et c'est le plus grand nombre, qui présentent les colorations les plus vives et les plus variées. DARWIN

déclare qu'il est fort douteux que ces couleurs splendides servent habituellement de moyen de protection et il semble les considérer comme un résultat direct ou de la nature chimique ou de la structure élémentaire des tissus indépendamment de tout avantage pouvant en dériver. Je ferai observer cependant que ces couleurs brillantes sont communes aux Éponges et aux Synascidies, que ces animaux vivent dans les mêmes stations et présentent une telle similitude d'aspect qu'il est impossible de ne pas les confondre à quelque distance et que souvent même un examen plus approfondi est nécessaire pour en faire la distinction. Or il me semble qu'une telle ressemblance extérieure accompagnant une différence si considérable dans la composition des tissus doit être de quelque avantage pour les uns ou les autres de ces animaux. Les Ascidies constituent une nourriture semi-végétale et leur analogie avec les Éponges doit les mettre à l'abri des Mollusques phytophages pour lesquels elles constitueraient une proie au moins aussi tendre que les grandes Laminaires dont ils se nourrissent souvent.

LVII

SUR LE MIMÉTISME PARASITAIRE ¹.

Les animaux parasites peuvent présenter, et présentent en effet, toutes les variétés de mimétisme observées chez les animaux qui vivent d'une vie indépendante en simples prédateurs.

Pour ne parler que des Insectes parasites, nous rencontrons parmi eux :

1^o Le *mimétisme offensif*, dont les Volucelles, les Entomobies cimécophages, etc., nous fournissent des exemples bien connus ;

2^o Le *mimétisme défensif*, tel que celui des *Conops* et des Syrphides qui ressemblent à des Guêpes ;

3^o Le *mimétisme indirect* ou *professionnel*. Telle est la ressemblance que présentent les larves entomophages de Diptères et d'Hyménoptères, les Poux et les Mallophages, les chenilles et les larves de Tenthredes parasites des végétaux ;

4^o Enfin, on trouve aussi chez les Insectes parasites des cas de *mimétisme isotypique* analogues à ceux que Fritz MUELLER a si bien étudiés chez les *Ithomia*, les *Euplœa*, et les *Acrœa* du Brésil.

¹ Bulletin de la Société entomologique de France. Séance du 28 février 1894.

Chose curieuse, ce mimétisme isotypique des parasites avait déjà frappé RATZBURG, qui en cite des exemples nombreux dans son admirable ouvrage sur les Ichneumons ¹. Les Diptères parasites ne sont d'ailleurs pas moins remarquables à ce point de vue.

L'explication que RATZBURG essaie de donner de la ressemblance isotypique de certains Ichneumons est assez amusante :

« Certes, dit-il, il peut paraître étrange de comparer les parasites d'un même hôte à des frères de lait et d'admettre qu'une similitude de sucs nourriciers et des conditions identiques de développement puissent déterminer une similitude de formes, un même système de coloration etc., chez deux Ichneumons appartenant à deux espèces distinctes, parfois même à deux genres différents. Mais comment expliquer autrement cette étonnante ressemblance ? Ces faits se multiplient d'année en année et leur existence ne peut donc être attribuée au hasard » (*Ichneumonien*, III, 1852, p. 7) ².

Tout en faisant aux facteurs primaires de l'évolution la part qui leur convient, nous devons reconnaître que Fritz MUELLER a donné de l'isotypie une explication très rationnelle. Parmi les espèces isotypiques, il en est constamment une beaucoup plus rare que l'autre, et l'espèce la plus rare se trouve protégée, car elle ne perd dans la lutte pour l'existence que les quelques individus rencontrés par hasard au milieu de l'espèce la plus nombreuse ; l'ensemble des espèces isotypes perd, en tout, autant d'individus qu'en perdrait chacune d'elles sans ce mimétisme protecteur ³.

¹ La première mention que RATZBURG ait faite de ces ressemblances se trouve dans *Ichneumonien der Forstinsecten*, I, 1844, p. 29, parag. 6. Dans le second volume du même ouvrage (1848, p. 21), RATZBURG signale plus longuement ces cas singuliers et leur consacre tout un chapitre (le 16^e) de la partie générale, sous ce titre : *Aehnlichkeit gewisser aus einem Wirthe oder aus mehreren Verwandten abstammender Ichneumonien*. Il rappelle qu'il en a déjà parlé, mais il ne se souvient plus où (*ich weiss aber nicht mehr wo*). Enfin, dans le tome III, 1852, p. 7, il revient encore avec insistance sur le même sujet et paraît de plus en plus convaincu de son importance.

² Cette conception, un peu exagérée, de l'influence de l'environnement, jointe, comme il le dit lui-même, à d'autres considérations, a conduit RATZBURG à se déclarer transformiste au sens lamarckien. En parlant de l'isotypie d'*Eulophus leptoneuros* et *E. pachymeros*, parasites tous deux d'un même *Coccus*, il écrit, en effet, cette phrase, bien remarquable pour l'époque (1844) : « La grande ressemblance de ces deux co-locataires, nés dans un espace si restreint, est particulièrement remarquable et, jointe à d'autres faits (*in Verbindung mit andern Thatsachen*), elle contribue puissamment à nous faire comprendre les idées émises d'autre part sur le développement successif des espèces, par dérivation les unes des autres (loc. cit., II, p. 139). »

³ L'explication de Fritz MUELLER a trait aux espèces non comestibles, *Ithomia*, *Acræa* etc., dont un certain nombre d'individus sont, chaque année, sacrifiés, sans profit, par les jeunes Oiseaux pour leur éducation. Mais, les Ichneumons sont justement dans le même cas,

Peut-être aussi convient-il de faire intervenir dans l'explication de certains cas d'isotypie chez les Insectes non parasites les faits que nous avons signalés ailleurs sous le nom de *pœcilogonie*.

Mais ce n'est pas ici le lieu d'insister sur ce point, et nous voulons montrer surtout qu'en dehors des diverses catégories de mimétisme dont nous venons de parler et qui ne sont pas spéciales aux animaux parasites, on trouve, chez ces derniers, une forme très particulière de mimique à laquelle il convient d'appliquer le nom de *mimétisme parasitaire* proprement dit, et qu'on pourrait appeler aussi *mimétisme modifiant*.

Certains parasites déterminent, en effet, des modifications morphologiques parfois très importantes chez leurs victimes, et leur donnent ainsi une ressemblance avec d'autres objets, ressemblance dont le rôle protecteur, par rapport au parasite, est souvent très manifeste.

Les Braconides du genre *Rhogas* nous offrent de bons exemples de ce mimétisme modifiant.

Rhogas nigricornis WESM., que j'observe chaque année très communément à Wimereux, pond dans les jeunes chenilles d'une Noctuelle, *Xilophasia rurea* FABR. Chaque chenille héberge une seule larve. Lorsque cette dernière est arrivée à maturité, la chenille quitte la plante nourricière et va se fixer au bas d'un mur, contre une clôture ou contre un arbre. Sa peau se dessèche et noircit tout en restant bien tendue. Le corps devient fusiforme et adhère au substratum par la partie céphalique au moyen d'une sécrétion due à la larve parasite. Sous cette forme, la chenille de *Xilophasia* devient méconnaissable¹ ; elle ressemble à l'étui de certains *Coleophora* ou mieux encore aux Mollusques du genre *Clausilia*. La tête, déjetée sur un côté, donne l'illusion du péristome. Le changement d'instinct de la chenille, qui, avant de périr, va se fixer justement dans les endroits qu'affectionnent les *Clausilies*, achève de dérouter l'observateur.

L'Hyménoptère est ainsi protégé pendant tout le temps de la nymphose et éclôt vers le mois de mai.

Une autre espèce, *Rhogas geniculator* NEES, attaque à Wimereux les jeunes chenilles d'*Arctia*. Celles-ci vont se fixer contre les tiges des Graminées, la tête en bas, à la façon des chenilles infestées par les Entomophthorées. *Rhogas geniculator* éclôt fin de septembre. On sait que les chenilles infestées par les Champignons sont respectées par les Oiseaux

la plupart d'entre eux exhalant des odeurs désagréables et possédant des saveurs d'encre, de tannin. Notre collègue, M. J. de GAULLE, m'a signalé des exemples fort intéressants de ces odeurs chez les *Pimpla* et beaucoup d'autres genres d'Hyménoptères parasites.

¹ J'en dois la détermination à l'obligeance de notre collègue M. H. LHOTTE.

insectivores, bien qu'elles soient le plus souvent placées en des endroits très visibles.

C. G. NEES avait déjà fait une observation analogue sur *Rhogas bicolor* Spinola (*R. zygænæ* NEES) :

« Ex larva *Zygænæ filipendulæ*, quæ nondum adepta justam magnitudinem, pedibus anticis culmo graminis cujusdam adhærens perierat et post mortem exuviis exsiccatis *naturali sua forma et colore duraverat* per foramen dorsale supra anum irregulari exitu parato, prodiit imago die septimo Julii a. 1810 ¹. »

Or, les chenilles de *Zygænæ filipendulæ* sont très souvent infestées par un champignon du genre *Isaria*, qui les transforme en une momie tout à fait semblable à celle déterminée par *R. bicolor*.

Un cas très curieux de mimétisme parasitaire a été signalé récemment par HOWARD chez un Insecte d'un autre groupe. Il s'agit d'une Cochenille d'Amérique (un *Dactylopius*) qui, parasitée par un Chalcidien de la famille des Encyrtines (*Leptomastix dactylopii*), prend la forme d'une puppe de Diptère ². Les parasites des Diptères étant généralement différents de ceux des Hyménoptères, le Chalcidien est protégé par ce déguisement contre un certain nombre d'ennemis.

Il convient évidemment de rapprocher de ces exemples de mimétisme parasitaire modifiant, les faits que j'ai signalés naguère chez les Crustacés dans mes mémoires sur la *castration parasitaire* ³. Les Rhizocéphales, lorsqu'ils se fixent sur un Crabe mâle, font apparaître chez celui-ci les caractères sexuels secondaires de la femelle; la queue, notamment, s'élargit et protège le parasite chez le mâle féminisé, comme elle protège les œufs chez la femelle gravide. Dans ce cas, le mimétisme modifiant s'observe sur l'hôte vivant et non sur l'hôte mort comme dans les exemples signalés ci-dessus.

Nous pouvons rappeler également ici les faits si extraordinaires de mimétisme modifiant interne, que nous avons rencontrés dans nos recherches sur les Bopyriens. Certains Entonisciens imitent absolument

¹ NEES AB ESENBECK. *Hymenopterorum Ichneumonibus affinium monographia*, I, 1834, p. 210.

² HOWARD. Resemblance of a parasitic mealy-bug to puparium of Diptera (*Proceedings Entom. Soc. Washington*, II, 1893, p. 237).

³ A. GIARD. La castration parasitaire et son influence sur les caractères extérieurs du sexe mâle chez les Crustacés Décapodes. (*Bul. Sc.*, XVIII, 1887, p. 1-28.

A. GIARD. La castration parasitaire, nouvelles recherches (*Bul. Sc.*, XIX, 1888, p. 12-45).

A. GIARD et J. BONNIER. *Contributions à l'étude des Bopyriens*, 1887, p. 181-185.

A. GIARD. Sur la castration parasitaire de l'*Hypericum perforatum* L. par *Cecidomyia hyperici* BREMI (*C. R. de l'Ac. des Sciences*, 19 août 1889).

les viscères des Crabes, foie et glandes génitales, dont ils ont déterminé l'atrophie.

Enfin la production, par certains parasites (Diptères, Hyménoptères, etc.), de galles végétales semblables à des fruits, constitue aussi tout un chapitre de l'histoire encore à faire, du mimétisme parasitaire modifiant. Les Insectes cécidogènes sont protégés par le *faux* fruit contre les Oiseaux insectivores, et, s'ils courent quelque risque du côté des Oiseaux frugivores, ceux-ci sont bien vite dégoûtés par la saveur astringente due aux tannins que la plupart des galles renferment en grande quantité.

LVIII

SUR UN DIPTÈRE STRATYOMIDE

(*BERIS VALLATA* FORSTER)

IMITANT UNE TENTHRÈDE

(*ATHALIA ANNULATA* FAB.)¹

Dans plusieurs publications antérieures, j'ai montré que nos Insectes indigènes peuvent fournir des exemples de *mimétisme* souvent aussi curieux et aussi instructifs que ceux constatés chez les espèces exotiques². La connaissance des faits de ce genre, outre l'intérêt qu'elle présente en elle-même, peut provoquer diverses recherches biologiques. C'est ce qui me détermine à communiquer à la Société une nouvelle observation faite dans le courant de l'été dernier.

Il s'agit d'une Tenthrede fort commune (*Athalia annulata* FAB.) et d'un Diptère Stratyomide (*Beris vallata* FORSTER) assez rare dans le nord de la France. Lorsque les deux Insectes sont au repos, la ressemblance est extraordinaire. Le système général de coloration est identique et les ailes fermées présentent le même aspect, la même tache stigmatique et la même teinte.

Le Diptère et l'Hyménoptère ont été pris simultanément au filet fin sur les feuilles de *Veronica beccabunga* L. le long d'un fossé qui borde la route de Wimereux à Wimille. Je me proposais de recueillir pour des recherches d'embryogénie les femelles d'*Athalia* au moment où elles viennent pondre et c'est involontairement, trompé par la ressemblance, que j'ai capturé le

¹ *Comptes rendus de la Société de Biologie*, 1892.

² Voir notamment *Archives de zoologie expérimentale de Lacaze-Duthiers*, t. I, 1872; p. 556-564, et *Bulletin scientifique du dép. du Nord*, t. V, 1873, p. 192-194.

Beris. La longueur un peu différente des antennes me fit reconnaître mon erreur dès que les Insectes furent placés dans un tube. Le Diptère est beaucoup plus rare que l'Hyménoptère, et comme d'ailleurs il s'écarte de la livrée ordinaire des Stratyomides tandis que la Tenthrede ne diffère pas sensiblement de la moyenne des Insectes de son groupe, on peut en conclure que c'est le *Beris* qui imite l'*Athalia*.

La plupart des Tenthredes ont une odeur désagréable qui les fait dédaigner par les Oiseaux ; d'où une protection utile pour le *Beris*.

Les *Beris* ne sont pas, d'ailleurs, les seuls Insectes imitateurs des Tenthredes. WALLACE a constaté que plusieurs espèces orientales de Coléoptères longicornes du genre *Oberea* ressemblent, lorsqu'elles volent, à des Tenthrediniens.

D'autre part, certaines Tenthredes imitent des Insectes appartenant à d'autres groupes et mieux défendus par la terreur qu'ils inspirent. L'*Allantus scrophulariæ* L., par exemple, ressemble beaucoup aux Vespides qui, comme on sait, fréquentent volontiers les Scrophulaires¹.

Un autre fait intéressant de ressemblance protectrice nous est offert par la larve nue et vivement colorée de l'*Allantus tricinctus* FAB. qui vit à découvert sur les feuilles de lilas, de viorne, etc. Posée sur la face supérieure des feuilles et légèrement contournée sur elle-même, cette larve imite à s'y méprendre un excrément d'oiseau.

LIX

SUR LE MIMÉTISME.

D'ARCTOPHILA MUSSITANS FABR. ET BOMBUS MUSCORUM L.²

Vers la fin du mois d'août j'ai pris abondamment le beau Syrphien *Arctophila mussitans* FABR. dans la forêt d'Hardelot, près Boulogne-sur-Mer. L'Insecte volait autour des Ronces en fleur, sur les Menthes et les *Solidago*, en compagnie de *Bombus muscorum* L. avec lequel il est facile de

¹ J'ai observé, il y a quelques années, au Jardin botanique de Douai un fait curieux de changement de régime de l'*Allantus scrophulariæ*. Des insectes parfaits nés de larves ayant vécu sur les scrophulaires avaient pondu dans le voisinage sur des rejets de *Paulownia imperialis* et les larves se développèrent parfaitement sur cette Scrophularinée du Japon.

² Bulletin de la Société Entomologique de France, 1897.

le confondre non seulement au vol, mais même dans le filet, à cause de son bourdonnement d'une intensité extraordinaire. La couleur du thorax et celle de l'abdomen imitent d'une façon surprenante celles des mêmes parties chez le *Bombus*. Il semble bien que ce Diptère doit être à l'égard de *Bombus muscorum* dans le même rapport que les Volucelles à l'égard des autres *Bombus* ou des Guêpes.

SCHINER donne comme habitat à *Arctophila mussitans* les vallées des hautes et moyennes montagnes. MACQUART l'avait déjà signalé comme rare dans le département du Nord en pays de plaine. Mais il affirme que ces Syrphées paraissent au printemps sur les fleurs de l'Aubépine (*Diptères du Nord*, IV, p. 183). A moins qu'il n'y ait deux générations par an, ce qui demanderait à être vérifié, il est probable que MACQUART a attribué à tort aux *Sericomyia* (*Arctophila*) les mœurs des *Criorhina* dont une espèce assez rare dans le Nord, *Criorhina oxyacanthæ* MEIG., présente dans son aspect général une très grande ressemblance avec *Arctophila mussitans*, mais vole au premier printemps sur les chatons de Saule et les fleurs des *Cratægus*.

LX

UN AMPHIPODE MIMÉTIQUE DES HYDRAIRES :

METOPA RUBROVITTATA G. O. SARS ¹.

Le plus souvent un animal ne paraît rare et n'est recherché comme tel par les amateurs que parce que nous ignorons ses véritables conditions d'existence. C'est là l'énonciation d'un fait banal à laquelle j'ajouterai seulement qu'en ce qui me concerne, à moins qu'il ne s'agisse d'une forme exceptionnellement curieuse en elle-même, je n'attache d'intérêt à la capture d'une espèce que si je sais dans quelles circonstances précises elle se rencontre. La drague et le filet fauchoir sont, à mes yeux, des instruments barbares que j'emploie seulement quand je ne peux en utiliser d'autres et que la solution d'un problème éthologique me paraît impossible à obtenir par des procédés plus intelligents.

¹ Feuille des Jeunes Naturalistes, 1908.

Le *Metopa rubrovittata* G. O. Sars est un Crustacé amphipode fort joli et très bien nommé. Il est considéré comme rare et le chercheur est en vérité peu renseigné lorsqu'il sait que G. O. Sars, qui l'a décrit, en a trouvé deux exemplaires sur les côtes de Norwège, en draguant à 30 brasses de profondeur. Il pourra au contraire en recueillir facilement un certain nombre d'exemplaires comme je le fais chaque année, en sachant que cet Amphipode se dissimule habilement ainsi que nous l'avons découvert, J. BONNIER et moi, parmi les gonophores de *Tubularia indivisa* L. dont il affecte la forme et la coloration ou, comme je l'ai vu depuis, au milieu des polypes reproducteurs d'*Hydractinia echinata* FLEM. qui tapisse si souvent les coquilles de Buccins habitées par le Bernard l'Ermite. *Metopa rubrovittata* entre ainsi dans le consortium biologique si intéressant dont *Pagurus bernhardus* est le protagoniste.

B. — ALLOTROPHIE

LXI

LE CARABE DORÉ EST-IL FRUGIVORE ?¹.

Le Carabe doré (*Carabus auratus*) peut très bien s'alimenter à l'aide de matières sucrées empruntées aux végétaux. J'ai gardé vivants pendant plusieurs mois des individus de cette espèce et des *Carabus monilis* FAB. piqués sur l'élytre droit comme s'ils devaient être placés en collection. (Cette piqûre latérale n'intéressant aucun organe important n'a pas de conséquences mortelles). Je les nourrissais avec du miel dont ils se montraient très friands.

Ce n'est pas seulement le Carabe doré qui est accidentellement frugivore. Un grand nombre de Carabiques appartenant à des genres différents sont connus depuis longtemps comme s'attaquant aux fruits tombés et plus particulièrement aux fraises qui se trouvent naturellement à leur portée. Tels sont : *Calathus fuscipes* GÆZE, *Steropus madidus* F., *Pterostichus melanarius* ILLIG., *Harpalus (Pseudophonus) ruficornis* F., *Harpalus æneus* F., etc.

Le professeur FORBES, de Champaigne (Illinois), ayant examiné le contenu intestinal de trois espèces d'*Harpalus* des Etats-Unis trouva qu'un huitième seulement consistait en débris animaux ; le reste était formé de pollen de diverses fleurs, tissus de Graminées, Champignons, etc.

Parmi les Insectes énumérés ci-dessus, c'est *Harpalus ruficornis* qui a été cité le plus souvent comme occasionnant des déprédations sérieuses. *Carabus auratus* est au contraire très exceptionnellement nuisible. En général les espèces dépourvues d'ailes et grim pant mal sont forcément moins dangereuses pour les fruits que celles qui peuvent voler et atteindre les parties élevées des végétaux.

L'*Harpalus ruficornis* qui est ailé se multiplie parfois en nombre énorme dans certaines localités. Il se produit alors des migrations comparables à celles des Acridiens et la lutte pour la vie en affamant ces insectes doit contribuer sans doute à déterminer des changements dans leur régime alimentaire.

¹ *Intermédiaire des Biologistes*, 1897-98, p. 132.

On a vu maintes fois des *Harpalus* de diverses espèces grimper sur les blés, attaquer la tige ou le grain non encore mûr et sucer les liquides qui s'écoulent des plaies faites par leurs mandibules.

Les *Ophonus* (voisins des *Harpalus*) particulièrement ceux appartenant au premier groupe de BEDEL (*O. diffinis* DEJ., *O. puncticollis* PAYK., etc.) vivent très souvent dans les ombelles de la Carotte sauvage (*Daucus carota* L.) dont ils rongent les fruits.

Zabrus tenebrioides GÆZE est, on le sait, complètement phytophage tant à l'état larvaire qu'à celui d'insecte parfait. C'est un ennemi redoutable des Céréales. La larve de *Calathus fuscipes* est indiquée par plusieurs auteurs comme dévorant aussi parfois les racines des Graminées cultivées.

On trouve donc chez les Carabiques tous les passages entre le régime carnivore exclusif qui est la règle dans la famille et le régime végétarien exclusif réalisé chez les *Zabrus*.

Du reste ces changements de régime ne sont pas spéciaux aux Carabiques ni même aux Insectes. Ils constituent un curieux chapitre d'Éthologie générale dont j'ai fréquemment entretenu mes auditeurs des cours de la Sorbonne en insistant sur l'importance de l'étude de ces faits pour la question de la variabilité spécifique.

En dehors des Carabiques, les exemples de changements de régime les plus intéressants nous sont fournis chez les Coléoptères par les Silphides, les Cétonides, les Anthicides et surtout les Coccinellides qui, à l'inverse des Carabiques, passent du régime herbivore absolu au régime carnassier accidentel (avec le régime aphidiphage comme transition).

Chez les Diptères, les Syrphides à l'état larvaire nous présentent une série des plus intéressantes allant du régime herbivore et saprophage jusqu'au régime carnassier parasitaire. Les Lépidoptères nous offrent aussi (*Ophideres*, *Erastria*, chenilles accidentellement carnivores) de jolis cas à étudier.

Chez les Oiseaux nous pouvons citer le perroquet *Nestor notabilis* de la Nouvelle-Zélande, certains Goélands, etc.

Chez les Sauriens, le Lézard des murailles, etc.

Chez les Mammifères, les Carnassiers (Chien, Renard, etc.) qui dans certains cas deviennent insectivores ou même frugivores.

Je réunis d'habitude tous ces faits de changements de régime sous le nom de *bromotrophie* ou d'*allotrophie*.

Il y a *allotrophie forcée* lorsque l'animal change son régime par nécessité en cas de disette (Coccinelles dévorant leurs nymphes en captivité ou mangeant les chenilles de *Cochylis* à défaut de Pucerons : chenilles se dévorant les unes les autres dans les boîtes d'élevage, etc.)

Il y a *allotrophie volontaire* lorsque l'animal change de régime par caprice ou quelquefois peut-être par retour ancestral (chiens mangeant des larves de hannetons, des mouches, etc. ou bien encore des prunes, de l'herbe).

Enfin j'appelle *allotrophie évolutive* celle qui se produit normalement à certain moment du développement d'un animal. Par exemple la larve de l'Hydrophile est carnivore, l'insecte parfait est herbivore.

Il en est de même chez les *Helophorus* : mais une espèce de ce genre par suite d'allotrophie larvaire cesse de présenter l'allotrophie évolutive : en effet la larve d'*Helophorus rugosus* OLIV., au lieu de dévorer comme certaines de ses congénères les larves d'Altises, des Crucifères, mange directement les feuilles de *Brassica napus* (Turnip).

Il ne faut pas confondre l'allotrophie avec ce qu'on appelle *hétérotrophie*. Il y a hétérotrophie lorsque dans une espèce déterminée les deux sexes ont un régime différent : par exemple les Tabanides dont les femelles sucent le sang des Mammifères tandis que les mâles vivent du nectar des fleurs.

Il faut aussi distinguer de l'allotrophie ou bromotrophie ce que HÆCKEL a désigné sous le nom de *métasitisme* ou *métatrophie*.

Le métasitisme est le changement de régime qui s'est produit phylogéniquement (historiquement) lorsque le protoplasme synthétique des végétaux (phytoplasma, protoplasme réducteur ou plasmodome) s'est transformé en protoplasme analytique animal (zooplasma, protoplasme oxydant ou plasmophage). L'étude de l'allotrophie a une importance capitale pour la question des diverses formes si remarquables de ségrégation sur lesquelles GULICK a attiré l'attention des Biologistes.

On trouvera une bibliographie sommaire de la question dans les ouvrages suivants :

ELEANOR A. ORMEROD. Report of observations of injurious Insects; 8th Report, 1895, pp. 93-97 et 9th Report 1896, pp. 80-90.

A. GIARD. Sur un changement de régime des larves de *Melanostoma mellina* L. (*Bull. Soc. entomol. de France*, t. LXV, 1896, p. 234).

J. DOMINIQUE. Sur un vol d'Harpales (*Bull. Soc. des Sciences nat. de l'Ouest*, t. 6, 1896, pp. 311-313).

E. HÆCKEL. Systematische Phylogenie, I Theil, 1894, pp. 42-44.

LXII

SUR UN CHANGEMENT DE RÉGIME

DES LARVES DE *MELANOSTOMA MELLINA* L. ¹.

En septembre 1894, j'ai rencontré plusieurs fois à Wimereux, sur les ombelles de la carotte sauvage (*Daucus carota* L.), des Mouches que je crus d'abord tuées par des Entomophthorées. Mais un examen plus attentif me prouva que ces Diptères appartenant aux deux espèces *Musca domestica* L., et *Chortophila pusilla* MEIG., étaient immobilisés par des larves de Syrphes occupées à les dévorer. Ces petites larves d'un vert tendre avec une ligne blanchâtre sur le dos, attaquaient toutes leurs victimes au même point, à la jonction du cou avec le thorax, là où il existe naturellement un défaut à la cuirasse chitineuse. Je recueillis plusieurs de ces larves, qui ne quittèrent leur proie que le lendemain ou le surlendemain et ne tardèrent pas à se transformer en pupes. Douze jours après j'obtins les insectes parfaits. C'étaient des *Melanostoma mellina* L. J'ai souvent vu cette espèce, très commune à Wimereux, se poser sur les *Chenopodium album* couverts de Pucerons, et je crois que c'est exceptionnellement et à défaut de leur nourriture ordinaire que les larves attaquent les Mouches. Sans doute les larves de *Melanostoma* ont une certaine vivacité et meuvent rapidement en tous sens la partie antérieure de leur corps. Cependant, pour atteindre une proie aussi agile que les Muscides, il faut que ces derniers soient engourdis par la fraîcheur du matin ou par l'absence du soleil.

Les larves de Syrphites présentent, on le sait, une grande diversité au point de vue éthologique si on les considère dans les différents genres de la famille. Mais les Syrphites proprement dits sont généralement considérés comme exclusivement aphidiphages et il m'a paru intéressant de signaler le changement de mœurs des larves de *Melanostoma*. Il n'y avait pas trace de Pucerons sur les ombelles de carottes où j'ai trouvé ces larves ².

¹ Bulletin de la Société Entomologique de France, 1896.

² D'après E. DESMAREST (Encyclop. de CHENU, *Annelés*, p. 242), certaines larves de Syrphites vivaient aux dépens de chenilles; mais c'est là un fait dont je n'ai trouvé nulle part une indication précise.

Malgré leur transparence et leur aspect délicat, ces larves de Syrphes sont très résistantes. Elles supportent des jeûnes prolongés et j'ai constaté qu'elles peuvent être soumises sans inconvénient pendant plusieurs semaines à un dessèchement assez intense. Dans cet état d'*anhydrobiose* elles demeurent immobiles, adhérentes aux parois du récipient de verre dans lequel on les a placées et il suffit de leur rendre un peu d'humidité (une goutte d'eau) pour les voir reprendre leur agilité. L'expérience peut être répétée plusieurs fois en réveillant la larve tous les huit jours.

