

De Darwin à Lamarck

Kropotkine biologiste

1910-1919

Pierre Kropotkine

Articles réunis, traduits et présentés par Renaud Garcia



ENS ÉDITIONS

De Darwin à Lamarck

Kropotkine biologiste (1910-1919)

Pierre Kropotkine

Renaud Garcia (éd.)

Traducteur : Renaud Garcia

DOI : 10.4000/books.enseditions.5114

Éditeur : ENS Éditions

Lieu d'édition : Lyon

Année d'édition : 2015

Date de mise en ligne : 9 novembre 2015

Collection : La croisée des chemins

ISBN électronique : 9782847886887



<http://books.openedition.org>

Édition imprimée

Nombre de pages : 236

Référence électronique

KROPOTKINE, Pierre. *De Darwin à Lamarck : Kropotkine biologiste (1910-1919)*. Nouvelle édition [en ligne]. Lyon : ENS Éditions, 2015 (généré le 26 janvier 2017). Disponible sur Internet : <http://books.openedition.org/enseditions/5114>. ISBN : 9782847886887. DOI : 10.4000/books.enseditions.5114.

Ce document a été généré automatiquement le 26 janvier 2017.

© ENS Éditions, 2015

Conditions d'utilisation :

<http://www.openedition.org/6540>

Avec *L'entraide. Un facteur de l'évolution* (1902), le scientifique darwinien et théoricien anarchiste Pierre Kropotkine a essayé d'établir que l'entraide était un facteur de l'évolution autant sinon plus important que la compétition. L'évolution ne pouvait se résumer à la survie des plus aptes dans un cadre malthusien.

Mais s'il existe dans la nature une entraide intra-spécifique, qu'en est-il des rapports inter-spécifiques, et entre les organismes en général et le milieu ?

Dans une série de sept articles pour la revue scientifique *The Nineteenth Century and After*, publiés entre 1910-1919, Kropotkine a essayé de répondre à ces questions en s'appuyant sur les expériences et théories lamarckiennes disponibles à l'époque. Il en ressort une vision de l'évolution dans laquelle la sélection naturelle ne joue plus qu'un rôle secondaire, et où l'influence du milieu sur la structure, le développement et la conduite collective des organismes vivants s'avère décisive, conformément aux thèses de Jean-Baptiste Lamarck.

Publiés avant que les modèles issus de la génétique ne soient incorporés au darwinisme, ces articles incarnent un moment charnière de l'histoire des sciences, celui de la formation fragile d'une synthèse lamarcko-darwinienne. Ils permettent par ailleurs de mieux comprendre, dans la pensée de Kropotkine, comment la nature échappe décidément à tout fonctionnement malthusien et comment l'entraide dans la nature trouve son prolongement dans l'histoire humaine. En ce sens, ces articles jamais traduits jusqu'ici constituent un chaînon manquant entre le chapitre initial de l'entraide sur les animaux et le second chapitre, dédié aux institutions des peuples primitifs.

When he wrote *Mutual Aid. A Factor of Evolution* (1902), darwinist scientist and anarchist thinker Peter Kropotkin endeavoured to demonstrate that mutual aid is by no means a less significant factor of evolution than competition - and actually may be the most significant. As a result, evolution couldn't be reduced to the survival of the fittest in a malthusian setting. Nevertheless, if there is intraspecific mutual aid, what about interspecific mutual aid, as well as broad relations between organisms and their environment ?

Kropotkin addressed those issues in a series of seven articles published between 1910 and 1919 in *Nineteenth Century and After*. He relied on a wide range of material, mostly Lamarckian, available at the time. The outlook on evolution shaped thereby is one in which natural selection is confined to an ancillary role, whereas the direct influence of environment on organisms' structure, development et collective behaviour proves crucial, as french zoologist Jean-Baptiste Lamarck had showed.

Those articles were published before the building of genetics patterns into Darwinism. As such, they stand at a turning point in the history of science, designing a shaky lamarcko-darwinian synthesis. Besides, they grant us a better understanding of Kropotkin's thought, in view of the way nature definitely proceeds according to non-malthusian rules, and in view of the way natural mutual aid extends itself in human history. This is the reason why those

previously untranslated articles make up a missing link between *Mutual Aid* first chapter on animals and chapter two, dealing with « savages ».