C. — INSTINCT

LXIII

CHANGEMENT D'INSTINCT

CHEZ MEGACHILE CENTUNCULARIS. ¹

M. A. GIARD signale un exemple de changement d'instinct chez *Megachile centuncularis* L., la coupeuse de feuilles du Rosier de RÉAUMUR. Il présente des feuilles de *Robinia pseudo-acacia* L. découpées par cette Abeille et provenant d'un jardin des environs de Valenciennes. Ce changement de mœurs ne peut être attribué à l'absence du végétal accoutumé, car à une vingtaine de mètres du *Robinia* se trouvait un massif de Rosiers, dont les feuilles étaient d'ailleurs également découpées, mais beaucoup moins fortement. Les nids n'ont pu être recueillis, ce qui empêche de décider si une même *Megachile* emploie indifféremment les deux sortes de matériaux, ou si certaines femelles, d'un tempérament novateur, donnent une préférence exclusive aux feuilles plus tendres de *Robinia*. La seconde hypothèse paraît la plus probable, en raison de l'éloignement des deux végétaux utilisés. Un semblable changement d'instinct a eu lieu naguère chez *M. maritima* KIRBY, la coupeuse du Marronnier de RÉAUMUR. On sait que le Marronnier n'a été introduit dans l'Europe occidentale qu'en 1550, d'après LINNÉ, ou 1615, d'après DUHAMEL. Or, dès 1742, RÉAUMUR observait la coupeuse des feuilles de cet arbre, laquelle devait antérieurement employer les feuilles du Poirier, dont elle se sert encore quelquefois aujourd'hui. Le *Robinia* a été introduit vers le milieu du XVII^e siècle; ses feuilles sont rarement rongées par les Insectes indigènes; il est singulier que les découpures de *M. centuncularis* n'aient pas été signalées jusqu'à présent dans le nord de la France. F. SMITH (cité par PÉREZ) affirme que la coupeuse du Rosier taille parfois ses rondelles dans les pétales d'un géranium écarlate.

J.-H. FABRE, dans ses intéressants Souvenirs entomologiques (4^e série, 1891, p. 111-118), cite aussi plusieurs exemples de changement de régime

¹ Bulletin de la Société entomologique de France, 1893 p. CCXCVIII.

chez diverses espèces de *Megachile*. Mais ces changements étaient déterminés expérimentalement en plaçant autant que possible ces Abeilles dans des conditions où les végétaux habituels leur faisaient défaut et étaient remplacés par des plantes exotiques au feuillage souple et fin. Il n'y avait plus libre choix. Ces expériences me paraissent d'ailleurs comporter des conclusions toutes différentes de celles qu'en tire leur auteur. L'instinct, résultat d'innombrables expériences ancestrales, n'est fixé que dans des conditions éthologiques déterminées et depuis longtemps établies. Qu'une seule de ces conditions soit changée (dans le cas actuel, par l'introduction d'un végétal étranger), l'équilibre biologique pourra être rompu (si ce végétal présente des avantages sur ceux de la flore indigène). La variation de l'instinct déterminera-t-elle la formation d'une race ? Peut-être, si, dans l'exemple qui nous occupe, la nature des matériaux servant à la construction du nid peut avoir une influence sur la progéniture. Rien ne nous dit qu'il en soit ainsi, et, de plus, les observations n'ont pas été suivies pendant assez longtemps pour nous donner la moindre indication à cet égard. Il ne semble pas toutefois que le choix des matériaux du nid soit absolument indifférent à la prospérité de l'espèce. J'en appelle à M. FABRE lui-même. Dans le jardin du savant entomologiste, *Megachile imbecilla* GERST. vint, il y a vingt-cinq ans, pendant tout le mois de juillet, découper ses rondelles aux dépens des pétales de *Pelargonium zonale*, du Cap, qu'il ravagea ; c'est le mot employé. « Depuis, dit M. FABRE, je n'ai plus revu le désagréable Insecte. » Preuve que l'espèce ne s'est pas trouvée bien de l'emploi de la plante exotique et qu'elle est retournée à ses vieilles habitudes !

D. — SUR LA CALCIFICATION HIBERNALE¹.

LXIV

Le fait si intéressant, signalé par M. G. BOHN, de l'absorption et de la fixation de l'anhydride carbonique sous forme de carbonate de chaux chez *Gonoplax rhomboïdes* et chez d'autres Crustacés décapodes à l'approche de l'hiver, me paraît en rapport avec le phénomène d'ordre général que j'ai signalé, dès 1872, sous le nom de *calcification hibernale*².

En étudiant les modifications que subissent les cormus des Ascidies composées dans certaines conditions défavorables d'existence, et notamment à l'approche de l'hiver, j'ai reconnu que l'état d'asphyxie correspondant à la rétraction puis à la disparition par nécrobiose des individus adultes de la colonie était accompagnée chez certaines espèces d'une augmentation excessive du nombre des spicules calcaires, à tel point que, même chez des types où ces spicules sont ordinairement peu visibles à l'œil nu (*Didemnum cereum* G_D par exemple), leur présence se traduisait vers l'automne par l'existence de taches blanchâtres très apparentes à la surface des cormus. Ainsi la rétraction des branchies, bientôt suivie de l'histolyse de ces organes, puis de la destruction totale et de la phagocytose de l'ascidiozoïde, entraîne des changements considérables dans le métabolisme des Synascidies, dont le résultat le plus manifeste est le dépôt surabondant de substances calcaires (carbonate de chaux) dans la tunique commune.

Il m'a semblé dès lors que cette *calcification hibernale* des Ascidies composées pouvait être rapprochée de phénomènes de même nature signalés par WOODWARD, chez les Brachiopodes, et considérés par lui comme des indices de sénescence de ces *Gymnotoca*.

Depuis, j'ai observé la même production exagérée de spicules calcaires pendant l'hivernage chez un Bryzoaire marin, l'*Alcyonidium gelatinosum*,

¹ *Comptes rendus de la Société de Biologie*, 5 nov. 1898.

² A. GIARD. Recherches sur les Synascidies, *Archives de zoologie expérimentale et générale*, t. I, 1872, p. 551. Voir aussi, sur l'hivernage des Synascidies, M. CAULLERY. Contribution à l'histoire des Ascidies composées, *Bulletin scientifique*, t. XXVII, 1895, p. 14 et suiv.

dont les gigantesques cormus sont souvent rejetés sur les côtes de la Manche pendant la mauvaise saison. Les spicules de ce Bryozoaire, décrits pour la première fois par LOMAS ¹, deviennent de plus en plus nombreux à mesure que les polypides subissent la nécrobiose bien connue chez ces animaux, et dans ce cas encore, la fixation d'acide carbonique correspond à la disparition des parties actives de la colonie.

Si cette production exagérée de calcaire est facile à observer chez des animaux translucides tels que *Didemnum cereum* et *Alcyonidium gelatinosum*, cela ne veut pas dire qu'elle n'existe pas dans les espèces où le squelette, plus dense, rend l'observation directe difficile et même impossible, comme chez les *Leptoclinum* parmi les Ascidies composées et les nombreuses espèces à squelette calcaire agrégé parmi les Bryozoaires. Il est même probable que des faits analogues se produisent chez divers Cœlentérés (Anthozoaires, etc.).

La formation des *gastrolithes* (yeux d'écrevisse) chez l'*Astacus fluviatilis*, à la fin de l'été et avant la mue hibernale, la production d'un épiphragme calcaire chez *Helix pomatia* et chez d'autres Gastéropodes, à l'approche de l'hiver, sont encore des phénomènes physiologiques du même genre dont le déterminisme paraît intimement lié au ralentissement des fonctions d'assimilation à l'époque où ils se produisent.

En résumé, la *calcification hibernale* semble due à des réactions qui s'accomplissent dans l'organisme à la condition n° 2 de F. LE DANTEC et qui deviennent surtout sensibles au moment où les phénomènes de la condition n° 1 subissent un arrêt ou un ralentissement plus ou moins intense.

LAMARCK avait bien distingué les deux tendances qui se manifestent dans les êtres vivants :

1° Celle qui altère ou détruit perpétuellement les organismes, surtout dans les parties les moins solides (actions purement chimiques, *condition n° 2* de LE DANTEC).

2° Celle qui compose et forme ou répare sans cesse la substance des êtres dont il s'agit (assimilation, *condition n° 1* de LE DANTEC).

Mais il se trompe et attribue à tort à l'assimilation des processus qui ont lieu à la condition n° 2, lorsqu'il écrit :

« L'assimilation, dans les corps vivants, fournit plus de principe fixe ou terreux que la cause des pertes n'en enlève ou n'en fait dissiper.

¹ J. LOMAS. Note on the structure of *Alcyonidium gelatinosum*, *Proceedings Liverpool Biological Society*, 1, 1887, p. 29, pl. II.

De là, les bornes de l'accroissement de ces corps, la nécessité ensuite de leur dépérissement, et enfin leur assujettissement à la mort, leurs organes essentiels perdant graduellement la faculté d'exécuter leurs fonctions »¹.

La *calcification hibernale*, tout en étant parfois un pur phénomène de dégénérescence ou de sénescence peut, dans bien des cas avoir une utilité incontestable pour l'individu ou l'ensemble d'individus qui en sont affectés.

Chez les Synascidies ou les Bryozoaires, le dépôt de substance calcaire à l'intérieur du cormus rend celui-ci plus résistant et permet aux jeunes blastozoïtes de supporter, mieux abrités, les mauvaises chances de la saison défavorable.

Chez les Gastéropodes, le dépôt externe de l'épiphragme joue également un rôle protecteur. Chez l'Écrevisse, les *gastrolithes* constituent une réserve de carbonate de chaux que l'animal utilise plus tard, au moment de la mue, pour la formation de la nouvelle carapace, et l'absence de cette réserve met en grand péril le Crustacé, comme l'ont constaté CHANTRAN et plusieurs autres observateurs.

¹ LAMARCK (T.-B.). *Mémoires de physique et d'histoire naturelle établis sur des bases de raisonnement indépendantes de toute théorie*, Paris, 1797, p. 249 et 387.

E. — ESPÈCES SUBSTITUTIVES

LXV

BROSCUS CEPHALOTES L. ET *SCARITES LAEVIGATUS* FAB. ¹.

Les conditions dans lesquelles les diverses espèces animales vivent dans la nature sont généralement définies, et, souvent d'une façon assez étroite, par les conditions ambiantes. Si une de ces conditions vient à varier, il arrive parfois que l'espèce ne peut survivre, mais qu'elle est remplacée géographiquement par une autre espèce adaptée au même milieu biologique et susceptible en outre de supporter la condition nouvelle (condition de température par exemple). Voici, entre beaucoup d'autres, un cas très démonstratif de ces substitutions.

Le *Brosicus cephalotes* L. est un carabique assez commun dans les terrains sablonneux du Nord de la France où il vit soit à l'état larvaire, soit à l'état parfait, en terrible carnassier, aux dépens de divers animaux arénicoles.

Sur nos plages du Pas-de-Calais, à Wimereux en particulier, il n'est pas rare de trouver le même *Brosicus* dans les sables marins où il chasse activement (souvent avec sa larve) les Amphipodes connus sous le nom vulgaire de puces de mer (*Talitrus locusta* LATR.). Visitant en juin 1906, la plage de la merveilleuse île d'Ischia dans le golfe de Naples, je vis avec intérêt que notre *Brosicus* était remplacé dans cette région plus chaude par de nombreux exemplaires de *Scarites laevigatus* FAB. comme lui à demi cachés dans le sable marin au milieu des Talitres dont ils font leur proie, sur l'étroite bande de rivage où se fait sentir la marée très restreinte comme on sait, en Méditerranée. *Scarites laevigatus* est le substitut méridional du *Brosicus cephalotes* du Pas-de-Calais.

¹ Feuille des Jeunes Naturalistes, 1908.



F. — ALLOGONIE

LXVI

SUR L'ÉTHOLOGIE

DU *CAMPANULARIA CALICULATA* HINCKS(STOLONISATION ET ALLOGONIE)¹.

Depuis vingt-cinq ans, j'explore chaque année, pendant plusieurs mois, les plages du Boulonnais et il me semblait presque impossible de rencontrer encore, pour la première fois, une espèce tant soit peu abondante, surtout dans un groupe où la recherche est aussi facile que chez les Polypes Hydroïdes. Une nouvelle découverte me paraissait d'autant plus improbable, qu'en 1888 mon ami A. BÉTENCOURT, a publié un *Catalogue des Hydraïres du Pas-de-Calais*, fruit de longues recherches sur ces animaux², et qu'il y avait lieu de considérer la liste des espèces énumérées comme à peu près complète, au moins en ce qui concerne les formes largement répandues.

Grand fut donc mon étonnement lorsque, au printemps, et pendant l'été dernier, j'observai en extrême abondance, à Wimereux, une jolie Campanulaire qui m'était demeurée inconnue jusqu'alors : *Campanularia caliculata* HINCKS. Cet Hydraïre tapissait littéralement toutes les Algues rouges de la zone qui ne découvre qu'aux grandes marées : *Polyides rotundus*, *Gracilaria confervoïdes*, *Cystoclonium purpurascens*, *Delessaria hypoglossum*, etc. ; mais c'est surtout *Plocamium coccineum* et sa variété *uncinatum*, qui fournissaient le substratum favori de l'Hydraïre. Les facies de cette belle Floridée en était singulièrement modifié, les hydranthes de la Campanulaire formant des villosités perpendiculaires à la surface du thalle, qui paraissait ainsi tout hérissé de poils transparents au sortir de l'eau. La Campanulaire s'était développée avec tant de luxuriance qu'elle envahissait même les cormus de *Leptoclinum* et ceux de *Membranipora pilosa* si communs dans la zone des Laminaires.

¹ *Comptes rendus de la Société de Biologie*, 8 janvier 1898.

² *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique*, t. XIX, p. 201-214.

La *Campanularia caliculata* HINCKS, paraît synonyme de *Clytia poterium* L. AGASSIZ, et de *Campanularia breviscyphia* SARS. Je ne discuterai pas pour le moment cette synonymie. Je ferai remarquer seulement que par la structure si particulière de son calyce, par la forme des gonothèques et par les particularités de reproduction qu'elle présente, cette Campanulaire mériterait d'être rangée dans un genre spécial auquel il conviendrait, je pense, pour des raisons indiquées ci-dessous, de donner le nom d'*Agastrea* HARTLAUB.

Je désirerais seulement, dans la présente note, attirer l'attention des zoologistes sur deux faits intéressants de l'éthologie de cet Hydraire que je désignerai sous les rubriques *Stolonisation* et *Allogonie*.

I. *Stolonisation* ou *Rhizomanie*. — Le cormus de *C. caliculata* est formé comme celui de beaucoup d'Hydraires, par des stolons ramifiés intimement appliqués sur le substratum et qui portent à des distances assez rapprochées les hydranthes, c'est-à-dire des pédicelles normaux à la surface sous-jacente et terminés par les calyces ou hydrothèques. Quand les stolons atteignent la limite du substratum (du thalle d'un *Plocamium*, par exemple), ils continuent à se développer activement en se ramifiant, formant ainsi des touffes parfois très longues de filaments stériles qui flottent et s'agglomèrent en pinceaux quand on sort l'algue de l'eau de mer.

Cette production anormale de stolons dépourvus d'hydranthes (*Stolonisation*, *Rhizomanie*), est un exemple intéressant de l'action morphogène de l'eau en mouvement. On peut aussi la comparer à l'allongement des vrilles des plantes grimpantes à la recherche d'un nouveau support.

Bien connu chez un grand nombre de végétaux qui vivent dans les eaux courantes, ce phénomène éthologique a été moins étudié chez les animaux. Cependant je l'ai signalé, il y a longtemps déjà, chez une Ascidies composée, *Circinalium conrescens* GIARD, et j'ai montré que là où le substratum solide fait défaut, les cormus de cette Synascidie prennent des formes spéciales (var. *simplex*, var. *conrescens*, var. *democraticum*), où les individus composant la colonie sont plus écartés et les stolons plus développés¹.

Le *Perophera listeri* se prête admirablement à des observations du même genre ainsi que les Bryozoaires du genre *Bowerbankia*, etc.

En ce qui concerne *C. caliculata* on met facilement en évidence le

¹ A. GIARD. Recherches sur les Synascidies. *Arch. de Zool. exp.*, t. 1, 1872, p. 640 Pl. XXV.

rôle de l'eau courante en plaçant dans un cristalliseur à l'abri de toute agitation, un thalle de *Plocamium*, portant des stolons stériles. On voit bientôt ces stolons se couvrir de bourgeons orientés comme les hydranthes normaux au thalle, et destinés à produire de nouveaux hydrothèques.

II. *Allogonie*. — Les gonothèques de *C. caliculata* présentent une structure élégante et relativement compliquée. Tantôt il y a deux sporosacs, dont un inférieur plus petit, tantôt il n'existe qu'un sporosac unique plus volumineux. De la base du sporosac, partent quatre canaux gastro-vasculaires ramifiés, d'un blanc rosé, sur lesquels se développent les produits génitaux. ALLMAN et AGASSIZ ont décrit avec soin cet appareil reproducteur auquel il manque peu de chose pour constituer une Méduse.

Or, cette Méduse existe quelquefois. En effet, à la fin de la belle saison, les gonothèques de la Campanulaire, qui étaient rares pendant les mois où la gemmiparité fonctionnait activement, deviennent peu à peu plus abondants et mieux développés.

On voit, en outre, apparaître une Méduse qu'HARTLAUB a décrite et figurée, récemment, sous le nom d'*Agastra mira* (Hydromedusen Helgolands, p. 504, t. II, fig. 5, 8, 9 et 10) ¹.

D'après HARTLAUB cette Méduse trouvée à Helgoland, doit appartenir à une Campanulaire voisine de *C. caliculata*. Je suis convaincu, pour ma part, qu'elles appartiennent à cette espèce même, dont aucune autre Campanulaire de la mer du Nord ne peut être rapprochée.

Il existe d'ailleurs, une similitude parfaite entre les jeunes *Agastra* et le contenu des gros gonothèques à un seul sporosac.

C. caliculata présente donc deux formes reproductrices différentes, l'une progénétique par gonothèques fixes, comme ceux de la plupart des autres *Campanularia*, l'autre anthogénétique par Méduses libres, mais relativement imparfaites puisqu'elles sont dépourvues de manubrium et de tube digestif.

Nous voyons, par cet exemple, comment a pu s'établir le passage (vraisemblablement dû à une régression), entre les Campanulaires à Méduses (*Clytia*, *Obelia*, etc.) et les Campanulaires à gonothèques.

La coexistence d'un double état de maturité sexuelle sur des individus différents mais de même origine, constitue ce que j'appelle l'*Allogonie*.

¹ *Wissenschaft. Meeresuntersuch. Biol. Anst. Helgoland*, t. II, 1896-1897.

On sait que CHUN a donné le nom de *Dissogonie* à la particularité que présentent certains Ctenophores de se reproduire sexuellement à deux stades successifs de l'évolution d'un même individu.

Campanularia caliculata n'est d'ailleurs pas le seul Hydraire à reproduction allogonique. L. AGASSIZ a montré que la Coryne américaine *Syncoryne mirabilis* qui, d'après HINCKS, correspond à *Syncoryne gravata* T. S. WRIGHT des mers d'Europe, se reproduit en mars-avril sous forme de Méduse (probablement *Oceania (Sarsia) tubulosa* SARS ou *Sarsia pulchella* FORBES) puis plus tard en avril-mai (lorsque la période d'activité touche à sa fin), par des gonozoïdes fixes (au moins pour le sexe mâle) d'un aspect mésudiforme ¹.

L'existence de Méduses mobiles chez *C. caliculata* explique, dans une certaine mesure, comment cette espèce peut apparaître tout à coup en énorme quantité dans une localité où elle a été précédemment inconnue.

¹ AGASSIZ. *Mem. Amer. Acad. of Arts and Sciences*, 1860, IV, p. 224, Pl. IV, V, et *Nat. Hist. Un. St.*, vol. III, Pl. XVIII, et vol. IV, p. 185.

G. — ADAPTATION

LXVII

SUR L'ADAPTATION BRUSQUE

DE L'ÉPINOCHÉ

(GASTEROSTEUS TRACHURUS CUV. ET VAL.)

AUX EAUX ALTERNATIVEMENT DOUCES ET MARINES ¹.

On sait depuis longtemps que l'Épinoche ordinaire *Gasterosteus aculeatus* L. et surtout quelques-unes de ses nombreuses variétés se rencontrent dans des eaux saumâtres et même dans des eaux d'une salure très élevée. De plus, divers expérimentateurs ont montré que ces petits Poissons peuvent subir impunément le passage brusque de l'eau douce dans l'eau salée. P. BERT rapporte que des Épinoches de la variété *G. leiurus* d'eau douce, plongés directement dans l'eau salée, résistent de deux heures à un mois et même plus ². A. MILNE-EDWARDS a fait vivre pendant deux mois des Épinoches dans l'eau de mer. C. SEMPER après avoir rappelé que *G. aculeatus* vit parfois très bien dans la baie de Kiel et aussi dans la mer du Nord, dit que des exemplaires recueillis en mai près de Würzburg ont pu sans dommage être placés brusquement dans l'eau de mer ³.

Dans un travail fort intéressant qu'il a récemment publié sur la faune des mares salées de Lorraine, R. FLORENTIN raconte à son tour qu'il a transporté brusquement dans l'eau de mer des Épinoches (*G. leiurus*) provenant d'un ruisseau d'eau douce (Amezule) des environs de Nancy, et qu'il a constaté que ces petits animaux *n'y vivaient pas plus de six heures*. Il en conclut que les Épinoches, tout en étant plus résistants que les autres Poissons, ne supportent pas impunément le changement de milieu. « Je ne m'explique pas, ajoute-t-il, comment P. BERT a pu les faire vivre plus longtemps » ⁴.

¹ *Comptes rendus de la Société de Biologie*, 20 janvier 1900.

² BERT (Paul). Sur les phénomènes et les causes de la mort des animaux d'eau douce que l'on plonge dans la mer. *C. R. Acad. d. Sc. Paris*, t. LXXIII, 1871, p. 382.

³ SEMPER (Carl). *Die natürlichen Existenzbedingungen der Thiere*, I, 1880, p. 180.

⁴ FLORENTIN (R.). Études sur la faune des mares salées de Lorraine. *Ann. sc. naturelles, « Zoologie »*, 8^e série, t. X, 1899, p. 282-283.

Cette observation m'engage à publier une expérience que j'ai faite il y a quelques années à Wimereux et qui vient apporter une donnée nouvelle dans la question, sans expliquer toutefois la différence des résultats obtenus par P. BERT et par FLORENTIN.

L'Épinoche est très commun dans les eaux saumâtres à salure fort variable de l'estuaire du Wimereux. C'est presque exclusivement la variété *trachurus* qu'on rencontre et il n'est pas rare d'en trouver quelques individus en pleine mer lorsqu'on pêche avec le filet à crevettes grises (*Crangon vulgaris*).

Un exemplaire capturé dans ces conditions en août 1891 et rapporté vivant au laboratoire fut plongé brusquement dès le lendemain dans l'eau douce, puis replacé le surlendemain dans l'eau de mer et ainsi de suite pendant plus de cinquante jours; le poisson supporta parfaitement et sans en paraître incommodé ces alternatives de régime. L'expérience prit fin par la nécessité où je me trouvai de retourner à Paris pour les examens d'octobre et l'Épinoche fut jeté toujours très bien portant dans le Wimereux où il put continuer en liberté le cours de son existence.

La seule précaution prise était d'assurer l'égalité de température de l'eau d'où on tirait le petit Poisson et de celle où on le replaçait. Deux vastes récipients, l'un d'eau douce, l'autre d'eau de mer, placés côte à côte dans le laboratoire et remplis chaque soir fournissaient le lendemain et alternativement l'eau nécessaire à l'expérience. J'avais soin également de nourrir abondamment l'Épinoche, qui est très vorace, en jetant des mouches décapitées à la surface de l'eau. Peut-être une nourriture insuffisante ou mal appropriée était-elle la cause de la mort des Épinoches dans les expériences de BERT, où la survie très inégale a été parfois de plusieurs semaines dans l'eau de mer et où la mort est arrivée sans cause apparente.

Quant à la contradiction qui semble exister entre mon expérience et celles de FLORENTIN, elle peut s'expliquer, je pense, par une adaptation naturelle plus parfaite de la variété *trachurus* à des eaux de salure variable; cette variété est devenue un type *euryhalin* (MÖBIUS) comme la variété *leiurus* trouvée par FLORENTIN dans les eaux salées de Vic et sur laquelle on pourrait répéter sans doute l'expérience que j'ai faite à Wimereux.

Certains Poissons marins (*Cottus scorpius* L., *Cottus bubalis* EUPHR.) peuvent vivre pendant plusieurs jours dans des mélanges d'eau de mer et d'eau douce, dans lesquels l'eau douce entre progressivement pour

un quart, un demi, trois quarts, etc., ainsi que de VARIGNY l'a observé pour d'autres animaux littoraux ¹.

Mais chez ces Poissons, on voit bientôt se produire des exuviations de parties plus ou moins étendues de l'épiderme dont les cellules sont évidemment tuées par les modifications trop rapides des échanges osmotiques et la mort arrive plus ou moins rapidement. Il serait néanmoins fort intéressant de reprendre ces expériences en opérant plus graduellement que je ne l'ai fait et en choisissant de préférence des *Cottus* de la zone littorale.

¹ VARIGNY (A. DE). *Experimental evolution*, London, 1892, p. 189.

LXVIII

PARTICULARITÉS DE REPRODUCTION
 DE CERTAINS ÉCHINODERMES EN RAPPORT
 AVEC L'ÉTHOLOGIE DE CES ANIMAUX ¹

J'ai insisté, dans diverses publications, relatives aux Tuniciers, sur les rapports qui peuvent exister entre le genre de vie d'un animal adulte et l'organisation de sa progéniture. L'embryon est parfois, pendant assez longtemps, le commensal ou le parasite de ses parents, et, je crois que c'est dans ces relations de commensalisme ou de parasitisme, que les moralistes devront chercher les sources cachées de l'amour maternel.

De son côté, le zoologiste observateur trouvera dans ces études éthologiques, l'explication de bien des questions embarrassantes d'anatomie et de morphologie, questions insolubles le plus souvent pour le naturaliste de cabinet et pour le dissecteur *alcooliste*.

Il existe, sur toutes les côtes rocheuses de notre littoral, principalement en Normandie et en Bretagne, une petite Astérie à bras peu saillants, qu'on rencontre communément sous les pierres, dans les grandes marées et même par des marées moyennes. TROSCHER, qui a surtout travaillé dans les collections d'animaux conservés, l'a nommée *Asteriscus verruculatus*, à cause de l'aspect verruqueux de son tégument; FORBES, qui a beaucoup observé les animaux vivants, lui avait donné le nom d'*Asterina gibbosa*, rappelant la forme bossue que prend si souvent cette espèce.

C'est par centaines d'individus que j'ai recueilli et étudié l'*Asterina gibbosa*, soit à Saint-Vaast-la-Hougue, soit à Roscoff, soit au Pouliguen; l'animal vit très bien en captivité et peut même s'y reproduire. L'*Asterina gibbosa* prend la forme qui lui a valu son nom, d'abord lorsqu'elle mange, et cela lui est commun avec une foule d'autres Astéries, notamment avec le vulgaire *Asteracanthion rubens*, le grand destructeur des Moules et des Molgules sur nos côtes du Boulonnais.

Mais c'est surtout au moment de la reproduction que l'*Asterina* garde, pendant nombre de jours, sa gibbosité caractéristique, laquelle n'est que

¹ *Bulletin Scientifique*, tome IX 1878, p. 296.

passagère en autre temps : et, cette fois, c'est à une période de jeûne que correspond la forme renflée de l'Astérie.

Si l'on détache l'animal de la pierre sur laquelle il est fixé, on trouve alors dans la cavité qu'il forme, en soulevant sa partie dorsale, un nombre plus ou moins considérable d'œufs ou d'embryons. Si l'animal est fixé contre la paroi transparente d'un aquarium, on peut assister à la ponte. L'on voit alors les produits génitaux sortir par des ouvertures placées par paires du côté ventral, vers le milieu des champs interradiaux. La plupart des Astéries ont les pores génitaux situés sur la face dorsale, et il en est ainsi même chez plusieurs espèces du genre *Asterina*. Le déplacement de ces ouvertures chez *A. gibbosa* est évidemment déterminé par l'espèce d'incubation que cette espèce fait subir à ses œufs.

Je n'aurais pas songé à publier cette observation si simple si je n'avais lu récemment un mémoire d'Hubert LUDWIG dans lequel ce zoologiste, qui s'est fait une spécialité de l'étude des Échinodermes expose, sans bien s'en rendre compte, le fait anatomique que nous venons d'expliquer ¹.

Il est étonnant que LUDWIG ne connaisse rien des premiers états d'*Asterina gibbosa*, qui ont été décrits par plusieurs naturalistes. L'embryogénie de cette espèce est condensée comme celle de certains types déjà connus de MÜLLER, comme celle mieux étudiée de l'*Echinaster sanguinolentus* et de l'*Asteracanthion Muelleri*, dont SARS nous a donné en 1843 une excellente description, accompagnée de figures (V. *Annales des Sciences naturelles*. Zoologie, 1843).

Trente ans après ces belles découvertes, un zoologiste français revit chez l'*Asterina gibbosa* des embryons analogues à ceux figurés par MUELLER et par SARS. Avec une emphase gasconne, il annonça le fait à l'Académie des Sciences sous ce titre pompeux : *Sur une forme nouvelle et simple du proembryon des Échinodermes* ². Or, il ne s'agit pas d'un proembryon, mais d'une forme larvaire, ni nouvelle, ni simple.

Un autre professeur de zoologie, d'ailleurs aussi ignorant de la littérature que son collègue de la Sorbonne, avait déjà observé les mêmes particularités de la reproduction de l'*Asterina* ³, et depuis, un jeune naturaliste de la Faculté de Lille, le D^r J. BARROIS, a fait une étude complète de cette forme larvaire, au point de vue des organes internes. Il a montré qu'il s'agissait d'un cas ordinaire d'embryogénie condensée et que

¹ Ueber die Genitalorgane der *Asterina gibbosa*, dans *Zeitschrift für wissensch. Zoologie* XXI. Bd. 3. u. 4. Heft, p. 395.

² *Comptes rendus*, LXXVIII p.p. 24-30; *Archiv. Z. Exp.* III, p.p. 18-23, 1873.

³ *Revue des Sciences naturelles* de DUBRUIEL, t. II, p. 546.

tous les processus évolutifs se ramenaient sans difficulté au cas typique des larves d'Astéries pélagiques ¹.

Ce dernier travail est, il est vrai, très récent, mais ceux qui l'ont précédé devraient déjà être connus de l'érudite zoologiste allemand, qui dirige aujourd'hui le musée de Brême.

LUDWIG a fait la remarque intéressante que l'*Asterina cephea* VAL. de la Mer Rouge et de l'Océan Indien, espèce si voisine de l'*A. gibbosa*, qu'on pourrait la considérer comme une simple variété, présente, contrairement à cette dernière, les pores génitaux, à la partie dorsale. Il a constaté le fait sur plusieurs exemplaires venant des Philippines. Pour nous cette particularité n'est nullement surprenante. C'est seulement un exemple de plus à citer à l'appui de cette proposition que nous énonçons, depuis plusieurs années, dans notre cours d'embryogénie :

Dans un groupe déterminé, les types à embryogénie condensée deviennent de plus en plus nombreux à mesure que l'on s'avance vers le Nord. Les embryons pélagiques sont plus spécialement adaptés aux eaux des mers chaudes.

Ces propositions sont vraies, surtout pour les animaux littoraux et ne peuvent s'appliquer sans modification à ceux qui suivent les courants sous-marins.

Il est donc possible, il est même probable, que l'*Asterina gibbosa* n'est qu'une variété éthologique de l'*Asterina cephea*.

L'*Asterina cephea* habitant les mers chaudes abandonne au hasard des œufs qui doivent donner naissance à des larves nageuses; *A. gibbosa* rassemble à sa face ventrale de gros œufs d'où sortent des embryons peu mobiles.

Le nombre des Échinodermes appelés *vivipares* est d'ailleurs bien plus grand qu'on ne l'a supposé jusqu'à présent. Pour ne parler que des Ophiures que nous avons étudiées plus spécialement, je crois qu'on peut affirmer que dans les mers tempérées ou froides, les formes à larves pélagiques constituent l'exception.

H. LUDWIG cite seulement comme espèces vivipares l'*Amphiura* (*Ophiopsis*) *squamata* et l'*Ophiacantha marsupialis* LYM ².

Il convient d'ajouter à cette liste *Amphiura magellanica*, *Ophiacantha*

¹ Voy. Comptes-rendus des séances du Congrès de l'Association française, à Paris, dans la *Revue Scientifique* d'Alglave, 2^{me} série, VIII^{me} année, 28 septembre 1878, p.p. 307-308.

² Voy. H. LUDWIG: Beiträge zur Anatomie der Ophiuren *Zeitschrift f. wissenschaft. Zoologie*, XXI. Bd. 3. u. 4. Heft. p. 386.

vivipara STUDER, et *Ophiomyxa vivipara*, d'après les recherches de SMITH et de STUDER sur les Échinodermes des mers antarctiques ¹.

Presque toutes les Ophiures que j'ai observées dans la Manche, sont également vivipares. Je citerai entre autres : l'*Ophiothrix fragilis* et l'*Ophiocoma neglecta* que j'ai plus particulièrement étudiées au point de vue de la reproduction.

Qu'il me soit permis d'ouvrir ici une parenthèse pour signaler une tendance fâcheuse qu'il est facile de constater aujourd'hui dans divers laboratoires, surtout en Allemagne, et qui amènera promptement une décadence des études biologiques dans ce pays, aujourd'hui le premier du monde dans cet ordre de sciences, si l'on ne se hâte d'y porter remède, en revenant aux bonnes traditions de l'école de J. MÜLLER et de ses disciples immédiats.

Lorsque, il y a une quarantaine d'années, on abandonna les méthodes de la grosse anatomie, pour se livrer aux dilacérations fines et à l'étude microscopique des êtres, il se forma bientôt une école de gens qui, prenant le *procédé* pour la science, accablèrent d'un souverain mépris tous ceux qui ne se servaient pas de verres grossissants et des quelques réactifs alors en usage. Cependant un *collectionneur de cellules* ne vaut pas mieux, à tout prendre, qu'un collectionneur d'insectes ou de coquilles et tout aussi bien que ces derniers, mérite l'épithète de *coquillard*, qu'il leur prodigue si volontiers.

Depuis quelque temps il s'est formé dans la grande Église des purs de l'histologie une secte importante, la secte des *Microtomisants*. Loin de moi la pensée de médire des excellents instruments que nous devons à RANVIER, à LEYSER, etc. ; je ne critique que l'abus ! On durcit, on colore, on empâte dans un mélange convenable : puis en avant la machine ! Les coupes suivent les coupes ; on dessine toutes celles qui ne se ressemblent pas trop ; on les décrit avec tout le soin convenable, et cela constitue un Mémoire. Est-on zoologiste pour cela ? Je réponds carrément *non*. A-t-on au moins fait œuvre utile ? Je réponds encore *non*. Tout travail qui n'a pas été entrepris en vue de démontrer une idée, est un travail encombrant, à peine utilisable pour ceux qui voudront se servir des matériaux qu'il renferme.

Presque toujours l'anatomiste pur passe, sans le voir, à côté du détail intéressant : le muscle qu'il eut été important de signaler, il ne l'a pas vu, parce que pour une raison physiologique qui lui échappe, ce muscle est

¹ STUDER. *Ueber Echinodermen*, u. s. w. M. B. Akad. Berl. 1876, p. 452.

mal représenté dans le type unique qu'il a choisi pour ses dissections. Il voit les choses faites et ne se rend pas compte des processus. Il en est de même de l'anatomiste microtomisant. Plusieurs laboratoires allemands nous accablent, depuis quelque temps, de ces travaux de commande qui ne signifient rien, qui sont, d'ailleurs, entrepris sans but, j'entends sans but scientifique, et servent seulement à grossir les nombreuses Revues périodiques qui se publient actuellement et à embarrasser la bibliographie.

Pour en revenir aux Échinodermes, je crois que des travaux comme ceux de TEUSCHER, de H. SIMROTH et de LANGE, tombent, à plus d'un point de vue, sous la critique que je viens de faire et nous apprennent bien peu de choses, si l'on tient compte de leur volume et du nombre de planches qui les accompagnent.

A ne considérer, par exemple, que la question des organes reproducteurs si mal connus des Ophiurides, lequel de ces grands *pourfendeurs* d'Échinodermes nous a donné le moindre éclaircissement? Ce n'est qu'en reprenant les belles méthodes de DELLE CHIAJE et de RATHKE que Hubert LUDWIG a retrouvé, après ces excellents observateurs les bourses génératrices dans lesquelles sont déposés les produits génitaux des Ophiures.

L'existence de ces bourses, complètement distinctes de la cavité générale du corps, est parfaitement exacte, comme j'ai pu m'en assurer en disséquant des milliers d'*Ophiocoma*, pour la recherche des singuliers parasites que j'ai fait connaître sous le nom d'*Orthonectida*. J'avais cru d'abord à l'existence de communications entre ces bourses et le système aquifère, mais je me range complètement aujourd'hui à l'opinion de LUDWIG, d'après lequel de semblables rapports n'existent chez aucune Ophiure.

Je puis affirmer, d'autre part, que l'eau entre et sort librement dans les bourses par les fentes génitales. C'est ainsi que les jeunes Ophiures, renfermées dans les poches incubatrices, sont fréquemment couvertes d'une jolie Vorticelle à pédoncule très court et plus fréquemment encore d'une belle espèce d'*Urceolaria*, que je crois nouvelle. Il est évident que ces parasites et les jeunes Ophiures elles-mêmes, ne pourraient vivre sans un renouvellement continu de l'eau renfermée dans ces cavités. Mais je crois, contrairement à l'avis de LUDWIG, que le rôle principal des bourses est de servir de chambres incubatrices pour les embryons.

Il est, dans la reproduction des Ophiures, un fait bien curieux, sur lequel j'ai vainement cherché des renseignements chez tous les microtomistes ci-dessus nommés. A un certain moment de l'année, *on trouve des*

embryons dans toutes les Ophiures que l'on ouvre indistinctement (excepté chez celles qui sont infestées par les Orthonectida).

Y aurait-il hermaphroditisme chez ces animaux ? J'incline à le penser. Si l'on renverse sur le dos un *Ophiothrix fragilis* ou une *Ophiocoma neglecta*, on arrive très facilement à détacher, avec une aiguille, tout le disque ventral et les bras qui y adhèrent. Il reste alors ce que j'appellerai la cupule dorsale ; aux points des bords de cette cupule, où s'inséraient les bras, on trouve de petites pièces calcaires formant un V. Chacune des jambes de ce V porte en son milieu une vésicule dans laquelle on perçoit parfois un mouvement très vif, d'apparence vibratile. J'avais d'abord considéré ces vésicules comme des organes des sens, des sortes d'otocystes. Mais, je m'aperçus bientôt que chez beaucoup d'individus ces vésicules étaient vides et renfermaient seulement un contenu granuleux assez analogue à des éléments testiculaires. Ces vésicules seraient-elles des glandes mâles ?

En comparant les dessins des embryons des espèces que j'ai étudiées avec ceux de l'*Amphiura squamata*, donnés par METSCHNIKOFF, j'ai été surpris de voir que l'éminent zoologiste russe a observé les mêmes organes et les a figurés sans hésitation comme des testicules ; il a même vu plus nettement que moi les spermatozoïdes ¹.

Il est bien étrange qu'un fait aussi remarquable que l'existence de l'hermaphroditisme chez tout un groupe d'Échinodermes, n'ait pas plus fortement attiré l'attention des zoologistes allemands ².

J'ai cru devoir rappeler cette observation et la rapprocher de celles que j'ai faites sur les deux autres espèces indiquées plus haut. Il me semble que ces résultats sont assez importants pour provoquer de nouvelles recherches.

¹ Voy. METSCHNIKOFF : Studien über die Entwicklung der Echinodermen, in *Mémoires de l'Acad. de Pétersbourg*, 1869, p. 13 et pl. III.

² Cette observation présenterait encore un autre côté intéressant. Les organes considérés par nous comme des testicules ont une origine nettement exodermique. Nous trouverions donc ici une nouvelle confirmation de la loi émise par ED. VAN BENEDEN relativement à l'origine des organes génitaux.

VARIATION.

- LXIX. — Sur la persistance partielle de la symétrie bilatérale chez un Turbot... page 517
- LXX. — Sur certaines monstruosités de l'*Asteracanthion rubens*..... — 521
- LXXI. — Sur une monstruosité octoradiale de l'*Asterias rubens*..... — 523
- LXXII. — Sur un exemplaire chilien de *Pterodella pedicularia* à nervation doublement anormale..... — 526
- LXXIII. — Anomalie de nervation chez *Rhogogastera aucuparise*..... — 529

LXIX

SUR LA PERSISTANCE PARTIELLE DE LA SYMÉTRIE BILATÉRALE CHEZ UN TURBÔT

(*Rhombus maximus* L.),

ET SUR L'HÉRÉDITÉ DES CARACTÈRES ACQUIS CHEZ LES PLEURONECTES ¹

Dans le courant de septembre 1890 fut pêché à l'embouchure du Wimeureux un Turbot (*Rhombus maximus* L.) présentant une monstruosité déjà connue, mais cependant assez rare. L'œil droit, dans son mouvement de migration vers la face gauche du jeune Poisson, s'était arrêté sur la crête dorsale, de telle sorte que la nageoire dorsale, au lieu de s'étendre comme elle le fait d'ordinaire vers la partie antérieure de la tête, était séparée de celle-ci par une concavité, une véritable échancrure. La face droite (face aveugle), au lieu d'être blanche, était colorée comme la face gauche dans toute son étendue; la pigmentation était toutefois un peu moins intense. L'animal devait nager en se tenant verticalement et se poser rarement sur le côté droit. Il mesurait 19 centimètres de longueur, de la mâchoire inférieure à l'extrémité de la queue, et 11 centimètres de largeur maxima. La distance des deux yeux était de 5 millimètres. Une anomalie semblable a été signalée et figurée par YARRELL dans son *History of British Fishes* ², et plus récemment H. FILHOL a décrit la même monstruosité d'après un exemplaire reçu de Concarneau ³.

¹ *Comptes rendus de la Société de Biologie*, 16 janvier 1892.

² YARRELL (B. F., t. II, 1831, p. 331) se borne à donner un dessin de la tête du poisson. « La vignette représente, dit-il, la partie antérieure d'un turbot avec une tête mal conformée. Je dois à la gracieuseté de M. NELSON de Davenport le spécimen en question. Il avait été pris en juin 1835 dans le voisinage de cette localité et apporté vivant sur le rivage ».

³ H. FILHOL. Description d'un cas de monstruosité observé chez un *Rhombus vulgaris* Cuv. (*Bull. de la Soc. philomathique de Paris*, 1890, 8^e série, t. II, n^o 2, p. 54 avec figure). La figure donnée peut s'appliquer identiquement à notre exemplaire. FILHOL n'indique pas les dimensions du poisson. Par une erreur typographique sans doute il désigne tout le temps l'œil gauche comme étant l'œil migrateur. L'examen du dessin prouve bien qu'il s'agit de l'œil droit.

MAC INTOSH a figuré également un jeune Turbot de 8 cent. 5 de long sur 5 centimètres de large, pêché à Saint-Andrews (Écosse), qui avait gardé complètement la symétrie bilatérale et une pigmentation égale sur les deux faces. Mais sur ce spécimen plus jeune que les précédents la nageoire dorsale ne faisait pas la saillie singulière au-dessus de la tête observée dans les cas antérieurement cités ¹.

La fréquence relative chez *Rhombus maximus* de cette monstruosité non signalée chez les autres Pleuronectes tient sans doute à ce que le jeune Turbot, ainsi que l'ont indiqué DAY et MAC INTOSH, nage dans la position verticale beaucoup plus longtemps que les autres Poissons plats. Dès lors un arrêt de développement peut se produire plus facilement dans cette période embryonnaire sans arrêter la croissance et sans trop nuire à la vie de l'animal. MAC INTOSH a trouvé un individu normal de 9 millimètres de long sur 7 millimètres de large, dont l'œil droit était déjà arrivé sur la crête du dos et qui nageait encore dans la position verticale. La face droite portait même un Calige. La présence de parasites (Caliges, Ancées, Lernées, etc.), si fréquente chez les jeunes Pleuronectes, pourrait contribuer peut-être à déterminer par castration parasitaire l'arrêt de développement qui nous intéresse.

La conséquence la plus importante de cette évolution anormale est la production du pigment sur la face droite ordinairement blanche. L'action directe de la lumière déjà soupçonnée par LACÉPÈDE et les anciens naturalistes est ici mise en évidence de la façon la plus nette. Dans ce cas, comme dans beaucoup d'autres, la nature réalise pour celui qui sait la comprendre une expérience bien plus parfaite que celles que nous pouvons imaginer dans nos laboratoires. C'est, en effet, au prix de mille difficultés que CUNNINGHAM a réussi à démontrer d'une façon incomplète que le pigment apparaît chez le jeune Flet (*Pleuronectes flesus*) sur la face inférieure (face gauche) lorsqu'on prend soin d'éclairer celle-ci à l'aide de la lumière réfléchie ².

Encore cette expérience de CUNNINGHAM n'est-elle pas absolument concluante. Parmi tous les Pleuronectes, c'est en effet chez le Flet que l'on trouve le plus fréquemment des individus dits *contournés* ou *reverses*, c'est-à-dire des individus qui, dans le cas actuel, ont les yeux et la pigmentation sur la face gauche au lieu de les avoir sur la face droite,

¹ MAC INTOSH. The marine invertebrates and fishes of Saint-Andrews, 1875, p. 179, pl. VI fig. 5 et 6.

² J. T. CUNNINGHAM. An experiment concerning the absence of colour from the lower sides of flat fishes (*Zoolog. Anzeiger*, n° 354, 19 janvier 1891, p. 27).

comme les spécimens typiques. Les individus ordinaires peuvent compter des individus reverses parmi leurs ancêtres et l'on pourrait, par suite, attribuer à l'hérédité l'apparition des taches pigmentaires observées sur la face aveugle dans l'expérience de CUNNINGHAM. On pourrait le faire avec d'autant plus de raison que des individus *pies* ou *marbrés* sur la face aveugle et aussi des individus ordinaires *doubles*, c'est-à-dire colorés sur les deux faces, ne sont pas rares même parmi les Flets pêchés en liberté. Et comme d'ailleurs on observe de semblables anomalies même chez des Pleuronectes où les individus reverses sont rares (Soles, Turbots, etc.) ¹, on pourrait encore faire intervenir un atavisme plus éloigné et attribuer ces restes de pigmentation au souvenir de l'état bilatéral primitif.

Il est juste de dire que dans l'expérience de CUNNINGHAM, les individus témoins sont restés complètement blancs du côté aveugle et que, de plus, les individus reverses doivent être rares parmi les Flets pêchés à Plymouth, puisque le naturaliste anglais n'a même pas prévu l'objection.

Il n'en est pas de même à Wimereux. D'après une statistique que je dois à l'obligeance d'un pêcheur émérite, M. TAVEAU, sur 338 Flets pêchés à Wimereux du 9 septembre au 31 octobre 1891, 218 étaient normaux, 120 (soit 35 p. 100) étaient reverses.

Quoi qu'il en soit, les anomalies du genre de celles que nous avons décrites ci-dessus montrent, d'une façon certaine, que la coloration de la face supérieure des Pleuronectes est due à l'action directe de la lumière et non à une variation blastogénétique accidentelle.

L'indifférence relative des jeunes Flets à se déformer vers le côté droit ou vers le côté gauche prouve bien aussi qu'on ne peut attribuer la *pleurostase*, comme certains auteurs ont tenté de le faire, à l'inégalité du poids des viscères des deux côtés du corps. Je persiste à chercher la cause de ce singulier phénomène dans l'inégalité des organes des sens chez les animaux pélagiques et, en particulier, dans l'inégalité des yeux chez les jeunes Poissons plats. A. AGASSIZ a ajouté de nouveaux exemples (entre autres l'*Hybocodon* parmi les Acalèphes) à ceux que j'avais signalés antérieurement à l'appui de cette opinion ².

L'existence, dans certaines localités, d'un nombre très considérable d'individus *contournés* me paraît un nouvel argument en faveur de l'hérédité

¹ GIARD. Développement des Pleuronectes (*Revue des sciences naturelles* de E. DUBRUIEL, t. VII, 1877, p. 133-139.) [Réimprimé dans les *Controverses transformistes*.]

² A. AGASSIZ. Development of the flounders (*Proceedings of the Amer. Acad. of arts and sciences*; Cambridge, 1878, vol. XIV, p. 12).

des modifications acquises. Car si la sélection intervenait, on ne s'expliquerait pas pourquoi elle ferait disparaître, en *certaines localités seulement* les flets dont les yeux se porteraient vers le côté gauche. C'est uniquement dans les cas où la migration d'un des yeux se fait par un processus abrégé, comme chez les *Plagusia*, que l'on comprend l'action de la sélection, action parfaitement constatée d'ailleurs par A. AGASSIZ dans le Mémoire cité plus haut.

LXX

SUR CERTAINES MONSTRUOSITÉS

DE L'ASTERACANTHION RUBENS¹.

Sur la plage de Wimereux, où l'Étoile de mer commune (*Asteracanthion rubens*) est excessivement abondante, surtout pendant les mois d'hiver et de printemps, on trouve assez fréquemment, parmi ces animaux, diverses monstruosité intéressantes. C'est ainsi que l'on peut recueillir tous les ans plusieurs individus présentant six rayons au lieu de cinq, qui est le nombre typique de l'espèce.

Comme le nombre des rayons varie, dans le groupe des *Asteriadae*, chez des espèces voisines et parfois même chez une espèce déterminée, il était assez naturel de voir dans ces aberrations soit un simple cas de *polymélie*, soit une variation numérique dans la constitution du *cænobium*, suivant que l'on voulait donner à chacun des rayons d'une Étoile de mer la valeur d'un membre ou celle d'un individu.

Il n'est pas douteux qu'un bon nombre des *Asteracanthion* à six rayons sont réellement des monstruosité de cet ordre. On trouve, en effet, de temps en temps, des spécimens dont un rayon est bifurqué vers la moitié² ou vers le quart extérieur seulement, et l'on doit expliquer par une semblable division, se faisant au niveau du disque, le cas nombreux d'*hexamélie*, où, à part l'augmentation du nombre des rayons, on ne trouve rien d'anormal dans la constitution de l'Astérie.

Mais il n'en est pas toujours ainsi. J'ai émis depuis longtemps l'opinion que la symétrie radiaire des Échinodermes n'est qu'apparente, et que les *antimères* de ces animaux sont disposés suivant une spire quinconciale, de telle façon qu'un Oursin ou une Étoile de mer doit être comparé, au point de vue de la morphologie générale, non pas à une corolle régulière, mais

¹ *Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, 19 nov. 1877.

² Un fort bel échantillon présentant cette particularité a été recueilli à Wimereux et déposé au Musée de Douai par M. J. de GUERNE, préparateur à la Faculté de médecine de Lille.

aux fleurs symétriques par rapport à un plan, telles que celles des Papilionacées ou des Labiées. Chez ces dernières, en effet, il existe une combinaison de la symétrie bilatérale et de la disposition en spire qu'on retrouve également chez les Échinodermes. Partant de cette idée, je voulus chercher si les glandes anales de l'*Asteracanthion rubens* n'auraient pas la même valeur morphologique que l'une des paires de cœcums hépatiques. J'ouvris dans ce but un certain nombre d'exemplaires à six bras et je vis avec surprise que plusieurs d'entre eux présentaient deux canaux du sable aboutissant à une plaque madréporique unique, mais formée par la soudure de deux plaques. J'avais donc sous les yeux de véritables monstres doubles. COUCH, l'excellent auteur de la faune de Cornouailles, a décrit ¹ un exemplaire d'*A. rubens* (qu'il appelle, d'après FLEMMING, *A. glacialis*), possédant huit rayons. Cet individu présentait trois plaques madréporiques, formant les trois angles d'un triangle inscrit entre les bases de quatre rayons ; les quatre autres rayons étaient en dehors de ce triangle. Ce spécimen était donc un monstre triple, plus rare évidemment que les monstres doubles dont nous venons de parler, mais tout à fait analogue à ces derniers.

De ce qui précède, il résulte que les *Asteracanthion rubens* possédant plus de cinq bras peuvent être comparés, tantôt aux cœnobium des *Botryllus*, où le nombre des unités constitutives du cœnobium varie d'un cormus à l'autre et parfois sur un même cormus, tantôt aux cœnobium composés des genres *Amarœcium* ou *Polyclinum*. En d'autres termes, ce sont tantôt des monstres doubles, tantôt de simples polyméliens. Il est remarquable que ces deux cas distincts, qui se présentent à l'état tératologique chez l'*Asteracanthion rubens*, existent aussi à l'état normal dans le groupe des Échinodermes. Les *Solaster*, par exemple, ont un nombre variable de bras, mais un seul canal du sable, tandis que certains *Ophiactis* ont plusieurs canaux du sable et sont même susceptibles de se multiplier par une scission spontanée de leurs cœnobiums composés en plusieurs colonies indépendantes.

¹ *Magazine of natural History*, 2^e série, n^o 27.

LXXI

SUR UNE MONSTRUOSITÉ OCTORADIALE

DE L'*ASTERIAS RUBENS*¹.

Les curieuses remarques de M. PERRIER (*Soc. Biol.*, 10 mars), sur la naissance successive des bras chez les *Labidiaster* m'ont remis en mémoire certains faits tératologiques observés par moi-même il y a quelques années à Wimereux, sur des exemplaires anormaux de l'Astérie vulgaire (*Asterias rubens*). L'étude des monstruosité est particulièrement intéressante quand elle nous présente d'un façon accidentelle chez une espèce déterminée des processus qui deviennent normaux chez d'autres types spécifiques.

Il s'agit d'une Astérie à huit bras recueillie en septembre 1880 sur les rochers de la tour de Croy. J'ai déjà fait connaître antérieurement un certain nombre de cas d'*Asterias rubens* dont le nombre des bras était supérieur à cinq². Très exceptionnellement les Astéries à bras supplémentaires sont des monstres doubles (parfois même des monstres triples) dont l'origine complexe est révélée par la pluralité des plaques madréporiques ; mais le plus souvent les exemplaires monstrueux (généralement à six bras) sont de simples polymèles. On trouve toute une série de transitions entre des individus

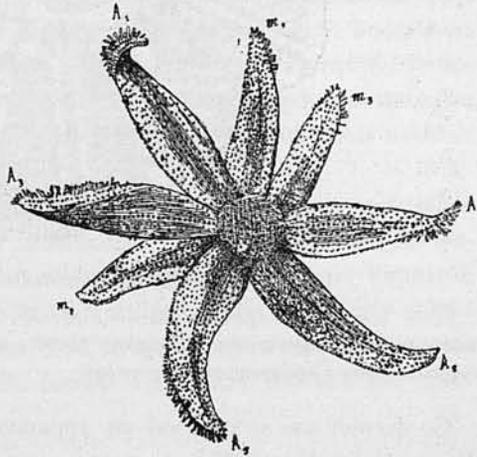


Fig. 14. — Monstruosité octoradiale d'*Asterias rubens*.

A¹, A², A⁵ bras normaux de l'Astérie — m¹, m², m³ bras supplémentaires numérotés selon l'ordre.

¹ *Comptes rendus de la Société de Biologie*, t. 40, p. 275, 1888 (les figures ont paru dans la Notice de GIARD).

² GIARD. Sur certaines monstruosité de l'*Asteracanthion rubens*. (*Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, 19 novembre 1877.)

dont un bras est seulement bifurqué à l'extrémité et d'autres où la bifurcation s'étend jusqu'au point où le bras s'unit au disque central ou même jusqu'au pourtour buccal qui dans ce cas devient hexagone ¹.

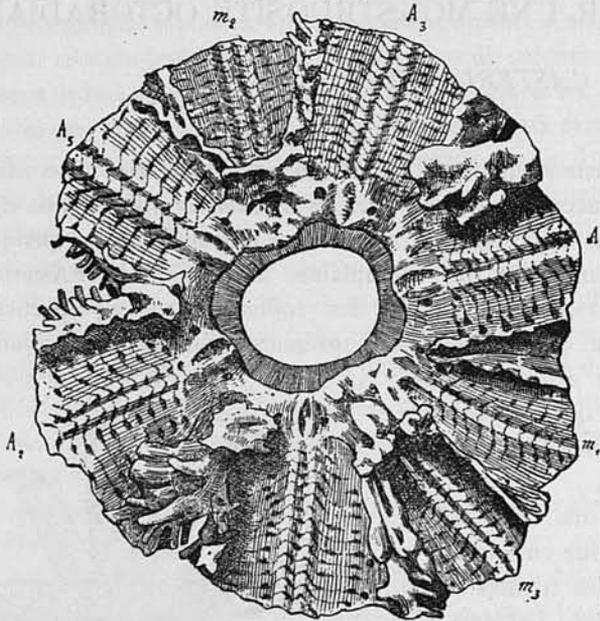


Fig. 15. — Monstruosité octoradiale de l'*Asterias rubens*.

Partie centrale du squelette calcaire: A¹, A², A³, bras normaux; m¹, premier bras supplémentaire intercalé sur le pourtour buccal; m² et m³, deuxième et troisième bras supplémentaires n'atteignant pas ce pourtour.

Ce dernier cas se confond en apparence avec d'autres monstruosité d'une origine bien différente et qui proviennent de ce que la production des bras sur l'*Echinopædium* ou sur la jeune Astérie, au lieu de s'arrêter au nombre typique de cinq, continue au delà jusque six, sept et même huit bras.

Dans l'exemplaire octoradié que j'ai étudié à Wimereux les trois bras supplémentaires étaient distribués de la manière suivante :

En supposant l'Astérie comme le font VOGT et YUNG, c'est-à-dire l'inter-

¹ La bifurcation, au lieu de se produire dans le plan même de l'étoile, peut se faire dans le plan sagittal médian de l'un des bras. Dans ce cas, dont j'ai recueilli un exemple l'automne dernier, l'on a, à l'extrémité d'un bras deux terminaisons dont l'une, supérieure, oppose sa face ambulacraire à la face dorsale de la portion terminale du bras avec laquelle elle fait un angle de 30 degrés environ.

radius madréporique en arrière, un bras impair en avant, les autres distribués par paires de chaque côté, le premier bras supplémentaire était à droite du bras impair; le second bras supplémentaire s'intercalait entre les deux bras pairs du côté gauche et le troisième bras supplémentaire était à la droite du premier entre celui-ci et le premier bras pair du côté droit.