NOTE DE L'ÉDITEUR

Articles réunis, traduits et présentés par Renaud Garcia.

Ce volume de traductions complète l'ouvrage de Renaud Garcia *La nature de l'entraide. Pierre Kropotkine et les fondements biologiques de l'anarchisme* également disponible sur OpenEdition Books.

SOMMAIRE

Présentation

Renaud Garcia

Un complément indispensable de *L'entraide*

Les articles : une polémique anti-weismannienne

Points critiques

Perspectives

Note sur la traduction

La théorie de l'évolution et l'entraide

I

II

III

IV

L'action directe du milieu sur les plantes

I

II

III

IV

V

La réponse des animaux à leur milieu

I

II

III

IV

V

VI

L'hérédité des caractères acquis. Difficultés théoriques

I

II

III

IV

V

VI

VII

La variation héritée chez les plantes

I

II

III

IV

V

VI

La variation héritée chez les animaux

I

II

III

IV

V

VI

L'action directe du milieu et l'évolution

I

II

III

IV

V

VI

VII

VIII

Présentation

Renaud Garcia

- 1 Il est proposé au lecteur sept articles de biologie écrits entre 1910 et 1919 par le géographe, naturaliste et théoricien de l'anarchisme Pierre Kropotkine (1842-1921). Ces sept articles furent publiés dans les colonnes de la revue *Nineteenth Century* (rebaptisée *The Nineteenth Century and After* après 1900), où Kropotkine avait régulièrement écrit depuis les années 1890, qu'il s'agisse d'articles formant les matériaux de ce qui allait devenir *L'entraide*, son ouvrage majeur publié en 1902, ou de comptes rendus des avancées scientifiques du moment et des ouvrages importants en biologie, géologie, physique ou chimie, sous le titre « Recent science ». Ces articles se sont enchaînés comme suit : à un article inaugural, de janvier 1910, sur « La théorie de l'évolution et l'entraide », ont succédé en juillet puis novembre et décembre de la même année deux articles, intitulés « L'action directe du milieu sur les plantes » et « La réponse des animaux à leur milieu ». Un article central parut en mars 1912 sous le titre « L'hérédité des caractères acquis : difficultés théoriques ». Deux textes connexes, « La variation héritée chez les plantes » et « La variation héritée chez les animaux » parurent respectivement en octobre 1914 et novembre 1915. Enfin, l'article « L'action directe du milieu et l'évolution » conclut la série en janvier 1919.

- 2 Comme leurs titres suffisent à l'indiquer, ces contributions prennent position dans un brûlant débat darwinien, à la charnière des ^{XIX}^e et ^{XX}^e siècles, concernant plusieurs points : la question de l'hérédité des caractères acquis, le statut de la variation chez les végétaux et les animaux, et enfin le rôle évolutionnaire de la sélection naturelle. Ce débat opposait plusieurs « camps » scientifiques parfois irréconciliables : on trouvait d'un côté des darwiniens « purs », partisans de la sélection naturelle qui minoraient l'action motrice du milieu pour l'évolution, soulignée – *parmi bien d'autres aspects cependant* – par Jean-Baptiste de Lamarck (1744-1829) dans sa *Philosophie zoologique*, cinquante ans avant Darwin. Ils annonçaient les développements futurs de la génétique. Face à eux se dressait l'école « néo-lamarckienne », dont les contours ne sont pas aisés à retranscrire. Telle qu'elle apparaîtrait dans les articles de Kropotkine, on peut s'entendre sur le fait qu'au-delà d'un retour à Lamarck, elle cherchait à concilier son transformisme avec une téléologie de la nature incorporant une perspective sinon explicitement religieuse, du moins spiritualiste. Or, entre ces deux camps se trouvaient tous ceux qui cherchaient à retravailler le modèle évolutionniste darwinien de *L'origine des espèces* en incluant les facteurs lamarckiens dans la transformation des espèces, et cela sans quitter le terrain matérialiste défriché par Darwin, mais déjà, à bien y regarder, par Lamarck lui-même. Kropotkine faisait partie de ces savants-là, et les articles qu'il écrivit entre 1910 et 1919 rapportent du dedans les relations conflictuelles entre ces trois courants évolutionnistes.
- 3 La traduction de ces articles s'inscrit dans un processus de réédition de textes de Kropotkine, initié par plusieurs maisons d'édition indépendantes ¹, afin de mieux faire connaître la pensée de ce polymathe, à la croisée de plusieurs disciplines, dont la pensée scientifique a nourri largement l'engagement politique. On y