L'âge relatif des bras supplémentaires était facilement reconnaissable surtout pour le premier. La dissection prouvait que celui-ci seulement avait réussi à peu près à s'intercaler sur le pourtour buccal qui était irrégulièrement hexagonal; les deux autres ne pouvaient atteindre le pourtour. L'aspect général de l'ensemble montrait très nettement que les bras supplémentaires s'inséraient à la partie abactinale de l'Échinoderme au-dessous de l'Astérie normale. En comparant l'Astérie aux cycles floraux d'un végétal, ce que je crois être une comparaison très légitime, on peut dire que la spire commençait à la région actinale près de la plaque madréporique, et se continuait vers la région buccale en suivant d'abord la série $2/5$, puis en passant ensuite à la spire $3/8$; l'anomalie est tout à fait assimilable à celle d'une fleur à symétrie quinaire qui acquiert sous l'influence d'une nutrition surabondante, un nombre de pétales supérieur à cinq ¹.

L'origine de semblables monstruosité doit être évidemment recherchée dans un développement exagéré de l'ébauche embryonnaire sur l'*Echinopædium* ou dans une permanence du bourgeonnement sur l'appareil aquifère de l'Astérie déjà formée; mais il est bien remarquable de voir que cette anomalie de l'*Asterias rubens* n'est en quelque sorte que le souvenir accidentel de l'état ordinaire des formes ancestrales voisines des *Labiaster*.

¹ Des *Iris pseudo-acorus*, transportés d'un marais des environs de Valenciennes dans l'étang d'un jardin où ils étaient mieux nourris et moins gênés par la végétation ambiante, m'ont donné en grande quantité des fleurs doubles par synanthie (avec six pétales, etc., et avec deux ovaires tricarpellaires plus ou moins soudés ensemble) et des fleurs à ovaire simple, mais avec 4 ou 5 pétales.

LXXII

SUR UN EXEMPLAIRE CHILIEN

DE *PTERODELA PEDICULARIA* L.A NERVATION DOUBLEMENT ANORMALE ¹.

Parmi les nombreux envois que notre collègue M. F. LATASTE a bien voulu me faire pour l'étude du *Margarodes vitium*, j'ai trouvé à plusieurs reprises les larves, nymphes et insectes parfaits d'un Psocide qui doit être commun au Chili sur les vieux ceps de vigne, notamment à Caillihué et à Santa Rita. C'est le *Cæcilius pedicularius* L., dont KOLBE a fait le type du sous-genre *Pterodela*.

L'espèce est très répandue en Europe sur les vieux bois de diverses essences et même dans les habitations, où l'on voit l'imago dès la fin d'août jusque vers le 15 octobre. Au Chili, l'Insecte parfait commence à paraître vers le mois de décembre, et à cette époque il existe encore beaucoup de larves non transformées.

Ces exemplaires chiliens ne diffèrent pas de ceux de l'ancien continent. A peine leur taille est un peu plus faible et le ptérostigma un peu plus trouble. Il me paraît évident que ce Psocide a été introduit au Chili avec quelque débris végétal, peut-être même avec les vignes. Il n'est pas mentionné dans la liste des Névroptères de l'Histoire Naturelle du Chili publiée par C. GAY.

Par un hasard assez singulier, le premier exemplaire adulte que j'ai reçu de Caillihué, un mâle, présentait une nervation anormale, et diversement anormale pour chacune des deux ailes antérieures, de telle sorte que j'ai hésité quelque temps à reconnaître notre vulgaire *Cæcilius pedicularius* L., et que mes doutes n'ont cessé que plus tard, lorsque M. LATASTE m'eût envoyé de nouveaux spécimens parfaitement normaux.

L'étude des cas tératologiques de la nervation chez les Insectes présente un intérêt considérable au point de vue de la philosophie biologique. Il

¹ *Actes de la Société Scientifique du Chili*, tome V (1895), 1^{re} livraison. Communiqué à la Société dans la séance générale du 6 mai. Tiré le 9 septembre 1895.

importe de ne pas laisser perdre les documents que la nature nous fournit ainsi d'une façon exceptionnelle. C'est pourquoi j'ai cru devoir décrire et représenter avec soin les ailes du *Cæcilius* anormal de Caillihué.

Si l'on compare l'aile gauche de l'individu anormal (fig. 1) avec l'aile gauche d'un individu normal (fig. 3), on voit que la deuxième cellule marginale postérieure B fait défaut, la nervure médiane n'envoyant qu'un rameau au lieu de deux au bord de l'aile. C'est là une simplification de la réticulation qui ne se rencontre à l'état normal que dans l'aile inférieure chez les Psocides (voir fig. 4, l'aile inférieure du *Cæcilius pedicularius*).

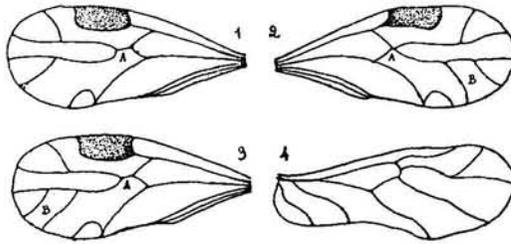


Fig. 16. — *Pterodella pedicularia*.

1, aile supérieure gauche de l'individu anormal; 2, aile droite du même; 3, aile supérieure gauche d'un individu normal; 4, aile inférieure de *Pterodella pedicularia*.

De SÉLYS LONGCHAMPS a signalé une monstruosité analogue chez un *Psocus bipunctatus* LATR. de la collection RAMBUR. On sait que dans le genre *Psocus* il y a normalement quatre cellules marginales postérieures. Chez l'individu anormal, l'aile supérieure gauche n'avait que trois cellules marginales au lieu de quatre, la plus basale faisant défaut. La monstruosité était donc tout à fait de même nature et affectait le même côté que chez notre *C. pedicularius*¹.

L'aile droite de notre exemplaire tératologique possède bien la deuxième cellule marginale postérieure, mais elle est anormale à un autre point de vue. Tandis que dans le cas normal le rameau de la nervure radiale et la nervure médiane sont unis sur une certaine étendue de leur parcours (fig. 1 et 3, A), dans l'aile anormale ces deux nervures se touchent en un seul point (fig. 2, A), réalisant ainsi une disposition qu'on trouve normalement chez certains Psocides, notamment dans le genre *Mesopsocus* KOLBE.

De SÉLYS LONGCHAMPS a déjà indiqué qu'un semblable caractère serait insuffisant pour séparer les *Mesopsocus* des *Elipsocus*; certains exemplaires d'*Elipsocus unipunctatus* MÜLL. présentent, en effet, une disposition des nervures intermédiaire entre le type de cette espèce et l'*Elipsocus laticeps* KOLBE¹.

¹ De SÉLYS LONGCHAMPS. Révision des Psocides décrites par RAMBUR, dans *Ann. Soc. Entomol. de Belgique*, t. XVI, 1873, p. 6.

Les variations tératologiques de la réticulation des ailes des Insectes apparaissent d'une façon brusque, en discontinuité avec l'état normal. Si elles se maintiennent par hérédité, elles constituent des variétés nouvelles, parfois même des espèces ou des genres nouveaux, lorsque d'autres caractères viennent à se modifier additionnellement de façon à permettre une diagnose différentielle plus complète. Partant de là, certains naturalistes ont prétendu que toutes les espèces avaient une semblable origine, et que l'action des facteurs primaires ou secondaires de l'évolution, le Lamarkisme et le Darwinisme, devaient céder la place à cette nouvelle conception de la descendance des êtres vivants par modifications tératologiques discontinues.

C'est là, pensons-nous, une interprétation inexacte et exagérée de faits en eux-mêmes très intéressants. La production des espèces par voie discontinue demeure un cas particulier, dont l'importance peut avoir été méconnue, mais qu'il convient cependant de ne pas ériger en loi générale.

En réalité, les divers types de nervation représentent autant d'états d'équilibre stable entre lesquels ne peuvent s'établir des passages graduels continus. Les formes intermédiaires à ces états d'équilibre ne sont pas réalisées parce qu'elles ne correspondent pas à des états de stabilité suffisante. Pour me servir d'une comparaison triviale qui fera mieux comprendre ma pensée, *on ne peut monter la moitié ou une fraction quelconque d'une marche d'escalier*. Dans des cas semblables le progrès est forcément discontinu, ou, ce qui revient au même, ne se manifeste que d'une façon discontinue. Mais on ne peut tirer de ces faits aucun argument contre la formation des espèces par sélection naturelle; encore moins ne faut-il pas y chercher la solution unique et complète des problèmes si complexe du transformisme.

8 mars 1895.

¹ De Selys Longchamps. Catalogue raisonné des Orthoptères et des Névroptères de Belgique, dans *Ann. Soc. Entomol. de Belgique*, t. XXXII, 1888, p. 128.

LXXIII

ANOMALIE DE NERVATION

CHEZ *RHOGOGASTERA AUCUPARIÆ* KLUG(*Perineura solitaria* ANDRÉ)¹.

Cette Tenthredine est commune, à la fin de mars, dans les bois des environs de Paris et dans la vallée du Denacre, près Boulogne-sur-Mer. Elle vole autour de touffes de *Mercurialis perennis* L., où viennent pondre les femelles et sur lesquelles se développent les larves.

Un exemplaire, pris au Denacre le 27 mars 1894, présente, de chaque côté, aux ailes antérieures, trois cellules cubitales seulement au lieu de quatre, de telle sorte que les deux nervures récurrentes partent de la deuxième cellule cubitale au lieu que l'une d'elle naisse de la seconde cubitale et l'autre de la troisième cubitale. Les ailes postérieures ont aussi une disposition légèrement anormale des cellules discoïdales.

Cette monstruosité prouve combien il est imprudent d'établir des divisions, soi-disant naturelles, uniquement sur les caractères tirés de la nervation, car notre exemplaire de *R. aucupariæ* devrait, de ce chef, passer de la sous-tribu des Tenthredinides dans la sous-tribu des Dolérides.

C. RITSEMA a déjà signalé de remarquables anomalies de nervation chez des Tenthrediniens : *Macrophya albicincta* SCHR. et *Emphyus cinctus* L. (*Tijdschr. voor Entom.*, 2^e sér., IV Deel., 1869, p. 188), et W. KONOW a montré que *Pelmatopus minutus* Htg. n'est sans doute qu'un *Pseudodineura* à nervation anormale (*Deutsch. Entom. Zeitschr.*, 1790, Helft II, p. 240). *Pristiphora varipes* LEP. (ANDRÉ) paraît établi également sur un cas tératologique.

¹ *Bulletin de la Société entomologique de France*, 11 juillet 1894

**EMBRYOLOGIE CYTOLOGIQUE
ET GÉNÉRALE.**

A. GLOBULES POLAIRES.

- LXXIV. — Sur la signification morphologique
des globules polaires..... page 533
- LXXV. — Sur la signification des globules
polaires..... — 536
- LXXVI. — Sur les globules polaires et les homo-
logues de ces éléments chez les
Infusoires ciliés..... — 543
- LXXVII. — Sur un point de l'histoire des globules
polaires..... — 560
- LXXVIII. — Les idées de Hans Driesch sur les
globules polaires..... — 562

B. FÉCONDATION.

- LXXIX. — Sur les modifications que subit l'œuf
des Méduses phanérocarpes avant
la fécondation..... — 565
- LXXX. — Sur la fécondation des Échinodermes. — 568
- LXXXI. — Sur un curieux phénomène de préfé-
condation observé chez un Spionide. — 570
- LXXXII. — Pour l'histoire de la mérogonie..... — 573

C. SEXUALITÉ.

- LXXXIII. — Les variations de la sexualité chez les
végétaux..... — 576

D. VARIA.

- LXXXIV. — Cœnomorphisme et cœnodynamisme. — 578
- LXXXV. — Dissociation de la notion de paternité. — 582

A. — GLOBULES POLAIRES

LXXIV

SUR LA SIGNIFICATION MORPHOLOGIQUE

DES GLOBULES POLAIRES ¹.

La communication de M. A. GIARD est un complément et, en certain point, une rectification des faits exposés par M. H. FOL.

M. GIARD distingue soigneusement les globules polaires d'avec d'autres productions dérivées des enveloppes de l'œuf ou excrétées par le vitellus. Les véritables globules polaires naissent toujours au pôle formateur de l'œuf et par un processus identique à la division cellulaire. Ils méritent donc le nom de corps directeurs qu'on leur a parfois donné, mais ne peuvent être justement appelés corpuscules de rebut, ni même cellules de rebut.

M. GIARD a étudié la naissance des globules polaires chez les Annélides, les Gastéropodes, les Échinodermes. Ses observations confirment pleinement celles faites par BÜRSCHLI sur les Hirudinées, le Cucullan, etc. Elles l'ont conduit à considérer ces petits corps comme des cellules rudimentaires n'ayant plus qu'une signification atavique.

Les premiers éléments embryonnaires sont susceptibles de mener pendant un temps plus ou moins long une existence indépendante; sans parler des corps du testa des Tuniciers dont la nature est encore douteuse, M. GIARD rappelle que certaines cellules ciliées détachées de l'embryon du *Tergipes* ont été décrites par NORDMAN comme des organismes parasites de l'œuf de ce Mollusque. Les premières sphères de segmentation de l'œuf des Médusaires et des Échinodermes sont à peine adhérentes entre elles. Il n'est donc pas étonnant de constater une liberté absolue chez les cellules polaires.

Cette opinion sur la signification des globules polaires vient d'être acceptée par BÜRSCHLI dans un travail récemment publié dans le Journal

¹ Congrès de l'Association française pour l'Avancement des Sciences, 1877, p. 624.

de SIEBOLD (t. XXIX, fasc. 2.) M. GIARD la complète aujourd'hui en expliquant comment les globules polaires sont devenus rudimentaires. Lorsque deux ou plusieurs cellules libres se trouvent enfermées dans une enveloppe commune, la concurrence vitale s'exerce entre ces êtres cellulaires comme entre des organismes plus élevés. C'est ce qu'il est facile de voir, soit dans les pontes normales de certains Pectinibranches (*Purpura*, *Lamellaria*, etc.), soit accidentellement dans celles des Nudibranches ou des Aplysiens, quand d'une manière exceptionnelle plusieurs œufs se trouvent renfermés dans une même coque. Une partie de ces œufs reste à l'état d'ovules avortés et subissent une segmentation irrégulière, et servent plus tard à la nutrition des embryons. On ne peut cependant pas les appeler des ovules de rebut et les considérer comme une excrétion de l'ovaire. Ce serait plutôt une sécrétion conduisant à la sécrétion vitellogène des Turbellariés et des Plathelminthes.

Les globules polaires sont arrivés à l'état de cellules rudimentaires par suite d'une semblable concurrence vitale. Leur indépendance par rapport à l'ovule rappelle ontogéniquement l'état des Catallactes où les cellules de la morula sont susceptibles de se séparer les unes des autres.

M. GIARD combat l'idée émise par RABL, qui attribue aux globules polaires une signification physiologique actuelle, et les croit destinés à empêcher la membrane vitelline de presser trop fortement le vitellus. Les globules polaires existent chez des animaux où il n'y a pas de membrane vitelline.

Mécaniquement et actuellement, la formation de ces cellules rudimentaires, ou, si l'on veut, la division de la cellule ovulaire en cellules très inégales, s'explique par la position excentrique du noyau de l'œuf au moment où la division s'accomplit. Cette position excentrique tient elle-même à l'hétérogénéité des substances formant le vitellus nutritif, et à leur différence de densité.

M. GIARD, discutant ensuite certains points de la communication de M. H. FOL, ne voit à priori aucune impossibilité à ce qu'il y ait une attraction à distance entre le spermatozoïde et la surface du vitellus. Ce fait serait même en accord avec ce qui paraît exister chez les organismes inférieurs et rappellerait jusqu'à un certain point la conjugaison des Conferves.

En ce qui concerne le cône d'exsudation, M. GIARD pense que ce cône présente un volume trop considérable pour pouvoir être attribué, comme le suppose M. FOL, à la queue du spermatozoïde. On entraîne facilement

avec les produits génitaux une certaine quantité de liquide de la cavité périviscérale de l'Échinoderme ; or ce liquide renferme un grand nombre de productions amœboïdes signalées déjà par HOFMANN, et dont M. GIARD a fait une étude plus complète. Certains de ces amibes pénétrant à travers les canaux rayonnants de la membrane muqueuse, donnent tout à fait l'aspect du cône d'exsudation.

M. GIARD croit également devoir attribuer à ces corps les aspects considérés par M. FOL comme représentant des globules polaires hors de la membrane vitelline. Chez le *Psammechinus miliaris*, les globules polaires sont constamment au-dessous de la membrane et contre le vitellus. Il paraît en être de même, d'après A. AGASSIZ, chez le *Toxopneustes dröbachiensis*. Si la membrane se formait seulement après l'entrée du premier spermatozoïde, comment expliquer cette position des globules qui, chez l'Oursin, sont nés avant la fécondation ? Comment expliquer aussi chez l'Étoile de mer les développements parthénogénétiques signalés par R. GREEF, et qui, d'après cet éminent observateur, ne différeraient des cas normaux que par la lenteur des processus ?

M. GIARD croit qu'un seul spermatozoïde peut suffire pour la fécondation, mais il ne pense pas que deux soient trop et donnent naissance à une monstruosité. Il n'a pas suivi chez les Échinodermes l'évolution des œufs qui présentent des tétrasters, mais il a observé des cas semblables très fréquents chez certains Mollusques (*Eolis despecta*, *Ancula cristata*). Chez ces animaux, les œufs de tétrasters atteignaient d'emblée le stade quatre au lieu d'y arriver par deux divisions successives. Mais le développement suivait ensuite une marche régulière. On ne peut donc voir là qu'une abréviation embryogénique analogue à celle observée par STRASBURGER dans le développement de l'œuf des Gymnospermes.

M. FOL pense qu'en effet les tétrasters peuvent avoir dans certains cas la signification que leur attribue M. GIARD. Il ne faut pas oublier toutefois que souvent l'œuf des Gymnospermes donne naissance non pas à un mais à plusieurs embryons.

LXXV

SUR LA SIGNIFICATION
DES GLOBULES POLAIRES ¹.

Rien n'est plus variable que la signification attribuée par les divers embryogénistes aux corps signalés par POUCHET, Fritz MUELLER et ROBIN, au début du développement de l'œuf, et connus généralement sous le nom de globules polaires.

1. Certains auteurs les ont considérés comme des productions indiquant seulement une orientation de l'embryon, d'où les noms de globules polaires, corps directeurs, *Richtungsblaeschen*. Il est certain que les globules polaires apparaissent toujours au point où se formera plus tard le feuillet animal ou exoderme du futur embryon.

Comme, d'autre part, ce point est opposé à celui par lequel l'œuf adhère à l'organisme maternel, l'orientation de l'embryon est constante par rapport à ce dernier. Cela est facile à constater chez les œufs à micropyle (*Unio*, *Nepheles*, etc.).

2. RABL a émis l'idée singulière que les corps de direction servaient à protéger l'œuf contre la membrane vitelline, en empêchant la pression de cette dernière. Il suffit d'avoir examiné un œuf au moment où se produisent les globules polaires pour se rendre compte de la bizarrerie de cette explication qui ne mérite pas d'être réfutée.

3. Un grand nombre de zoologistes ont considéré les globules polaires comme le produit d'une excrétion de l'œuf contenant des matières inutiles ou même nuisibles au développement de l'embryon ; l'œuf les rejeterait avant la fécondation, à peu près comme les chenilles vident leur intestin avant de se transformer en chrysalide : d'où le nom de corpuscules de rebut, donné par ces zoologistes aux corps directeurs. Parmi les embryogénistes, H. FOL est, je crois, celui qui a le mieux développé cette manière de voir. P. P. C. HOEK désigne aussi les globules polaires sous le nom significatif de *Koth des Eies*.

¹ Cette note [publiée dans le *Bulletin scientifique*, t. XX, 1889, p. 95] est la reproduction très peu modifiée d'une communication publiée dans les *Comptes rendus des séances de la Société de Biologie* (Séance du 16 février 1889).

4. Sedgwick MINOT, BALFOUR, Éd. van BENEDEN, SABATIER et, après eux, un certain nombre d'embryogénistes, ont considéré l'œuf comme une cellule hermaphrodite jusqu'au moment de sa maturité.

D'après eux, la formation des globules polaires aurait pour effet d'expulser de l'œuf l'élément mâle qu'il renferme, afin de le rendre fécondable en lui donnant un sexe.

Cette expulsion débarrasserait le noyau de l'œuf de sa partie mâle et le transformerait en un organisme exclusivement femelle.

Un fait parallèle aurait lieu chez le mâle pendant la formation des spermatozoïdes, qui abandonneraient également une portion (la portion femelle) de leur cellule génératrice.

5. Von IHERING (1878), partant de cette observation que la vésicule germinative est beaucoup plus grosse qu'une tête de spermatozoïde, a supposé que si le noyau de l'œuf rejette une partie de sa substance, c'est pour égaliser la masse des deux pronucleus et établir une équivalence dans les propriétés que le père et la mère transmettront à l'embryon. C'est une opinion du même genre que soutient également STRASBURGER (1884), quand il prétend que la formation des globules polaires a pour but de réduire à la moitié la quantité d'idioplasma contenu dans la vésicule germinative, afin que la copulation avec le pronucleus mâle reconstitue un noyau entier.

6. WEISMANN a tout récemment exposé une opinion plus complexe que les précédentes. Pour lui, les deux globules polaires ont une valeur différente. Le noyau de l'œuf contient deux plasmas distincts : l'idioplasma ou plasma ovigène, qui donne à l'œuf son caractère cellule-œuf, et le germplasma ou plasma germinatif, qui renferme les éléments ancestraux et permet à l'œuf d'évoluer en embryon ¹.

L'expulsion du premier globule polaire correspondrait au rejet du superflu de l'idioplasma ovigène, devenu inutile lorsque l'œuf est constitué.

L'expulsion du deuxième globule polaire, au contraire, aurait pour résultat de débarrasser l'œuf d'une partie des éléments ancestraux, pour permettre l'accession de nouveaux éléments lors de la conjugaison du pronucleus mâle. WEISMANN en conclut, et l'expérience a semblé un instant lui donner raison, que les œufs parthénogénétiques ne doivent pas produire le second globule polaire.

¹ Voir pour plus de détails sur la théorie de WEISMANN, *Bulletin scientifique*, t. XIX, 1888, pp. 247-257.

Les auteurs de ces diverses théories, préoccupés surtout du côté physiologique du phénomène, ont absolument laissé dans l'ombre la signification morphologique des globules polaires.

Dès 1876, nous avons insisté, BÜTSCHLI et moi, sur ce que la sortie des globules n'était pas, comme on le croyait généralement, un simple rejet excrémentiel, mais se produisait par le processus de la division cellulaire indirecte. La seule différence avec la karyokinèse ordinaire consiste en ce que, dans la naissance des globules polaires, les deux produits de la division sont inégaux. Depuis, BLOCHMANN et TRINCHESE ont démontré que le premier globule polaire était lui-même susceptible de se diviser par karyokinèse pour donner un globule secondaire, pendant que l'œuf produit toujours par le même processus un deuxième globule polaire primaire. J'ai observé moi-même le même fait sur des œufs de divers Nudibranches (*Embletonia*, *Eolis exigua*, etc.)¹.

Les globules polaires devraient donc porter, comme je l'ai proposé, le nom de cellules polaires ; ce sont des œufs rudimentaires.

Les prétendues figures ypsiliformes d'É. van BENEDEN ne sont que des figures karyokinétiques, déformées par l'emploi de réactifs mal appropriés.

Je crois donc devoir maintenir absolument l'opinion que j'avais émise en 1877 (Association française pour l'avancement des sciences, Congrès du Havre, p. 624), et considérer la formation des globules polaires comme rappelant ontogénétiquement le stade Protozoaire dans l'évolution des Métazoaires².

La division de l'œuf en plusieurs cellules virtuellement équivalentes est tout à fait comparable à la division d'un Protozoaire ou d'un Protophyte enkysté. La concurrence vitale réduit en général $n-1$ cellules sœurs de l'œuf à n'être que des cellules avortées ; un phénomène de même nature, quoique moins accentué, se produit fréquemment dans les pontes des animaux chez lesquels un certain nombre d'œufs sont enfermés dans une même coque (*Purpura*, *Buccinum*, etc.).

Mécaniquement et actuellement, ainsi que je le disais en 1877, la

¹ Le plus souvent, la formation des globules polaires secondaires se produit par un processus abrégé sans trace de karyokinèse. Il en est de même pour les globules primaires chez la plupart des œufs chargés de réserves nutritives et à développement condensé. On peut donc en conclure que ce qu'on appelle la division cellulaire directe représente, dans beaucoup de cas, un état dérivé par rapport à la division cellulaire dite indirecte.

² Cette opinion, que j'ai développée longuement dans mon cours de la Sorbonne, vient d'être admise également par un jeune zoologiste français, M. GARNAULT, dans une note très intéressante sur l'embryogénie de *Helix* et de *Limax* (*Zool. Anzeiger*, janvier 1889).

formation de ces cellules rudimentaires, ou, si l'on veut, la division de la cellule ovulaire en cellules très inégales, s'explique par la position excentrique du noyau de l'œuf au moment où la division s'accomplit. Cette position excentrique tient elle-même à l'hétérogénéité des substances formant le vitellus nutritif et à leur différence de densité.

SABATIER a critiqué cette manière de voir :

« Il convient, dit-il, de reconnaître que la première de ces deux propositions est juste ; mais quant à la seconde elle est insuffisante, car elle ne saurait expliquer d'une manière satisfaisante la saillie parfois considérable que forme le cône du globule avant son étranglement.

» D'ailleurs l'interprétation phylogénétique de l'inégalité de volume et de destinée des deux premières sphères de segmentation (œuf et cellule polaire) ne fait que reculer la difficulté, car, on peut se demander pourquoi la concurrence vitale qui s'est si violemment exercée entre ces deux premières sphères a été si inoffensive et bénigne dans les relations des sphères du clivage suivant ¹ ».

Dans les lignes qui précèdent, SABATIER formule, comme on le voit, deux objections. A la première, je répondrai que tout en attribuant un rôle prépondérant à la différence de densité des diverses parties de l'œuf, qui cause l'excentricité de l'*archiamphiaster*, je n'ai pas nié la part que pouvait avoir dans la formation de la saillie dont parle SABATIER, le phénomène même de la karyokinèse ; mais nous connaissons encore trop mal aujourd'hui les processus mécaniques intimes de la mitose pour essayer de déterminer d'une façon précise l'effet des forces qui entrent en jeu dans ce phénomène.

Quant à l'objection qui consiste à demander pourquoi la concurrence vitale ne s'exerce pas entre les deux premiers blastomères ou entre les blastomères successifs avec la même intensité qu'entre l'œuf et les globules polaires, j'avoue qu'elle me paraît peu sérieuse. Une fois le stade Protozoaire répété dans l'ontogénie, les cellules formées aux dépens de l'œuf ne se séparent plus, elles ne constituent plus des individus absolument distincts et luttant entre eux dans un espace limité, mais bien un complexe harmonique dont les parties sont solidaires. Si la concurrence vitale s'exerçait entre les cellules de la morula comme entre des cellules libres, renfermées dans une enveloppe sphérique, il n'y aurait jamais eu de Métazoaires et nous n'aurions pas à discuter la question des globules polaires.

¹ A. SABATIER. Contribution à l'étude des globules polaires, seconde partie, 1886, pp. 179-180.

Bien des faits d'ailleurs viennent appuyer l'opinion que nous défendons.

Comme on pouvait s'y attendre, et conformément à notre interprétation, les globules polaires sont moins nettement cellulaires et beaucoup plus réduits chez les œufs à embryogénie condensée.

Ils peuvent même, dans les cas où l'embryogénie est très abrégée, par exemple chez les animaux progénétiques¹ ou chez les générations progénétiques d'été d'animaux présentant le phénomène de l'hétérogénèse, être réduits à un seul globule, sorte d'organe rudimentaire rappelant l'ancienne importance des cellules polaires.

Il va sans dire qu'en donnant cette interprétation morphologique de la naissance des cellules polaires, je ne prétends pas nier la valeur physiologique que peut avoir la sortie des éléments nucléaires renfermés dans ces cellules. Tout organe rudimentaire, s'il persiste, a une raison pour persister, et son rôle physiologique peut être changé sans devenir nul.

Mais il me semble impossible, dans l'état actuel de la science, de maintenir encore la théorie si habilement édifiée par WEISMANN. Si cette théorie était exacte, elle devrait en effet s'appliquer à tous les œufs parthénogénétiques, quelle que soit la nature de ces œufs, et par cela seul qu'ils sont parthénogénétiques.

Or, BLOCHMANN vient de montrer que les œufs d'Abeilles, développés sans fécondation et donnant naissance à des mâles, produisent deux globules polaires, absolument comme ceux d'où sortent, après fécondation, les femelles et les ouvrières². Le fait est intéressant, comme tout fait bien observé; mais, à la vérité, on ne comprendrait pas qu'il pût en être autrement.

C'est, à mon avis, une étrange confusion que celle commise jusqu'à ce jour par presque tous, sinon par tous les zoologistes et qui consiste à ne pas distinguer nettement deux grandes catégories d'œufs parthénogénétiques: 1^o les œufs arrénotoques des Abeilles et autres Hyménoptères sociaux; 2^o les œufs parthénogénétiques des Daphnies, des Ostracodes et des Rotifères (œufs thélytoques pendant l'été et donnant en partie naissance à des mâles à l'arrière-saison). L'œuf parthénogénétique des Abeilles est un œuf absolument semblable à ceux qui reçoivent l'imprégnation du spermatozoïde. Il est en quelque sorte accidentellement

¹ Voir pour le sens que nous attachons à ce mot de progénèse le *Bulletin scientifique* de janv.-février 1887, p. 23.)

² BLOCHMANN. *Verhandl. d. naturhist. med. Vereins zu Heidelberg*, N. F., IV Bd., 2 Heft., 1888.

parthénogénétique. Il suffit pour justifier cette assertion, de rappeler que le nombre de ces œufs arrénotoques peut être augmenté à volonté en empêchant l'accouplement de la femelle. Ces œufs ne sont donc pas prédestinés, si je puis m'exprimer ainsi, à se développer parthénogénétiquement.

Jusqu'au moment de la fécondation, c'est-à-dire jusqu'au moment de la conjugaison du pronocléus mâle et du pronocléus femelle, ils doivent se comporter absolument comme ceux qui donneront naissance à des femelles ou des ouvrières. Il était donc impossible qu'il y eût chez les œufs parthénogénétiques de l'Abeille un seul globule polaire, alors qu'on en observait deux chez les œufs qui se développent après fécondation, car l'entrée du spermatozoïde a lieu tantôt avant, tantôt après la sortie des corps de direction, et, en tous cas, les deux processus sont indépendants l'un de l'autre.

Ce que nous venons de dire s'applique évidemment aux œufs parthénogénétiques arrénotoques des autres Hyménoptères sociaux (*Polistes*, par exemple), et de certains Tenthrediniens (*Nematus ventricosus*). Cela peut s'appliquer aussi aux œufs parthénogénétiques de certains Insectes appartenant aux divers ordres (quelques Bombyciens et de nombreux Psychides parmi les Lépidoptères, *Gastrophysa raphani* parmi les Coléoptères). Ces derniers sont, en effet, encore plus accidentellement parthénogénétiques que les œufs arrénotoques des Hyménoptères sociaux. Car un petit nombre d'entre eux seulement sont susceptibles d'évoluer, plus ou moins, sans le concours de l'élément mâle, sous l'influence de circonstances encore mal définies.

De plus, nous ignorons dans quelles conditions ces œufs peuvent se développer, et, pour quelques-uns des exemples cités, quel est le sexe du produit de ce développement parthénogénétique ¹.

Tous les œufs parthénogénétiques dont nous venons de parler auraient pu recevoir l'imprégnation du spermatozoïde; ils étaient capables d'être fécondés et, s'ils ne l'ont pas été, c'est par pur accident (accident nécessaire à la vie de l'espèce, dans le cas des Abeilles et autres Hyménoptères sociaux).

¹ Les œufs parthénogénétiques des Psychides (*Cochlophora* et *Solenobia*) sont thélytoques. Pour les autres Insectes cités, le sexe du produit né sans le concours du mâle n'a pas été déterminé. La grande abondance des femelles, chez certaines Tenthredes, a fait admettre par quelques zoologistes que beaucoup d'espèces de ce groupe sont parthénogénétiques thélytoques, contrairement à ce qui a lieu chez *Nematus*; mais je pense que l'explication de cette rareté des mâles doit être cherchée dans une autre direction et est comparable à ce qu'on observe dans d'autres groupes, par exemple chez le *Drilus flavescens* parmi les Coléoptères.

Il en est tout autrement des œufs parthénogénétiques (œufs d'été) des Cladocères, des Ostracodes et des Rotifères. Chez tous ces animaux il existe des œufs d'hiver qui ne peuvent se développer sans l'action du spermatozoïde ¹ et des œufs d'été qui sont nécessairement parthénogénétiques. Ces derniers en effet, non seulement peuvent évoluer sans être imprégnés ², mais encore ils sont incapables de recevoir l'action du spermatozoïde, même dans le cas où il existe des mâles concurremment avec les femelles parthénogénétiques ³.

La preuve que l'œuf d'été chargé de réserves nutritives présente une composition différente de l'œuf d'hiver nous est fournie non seulement par l'aspect différent de ces deux sortes d'œufs, mais surtout par la suite de l'évolution.

Rien n'est plus instructif, à cet égard, que l'histoire de *Leptodora hyalina*, si bien élucidée par G.-O. SARS ⁴, puis par WEISMANN ⁵.

G.-O. SARS nous a révélé ce fait curieux et très significatif : tandis que l'œuf d'été de *Leptodora* se développe par embryogénie condensée, l'œuf d'hiver présente un développement explicite et l'embryon éclôt sous la forme *Nauplius*.

Or, dans tous les cas où le développement est explicite, la répétition lente et graduelle de la phylogénie par l'ontogénie a lieu dès les premiers stades de l'évolution ; c'est ainsi, que dans les cas les plus typiques d'embryogénie dilatée, l'on observe une segmentation holoblastique régulière et une archigastrula. Au contraire lorsqu'il y a embryogénie condensée, la condensation s'accuse également dès les premiers stades du développement, la gastrula est une amphigastula ou même une gastrula d'un mode plus abrégé (périgastula ou discogastula).

Il est donc tout naturel d'admettre que la dilatation ou la condensation de l'embryogénie se manifeste déjà avant la segmentation, et l'existence d'un seul globule polaire chez les œufs parthénogénétiques d'été des

¹ La démonstration a été faite, au moins pour les Daphnies. Voir WEISMANN. Beiträge zur Naturgeschichte der Daphnoiden, Leipzig, 1876-1879, in *Zeitschr. f. wiss., Zool.* Bd. 27-30.

² WEISMANN und ISCHIKAWA. Ueber die Bildung der Richtungskörper bei thierischen Eiern (*Sep. Abdruck aus den Berichten d. Naturf. Gesellschaft zu Freiburg i. B.*, Bd. III, 1887, Heft I.), p. 6 et suiv.

³ C'est ce qui a lieu au commencement de l'automne. En plaçant des mâles dans des vases renfermant des femelles parthénogénétiques, on ne voit jamais tracé de spermatozoïde dans les œufs d'été.

⁴ G.-O. SARS. Om en dimorph Udvikling samt Generationsvexel hos *Leptodora* (*Vidensk. Selskab, Forhand* 1873).

⁵ WEISMANN. Ueber Bau und Lebenserscheinungen von *Leptodora hyalina* (*Zeitschrift f. wiss. Zool.* Bd. XXIV, 1874).

Rotifères ¹ et des Cladocères est, pensons-nous, une manifestation précoce de la caenogénie. C'est une abréviation et une condensation au stade Protozoaire chez l'embryon des Métazoaires. Cette abréviation se produit dans l'œuf d'été parce que celui-ci se développe sous l'influence d'une nutrition plus abondante et de conditions plus favorables de l'organisme progéniteur.

Il en est de même des œufs progénétiques (appelés improprement gemmes ou spores) des rédies et sporocystes, du *Miastor*, du *Chironomus* de GRIMM, des Orthonectides, etc., chez lesquels toute trace de l'expulsion des globules polaires peut même disparaître absolument.

Dans le développement normal, l'œuf, après un certain nombre de divisions karyokinétiques, a besoin pour évoluer de se conjuguer avec un autre élément cellulaire (le spermatozoïde), de même que chez les Protozoaires, après un certain nombre de multiplications agames, la conjugaison intervient le plus souvent comme une nécessité physiologique.

LXXVI

SUR LES GLOBULES POLAIRES ET LES HOMOLOGUES DE CES ÉLÉMENTS CHEZ LES INFUSOIRES CILIÉS ².

I.

En 1876, dans ses admirables études sur l'œuf et la division cellulaire, BÜTSCHLI représenta, de la façon la plus nette, l'existence d'une figure mitotique dans la formation du premier globule polaire chez *Nephele vulgaris* M. T., *Cucullanus elegans* ZED. et *Limnæus auricularis* DRPN. (I³ Pl. I, III et IV).

¹ M. BALBIANI a bien voulu rappeler récemment que la découverte du globule polaire unique des œufs parthénogénétiques d'été est dû à un élève de mon laboratoire, M. A. BILLET, qui l'a signalée, dès 1883, chez un Rotifère du genre *Philodina*.

² *Bulletin scientifique*, 1890, tome XXII, p. 202-221.

Une partie de cette note a été publiée dans les *Comptes rendus hebdomadaires de la Société de Biologie*, séance du 7 décembre 1889.

³ Les chiffres romains en caractères gras renvoient à l'index bibliographique, p. 559.

Cependant, entraîné par les idées régnantes à cette époque, il crut d'abord que toute la substance de la vésicule germinative était expulsée avec les globules polaires, à l'exception toutefois de la partie fluide. Voici en effet comment il s'exprimait :

« Durch diese Beobachtungen halte ich es für sicher erwiesen, dass die sogenannten Richtungsbläschen der Schnecken-, Nematoden- und Hirudineen Eier das ausgestossene Keimbläschen darstellen und zwar, wie ich nochmals besonders betonen will, *höchst wahrscheinlich das gesammte Keimbläschen*, denn keine meiner Beobachtungen deutet darauf hin dass irgend ein Rest desselben zurückbleibe, ausgenommen allein flüssige Bestandtheile die während der Metamorphose zur Spindelform ausgetreten sind. » (I. p. 170).

Par cette expression *das gesammte Keimbläschen*, BÜTSCHLI veut dire, d'abord, que la tache germinative est expulsée aussi bien que le reste de la vésicule germinative, contrairement à l'opinion qu'il avait été tenté d'admettre d'abord à la suite de DERBÈS, VON BAER, LEYDIG, BISCHOFF, FOL. Tous ces auteurs avaient antérieurement soutenu la persistance de la tache. En 1876, O. HERTWIG défendait encore cette opinion dans son mémoire sur l'œuf des Oursins. Peu de temps après (C. R. d. l'Ac. d. Sc. 9 avril 1877), j'ai montré que la tache germinative disparaissait aussi chez ces Échinodermes. BÜTSCHLI était donc absolument dans le vrai à cet égard. Mais il admettait, en outre, que toute la substance chromatique du noyau de l'œuf était expulsée avec les globules polaires; c'est ce qui l'empêchait alors de se rendre compte de la valeur exacte de ces éléments et de comprendre la naissance du pronucléus femelle.

Vers la même époque, je m'occupais de l'embryogénie des Échinodermes (*Asterias rubens* et *Echinus miliaris*) de plusieurs Annélides *Salmacina dysteri* HUXLEY, *Clepsine complanata* SAY, etc.), et surtout des Mollusques nudibranches (*Eolis despecta* A. et H., *Ancula cristata*, etc.), et, en m'appuyant à la fois sur mes recherches personnelles et sur l'important travail de BÜTSCHLI, je fus amené à considérer la naissance des globules polaires comme un phénomène de division cellulaire indirecte. La seule différence avec les divisions ordinaires me paraissait être l'inégalité très grande entre les produits de la division; mais comme dans de nombreux exemples, la segmentation de l'œuf nous présente de ces divisions inégales (quoique à un degré moindre), j'en conclusais que les globules polaires étaient des cellules rudimentaires, et devaient, en conséquence, être désignés sous le nom de *cellules polaires* (II, p. 253-254).

BÜTSCHLI ne tarda pas à arriver, de son côté, à la même opinion, et approuva complètement mon interprétation. Dans un mémoire publié au commencement de l'année 1887, il écrivait :

« Es geht daraus jedenfalls hervor dass die von GIARD geäußerte Ansicht über die Entstehung der fraglichen Körper *auf deren grosse Wahrscheinlichkeit ich nun auch unabhängig von ihm aufmerksam wurde*, sich mit meinen früheren Beobachtungen leicht in Einklang bringen lässt (III, p. 236) »¹.

Malgré la concordance de nos observations avec celles de BÜTSCHLI, les idées que nous cherchions à faire prévaloir rencontrèrent longtemps un accueil peu favorable, et aujourd'hui encore elles sont loin d'être admises par tous les embryogénistes, bien que les recherches récentes de BLOCHMANN, de ZACHARIAS et de BOVERI me paraissent leur avoir apporté un très solide appui.

II.

Dès que je fus arrivé à la conclusion bien établie que les globules polaires étaient, en réalité, des cellules rudimentaires, je cherchai à donner une interprétation rationnelle de ce processus, dont la généralité, de plus en plus grande, à mesure qu'on étudiait plus soigneusement le développement des animaux, démontrait nettement l'importance.

Pour cela, je renonçai momentanément à chercher comme on l'avait fait presque exclusivement jusqu'alors, la signification physiologique du phénomène, et je m'efforçai seulement d'en comprendre la valeur morphologique.

Ma première note sur ce sujet fut présentée au Congrès de l'Association Française pour l'avancement des sciences, qui se tint au Havre en 1877, et résumée presque aussitôt dans le compte rendu du Congrès, publié par la *Revue scientifique* (IV, p. 300).

Très peu de zoologistes français étaient, à cette époque, en état de s'intéresser à des recherches de cette nature. D'autre part, comme les recueils où elles furent imprimées sont peu répandus à l'étranger, ce travail passa presque inaperçu ; c'est pourquoi je crois utile d'en reproduire ici les parties essentielles :

« M. GIARD distingue soigneusement les globules polaires d'avec

¹ Il est singulier que le travail de BÜTSCHLI d'où j'extrai ce passage, travail très important pour l'histoire des premiers phénomènes du développement, ne soit pas cité dans le résumé si complet publié récemment par WALDBYER et traduit par GARNAULT : *De la caryocinèse et de ses relations avec le processus de la fécondation* (Archives de tocologie, 1889).

d'autres productions dérivées des enveloppes de l'œuf ou excrétées par ce vitellus. Les véritables globules polaires naissent toujours au pôle formateur de l'œuf, et par un processus identique à la division cellulaire, ils méritent donc le nom de corps directeurs, qu'on leur a parfois donné, mais ne peuvent être justement appelés *corpuscules de rebut*, ni même *cellules de rebut*.

» M. GIARD a étudié la naissance des globules polaires chez les Annélides, les Gastéropodes, les Échinodermes. Ses observations confirment pleinement celles faites par BÜTSCHLI sur les Hirudinées, le Cucullan, etc. Elles l'ont conduit à considérer ces petits corps comme des *cellules rudimentaires*, n'ayant plus qu'une signification atavique.

» Les premiers éléments embryonnaires sont susceptibles de mener, pendant un temps plus ou moins long, une existence indépendante. Sans parler des corps du testa des Tuniciers, dont la nature est encore douteuse, M. GIARD rappelle que certaines cellules ciliées, détachées de l'embryon du *Tergipes*, ont été décrites par NORDMANN, comme des organismes parasites de l'œuf de ce mollusque. Les premières sphères de segmentation de l'œuf des Médusaires et des Échinodermes sont à peine adhérentes entre elles. Il n'est donc pas étonnant de constater une liberté absolue chez les cellules polaires.

» Cette opinion sur la signification des globules polaires vient d'être acceptée par BÜTSCHLI, dans un travail récemment publié dans le *Journal de Siebold* (t. XXIX, fasc. 2). M. GIARD la complète aujourd'hui en expliquant comment les cellules polaires sont devenues rudimentaires. Lorsque deux ou plusieurs cellules libres se trouvent renfermées dans une enveloppe commune, la concurrence vitale s'exerce entre ces êtres cellulaires comme entre des organismes plus élevés. C'est ce qu'il est facile de voir, soit dans les pontes de certains Pectinibranches (*Purpura*, *Lamellaria*, etc.), soit accidentellement dans celle des Nudibranches ou des Aplysiens, quand, d'une manière exceptionnelle, plusieurs œufs se trouvent enfermés dans une même coque. Une partie de ces œufs restent à l'état d'ovules avortés, subissent une segmentation irrégulière, et servent, plus tard, à la nutrition des embryons. On ne peut cependant pas les appeler des *ovules de rebut*, et les considérer comme une excrétion de l'ovaire. Ce serait plutôt une sécrétion conduisant à la sécrétion vitellogène des Turbellariés et des Plathelminthes.

» Les globules polaires sont arrivés à l'état de cellules rudimentaires, par suite d'une semblable concurrence vitale. Leur indépendance, par rapport à l'ovule, rappelle ontogéniquement l'état des Catallactes, où

les cellules de la morula sont susceptibles de se séparer les unes des autres.

» M. GIARD combat l'idée émise par RABL, qui attribue aux globules polaires une signification physiologique actuelle, et les croit destinés à empêcher la membrane vitelline de presser trop fortement le vitellus. Les globules polaires existent chez des animaux où il n'y a pas de membrane vitelline.

» Mécaniquement et actuellement, la formation de ces cellules rudimentaires, ou, si l'on veut, la division de la cellule ovulaire en cellules très inégales, s'explique par la position excentrique du noyau de l'œuf au moment où la division s'accomplit. Cette position excentrique tient elle-même à l'hétérogénéité des substances formant le vitellus formateur et le vitellus nutritif, et à leur différence de densité. » (IV, p. 624).

Quelque temps après la publication de cette note, C. O. WHITMAN fit paraître son beau travail sur l'embryologie de *Clepsine*. Dans ce mémoire, il admet pleinement que les globules polaires sont *morphologiquement équivalents à des cellules*, et il recherche à établir ce qu'il appelle l'*origine historique* de ces éléments, en se plaçant au point de vue phylogénique.

A l'exemple de HERTWIG, STRASBURGER, BÜTSCHLI et autres embryogénistes, WHITMAN compare les globules polaires aux cellules du canal des Muscinées, des Cryptogames vasculaires et des Conifères. La formation de ces cellules est partout à peu près la même. L'archégonium tout entier dérive d'une seule cellule périphérique. Cette cellule, dans les Fougères, par exemple, se divise d'abord en une cellule externe et une cellule interne, le plan de division étant parallèle à la surface du prothalle. La cellule interne se divise encore de la même manière, de sorte qu'il y a maintenant trois cellules, une externe, une interne et une moyenne (cellule centrale). Les deux premières forment les parties de l'archégone, la troisième se divise deux fois, produisant les deux cellules du canal et l'œuf.

» De ces cellules, ayant une commune origine, dit WHITMAN, une seule (l'œuf), est destinée à survivre. Les cellules du canal sont les premières à subir le processus de la désintégration aussitôt après l'imprégnation. Y a-t-il rien dans tout cela qui justifie l'hypothèse que les cellules du canal sont produites dans le but d'expulser une partie du nucléus de l'œuf ?

» Pourquoi assigner une semblable fonction à ces cellules à l'exclusion de toutes les autres, puisqu'elles ont toutes la même origine, et qu'elles

naissent de la même manière ? Le cas est simple ; les cellules du canal constituent l'extrémité d'une série de générations asexuées ; l'œuf fécondé commence une nouvelle série, qui doit se terminer comme la précédente. Il est facile d'établir un parallèle avec ce qui passe dans la conjugaison des êtres unicellulaires.

» De même que dans les plantes, la fécondation est suivie d'un certain nombre de divisions cellulaires aboutissant à des cellules différenciées sexuellement, et destinées à la copulation, tandis que toutes les autres (les cellules du canal avec le reste) disparaissent éventuellement ; de même chez les Infusoires, la conjugaison est suivie d'une reproduction par scissiparité, dont les produits ultimes sont différenciés sexuellement. L'unique différence est que dans ce cas tous (?) les individus, dans l'autre un petit nombre seulement, sont susceptibles de reproduction gamique. Mais cette différence n'autorise pas une distinction fondamentale, si l'on tient compte de la spécialisation de fonctions accompagnant le développement d'un organisme multicellulaire. Chez les Métazoaires également, la génération sexuelle est suivie d'une série de générations agames, dont la dernière est représentée par les petites cellules, appelées par ROBIN globules polaires. Après la production de ces cellules, nous arrivons à l'œuf mûr sexuellement. En conséquence, j'interprète la formation des globules polaires comme *un vestige du mode primitif de reproduction asexué*, qui normalement, précède la fécondation, et n'a par conséquent aucun rapport avec le processus de l'imprégnation. Cette interprétation rend compte du fait autrement inexplicable que des divisions caryokinétiques du noyau déterminent la formation des cellules directrices. Elle est également en harmonie avec l'absence de ces cellules chez les Infusoires, et leur présence générale chez les plantes et les animaux.

» Les deux pôles d'un fuseau nucléaire sont exactement équivalents, et la division de l'archiamphiaster ne peut pas être considérée comme le rejet d'une partie de la substance nucléaire, plutôt que toute autre division du noyau. Le processus de la caryokinèse est toujours identique à lui-même, et si dans un cas il a pour objet la reproduction, comment pourrions-nous dire que dans un autre cas il sert seulement à rejeter une partie du nucléus ? Si l'on adopte notre opinion, la production de globules polaires ou de quelque chose d'analogue dans la formation des spermatozoïdes, conformément à ce qu'a montré STRASBURGER, n'a plus rien d'étonnant. De semblables éléments rudimentaires sont le résultat d'efforts avortés pour continuer le mode originel de reproduction. » (V, pp. 281-283).

On voit tout de suite combien l'interprétation de WHITMAN se rapproche de celle que nous avons proposée. Tous deux nous attribuons à la production des globules polaires une signification historique et phylogénique. Toutefois, WHITMAN va plus loin que nous, en refusant à ce processus toute signification physiologique, et, par suite, en repoussant d'avance toute théorie plus ou moins semblable à celle de WEISMANN.

C'est là un point sur lequel nous avons laissé absolument le champ libre à de futures investigations.

Il y a, de plus, une différence assez considérable entre l'opinion de WHITMAN et la nôtre.

WHITMAN fait partir le cycle évolutif des Métazoaires de la cellule différenciée sexuellement, et les globules polaires représentent pour lui les derniers efforts de l'organisme, pour s'accroître par voie asexuée. Ce sont des éléments épuisés (*effete formations*), la fin d'un organisme pluricellulaire.

Pour nous, le point de départ du cycle doit être pris dans la cellule qui se sépare du parent, c'est-à-dire dans la cellule mise en liberté dans les glandes génitales. Cette cellule se comporte d'abord comme un Protozoaire, et répète le stade Protozoaire dans l'évolution du Métazoaire ; puis, après un certain nombre de divisions agames, dont les dernières donnent naissance à des êtres avortés (globules polaires), par suite de la concurrence vitale avec un élément unique plus favorisé (œuf), apparaît une conjugaison dont le produit évoluera désormais comme un organisme colonial homoplastidaire d'abord, et plus tard, hétéroplastidaire.

Quoi qu'il en soit, les deux interprétations ont évidemment beaucoup de points communs, et le fait qu'elles ont été émises d'une façon absolument indépendante¹ ne peut qu'augmenter leur valeur scientifique.

III.

Depuis quelques années, les observations sur les globules polaires se sont beaucoup multipliées. Au point de vue qui nous intéresse, les découvertes les plus importantes sont les suivantes :

1° Le second globule polaire primaire naît de la même façon que le premier, c'est-à-dire par mitose aux dépens du noyau de la grosse cellule sœur du premier globule primaire (BOVERI, WEISMANN, etc.) ;

2° Les globules polaires secondaires naissent par une division très

¹ WHITMAN ne paraît pas en effet avoir eu connaissance de mes publications antérieures.

souvent mitotique du premier globule primaire (BLOCHMANN, TRINCHESE, WEISMANN, etc.)¹.

Ces constatations sont absolument favorables à l'opinion que nous défendons. Mais les embryogénistes sont, en général, tellement habitués à considérer les globules polaires comme des éléments d'une nature extraordinaire, que les faits si simples que nous venons de rappeler sont généralement assez mal compris.

Très souvent, en effet, on dit que l'œuf produit successivement les deux globules polaires primaires, ou l'on parle de l'œuf après la sortie des globules polaires. Cette manière de s'exprimer est inexacte et dénature la réalité des choses. Quand l'œuf a donné naissance au premier globule polaire, il ne doit plus s'appeler l'*œuf*. C'est une nouvelle cellule, la sœur du premier globule polaire. De même lorsqu'une seconde mitose a donné naissance au deuxième globule polaire primaire, la grosse cellule sœur de celui-ci n'est plus l'*œuf*, mais bien la petite-fille de l'œuf, au même titre que le second globule. Pour plus de clarté, je proposerai d'appeler *gynocelle* la macrosphère fille de l'œuf, et *gynogamète* la macrosphère petite-fille de l'œuf. La *gynogamète* correspond au *gonocyte femelle* de É. van BENEDEEN ou au *gynoblaste femelle* de MINOT. C'est l'élément qui doit se conjuguer avec l'androgamète, et, par conséquent, l'élément différencié sexuellement (sexe femelle)².

Le schéma suivant représente les rapports mutuels des diverses cellules en question :

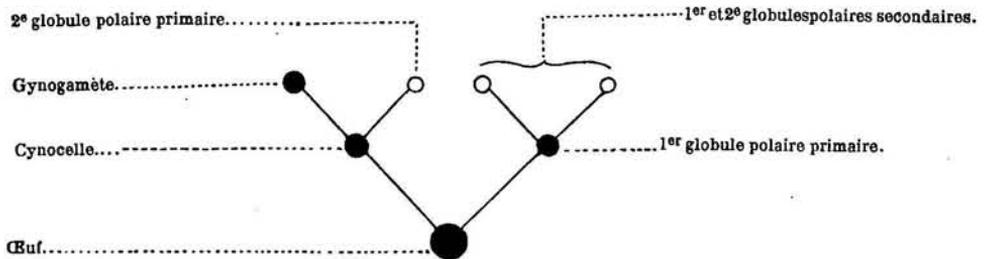


SCHÉMA I.

BOVERI est, je crois, un des rares zoologistes qui ait suffisamment insisté sur ce point (VII, p. 101-106). Malheureusement, son travail, publié

¹ BÜRSCHLI est certainement le premier observateur qui ait vu et figuré la division mitotique du premier globule polaire (I, Pl. I, fig. 16, *Nephelis*), mais influencé par le travail antérieur de ROBIN, il a pris pour un réaccolement des deux globules primaires ce qui est manifestement la division indirecte du premier de ces éléments.

² L'inégalité des produits dans la division des cellules de segmentation des Métazoaires a souvent fait commettre des erreurs analogues. Dans les segmentations épiboliques, où, au

dans un Recueil peu accessible, ne m'est connu que par le résumé qui en est donné dans les *Jahresberichte* de la Station zoologique de Naples.

WEISMANN, qui a tant contribué par ses belles observations à faire progresser nos connaissances relatives aux globules polaires, s'est laissé, comme le plus grand nombre de ses prédécesseurs, trop exclusivement entraîner vers le problème de la signification physiologique de ces éléments. La théorie très ingénieuse qu'il a proposée aura été certainement très utile à la science, par les nombreuses recherches qu'elle a suscitées, et les discussions intéressantes dont elle a été le point de départ.

Mais, en ce qui concerne les idées que nous développons en ce moment, on peut dire que l'hypothèse des plasmas germinaux et des idioplasmes n'a pas été d'une grande utilité. Aussi, parmi les jeunes zoologistes, GARNALT est peut-être le seul qui se soit prononcé dans le même sens que moi.

Cependant, en 1884, FLEMMING s'exprimait ainsi, avec la grande autorité qui s'attache à son nom :

« Ich gestehe deshalb dass ich die aussprechendste Auffassung der Richtungskörperbildung bis jetzt in der Theorie WHITMAN's finden möchte nach welcher der Prozess ein phylogenetisches Ueberbleibsel einer ungeschlechtlichen parthenogenetischen Fortpflanzung durch blosse Zelltheilung darstellen würde. »

IV.

Je veux croire que MAUPAS ne connaissait pas cette appréciation de FLEMMING, lorsqu'il condamnait si lestement, il y a quelques mois, mon hypothèse de 1877, dans son travail *Sur le rajeunissement karyogamique chez les Ciliés* (X, p. 461).

« Au mois de février dernier, dit-il, GIARD a présenté à la Société de Biologie (*Comptes rendus hebdomadaires*, 1889, p. 116-121), un travail

stade 8 par exemple, on observe quatre macrosphères et quatre microsphères, on a coutume de dire que les quatre grosses cellules du stade 4 ont donné naissance aux quatre petites cellules du stade 8, comme s'il s'agissait d'un simple bourgeonnement sans importance pour les macrosphères bourgeonnantse, et on continue à donner à celles-ci la même notation pendant la suite du fractionnement. Cependant les quatre macrosphères du stade 8 sont des cellules très différentes des macrosphères du stade 4. Chaque macrosphère du stade 4 a disparu en donnant naissance : 1° à une macrosphère du stade 8 ; 2° à une petite cellule exodermique du stade 8. C'est là un fait très important pour l'embryogénie générale et qui est souvent fort mal interprété par les zoologistes.

sur la signification des globules polaires. *Lui toujours si bien informé, même des publications les plus exotiques*, paraît ignorer totalement la série de communications présentées par moi à l'Académie des Sciences, pendant les années 1886-1888. Sa théorie de la formation des globules polaires, comme rappelant ontogénétiquement le stade Protozoaire dans l'évolution des Métazoaires, était, en effet, jugée et condamnée d'avance par mes recherches sur les Ciliés, puisque ceux-ci produisent des noyaux polaires absolument identiques à ceux des Métazoaires. »

Quel que soit le sens que MAUPAS ait voulu donner aux mots que j'ai soulignés, je les prends pour un éloge, et cet éloge m'est doublement agréable par la compétence de l'auteur et par le lieu où il est publié.

J'ai lu avec toute l'attention qu'elles méritent les diverses notes de MAUPAS, et si je n'y ai pas fait allusion dans ma précédente communication (**IX** et **IX bis**), c'est que, me trouvant obligé de choisir entre les faits qu'elles contenaient et les résultats contradictoires publiés quelque temps auparavant d'une façon très concise, mais très nette, par GRUBER, n'ayant pas fait d'ailleurs de recherches personnelles qui me permettent de me prononcer dans un sens ou dans l'autre, j'attendais un supplément d'information pour trancher le différend.

Le nouveau Mémoire de MAUPAS, si riche en observations faites avec beaucoup de soin et de sagacité sur des types nombreux appartenant aux divers groupes de Ciliés, me paraît mériter toute confiance. Les résultats sont exposés avec un développement considérable qui permet de saisir complètement la pensée de l'auteur. Aux figures et aux schémas de GRUBER sont opposés d'autres figures et d'autres schémas. Mais, en admettant la parfaite exactitude des résultats obtenus, il m'est impossible d'accepter, sans réserves, l'interprétation qu'en donne l'auteur, au moins en ce qui concerne les noyaux polaires ou leurs homologues chez les Ciliés.

Lorsque j'ai parlé de la répétition ontogénique d'un stade Protozoaire dans l'évolution des Métazoaires, j'avais en vue les Protozoaires typiques au point de vue de la constitution cellulaire, ceux chez lesquels on observe, à un instant donné, la production à l'intérieur d'un kyste de nombreuses cellules filles, momentanément en concurrence vitale, qui seront mises plus tard en liberté. De tels exemples, fréquents chez les *Mastigophora*, sont excessivement rares chez les Ciliés. Peut-être existe-t-il quelque chose d'analogue chez les Colpodes, si les curieuses observations de L. RHUMBLER viennent à être confirmées. Le cas bien connu de l'*Ichthyophthirius multifiliis* FOUQ. (*Chromatophagus parasiticus* KERB.) me

paraît se rattacher plutôt à la bipartition libre ordinaire des Ciliés par les cas intermédiaires de *Chilodon cucullus* et de *Prorodon* ou d'*Amphileptus*.

D'une manière générale, les Ciliés, avec leur organisme compliqué et *plurinucléaire*, doivent être considérés comme un rameau collatéral et non comme la souche des Métazoaires. On peut les comparer, sans doute, soit à la cellule endodermique des Dicyémiens, soit à l'embryon du *Peripatus*, soit à certaines cellules plurinucléées à croissance rapide des végétaux et des animaux supérieurs. La ressemblance avec l'embryon du Péripate est même si grande que, tout récemment encore, Ad. SEDGWICK l'a invoquée comme une nouvelle démonstration de la parenté directe des Infusoires et des Métazoaires ¹.

Mais les Péripates, comme les Dicyémiens, sont à la fois des types archaïques et des types *vieux*, et je considère l'état plurinucléaire de ces animaux comme une condensation embryogénique, plutôt que comme un état primitif tel que celui des Ciliés.

Il n'en est pas moins vrai que les Ciliés doivent partir d'un point assez élevé du tronc commun, d'où sortent également les Métazoaires, et il n'est pas étonnant que, comme ces derniers, ils reproduisent dans leur évolution certains traits du développement des Protozoaires inférieurs.

La production des globules polaires étant essentiellement, ainsi que le reconnaît MAUPAS, un phénomène nucléaire, il n'est pas surprenant non plus que les êtres *plurinucléaires* se rapprochent à cet égard des êtres *pluricellulaires*. La concurrence vitale s'exerce entre les noyaux libres à l'intérieur d'une cellule de la même façon qu'entre les cellules libres à l'intérieur d'un kyste.

L'existence de noyaux homologues aux globules polaires chez les Ciliés ne condamne pas plus mon hypothèse relative à la signification morphologique de ces productions, que l'existence d'un poumon chez les *Dipnoi* ne condamne l'hypothèse qui fait dériver cet organe de la vessie natatoire des Poissons chez les Vertébrés supérieurs.

V.

Voyons maintenant comment on peut homologuer les diverses phases de la karyogamie des Ciliés avec ce qui se passe dans la reproduction sexuée des Métazoaires.

¹ The ancestral Metazoon will no longer be looked upon as a colonial Protozoon, but rather as having the nature of a multinucleated infusorian with a mouth leading into a central vacuolated mass of protoplasm. (*A monograph of the development of Peripatus capensis*, 1888, pp. 48 et 49).

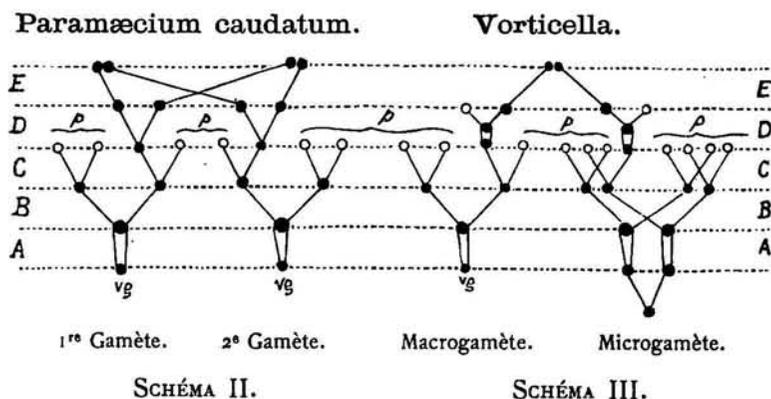
Je ne puis, on le comprend, résumer l'important mémoire de MAUPAS, qui contient 360 pages et 15 planches.

Le Lecteur qui voudra suivre avec fruit la présente discussion, devra lire attentivement ce beau travail.

MAUPAS a eu l'ingénieuse idée de figurer, par des diagrammes, les nombreuses divisions que subissent les micronucléus des Ciliés pendant le phénomène de la conjugaison. Je reproduis ci-dessous les plus importants, de ces diagrammes, en supprimant toute la partie relative à la reconstitution de l'état de repos et aux premières bipartitions, en me limitant, par conséquent, aux processus qui précèdent la conjugaison, les seuls qui nous intéressent pour le sujet en question.

Laissant également de côté tous les détails secondaires, je prendrai deux types seulement : 1° un type tel que *Paramecium caudatum*, où les deux gamètes semblent absolument équivalentes, et persistent après la conjugaison ; 2° un type tel que les Vorticelles, où la conjugaison se rapproche de celle des Métazoaires, en ce qu'une des deux gamètes est morphologiquement différente de l'autre, et disparaît complètement dans le phénomène de la zygose.

Voici ces deux schémas, avec l'interprétation que leur donne MAUPAS :



Les lettres *vg* et *p* indiquent les homologues (d'après MAUPAS) de la vésicule germinative et des globules polaires des Métazoaires.

Comme on le voit sur ces diagrammes, MAUPAS homologue à la vésicule germinative des Métazoaires le ou les micronucléus de son stade de début, éléments qui existent chez les Ciliés, à côté du macronucléus pendant la vie purement végétative de ces animaux. Or, chez les Métazoaires, les cellules qui existent dans les glandes génitales, mâles ou femelles, pendant

la période de repos sexuel, ne sont pas en général les ovules et les spermatozoïdes. Ceux-ci ne prendront naissance qu'après une série de divisions successives en nombre variable des cellules épithéliales des glandes génitales.

L'homologation établie par MAUPAS, crée, en outre, une difficulté particulière dans le cas des Vorticelles, où le micronucléus de la microgamète au stade de début n'est plus, d'après MAUPAS lui-même, homologue de celui de la macrogamète, mais fournit par une mitose antérieure deux nucléus homologues de ce dernier. Au lieu de fixer un point de départ arbitraire, et basé uniquement sur une ressemblance dans l'état du spirème nucléaire, ressemblance qui peut convenir à bien d'autres noyaux qu'à la vésicule germinative ¹, je crois qu'il vaudrait mieux partir du second globule polaire que nous pouvons toujours définir d'une façon précise, et reconnaître sans hésitation.

Le second globule polaire est, en effet, le noyau frère du pronucléus femelle, ou, pour rester dans les termes plus larges et susceptibles de s'appliquer aux deux sexes des Métazoaires et aux Ciliés, c'est le noyau frère du noyau de conjugaison.

Quand il y a deux noyaux de conjugaison dans chaque infusoire, comme dans le cas des Paramécies et de la majorité des Ciliés, l'un des noyaux de conjugaison joue le rôle de deuxième globule polaire par rapport à l'autre. On peut, si l'on veut, donner le nom de globule polaire à l'élément mobile.

Le second globule polaire est un élément rudimentaire chez tous les Métazoaires : il se présente avec le même caractère chez les Vorticelles, qui sont, parmi les Ciliés, ceux dont la différenciation sexuelle se rapproche le plus de l'amphigonie telle qu'elle existe chez les êtres pluricellulaires. Le noyau frère du pronucléus de conjugaison de la macrogamète est un second globule polaire, le noyau frère du pronucléus de conjugaison de la microgamète est un *nebenkern*. Chez les autres Ciliés, le second globule polaire garde sa fonction sexuelle, c'est un des micronucléus de conjugaison.

Comme nous l'avons démontré plus haut, le premier globule polaire, aussi bien chez les Métazoaires que chez les Ciliés, peut être dit l'*oncle* du second. Il est représenté à la fin du stade C des Ciliés par le noyau frère de celui qui donnera naissance aux noyaux de conjugaison. Ce

¹ Le phénomène de grossissement que présente ce noyau n'est pas non plus caractéristique puisque nous le retrouvons chez les Vorticelles au stade D, dans le noyau qui va fournir les gamètes. Voir le schéma ci-dessus.

noyau paraît avorter sans se diviser, tandis que, chez les Métazoaires, il subit encore assez fréquemment (pas toujours), une division, soit directe, soit indirecte. Il est possible, d'ailleurs, que la division du premier globule polaire se retrouve chez certains Ciliés. MAUPAS a montré, en effet, que chez les Oxytrichides et les Euplotides, un des quatre micronucléus de la fin du stade C parfaitement équivalent à celui qui donnera naissance aux pronucléus de conjugaison et, par suite, équivalent au premier globule polaire, se divise en deux noyaux destinés à disparaître.

L'homologue de la vésicule germinative serait donc pour nous l'un des micronucléus de la fin du stade B, celui qui donne naissance au premier globule polaire, et indirectement aux futurs noyaux génitaux.

Les schémas de MAUPAS devraient par suite, selon nous, être interprétés de la manière suivante :

Paramæcium caudatum.

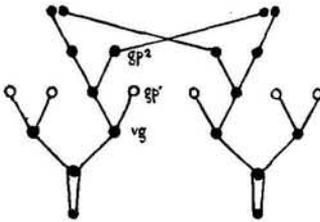


SCHÉMA IV.

Vorticella.

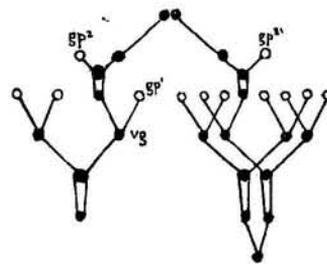


SCHÉMA V.

vg, Vésicule germinative; *gp¹*, premier globule polaire; *gp²*, second globule polaire
gp²', noyau frère du noyau de conjugaison dans la microgamète.

Quant aux autres éléments nucléaires (en nombre variable) morphologiquement équivalents à celui qui représente la vésicule germinative, je les considère volontiers comme les homologues des ovules avortés de l'œuf des Insectes, de la Sacculine, de certaines Annélides, des Ascidies, etc., etc. Ils sont aussi homologues des noyaux des *cellules-restes* dans la spermatogénèse du *Cossus ligniperda* (GILSON), ou des noyaux accessoires des Chætognathes (BOLLES LEE) ¹. Les noyaux accessoires des sperma-

¹ Je précise les exemples parce que, comme le fait très justement remarquer MAUPAS, on a décrit sous le nom de noyau accessoire des productions si diverses (parfois de simples vacuoles !) qu'il est bien difficile pour le moment d'indiquer la signification morphologique de chacune d'elles.

tides des Chætonathes représentent probablement les globules polaires de l'élément mâle ¹.

Généralement, chez les Métazoaires, les divisions nucléaires qui donnent naissance aux pronucléus de fécondation sont plus fréquentes pour le spermatozoïde que pour le pronucléus femelle : nous avons vu que, d'après MAUPAS, il y a également des divisions nucléaires plus nombreuses dans la formation du pronucléus mâle chez la microgamète des Vorticelles.

Notre interprétation offre encore l'avantage d'élucider le fait, difficile à comprendre dans l'hypothèse de MAUPAS, de la division mitotique du micronucléus homologue du noyau de l'œuf, après la naissance des globules polaires et avant la conjugaison. Les efforts de MAUPAS pour interpréter cette division, nullement concordante avec ce qu'on observe chez les Métazoaires, me semblent assez malheureux. Que les cellules des glandes génitales des Métazoaires soient en puissance mâles ou femelles, cela est très probable, et récemment encore, mon collègue et ami, le professeur HERRMANN ², me montrait de magnifiques ovules sur une coupe de testicule de homard, mais toujours la différenciation sexuelle *morphologique* s'accomplit dans ces cellules génitales bien avant l'époque que MAUPAS lui assigne chez les Ciliés. La différenciation sexuelle *physiologique* n'est complète qu'après l'expulsion des globules polaires et leurs équivalents dans le spermatozoïde. L'hermaphroditisme nucléaire des Ciliés correspond non pas à l'hermaphroditisme cellulaire des cellules épithéliales tapissant les parois des glandes génitales, mais à l'hermaphroditisme nucléaire de la gynocelle ou du spermatozoïde avant la naissance du deuxième globule polaire ou du noyau accessoire.

Il me paraît qu'on pourrait pousser plus loin l'homologation entre les Ciliés et les Métazoaires, et considérer les stades F, G₁, et G₂ de MAUPAS comme représentant, chez les Ciliés, les premières phases de la segmentation de l'œuf fécondé. La ressemblance est toujours frappante si l'on prend pour termes de comparaison des œufs à segmentation intravitelline, tels que ceux de *Pieris* (BOBRETZKY) ou de *Myriothele* (KOROTNEFF). Le stade H de MAUPAS correspondrait, dans ce cas, aux stades ultérieurs d'individualisation des cellules de segmentation.

Quant aux végétaux, mes connaissances botaniques ne me permettent pas de suivre de très près les homologues ; je crois toutefois que, chez les

¹ PLATNER me paraît absolument dans le vrai quand il affirme que le noyau accessoire des spermatogonies et des spermatozytes ne peut être comparé aux corpuscules polaires.

² HERRMANN. Sur la structure et le développement des spermatozoïdes chez les Décapodes. *Bulletin scientifique*, Tome XXII, page 43, Pl. III, fig. 7.

Cycadées, les Conifères et les Gnétacées, les globules polaires sont représentés dans le pollen, comme dit GUIGNARD¹, par les cellules soi-disant prothalliennes, dont la formation successive et l'avortement ultérieur rappellent tout à fait l'élimination des cellules polaires des Métazoaires. Telle est aussi, je pense, l'opinion de STRASBURGER.

C'est une homologie de plus à ajouter à celles qu'indique MAUPAS, et qui me paraissent, pour la plupart, très acceptables.

VI.

Il est important de faire remarquer, en terminant, que les considérations morphologiques exposées ci-dessus nous donnent cependant certains renseignements sur la signification physiologique des globules polaires.

La comparaison des schémas I et V, me paraît démontrer d'une façon incontestable, que le second globule polaire des Métazoaires est l'équivalent du noyau (gp^2), frère du noyau de conjugaison dans la macrogamète des Vorticelles, le *Nebenkern* des Métazoaires étant l'homologue du noyau ($gp^{2'}$), frère du noyau de conjugaison dans la macrogamète.

D'autre part, il n'est pas douteux que ces éléments (gp^2 , $gp^{2'}$), destinés à avorter chez les Vorticelles, correspondent respectivement aux deuxièmes noyaux de conjugaison des autres Ciliés.

Nous sommes ainsi conduits à considérer le second globule polaire comme l'élément de conjugaison mobile (élément mâle), du noyau de la gynocelle, et le *Nebenkern* comme l'élément de conjugaison fixe (élément femelle) du spermatide.

La théorie de l'hermaphrodisme des noyaux progéniteurs se trouve ainsi plus solidement établie, et, comme on le voit par ce qui précède, l'interprétation de MINOT semble préférable à celle de van BENEDEEN : On doit homologuer, non pas l'œuf au spermatozoïde et le second globule polaire au noyau accessoire, mais bien l'œuf au noyau accessoire et le second globule polaire au spermatozoïde.

On comprend aussi, d'après cela, pourquoi le second globule polaire n'est pas expulsé dans le développement des œufs nécessairement parthénogénétiques. Dans ce cas, c'est la gynocelle hermaphrodite qui continue à se diviser par voie agame, par suite d'une abréviation du processus évolutif due à des conditions favorables (chaleur, nourriture abondante, etc.).

Paris, le 10 Janvier 1890.

¹ GUIGNARD. Observations sur le pollen des Cycadées (*Journal de Botanique*, 1889, 1^{er} et 16 juillet. Pl. 5, fig. 20-25).

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.

-
- I. BÜTSCHLI, O., Studien ueber die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zelltheilung und die Conjugation der Infusorien. Frankfurt a. M. 1876 (*Abhandl. d. Senkenb. Naturf. Gesellsch. X Bd.*).
- II. GIARD, A., L'œuf et les débuts de l'évolution (*Bulletin scientifique du département du Nord et de la Belgique*, t. VIII, 1876, p. 253).
- III. BÜTSCHLI, O., Entwicklungsgeschichtliche Beiträge (*Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd XXIX, p. 216, 1877).
- IV et IV^{bis}. GIARD, A., Sur la signification morphologique des globules polaires (*Revue scientifique*, t. XX, n° 13, 29 sept. 1877, p. 300). — Voir aussi *Association française pour l'avancement des sciences*. Congrès du Havre, 1877, t. VI, p. 624).
- V. WHITMAN, C.-O., The Embryology of Clepsine (*Quarterly journal of microscopical science*. Vol. XVIII, n° 5, 1878, v. 256 et suiv.).
- VI. FLEMMING, W., Ueber Bauverhältnisse, Befruchtung und erste Theilung der thierischen Eizelle (*Biologisches Centralblatt*, III. Bd, n° 21, p. 654, 1884).
- VII. BOVERI, Ueber die Bedeutung der Richtungskörper (*Sitz. ber. Ges. Morph. Phys. München*, 2. Bd, p. 101-106, 1886).
- VIII. GARNAULT, Fécondation chez *Helix aspersa* et *Arion* (*Zoologischer Anzeiger*, 1888-89, n°s 296-298).
- IX et IX^{bis}. GIARD, A., Sur la signification des globules polaires (*Comptes rendus des séances de la Société de Biologie*, 16 févr. 1889). Travail republié avec additions dans *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique*, t. XX, 1889, pp. 95-104.
- X. MAUPAS, Sur le rajeunissement karyogamique des Ciliés (*Archives de Zoologie expérimentale* (2), VII, 1889, p. 461).
-

LXXVI

SUR UN POINT DE L'HISTOIRE
DES GLOBULES POLAIRES ¹.

Dans un rapport sur un mémoire récent de M. P. FRANCOTTE présenté à l'Académie royale de Belgique, M. le professeur Éd. van BENEDEN s'exprime ainsi :

« L'opinion qui fait des globules polaires des équivalents morphologiques de l'œuf, a été formulée, pour la première fois, par MARK en 1881 et aussitôt après, défendue par BÜTSCHLI; elle a rallié la plupart des embryologistes et se fonde sur des faits d'ordre divers. » (*Bull. Acad. roy. Belgique*, t. XXXIII, 1897, n° 4, p. 280.)

Qu'il me soit permis de faire remarquer que dès 1876 j'ai exposé le premier, je pense, l'opinion rappelée ci-dessus par M. Éd. van BENEDEN, dans mon cours à la Faculté des sciences de Lille, résumé dans le *Bulletin scientifique du département du Nord*, t. VIII, 1876, p. 252 et suiv.

En 1877, j'ai développé de nouveau mes vues sur la question au Congrès de l'Association française pour l'avancement des sciences au Havre (Section de zoologie, 25 août 1877). H. FOL assistait à la séance et n'a même pas tenté de soutenir son ancienne interprétation des *corpuscules de rebut*.

Dès la même année, par conséquent quatre ans avant le travail de MARK, BÜTSCHLI se ralliait à la même manière de voir et reconnaissait ma priorité dans les termes suivants :

« Il ressort de tout cela que l'opinion émise par GIARD sur l'origine de ces corps problématiques (les globules polaires), opinion dont la grande vraisemblance m'a frappé aussi, de mon côté, s'accorde très facilement avec mes observations antérieures ². »

¹ *Comptes rendus de la Société de Biologie*, 1897, p. 549.

² Es geht daraus jedenfalls hervor, dass die von GIARD geäußerte Ansicht über die Entstehung der fraglichen Körper auf dessen grosse Wahrscheinlichkeit ich nun auch unabhängig von ihm aufmerksam wurde, sich mit meinen früheren Beobachtungen leicht in Einklang bringen lässt. » *Zeitschr. f. wiss. Zool.* Bd XXIX, 1877, p. 216.

En 1878, C.-O WHITMAN arrivait d'une façon indépendante à une conception analogue de la valeur morphologique des globules polaires. (The embryology of Clepsine, *Quarterly Journal of microscop. Science*, t. XVIII, 1878, p. 256.)

Puis vint, en 1881, le beau mémoire sur l'embryogénie de la Limace, par E. L. MARK, qui, d'ailleurs, dans sa bibliographie, cite très consciencieusement mes recherches antérieures¹.

Enfin, comme malgré les arguments apportés par GARNULT, par BLOCHMANN, par HERTWIG, par BOVERI, par TRINCHESE, comme malgré la haute autorité de FLEMMING, la question semblait encore controversée, j'ai, en 1889-1890, soit ici même (*C. R. de la Société de Biologie*, 16 février 1889), soit dans le *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique* (t. XXII, 1890, p. 202 et suiv.), discuté à nouveau les faits anciens ou récents qui me paraissaient mettre hors de doute la signification cellulaire et la valeur comme œufs rudimentaires des corpuscules de direction. J'ai en même temps résumé avec soin l'historique du sujet².

Au reste, pour des raisons qu'il est inutile de préciser en ce moment, M. P. FRANCOU a été plus à portée que beaucoup d'autres de connaître et mes travaux et le sens de mon enseignement sur l'embryogénie générale. Je m'empresse d'ajouter d'ailleurs, que cela ne diminue en rien la valeur de la belle démonstration que M. FRANCOU a donné *a posteriori* de la vraie nature des globules polaires en observant la fécondation accidentelle par un spermatozoïde, du premier globule primaire dans des œufs exceptionnellement gros d'une Planaire marine, *Prostheceraeus vittatus*, atteinte de gigantisme.

¹ E. L. MARK. Maturation, fecundation, and segmentation of *Limax campestris* Binney (*Bulletin of the Museum of comparative Zoölogy at Harvard College* IV, part II, n° 12, 1881).

² Comme on le voit par cet exposé, ce n'est pas sans difficulté que l'opinion que j'ai défendue depuis vingt ans et qui attribue à une vraie mitose typique (non à une figure *ypsiliforme*) la naissance des globules polaires a peu à peu pénétré dans la science et rallié, comme le dit Éd. van BENEDEEN, la plupart des embryologistes. Mais dès 1891, mes droits de priorité ont été nettement reconnus. Voir O. HERTWIG. *Traité d'embryologie*, traduction de la 3^e édition allemande par CH. JULIN, p. 33, note.

LXXVII

LES IDÉES DE HANS DRIESCH
SUR LES GLOBULES POLAIRES ¹.

« Il est des morts qu'il faut qu'on tue ! » Telle est la défunte théorie de H. FOL relative aux globules polaires, théorie qui consistait à considérer ces éléments comme des excréments de la cellule-œuf. Bien que cette manière de voir ait été maintes fois réfutée depuis près d'un quart de siècle et que la valeur des *Richtungskörper* soit aujourd'hui reconnue par les embryologistes les plus éminents (BÜRSCHLI, E. L. MARK, BOVERI, O. HERTWIG, É. VAN BENEDEN, etc.), on voit encore la vieille erreur réapparaître de temps en temps avec une prétention à la nouveauté. S'il n'y a pas lieu de s'inquiéter de ces récidives lorsqu'elles se produisent çà et là dans des mémoires spéciaux, il importe au contraire de les combattre énergiquement quand on les rencontre dans des publications très estimables et destinées à un large public, dans des œuvres de vulgarisation au meilleur sens du mot. C'est pourquoi je crois nécessaire de protester ici contre un passage de la savante *Revue des problèmes de physiologie embryogénique*, récemment publiée par Hans DRIESCH dans les *Ergebnisse* de MERKEL et BONNET ².

DRIESCH affirme qu'on ne sait rien de certain sur la *signification* des globules polaires, que ces éléments ne sont que des *excreta* de l'œuf (*Sie sind gleichsam nur ein Excret der Eizelle*) et que leur lieu de formation est souvent tout à fait indéterminé. Il ajoute que le protoplasme de ces éléments n'est pas de même nature que celui de l'œuf, et il en donne comme preuve, outre leur différence de taille, le fait qu'ils ne sont jamais fécondés, tandis que de petits fragments de la cellule-œuf sont susceptibles de fécondation ³. (*Sie, meines Wissens, nie befruchtet werden, während solches bei sehr kleinen Eifragmenten noch geschieht*).

En ce qui concerne la nature des globules polaires, leur mode de formation et leur signification morphologique, il me suffira de renvoyer

¹ *Comptes rendus de la Société de Biologie*, t. 52, 1900, p. 44.

² DRIESCH (Hans). *Resultate und Probleme der Entwicklungsphysiologie der Tiere*, *Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte*, Band VIII, 1898, Wiesbaden, 1899, p. 750, note 1.

³ DRIESCH emploie ici le mot fécondation dans le sens abusif qu'on lui a parfois donné lorsqu'il s'agit des phénomènes de mérogonie ; mais cela a peu d'importance pour la question actuelle.

DRIESCH aux mémoires des embryogénistes dont j'ai parlé ci-dessus et à mes propres recherches résumées à plusieurs reprises dans les *Comptes rendus de la Société de Biologie* ¹ ou dans le *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique* ².

Pour ce qui est de la nature différente du cytoplasme des globules et de celui de l'œuf, il me semble difficile d'en trouver des preuves soit morphologiques, soit physiologiques. Les globules polaires sont souvent animés, comme l'ovule jeune, de mouvements amœboïdes. Ils se comportent à l'égard des colorants comme les cellules ovulaires (gynocelle ou gynogamète). Leur taille n'est pas toujours si remarquablement inférieure à celle de l'œuf. Chez certains Nudibranches, chez la Limace, chez l'*Hemioniscus balani* (MESNIL et CAULLERY), les *Richtungskörper* sont remarquablement gros.

Enfin chez la Planaire marine *Prosthecereus vittatus*, P. FRANCOTTE a vu que le premier globule polaire peut atteindre le quart, le tiers et même presque le volume de l'œuf et qu'il est susceptible d'être fécondé et de produire des *gastrula* dont la taille varie naturellement avec celle de l'élément qui leur a donné naissance.

Le superbe mémoire de FRANCOTTE fournit donc la démonstration la plus évidente de l'opinion que j'ai le premier défendue ³ et qui consiste à considérer les globules polaires comme des cellules sœurs de la gynocelle et de la gynogamète et le plus souvent rudimentaires. Les résultats de FRANCOTTE et leurs conséquences ont été contrôlés par É. VAN BENEDEN ⁴.

Que des recherches aussi importantes accompagnées d'excellentes photographies aient échappé à l'érudition de H. DRIESCH, cela ne peut être dû qu'au mépris exagéré que cet embryologiste distingué professe pour ce qu'il appelle les œuvres descriptives et aussi sans doute à la façon à mon avis trop étroite dont, à l'exemple de nombreux physiologistes, il comprend la méthode expérimentale. Les recherches de FRANCOTTE sont,

¹ GIARD (Alfred). Sur un point de l'histoire des globules polaires. *Comptes rendus de la Société de Biologie*, 5 juin 1897, p. 349-351.

² GIARD (Alfred). Sur les globules polaires et les homologues de ces éléments chez les Infusoires ciliés. *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique*, t. XXII, 1890, p. 202-221.

³ FRANCOTTE (P.). Recherches sur la maturation, la fécondation et la segmentation chez les Polyclades. Rapport de M. le professeur É. van BENEDEN dans *Bull. Acad. Belgique*, 67^e année, XXXIII, 1897, p. 278-283. — Lire surtout : FRANCOTTE (P.). Recherches sur la maturation, la fécondation et la segmentation chez les Polyclades. *Mém. cour. et mém. des savants étrangers, Acad. roy. de Belgique*, t. LV, p. 73, photo 84, pl. 3, 1897.

⁴ Van BENEDEN (Édouard). Sur deux points de l'histoire des globules polaires. *Bull. Acad. Belgique*, 67^e année, XXXIV, 1897, p. 21-24.

il me semble, beaucoup plus expérimentales que bien des publications de l'école néovitaliste de Naples.

Hans DRIESCH me pardonnera, je l'espère, ces critiques, puisqu'il déclare lui-même (*loc. cit.*, p. 716, ligne 27) qu'en exposant dans des *Berichte* ses propres idées, il a surtout pour but de provoquer la contradiction (*Weil es zum Widerspruch reizt*).

B. — FÉCONDATION

LXXVIII

SUR LES MODIFICATIONS

QUE SUBIT L'ŒUF DES MÉDUSES

PHANÉROCARPES AVANT LA FÉCONDATION ¹.

Nous prendrons pour type l'œuf de *Rhizostoma Cuvieri*. Cette belle Méduse est rejetée en grande abondance pendant tout l'automne sur la plage de Wimereux, avec *Chrysaora hyoscella* et quelques autres Acalèphes.

Les œufs les plus petits pris dans l'ovaire sont formés par un vitellus transparent renfermant une vésicule germinative et un nucléole. On n'y reconnaît pas encore de membrane d'enveloppe. A mesure que l'œuf grandit, sa transparence diminue ; le vitellus se charge de deutoplasme et la vésicule germinative devient moins facile à apercevoir ; en même temps, on distingue à la périphérie une membrane vitelline très délicate, intimement appliquée contre le vitellus. A un stade ultérieur, l'œuf présente à sa périphérie une série de sphérules également réparties sur toute sa surface, remplies d'une substance parfaitement hyaline et séparées de la membrane externe par une mince couche de protoplasme granuleux, identique à celui qui occupe le centre et recouvre la vésicule germinative. Une coupe optique de l'œuf peut alors être comparée grossièrement à celle d'une jeune tige végétale, au moment de l'apparition du premier cercle de faisceaux vasculaires qui divisent le parenchyme en trois parties : l'une centrale, l'autre périphérique, la troisième radiale, reliant les deux premières. Les sphérules hyalines s'accroissent rapidement, deviennent tangentes entre elles en même temps qu'elles atteignent la membrane vitelline. A un faible grossissement, il semble que le vitellus soit entouré d'une couche de cellules qui se projettent à sa périphérie

Comptes rendus de l'Académie des Sciences, 19 mars 1877. La figure a été publiée dans la Notice sur les titres et travaux scientifiques de GIARD.

suivant des rectangles. A un grossissement plus considérable, on voit que la masse protoplasmique granuleuse centrale est reliée à la membrane vitelline par une foule de petites colonnettes élargies à leurs deux extrémités comme les colonnes formées dans une grotte par la réunion des stalactites et des stalagmites. Ces colonnettes sont constituées par un protoplasme moins granuleux que celui du centre de l'œuf. Enfin au moment où l'œuf arrive à maturité, les colonnettes se rompent et ne

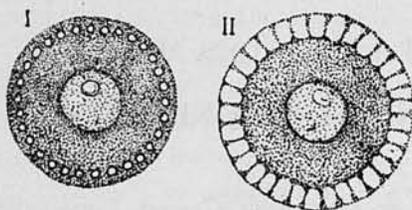


Fig. 17. — Œuf de *Rhizostoma Cuvieri*.

I. — Coupe optique de l'œuf montrant les petites sphérules régulièrement réparties vers sa surface et séparées de la membrane vitelline par le vitellus.

II. — Coupe optique à un stade plus avancé montrant les sphérules plus grandes et devenues tangentés à la membrane du vitellus.

les phases antérieures, il a donné une interprétation fautive des apparences observées. Il considère les œufs des Cyanées comme pourvus d'une membrane vitelline d'une épaisseur assez grande et percés d'un très grand nombre de pores conduisant de l'extérieur à l'intérieur, tels, dit-il, qu'on les retrouve dans l'œuf de quelques Mammifères, peut-être chez tous et aussi chez l'œuf de plusieurs Poissons téléostéens, où ces pores acquièrent cependant des dimensions beaucoup plus considérables. Il est évident que ces prétendus pores ne sont autre chose que les colonnes d'un protoplasme plus clair dont nous avons parlé. Ainsi tombent également les suppositions de HARTING relativement au rôle physiologique de ces pores qu'il croit pouvoir servir à la respiration de l'œuf et peut-être aussi au passage des spermatozoïdes.

Les précédentes observations ont été faites à Wimereux pendant le mois de septembre 1875. Elles font partie d'un ensemble de recherches non encore achevées sur le développement des Médusaires, et je ne me

¹ HARTING. Notices zoologiques. (*Niederländisches Archiv.*, Bd II, Heft III).

laissent plus d'autre trace que de très légers épaisissements de la membrane vitelline aux points qui leur servaient d'attache. On a donc alors une masse granuleuse centrale dans laquelle la vésicule germinative n'est plus directement observable, et autour de cette masse une zone transparente qui la sépare de la membrane vitelline.

Le professeur HARTING a vu sur les œufs de *Cyanæa larmarckii* et de *C. capillata* le stade où existent les colonnettes ¹, mais n'ayant pas suivi complètement

décide à les publier aujourd'hui que parce qu'elles me paraissent acquérir une généralité et une importance beaucoup plus grandes que je ne l'aurais supposé d'abord, grâce aux magnifiques recherches de WEISMANN sur l'œuf des Daphnoïdés (Cladocères) ¹.

WEISMANN a observé un processus tout à fait semblable à celui que nous venons de décrire dans la formation de ce qu'il appelle la coque (*Schale*) de l'œuf d'hiver des genres *Polyphemus*, *Sida* et *Daphnella*. Il est remarquable que, dans ce cas comme dans celui des Méduses, l'œuf subit une incubation assez longue dans un milieu spécial fourni par l'organisme maternel.

L'excrétion des vésicules hyalines qui se produit sur toute la périphérie du vitellus de l'œuf de *Rhizostoma* pourrait, chez d'autres animaux, être limitée en un point de la surface; le phénomène prendrait alors l'apparence de la sortie de globules excrétés. On peut, en présence de ce processus, se demander si les phénomènes fréquemment signalés de rejet d'une certaine partie de vitellus au moment de la maturation de l'œuf doivent être considérés comme équivalents chez tous les animaux où on les a observés. BÜTSCHLI a montré de la façon la plus nette que les corpuscules de direction de l'œuf de *Limnæus*, de *Succinea*, de *Nephele vulgaris* et de *Cucullanus elegans* prennent naissance par le procédé de division cellulaire. Je puis ajouter qu'il en est de même chez les *Salmacina dysteri* et les *Spirorbis*. Chez ces divers animaux, les corpuscules excrétés ont la valeur de *cellules rudimentaires* ayant une signification atavique et ne peuvent être convenablement appelés *corpuscules de rebut*. Ce nom convient, au contraire, aux matériaux non cellulaires qui, rejetés par le vitellus, servent à la formation d'organes accessoires de l'œuf, par exemple de la coque ou de la membrane vitelline. Telles sont les vésicules hyalines de l'œuf de *Rhizostoma Cuvieri*.

19 mars 1877.

¹ WEISMANN. Zur Naturgesch. der Daphnoiden. (*Zeitschrift für Wiss. Zoologie*, XXVII Bd, 1 et 2 Heft.)

LXXIX

SUR LA FÉCONDATION DES ÉCHINODERMES ¹

... Je n'ai pas cru devoir, comme l'a fait M. FOL, m'adresser d'abord à des œufs pondus par des *individus malades* et considérer comme typiques les phénomènes observés dans de semblables conditions. J'ai mis, au contraire, tous mes soins à me procurer des Oursins et des Étoiles de mer parfaitement frais et récemment pêchés : le plus souvent, je recueillis moi-même les matériaux dont je devais me servir.

Je ne crois pas non plus à la nécessité de n'employer le sperme qu'à dose homœopathique ; ce n'est pas ainsi qu'opère la nature. D'ailleurs, si, comme le prétend M. FOL, il ne doit pas y avoir, dans le liquide destiné à la fécondation, pour chaque ovule, que trois ou quatre spermatozoaires, comment se fait-il que ses dessins (exécutés sans doute d'après des préparations longtemps conservées) représentent jusqu'à onze spermatozoïdes pour une portion très limitée de la surface de l'œuf ?

M. FOL affirme que mon manuel opératoire coupe court à toute observation exacte, en menaçant les œufs d'une prompte asphyxie. Or voici comment, après divers essais, je fais la plupart de mes observations : les animaux sont recueillis, autant que possible, dans des vases séparés ; j'ai remarqué qu'en mettant ensemble plusieurs Oursins et surtout plusieurs Astéries, un certain nombre d'œufs peuvent être fécondés avant la ponte à l'intérieur de l'animal mère. Les œufs provenant d'une ponte normale ou provoquée sont placés dans un cristalliseur renfermant de l'eau de mer ancienne, et fécondés par du sperme frais, lancé à l'aide d'une pipette ; une autre pipette sert à reprendre immédiatement un certain nombre d'œufs, pour les observer au microscope. Je crois me trouver ainsi dans les conditions les plus voisines de la réalité, et je pense que les œufs sont moins asphyxiés que s'ils étaient renfermés sous un compresseur. Ils le sont d'ailleurs si peu, qu'un certain nombre d'entre eux, replacés dans une quantité d'eau suffisante, ont continué à évoluer.

Je dois dire cependant que je n'ai pas été aussi heureux que M. FOL : jamais *tous* les œufs mis en expérience ne se sont développés avec la plus parfaite régularité, et j'estime à 10 ou 15 pour 100 le nombre des cas

¹ *Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, 13 août 1877.

pathologiques ou tératologiques que j'ai observés. Je ne range pas parmi ces cas pathologiques les œufs présentant immédiatement un *tétraster* ; de semblables cas se rencontrent très fréquemment chez certains Mollusques (*Eolis despecta*, *Ancula cristata*) et je les considère comme une simple abréviation ontogénique, ne donnant nullement naissance à une monstruosité. Ces faits sont, pour moi, comparables à des observations analogues faites par STRASBURGER dans l'ovule des Gymnospermes.

Je connais parfaitement la saillie des œufs non mûrs, dont parle M. FOL, et que j'appelle *saillie pédonculaire* ; elle correspond, en effet, au point d'adhérence de l'ovule avec le follicule ovarien. Elle est très facile à observer chez l'*Amphidotus cordatus*, dont l'œuf constitue un type d'étude excellent à plusieurs points de vue. Je citerai seulement, en passant, la différence de taille considérable qui existe, chez ce type, entre la tache de WAGNER et le pronucléus femelle. Il est clair que la *saillie pédonculaire* n'a aucun rapport directe avec la *protubérance hyaline* ; peut-être cependant reste-t-il, au point où il existait cette saillie, quelque chose de comparable à un micropyle, facilitant le passage du spermatozoïde à travers la couche muqueuse. Je n'ai aucune observation précise à cet égard ; mais, quoi qu'il en soit, l'affirmation de M. FOL, qu'il n'existe par chez l'Oursin de protubérance hyaline, me paraît sans fondement pour le *Psammechinus* où cette protubérance se voit avec la plus grande facilité.

Je concède très volontiers que la *membrane vitelline* est une *couche limitante de sarcode durci*, dont j'avais parfaitement reconnu le peu de résistance et la plasticité, puisque j'ai comparé le passage du spermatozoïde à travers cette membrane à une sorte de diffusion. M. FOL, de son côté, n'a-t-il pas déclaré que, *sous bien des rapports, cette couche limitante se comporte à la manière d'une membrane* ? N'a-t-il pas observé, comme moi, que, chez l'Étoile de mer, les corpuscules polaires soulèvent en sortant une partie de cette couche, *qui, en cet endroit, devient une pellicule distincte recouvrant les deux corpuscules* ? Il en est absolument de même chez le *Psammechinus miliaris*. Au surplus, si l'opinion de M. FOL était exacte, les globules polaires devraient se trouver, chez l'Oursin, *constamment au dehors* de la membrane vitelline dans tous les cas de fécondation normale. Ils sont au contraire, comme je l'ai dit, appliqués sur le vitellus, ce qui les rend difficiles à observer et les a fait échapper à l'œil de très habiles micrographes. A. AGASSIZ a fait la même observation sur l'œuf du *Toxopneustes dröbachiensis* où les corpuscules de direction persistent assez longtemps, gardant toujours pendant le fonctionnement la même position par rapport à l'axe de segmentation.

LXXX

SUR UN CURIEUX PHÉNOMÈNE
DE PRÉFÉCONDATION,
OBSERVÉ CHEZ UNE SPIONIDE ¹.

L'Annélide qui fait l'objet de cette Note est une Spionide, dont la synonymie assez compliquée doit être établie de la manière suivante :

Spio crenaticornis MONTAGU ; *Aonis Wagneri* LEUCKART ; *Colobranchus licitatus* KEFERSTEIN ; *Uncinia ciliata* QUATREFAGES ; *Scolecobolus vulgaris* MALMGREN (*pro parte*).

On l'a trouvée sur la côte sud d'Angleterre, à Helgoland, à Saint-Vaast-la-Hougue, etc. Elle est commune à Wimereux, dans un banc de sable meuble où elle vit en compagnie des *Magelona mirabilis*, *Echinocardium cordatum*, *Barthyporeia robertsoni*, *Carinella linearis*, etc. Le *Spio crenaticornis* est très voisin du *Spio bombyx* CLAPARÈDE, du golfe de Naples. Les quatorze premiers anneaux sétigères présentent, à la base de chaque pied, des poches renfermant un écheveau de soies chitineuses enroulées sur elles-mêmes. Ces organes, découverts par CLAPARÈDE chez le *Spio bombyx* et nommés par lui *filières*, devraient être recherchés chez les autres *Spio*. Leur présence fournirait un bon caractère pour distinguer génériquement les *Spio* et *Nerine*, si fréquemment confondus. Les filières servent évidemment à protéger l'Annélide contre le sable qui la presse de toute part : des organes similaires existent chez les *Magelona*, dans la partie postérieure du corps, après le neuvième anneau.

L'œuf mûr du *Spio crenaticornis* a la forme d'un sphéroïde fortement aplati aux deux pôles. L'équateur est orné d'une vingtaine de vésicules transparentes, disposées comme un cercle de perles à la périphérie du vitellus grisâtre. Ces vésicules sont des dépendances de la coque, qui est très épaisse et parsemée de papilles. On le démontre par l'action du picrocarmin : le vitellus se contractant, chaque vésicule sort de la masse vitelline et prend l'aspect d'une petite fiole hyaline, suspendue à la coque par un mince goulot. Des ampoules semblables existent, en nombre variable, sur

¹ *Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, 17 oct. 1881. La figure a été publiée dans la Notice sur les Titres et Travaux scientifiques de GIARD.

les œufs de tous les Spionides que j'ai étudiés, excepté chez ceux du genre *Magelona*, qui diffère d'ailleurs à bien des égards des Spionides typiques. Avec le carmin très faible, on peut, comme l'a fait CLAPARÈDE, colorer les

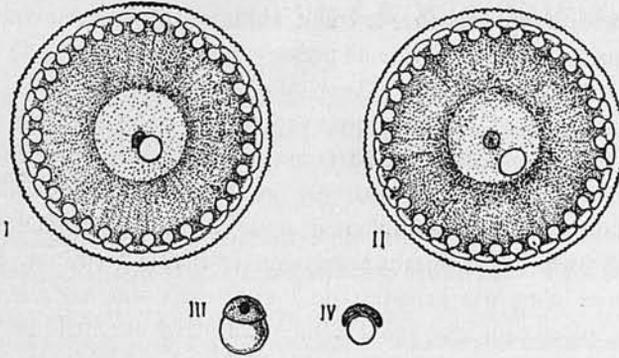


Fig. 18. — Œuf de *Spio bombyx* CLAPARÈDE.

(Le trait extérieur indique la coque avant la formation des ampoules).

I. — Coupe optique de l'œuf passant par les vésicules transparentes ; l'élément cellulaire problématique rapproché du nucléole.

II. — L'élément cellulaire éloigné du nucléole hyalin, celui-ci repoussé vers la périphérie par la pression du couvre-objet.

III. — Cet élément, plus fortement grossi, encore pourvu de son noyau et coiffant le nucléole.

IV. — Stade ultérieur où cet élément ayant perdu son noyau, s'applique de plus en plus sur le nucléole.

ampoules qui se remplissent par le goulot non contracté. Il est bien évident que ces éléments ne jouent aucun rôle dans la formation du blastoderme, contrairement à ce que pensait l'illustre zoologiste. On ne peut non plus les appeler, avec lui, des *sphères protoplasmiques*. Je ne puis les comparer qu'aux éléments folliculaires de la coque des Ascidies. Leur rôle physiologique est peut-être celui de micropyles.

La vésicule germinative est très grande : son rayon est le tiers environ du rayon équatorial de l'œuf. Ses contours sont assez mal définis sur l'œuf frais : l'emploi du picocarminate les rend des plus nets. Le nucléole est très clair et volumineux. Sa position est rigoureusement centrale.

Quelque temps avant la maturation de l'œuf, on voit dans la vésicule germinative, outre le nucléole, un élément cellulaire un peu plus petit que le nucléole et situé à une distance variable de ce dernier. Cet élément excentrique est lui-même pourvu d'un petit noyau très net. D'abord fort

éloigné du nucléole, il s'en approche progressivement et vient s'appliquer à sa surface, où il s'aplatit et prend la forme d'une double calotte. En s'appliquant de plus en plus contre le nucléole, il perd son noyau et finit par se réduire à une double membrane qui entoure le nucléole, comme la séreuse péricardiaque entoure le cœur. Enfin sa substance se confond avec celle du nucléole, et l'œuf mûr ne présente plus aucune trace de ce phénomène singulier.

J'ai répété maintes fois cette observation, à la fin du mois de septembre dernier. Tout le processus est parfaitement visible sur l'œuf frais, pris à l'intérieur de l'organisme maternel et *sans l'usage d'aucun réactif*. L'objectif de VÉRICK suffit amplement pour suivre le phénomène. L'usage du picrocarmin, en délimitant nettement la vésicule germinative, montre bien que ce n'est pas le *noyau* de l'œuf, mais son *nucléole* (tache de WAGNER), qui se conjugue avec l'élément cellulaire excentrique.

J'ignore comment cet élément pénètre dans la vésicule germinative et quelle est son origine. Je l'ai rencontré une ou deux fois hors de la vésicule germinative, dans le vitellus, où il est plus difficile de le mettre en évidence et de suivre sa marche, à cause des granulations grisâtres de la masse vitelline.

La signification de ce phénomène de préfécondation m'échappe encore aujourd'hui. J'ai cru devoir néanmoins faire connaître ces faits, en raison de leur importance et de la facilité avec laquelle on pourra les contrôler.

Je crois qu'il y a de grandes différences entre cette observation et les observations plus ou moins analogues publiées antérieurement par M. BALBIANI. Peut-être retrouverait-on sans peine le même processus sur l'œuf ovarien de la *Sternaspis scutata*. C'est ainsi, du moins, que je crois pouvoir interpréter les aspects figurés (*Pl. VIII, fig. 2, 11, 12 et 13*) par M. FRANZ VEJDovsky¹, dans un excellent travail publié tout récemment. L'élément désigné sous le nom de *Buckelchen*, par le professeur de Prague, ne serait autre que la cellule migratrice, en conjugaison avec le nucléole. »

17 octobre 1881.

¹ F. VEJDovsky, *Untersuchungen über Anatomie, Physiologie und Entwicklung von Sternaspis*. Wien, 1881.

Voir aussi :

Heterophenacia nucleolata CLPRD. — CLAPARÈDE. Annélides Chétopodes du golfe de Naples. II p. 14 Pl. 18, fig. 8, tache germinative accessoire.

« M. METSCHNIKOFF fut le premier à reconnaître la constance de cette seconde tache que je n'ai retrouvée chez aucun autre Térébellien. » [Note manuscrite de GIARD sur son exemplaire].

LXXXI

POUR L'HISTOIRE DE LA MÉROGONIE ¹.

Dans un intéressant travail *Ueber Merogonie und Befruchtung* ², Hans WINKLER refait, après bien d'autres, l'histoire de la mérogonie, mais pas plus que ses prédécesseurs, il ne rend justice au véritable auteur de cette découverte capitale en embryogénie. A la vérité, Hans WINKLER a compris que dans les recherches de ce genre on pouvait choisir le sujet d'observation aussi bien chez les végétaux que chez les animaux, et guidé par d'anciennes expériences de DODEL-PORT (1885), il s'est adressé d'abord à l'embryon de *Cystosira barbata*, d'ailleurs assez peu favorable en raison de diverses circonstances. Mais il aurait dû rappeler les résultats de celui qui, le premier, réalisa des expériences de mérogonie chez les Fucacées, le professeur J. ROSTAFINSKI, de Cracovie.

En 1877, dans un admirable mémoire de dix pages *Sur la divisibilité de l'œuf (dividua ovi natura) et sur la fécondation chez les Algues* ³, ROSTAFINSKI a posé de la façon la plus nette le problème de la mérogonie, et les diverses techniques mises en usage par lui sont celles qui ont été suivies depuis par les embryogénistes pour sectionner l'œuf animal.

En présence du silence qui a été fait sur ce travail, paru il y a vingt-cinq ans, il me paraît utile d'en résumer ici les points principaux :

« Nous appelons fécondation l'acte par lequel deux ou plusieurs cellules se conjuguent pour former une cellule nouvelle capable de reproduire l'espèce.

De cette définition, il résulte que l'œuf n'est pas un élément spécial, et que son rôle dans la fécondation ne peut être opposé à celui du spermatozoïde ; les caractères des divers gamètes ne sont pas en somme très différents.

Je me suis posé la question suivante : L'œuf mûr et prêt à être fécondé forme-t-il un ensemble indivisible ou est-il possible de le diviser par des

¹ *Comptes rendus de la Société de Biologie*, 19 oct. 1901.

² *Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik*, Bd XXVI, Heft 4, 1901.

³ J. ROSTAFINSKI. O podzielnosci jaja (*dividua ovi natura*) i zaptodnieniu u morszcynow. — *Osobne odbicie z Rozpraw Akademii Umiejet*, 1877. Pour éviter toute erreur de traduction, j'ai prié M. le professeur M. SIEDLECKI, de Cracovie, de vouloir bien analyser pour moi le mémoire de ROSTAFINSKI ; je suis heureux d'exprimer ici toute ma reconnaissance à M. SIEDLECKI pour son extrême obligeance.

moyens mécaniques en plusieurs parties dont chacune pourrait être fécondée ?

Pour résoudre ce problème, je me suis servi de l'œuf de *Fucus vesiculosus* déjà étudié par divers biologistes, et dont la structure est bien connue.

En général, l'œuf et les trois couches qu'il renferme sont d'une observation facile. La masse interne, incolore et finement granuleuse, est entourée d'une couche épaisse granuleuse et colorée; celle-ci est elle-même entourée d'une zone mince de protoplasma incolore passant graduellement sans limite distincte à la zone muqueuse superficielle.

La fécondation peut être vue à l'état frais. Un spermatozoïde pénètre dans l'œuf, arrive au contact de la couche interne et se confond pour ainsi dire en un instant avec le protoplasma incolore central.

La division expérimentale de l'œuf peut être réalisée par deux procédés différents :

1° On peut couper l'œuf avec un instrument tranchant, bien aiguisé, et obtenir ainsi de petits morceaux qui reprennent, sur le champ, la forme sphérique ;

2° On peut aussi diviser l'œuf par simple pression.

L'œuf de *Fucus* est très élastique et tout à fait nu. En le couvrant d'une lamelle, puis en augmentant la pression par l'addition de lamelles successives, on transforme cet œuf en une plaquette ellipsoïdale qui bientôt éclate et laisse échapper dans l'eau tout son contenu. En levant très vite, mais avec de grandes précautions, le couvre-objet, on voit que la substance de l'œuf forme des boules de grandeurs variables. Ces fragments sont d'ailleurs de nature différente, selon qu'ils sont formés de la substance centrale, de la couche granuleuse ou à la fois de ces deux éléments. Cette différence de composition influe sur le sort ultérieur des fragments.

Que la division de l'œuf ait été réalisée par le premier ou par le deuxième procédé, si l'on ajoute à la préparation une goutte d'eau chargée de spermatozoïdes, ces derniers s'accrochent bien vite aux fragments sur toute la surface libre et en déterminent la rotation. Après un certain temps cette rotation cesse et tous les fragments *sans exception*, même les plus petits (contenant à peine 1/3000 du volume de l'œuf normal), s'entourent d'une membrane vitelline.

Les fragments placés sur une lamelle dans de l'eau pure ont été laissés dix minutes en contact avec les spermatozoïdes, puis lavés et placés de nouveau dans de l'eau très pure. Après quelques jours, on observe chez la plupart des développements normaux ou irréguliers (dégénératifs).

Après une série d'expériences de ce genre, je suis arrivé à cette conclusion que parmi les fragments obtenus par la division d'un œuf entier quelques-uns seulement sont vraiment fécondés et se développent *d'une façon normale et typique*, bien que tous aient été pendant le même temps en contact avec les spermatozoïdes.

J'ai constaté que seuls sont fécondés les fragments qui contiennent les substances constitutives des trois couches de l'œuf énumérées ci-dessus.

Il est donc prouvé que l'œuf n'est pas un ensemble indivisible, et qu'une fraction d'œuf convenablement séparée de l'ensemble peut être fécondée et donner un individu nouveau. Je suis convaincu que ce premier essai préparera le terrain pour de nouvelles tentatives, et que des résultats analogues pourront être obtenus non seulement chez diverses Algues, mais encore parmi les animaux ».

Comme on le voit, ROSTAFINSKI employait dans ses expériences non pas le secouage, mais la division par écrasement et surtout la méthode directe de section sur le porte-objet, qui d'ailleurs fut reprise avec un autre procédé, il y a quelques années, par ZIEGLER ¹.

Au surplus, cette méthode n'est autre que celle dont s'est servi BALBIANI pour ses recherches classiques sur la mérotomie. A-t-elle reçu de sérieux perfectionnements de la part du dernier embryologiste qui l'a préconisée avec insistance? c'est ce qu'il est impossible de savoir, car, comme le dit HANS WINKLER : *er beschreibt nirgends eingehend seine Methode (loc. cit., p. 759)*. En science, les procédés secrets doivent être tenus en suspicion légitime, et du reste ce détail de technique n'a qu'une importance secondaire en présence du fait fondamental démontré d'abord par ROSTAFINSKI (1877) chez les végétaux, puis par BOVERI (1885), chez les animaux.

¹ ZIEGLER (H. E.). Experimentelle Studien über die Zelltheilung. *Archiv f. Entw.-Mech* Bd, VI, 1898, Heft 2 (Die Zerschnürung der Seeigelleier):

C. SEXUALITÉ.

LXXXII

LES VARIATIONS DE LA SEXUALITÉ
CHEZ LES VÉGÉTAUX ¹.

[Dans la séance du 2 juillet 1898, GIARD présentait à la Société de Biologie, une note de M. Edm. BORDAGE : *Variation sexuelle consécutive à une mutilation chez le Papayer commun*, dans laquelle l'auteur signalait, d'après des observations et des expériences faites par lui à l'île de la Réunion, la transformation complète et stable de pieds mâles du Papayer commun (*Carica papaya*) en pieds femelles. A. GIARD fit suivre cette communication des considérations ci-après.]

La note de M. E. BORDAGE est une précieuse contribution à l'étude des phénomènes si complexes de la variation sexuelle chez les végétaux.

Chez certaines plantes dioïques, notamment chez *Mercurialis annua*, il n'est pas rare d'observer le fait signalé par MOORE chez le Papayer, c'est-à-dire que des pieds mâles produisent en plus ou moins grand nombre des fleurs femelles dans leurs inflorescences. Il m'a semblé que cette anomalie était plus fréquente sur les plantes vigoureuses végétant en sol riche. Des plantes monoïques apparaissent de temps en temps dans les cultures de Houblon. Une inflorescence monoïque a été figurée par MASTERS (*Végétale pathologie*, 1869, p. 193), et plus récemment E. LEPLAE et P. NYPELS ont fait connaître des exemples de ce genre. Dans le cas de NYPELS, les rejetons obtenus par une voie asexuelle reproduisaient invariablement l'anomalie qui toutefois ne paraissait pas transmissible par graines ².

Mais le changement total de sexualité ou même la production de branches ayant une sexualité différente du reste du végétal n'ont été signalés que dans un petit nombre de cas, sans que le déterminisme de ces variations ait pu être toujours nettement établi.

¹ *Comptes rendus de la Société de Biologie*, 2 juillet 1898.

² NYPELS. Notes pathologiques. *Bull. Soc. roy. bot. Belg.*, XXXVI, 1897, p. 274.

Th. MEEHAN a vu que chez l'Érable argenté d'Amérique (*Acer dasycarpum*), végétal dioïque, les arbres femelles émettent assez fréquemment des branches à fleurs mâles ; jamais, au contraire, les pieds mâles ne donnent de branches femelles. Cette variation sexuelle ne semble en rapport avec aucune particularité de l'appareil végétatif (vigueur plus ou moins grande du rameau, abondance des feuilles, etc.).

L'Érable rouge (*Acer rubrum*) également dioïque, ne présente aucune variation de ce genre, et la sexualité demeure constante pour chaque arbre pendant toute la durée de son existence ¹.

Chez divers Conifères monoïques (Pins, Sapins, Mélèzes) MEEHAN avait observé que certaines branches ayant produit antérieurement des fruits ne donnaient plus que des fleurs mâles lorsqu'elles étaient ombragées par de nouveaux rameaux ou affaiblies par toute autre action extérieure ².

Dans un de ses mémoires sur le Houblon, E. LEPLAE mentionne le cas observé par REIDER d'une plante mâle de Houblon obtenue par semis, qui après avoir porté quatre ans des fleurs mâles seulement, produisit la cinquième année des fleurs femelles ³.

Enfin un changement complet de sexualité a été aussi obtenu par M. A. BLAVET, président de la Société d'horticulture d'Étampes, sur un pied de *Thladiantha dubia* à la suite d'une simple transplantation (*Intermédiaire de l'Asas*, I, 1896).

Nous nous bornons pour le moment à rapprocher les unes des autres ces diverses observations encore peu connues et disséminées dans des recueils multiples. Prises dans leur ensemble et comparées à d'autres faits de variation sexuelle étudiés chez les animaux (voir en particulier nos recherches sur les Crustacés parasites) elles paraissent apporter des arguments sérieux en faveur de la théorie de MEEHAN et de DÜSING, sur l'origine des sexes.

Il sera intéressant de constater si les Papayers, dont M. E. BORDAGE a modifié expérimentalement le sexe, conserveront indéfiniment leur nouvelle sexualité.

¹ Th. MEEHAN. *Proceed. Acad. nat. sciences Philadelphia*, 1878, p. 122-123.

² Th. MEEHAN. *The law governing sex. Proceed. Acad. nat. sc. Philadelphia*, 1878, p. 267.

³ E. LEPLAE. *Bulletin Agriculture, Belg. X.* (Partie non officielle), p. 236, en note.

D. — VARIA

LXXXIII

CÆNOMORPHISME ET CÆNODYNAMISME ¹.

En 1872, HÆCKEL a désigné sous le nom de *cænogénèse* ou *cænogénie* le mode de développement que nous appelions *embryogénie condensée* ou *abrégée*. Dans l'évolution cænogénétique, par une exception apparente à la loi de SERRES et de FRITZ MUELLER, l'être nouveau se constitue à l'aide de processus simplifiés et plus rapides, sans que les divers états ancestraux soient rappelés *d'une façon explicite* aux stades successifs de l'ontogénie.

Les phénomènes de *cænomorphisme* qui apparaissent dans la cænogénèse peuvent en imposer à l'embryologiste. Il semble, en effet, qu'on ait sous les yeux un développement direct d'une simplicité primitive alors qu'il s'agit en réalité de processus abrégés et dont l'apparente clarté n'est due qu'à des suppressions secondaires. Le chemin paraît droit parce que seuls les points de départ et d'arrivée ont été observés, tandis que s'effaçaient ou se rectifiaient les détours et les sinuosités de la courbe qui les unit.

Pour qui ne se paie pas de raisons finalistes, l'accumulation de réserves nutritives dans l'œuf ou les rapports particuliers entre l'embryon et l'organisme-parent dans les cas d'endotokie placentaire suffisent à expliquer les abréviations et les simplifications constatées dans l'évolution de beaucoup d'animaux.

Mais il est parfois difficile de mettre en évidence aux stades plus avancés de l'ontogénie les facteurs prochains qui ont pu déterminer chez un type zoologique donné des modifications cænomorphiques dont on ne trouve pas trace chez les types voisins demeurés palingénétiques.

On n'a peut-être pas insisté suffisamment sur ce fait que des processus physiologiques compliqués et nécessitant des dispositifs morphologiques très complexes peuvent être remplacés brusquement par d'autres plus

¹ *Comptes rendus de la Société de Biologie*, 6 décembre 1902.

directs et parfois très simples, cette substitution rendant alors inutiles les appareils appropriés que la sélection avait lentement et graduellement construits.

C'est à cette simplification physiologique que nous donnons le nom de *cænodynamisme* et nous appelons processus *cænodynames* ceux qui permettent ainsi l'accomplissement rapide d'une fonction que la complication progressive des organes, résultat de multiples adaptations antérieures, avait rendu difficile. Quelques exemples feront mieux comprendre ma pensée.

Chez certaines Archiannélides du genre *Dinophilus* et en particulier chez le *Dinophilus caudatus* que j'observe chaque printemps très communément à Wimereux, le mâle féconde la femelle en enfonçant son pénis en n'importe quel point du tégument et injectant ainsi les spermatazoïdes directement dans la cavité générale où ils rencontrent les œufs mûrs. Cet accouplement brutal est un processus cænodyname qui a produit une simplification de l'appareil femelle très compliqué chez d'autres Archiannélides.

Les organes génitaux des Hirudinées présentent, on le sait, une complexité assez grande et qui rappelle celle qui existe chez les Oligochètes terricoles. Il y a chez ces animaux un hermaphrodisme morphologiquement parfait, mais physiologiquement insuffisant et, par suite, nécessité d'accouplement dans lequel chaque individu copulant peut jouer tour à tour le rôle de mâle et de femelle. Cet état de choses compliqué entraîne évidemment des difficultés pratiques.

Or, C. O. WHITMAN et A. KOWALEVSKY ont montré que chez certaines Sangsues (*Clepsine*, *Hæmenteria*, etc.), le spermatophore est fixé par l'individu qui joue le rôle de femelle. Les substances accumulées dans le spermatophore, outre qu'elles assurent la maturation des spermatozoïdes, exercent sur le tégument une action dissolvante; bientôt les gonades mâles pénètrent dans la cavité générale de la Sangsue femelle et, après une lutte avec les éléments phagocytaires des néphridies, traversent directement les parois épaisses de l'utérus pour aller féconder les œufs grâce à cette effraction cænodyname.

Chez le *Taenia polymorpha* RUD., les organes génitaux mâles sont pairs tandis que l'appareil femelle est impair. Le vagin *n'est plus fonctionnel*; il n'y a pas communication de l'appareil femelle avec l'extérieur. Le cirre pénial des anneaux à maturité mâle perfore en divers endroits la cuticule et pénètre assez profondément dans les proglottis femelles. WOLFFHÜGEL suppose que la fécondation s'opère lorsque, par hasard, le pénis atteint le canal transverse qui, chez les *Tænia*s des Oiseaux, représente souvent une

partie commune à l'appareil aquifère et à l'appareil génital femelle auquel il sert de vagin ¹.

Bien que la phagocytose soit par essence un processus phylogénétiquement archaïque, l'intervention des phagocytes dans un grand nombre de cas et en particulier dans la métamorphose est, comme je l'ai déjà dit ², un phénomène nettement cœnodynamique qui se manifeste d'une façon d'autant plus intense qu'on étudie des animaux à développement plus condensé (Hyménoptères supérieurs, Lépidoptères, Diptères cyclo-graphes). Là où il apparaît il supprime naturellement les transitions palingénétiques.

La formation de la gastrula par la délamination chez certaines Méduses Géryonides peut encore être citée comme un cas typique d'évolution cœnodynamique.

Chez les végétaux, la *chalazogamie* et la *mésogamie* nous fournissent également d'excellents exemples de *cœnodynamisme*. Ces processus abrégés de parcours du tube pollinique qui rendent inutile tout appareil micropylaire ne peuvent avoir une valeur réellement primitive. On ne les rencontre pas seulement chez des types anciens (Casuarinées) et chez des Angiospermes inférieures (certaines Amentacées); on les observe aussi chez des Angiospermes supérieures telles que *Plantago* (ASCHKENASY), *Alchemilla arvensis* (MURBECK), *Cucurbita pepo* (LONGO). Aussi est-ce avec juste raison que MURBECK et LONGO refusent à la chalazogamie la signification phylogénétique que NAWASCHIN voudrait lui attribuer. Le parcours intercellulaire (endotropique) du tube pollinique et la mésogamie sont des processus cœnodynamiques déterminés peut-être (*actuellement* tout au moins) comme le croit LONGO, par des actions chimiotactiques ³.

Naturellement, ces abréviations physiologiques entraînent plus ou moins immédiatement des simplifications morphologiques (cœnomorphiques) corrélatives. Généralement, les organes rudimentaires dispa-

¹ WOLFFHÜGEL (K.). *Beitrag zur Kenntniss der Vogelhelminthen*, Freib. i Br. 1900.

² GIARD (A.). Sur le déterminisme de la métamorphose. *Comptes rendus hebdomadaires de la Soc. de Biologie*, 10 février 1900, p. 133, v. Je crois d'autant plus utile d'insister sur ce point que l'idée développée ici n'a pas toujours été comprise, même par certains de mes meilleurs élèves. C'est ainsi que dans son travail: *Contribution à l'étude des métamorphoses* (Bull. scient. XXXVII, 1902, p. 380-381), Ch. PÉREZ me prête une opinion tout à fait différente de celle que je professe.

³ LONGO (B.). Sul significato del percorso endotropico del tubetto pollinico. *Rend. d. R. Acc. d. Lincei. Cl. d. sc. fis., mat. e nat. vol. X, 2^o sem., 1901, pp. 50-53.*

raissent d'autant plus rapidement qu'ils sont devenus non fonctionnels à un stade plus précoce de l'ontogénie.

Il va sans dire que le cænodynamisme pas plus que le cænomorphisme ne peut fournir en taxonomie une base sérieuse à des spéculations phylogéniques, même (et surtout!) quand ces processus se manifestent d'une façon précoce dans le développement de l'embryon. Il y a longtemps que dans son admirable *Für Darwin*, Fritz MUELLER a mis en garde les zoologistes contre les erreurs auxquelles conduirait l'introduction de la cænogénèse (prise pour un développement primitif) dans la classification des Métazoaires. La fine critique que le regretté naturaliste de Blumenau faisait par anticipation d'une phylogénie des animaux basée sur les divers modes de segmentation pourrait s'appliquer aujourd'hui à certaines classifications botaniques. Les intéressantes découvertes de Ph. Van TIEGHEM sur les différents processus de morphogénie ovulaire ne peuvent donner que des résultats déplorables si l'on cherche à en déduire des conséquences pour la systématique et la généalogie des Phanérogames.

LXXXIV

DISSOCIATION

DE LA NOTION DE PATERNITÉ ¹.

L'expression *enfant de trente-six pères*, généralement considérée comme purement injurieuse, constitue certainement, en tant que possibilité scientifique, une forte exagération. Il n'en est pas moins vrai que si l'on emploie le mot *paternité* pour désigner l'ensemble des actes par lesquels un être vivant du sexe mâle détermine la production d'un nouvel individu avec le concours d'un organisme femelle, cet ensemble ne forme pas un tout indissoluble. Il peut être dissocié en une série d'actes plus ou moins indépendants les uns des autres et, par suite, plusieurs de ces actes pourront être parfois exécutés par des individus différents auxquels reviendra en conséquence une part de la paternité devenue collective.

Une analyse attentive des phénomènes de la génération nous permet en effet de distinguer au moins six groupes d'actes paternels.

1° *Paternité télégonique*. — C'est l'action d'ordre trophique et plus ou moins durable, exercée par un mâle sur l'organisme femelle à la suite de la copulation. Cette action encore insuffisamment étudiée, en modifiant par l'intermédiaire des éléments somatiques le plasma des éléments gonadiaux, assurerait à l'agent télégonique une part de paternité dans les produits ultérieurs.

La paternité télégonique peut être *directe* comme dans les cas où les spermatozoïdes non fécondants sont absorbés par des organes phagocytaires spéciaux (*télégonie spermophagique*). C'est ce qui a lieu dans la copulation cœnodynamique des Hirudinées ² et aussi chez les Hémiptères hétéroptères (*Acanthia lectularia*, *Graphosoma lineatum*) où, d'après les curieuses observations d'Ant. BERLESE, une énorme quantité de spermatozoïdes doivent être phagocytés dans une poche adénoïde dorsale de la femelle jeune pour permettre aux œufs de se former dans

¹ *Comptes rendus de la Société de Biologie*, 25 Avril 1903.

² GIARD (A.). Cœnomorphisme et Cœnodynamisme. *Comptes rendus de la Soc. Biolog.*, 6 décembre 1902.

l'ovaire ¹. Il semble difficile d'admettre qu'il s'agisse là d'un pur phénomène de nutrition banale. Des faits analogues ont été vus par TROUSSERT chez un Acarien (*Chorioptes auricularis* var. *furionis*) ², et par moi-même chez les Crustacés décapodes brachyours (*Carcinus mœnas*, *Grapsus varius*), chez lesquels l'accouplement a lieu très longtemps avant le développement des œufs.

La paternité télégonique peut aussi être *indirecte* lorsque l'action du premier mâle se fait sentir sur l'organisme maternel fécondé par l'intermédiaire d'un fœtus en relation placentaire avec cet organisme (cas des Mammifères placentaires). Malgré les résultats négatifs des expériences récentes de COSSAR EWART, la question n'est pas définitivement résolue.

Chez les végétaux, la possibilité de phénomènes du même genre déjà admise en 1729 par GAERTNER, puis plus tard par BERKELEY, semble démontrée par les expériences de LAXTON sur les Pois, et de GILTAY sur les grains de Riz.

2° *Paternité déléasmique* (de δέλτασμα, amorce). — J'appelle ainsi l'action (probablement de nature dynamique) exercée par un accouplement, suivi ou non de fécondation, sur la production ultérieure des œufs. Louis AGASSIZ a montré que certaines Tortues commencent à s'accoupler à sept ans, mais qu'elles ne pondent guère qu'à onze ans. La première copulation ne fait que déterminer la croissance ultérieure d'un certain nombre d'œufs, lesquels ont besoin d'une série de fécondations successives pour être susceptibles de développement. D'après CLARKE également, chez la Tortue américaine, *Chrysemys picta*, des accouplements répétés pendant plusieurs années sont nécessaires pour amener la maturité des œufs et la ponte.

Chez les Insectes, tous les entomologistes savent que les pontes parthénogénétiques obtenues exceptionnellement chez la femelle du Ver à soie et de diverses autres Lépidoptères (*Bombyx*, *Sphinx*, etc.) sont composées d'un nombre d'œufs très réduit. Mais l'accouplement de ces femelles parthénogénétiques détermine aussitôt l'expulsion d'un grand nombre d'œufs qui seraient demeurés abortifs dans les gaines ovariennes.

¹ BERLESE (Ant.). Fenomeni che accompagnano la fecondazione in taluni insetti. Memoria I, *Rivista di Patol. veget.*, VI, fasc. III, 1898, p. 1-16, taf. XII-XIV. — Memoria II, *Ibid.*, anno VII, fasc. I, p. 1-18, taf. I-III.

² TROUSSERT. Sur la progenesis des Sarcoptides psoriques. *Comptes rendus Soc. Biol.*, 6 avril 1895, p. 271.

Cette action d'amorce (déleasmiqne) peut même être exercée par les mâles châtrés d'*Ocneria dispar*; ce qui prouve bien qu'il s'agit surtout d'une excitation mécanique (contractions péristaltiques ?).

R. de SINÉTY a montré récemment que chez les Phasmes (*Leptynia attenuata*), la ponte globale chez les femelles séquestrées (parthénogénétiques) est de 17 œufs en moyenne; elle est de 48 œufs chez les femelles élevées avec un mâle. Les moyennes ont été établies d'après 15 pondeuses pour les femelles vierges, d'après 6 pour les femelles fécondées. Les conditions de température et d'alimentation étaient identiques¹.

Chez les végétaux, HILDEBRAND et après lui plusieurs botanistes ont signalé que la première action du pollen sur l'ovaire de certaines Orchidées consiste uniquement à provoquer la formation des ovules. La fécondation peut être opérée ultérieurement par un autre pollen.

3° *Paternité cinétique*. — Ce mot désigne, comme je l'ai dit ailleurs², l'action exercée par divers agents et notamment par le spermatozoïde pour provoquer le développement de l'œuf en dehors de l'amphimixie. C'est cette action de paternité cinétique absolument indépendante de la fécondation vraie qui peut être accomplie par des excitants très variés (déshydratation, secousses, brossage, électrisation, ions spéciaux, etc.), dans les cas de parthénogénèse artificielle. Le développement des pseudocarpes (*cécidies*), ou des *thylacies*, sous l'influence des parasites, est tout à fait comparable à un acte de paternité cinétique.

4° *Paternité plasmatique*. — Celle-ci est la paternité essentielle (corrélative de la fécondation vraie), celle qui fait intervenir directement les plasmas paternels en proportion plus ou moins équivalente avec les plasmas maternels, dans la constitution de l'être nouveau (œuf fécondé), destiné à perpétuer les caractères ancestraux de ses ascendants. Le spermatozoïde fécondant peut être différent de celui qui a agi comme père cinétique. Le dimorphisme des spermatozoïdes, si bien étudié par MEVES chez divers animaux, est peut-être en rapport avec les deux sortes de paternité, *cinétique* et *plasmatique*.

5° *Paternité obstétricale* ou *tocologique*. — Dans certains cas de ponte difficile ou d'endotokie (développement de la progéniture à l'intérieur de

¹ R. de SINÉTY. Recherches sur la biologie et l'anatomie des Phasmes. *Thèse de doctorat ès sciences*, p. 17.

² GIARD (A.). A propos de la parthénogénèse artificielle des œufs d'échinodermes. *Comptes rendus Soc. Biol.*, 4 août 1900, p. 761-764.

l'organisme maternel), la mise au jour des œufs ou des jeunes ne peut être effectuée qu'avec le concours d'un autre individu. C'est le cas de l'*Alytes obstetricans*, du *Pipa* de Surinam et aussi souvent de l'espèce humaine, chez laquelle d'ailleurs le père obstétrical peut être remplacé par un individu du sexe femelle.

6° *Paternité embryophorique*. — Je désigne ainsi l'action protectrice et parfois en même temps nourricière qu'exercent les mâles de certaines espèces sur les œufs pondus, action sans laquelle les œufs ne pourraient venir à bien. Des exemples très nets de paternité embryophorique nous sont fournis par certains Batraciens (*Rhinoderma darwini*, *Phyllobates trinitatis*), par les Poissons du genre Syngnathe (*endotokie paternelle*), par les Pantopodes, par certaines Punaises (*Phyllomorpha laciniata*, *Belostoma*, *Pseudophlœu Faslleni*, etc.)¹. L'*Alytes obstetricans* mâle est à la fois un père obstétrical et embryophore, sans compter le reste.

Si nous considérons les Végétaux, en outre de ce que nous en avons dit ci-dessus, le phénomène de la double fécondation ou *digamie*, c'est-à-dire la formation simultanée d'un œuf et d'un *trophime* chez les Angiospermes, permet encore d'admettre au moins théoriquement la possibilité d'une paternité multiple. On pourrait concevoir en effet que l'œuf soit fécondé par un noyau pollinique issu d'un grain de pollen différent de celui qui fournirait le noyau destiné à féconder le trophime. Mais, comme le font observer justement SWINGLE et WEBBER², nous n'avons pas jusqu'à présent de fait précis nous permettant d'affirmer que cette possibilité est parfois réalisée.

¹ GIARD (A.). Sur quelques espèces nouvelles d'Hyménoptères parasites. *Bull. Soc. entom. de France*, 27 février 1895, p. LXXXI.

² W.-T. SWINGLE and H.-J. WEBBER. Hybrids and their utilization in Plantbreeding *Yearbook of the U. S. Department of Agric.*, 1897, p. 406.

TABLE DES MATIÈRES

Avant-propos.....	1
-------------------	---

INTRODUCTION

I. Préface de la Notice sur les Titres et Travaux Scientifiques de A. Giard (1896).....	3
II. L'éducation du Morphologiste.....	41

BIOLOGIE GÉNÉRALE

III. Principes généraux de la biologie.....	59
IV. Classification du règne animal.....	88
V. Le Darwinisme n'est pas l'évolutionisme.....	97
VI. L'évolution dans les sciences biologiques.....	101
VII. Préface à l' « Individualité et l'erreur individualiste ».....	131
VIII. Préface à la « Dynamique des phénomènes de la vie ».....	135
IX. Avant-propos de la réimpression des discours d'ouverture de J. B. Lamarck.....	143
X. Les tendances actuelles de la morphologie.....	151
XI. Une théorie nouvelle de la vie.....	181
XII. Néovitalisme et finalité en biologie.....	187
XIII. La méthode expérimentale en entomologie.....	195
XIV. Caractères dominants transitoires chez certains hybrides.....	203
XV. Les origines de l'amour maternel.....	207

LA CASTRATION PARASITAIRE

XVI. De l'influence de certains parasites Rhizocéphales sur les caractères sexuels extérieurs de leur hôte.....	239
XVII. La castration parasitaire et son influence sur les caractères extérieurs du sexe mâle chez les Crustacés décapodes.....	241
XVIII. La Castration parasitaire, nouvelles recherches.....	262
XIX. Sur la Castration parasitaire du <i>Lychnis dioïca</i> par l' <i>Ustilago antherarum</i>	291
XX. Sur la castration parasitaire de l' <i>Hypericum perforatum</i> L. par la <i>Cecidomyia hyperici</i> et par l' <i>Erysiphe martii</i>	296

XXI. Comment la castration parasitaire agit-elle sur les caractères sexuels secondaires ?	299
XXII. Sur une galle produite chez le <i>Typhlocyba rosæ</i> par une larve d'Hyménoptère	302
XXIII. Sur la castration parasitaire des <i>Typhlocyba</i> par une larve d'Hyménoptère (<i>Aphelopus melaleucus</i>) et par une larve de Diptère	305
XXIV. Sur les parasites bopyriens et la castration parasitaire	308
XXV. Sur la transformation de <i>Pulicaria dysenterica</i> en une plante dioïque ..	311
XXVI. Sur le passage de l'hermaphroditisme à la séparation des sexes par castration parasitaire unilatérale	331
XXVII. Sur certains cas de dédoublement des courbes de Galton dus au parasitisme et sur le dimorphisme d'origine parasitaire	335
XXVIII. Préface au catalogue des Zoocécidies de Darboux et Houard	339
XXIX. Sur le parasitisme placentaire des <i>Monstrillidæ</i>	341
XXX. Sur la signification générale du parasitisme placentaire	343

L'ANHYDROBIOSE ET LA PARTHÉNOGÉNÈSE ARTIFICIELLE

XXXI. L'anhydrobiose ou ralentissement des phénomènes vitaux sous l'influence de la déshydratation progressive	349
XXXII. Parthénogénèse de la macrogamète et de la microgamète des organismes pluricellulaires	352
XXXIII. Développement des œufs d'Echinodermes sous l'influence d'actions kinétiques anormales	368
XXXIV. A propos de la parthénogénèse artificielle des œufs d'échinodermes ...	370
XXXV. Sur la pseudogamie osmotique (Tonogamie)	373
XXXVI. Tonogamie ; la chose et le mot	376
XXXVII. Sur la parthénogénèse artificielle par dessèchement physique	380
XXXVIII. Retard dans l'évolution déterminé par anhydrobiose chez un Hyménoptère chalcidien	383
XXXIX. Sur l'éthologie des larves de <i>Sciara medullaris</i>	386
XL. Les faux hybrides de Millardet et leur interprétation	391

LA PÆCIOLOGONIE

XLI. De l'influence de l'éthologie de l'adulte sur l'ontogénie du <i>Palaemonetes varians</i>	397
XLII. Sur le bourgeonnement des larves d' <i>Astellium spongiforme</i> et sur la pœcilogonie chez les Ascidies composées	399
XLIII. Nouvelles remarques sur la pœcilogonie	403
XLIV. Convergence et pœcilogonie chez les Insectes	406
XLV. Y a-t-il pœcilogonie saisonnière chez <i>Charaxes jasius</i> ?	412
XLVI. La Pœcilogonie	415

MÉTAMORPHOSES

XLVII. Transformation et métamorphose.....	449
XLVIII. Sur le déterminisme de la métamorphose.....	451
XLIX. La métamorphose est-elle une crise de maturité génitale ?.....	455
L. Les idées de Lamarck sur la métamorphose.....	458

AUTOTOMIE ET RÉGÉNÉRATION

LI. Sur les régénérations hypotypiques.....	463
LII. Sur la transformation de <i>Biota orientalis</i> en <i>Retinospora</i>	466
LIII. Polydactylie provoquée chez <i>Pleurodeles Waltlii</i>	468
LIV. Y a-t-il antagonisme entre la greffe et la régénération ?.....	471
LV. Sur la loi de Lessona.....	477

MISCELLANÉES ÉTHOLOGIQUES

A. Mimétisme.

LVI. Sur le mimétisme et la ressemblance protectrice.....	479
LVII. Sur le mimétisme parasitaire.....	483
LVIII. Sur un Diptère stratiomyide (<i>Beris vallata</i>) imitant une Tenthredo (<i>Athalia annulata</i>).....	487
LIX. Sur le mimétisme d' <i>Arctophila mussitans</i> et <i>Bombus muscorum</i>	488
LX. Un Amphipode mimétique des Hydraires.....	480

B. Allotrophie.

LXI. Le Carabe doré est-il frugivore ?.....	491
LXII. Sur un changement de régime des larves de <i>Melanostoma mellina</i>	494

C. Instinct.

LXIII. Changement d'instinct chez <i>Megachile centuncularis</i>	496
--	-----

D. Calcification hibernale.

LXIV. Sur la calcification hibernale.....	498
---	-----

E. Espèces substitutives.

LXV. <i>Brosicus cephalotes</i> et <i>Scarites laevigatus</i>	501
---	-----

F. Allogonie.

LXVI. Sur l'éthologie du <i>Campanularia caliculata</i>	502
---	-----

G. Adaptation.

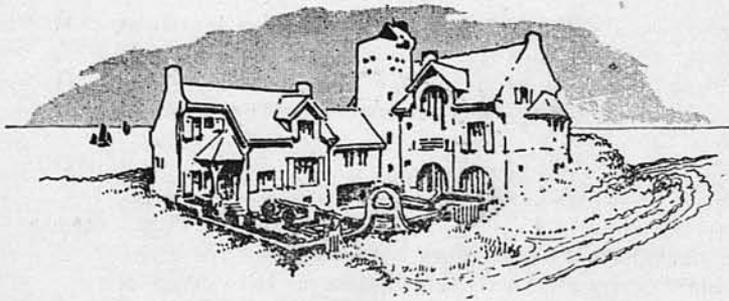
LXVII. Sur l'adaptation brusque de l'Épinoche.....	506
LXVIII. Particularités de reproduction en rapport avec l'éthologie.....	509

VARIATION

LXIX. Sur la persistance partielle de la symétrie bilatérale chez un Turbot.	517
LXX. Sur certaines monstruosité de l' <i>Asteracanthion rubens</i>	521
LXXI. Sur une monstruosité octoradiale de l' <i>Asterias rubens</i>	523
LXXII. Sur un exemplaire chilien de <i>Pterodela pedicularia</i> à nervation doublement anormale.	526
LXXIII. Anomalie de nervation chez <i>Rhogastera aucupariae</i>	529

EMBRYOLOGIE CYTOLOGIQUE ET GÉNÉRALE

A. Globules polaires.	
LXXIV. Sur la signification morphologique des globules polaires	533
LXXV. Sur la signification des globules polaires.	536
LXXVI. Sur les globules polaires et les homologues de ces éléments chez les Infusoires ciliés.	543
LXXVII. Sur un point de l'histoire des globules polaires	560
LXXVIII. Les idées de Hans Driesch sur les globules polaires.	562
B. Fécondation.	
LXXIX. Sur les modifications que subit l'œuf des Méduses phanérocarpes avant la fécondation.	565
LXXX. Sur la fécondation des Échinodermes	568
LXXXI. Sur un curieux phénomène de préfécondation observé chez un Spionide.	570
LXXXII. Pour l'histoire de la mérogonie.	573
C. Sexualité.	
LXXXIII. Les variations de la sexualité chez les végétaux.	576
D. Varia.	
LXXXIV. Caenomorphisme et caenodynamisme.	578
LXXXV. Dissociation de la notion de paternité.	582



LILLE

IMPRIMERIE L. DANIEL

PUBLICATIONS

de la

STATION ZOOLOGIQUE DE WIMEREUX

Fondée par A. GIARD (1874)

I. — TRAVAUX

- I. — JULES BARROIS, Recherches sur l'embryologie des Bryozoaires, *in-4°*, 305 pages, 16 planches coloriées et noires (1877)..... 30 fr.
- II. — PAUL HALLEZ, Contributions à l'histoire naturelle des Turbellariés, *in-4°*, 213 pages, 11 planches (1879)..... 30 fr.
- III. — ROMAIN MONIEZ, Essai monographique sur les Cysticerques, *in-4°*, 190 pages, 3 planches (1880)..... 10 fr.
- IV. — ROMAIN MONIEZ, Mémoires sus les Cestodes, *in-4°*, 238 pages, 12 planches (1881)..... 20 fr.
- V. — A. GIARD et J. BONNIER, Contributions à l'étude des Bopyriens, *in-4°*, 272 pages, 10 planches dont 6 coloriées, et 26 fig. dans le texte (1887)..... 40 fr.
- VI. — EUGÈNE CANU, Les Copépodes du Boulonnais, *in-4°*, 354 pages, 30 planches, dont 8 coloriées, et 20 fig. dans le texte (1892).. ÉPUISÉ
- VII. — MISCELLANÉES BIOLOGIQUES dédiées au professeur ALFRED GIARD à l'occasion du 25^e anniversaire de la fondation de la Station zoologique de Wimereux (1874-1899) *in-4°*, 636 pages, 33 planches et 30 fig. dans le texte (1899)..... 50 fr.
- VIII. — JULES BONNIER, Contribution à l'étude des Épicarides, les Bopyridæ, *in-4°*, 478 pages, 41 planches et 62 fig. dans le texte (1900)..... 50 fr.

II. — BULLETIN SCIENTIFIQUE DE LA FRANCE

ET DE LA BELGIQUE

TOME I — XLIV (séries 1-7) 1869-1910.

En cours de publication : TOME XLV — 1911.

Prix de l'abonnement à un volume :

Paris.....	30 fr.
Départements et Étranger.....	32 fr.

RÉDACTION, ADMINISTRATION ET VENTE :

LABORATOIRE D'ÉVOLUTION DES ÊTRES ORGANISÉS

3, rue d'Ulm — Paris (V^e)

DÉPOSITAIRES DE CES PUBLICATIONS :

- Paris. — PAUL KLINCKSIECK (L. LHOMME, succ^r), 3, rue Corneille.
- Berlin. — FRIEDLANDER, und Sohn, 11, Carlstrasse, N. W.
- Londres. — DULAU and C^o, 37, Soho square.