découvrira cependant un Kropotkine savant, facette moins immédiatement connue que celle du théoricien du communisme-anarchiste. Or, du point de vue d'une lecture interne – pour commencer – ces articles sont cruciaux en ce qu'ils s'inscrivent pleinement dans ce que l'on peut bien appeler le *système* anarchiste de Kropotkine, en permettant d'en mieux saisir les articulations.

Un complément indispensable de *L'entraide*

- 4 Lorsque l'on avance à propos de l'œuvre de Kropotkine l'expression, en apparence outrée, de *système* anarchiste, il convient de rappeler ce qu'il en disait lui-même dans *La science moderne et l'anarchie* (1901) :

L'anarchie est une conception de l'univers, basée sur une interprétation *mécanique* des phénomènes, qui embrasse toute la nature, y compris la vie des sociétés. Sa méthode est celle des sciences naturelles ; et par cette méthode, toute conclusion scientifique doit être vérifiée. Sa tendance, c'est de fonder une philosophie synthétique qui comprendrait tous les faits de la Nature – y compris la vie des sociétés humaines et leurs problèmes économiques, politiques et moraux. ²

- 5 On se trouve donc face à une philosophie *continuiste*. Le terme de *naturalisme* lui conviendrait tout à fait, exprimant l'idée que la nature humaine n'est qu'un développement de la nature extérieure, ayant hérité par l'évolution d'un ensemble de potentialités qui trouvent à s'exprimer dans divers contextes institutionnels. Or, pour Kropotkine, le legs de l'évolution est d'abord coopératif, quoi qu'aient pu en dire les défenseurs zélés de la concurrence à tout crin sur le marché libéral, ou les apôtres de la violence étatique cherchant à juguler le chaos des forces humaines.
- 6 *L'entraide*, ouvrage publié en 1902 à partir d'une série d'articles pour *The Nineteenth Century* initiée en 1890, est l'exposé le plus clair du naturalisme de Kropotkine. C'est d'ailleurs ce livre qui ressort habituellement lorsque le milieu scientifique comme le milieu militant traitent de Kropotkine. Il s'agit d'une démonstration visant à établir

que l'aide mutuelle est un facteur déterminant de l'évolution des espèces, autant sinon davantage que la concurrence et l'élimination des inaptes qui en résulte. Appuyée sur une grande masse de faits, recueillis notamment en Sibérie orientale, la démonstration met à l'épreuve les hypothèses sélectionnistes des social-darwinistes, ces penseurs qui, à l'instar d'une Clémence Royer (1830-1902) ou plus tard d'un Herbert Spencer (1820-1903) – quoique l'appréciation de ce dernier par Kropotkine soit fort nuancée – proposaient de transposer *tel quel* dans le domaine social le mécanisme de sélection et l'élimination au cœur de la théorie darwinienne.

- 7 Contre la vision d'une nature extérieure soumise à l'inexorable compétition malthusienne pour les ressources – les lois de populations du révérend Malthus (1766-1834) ayant selon Kropotkine constitué le « levain » fatal de la théorie darwinienne de la sélection naturelle – mais aussi contre l'idée apocalyptique d'une nature cruelle et amoralisée présentée en 1888 par Thomas Henry Huxley (1825-1895) dans un article intitulé « La lutte pour l'existence et son influence sur l'homme », Kropotkine défend l'idée d'un legs coopératif de la nature, qui a trouvé à s'exprimer et s'affiner dans l'histoire humaine depuis les institutions des peuples primitifs jusqu'aux formes modernes d'association, en passant par les communes des temps barbares et les guildes du Moyen Âge.
- 8 En réalité, Kropotkine reprend essentiellement des notations de Darwin lui-même dans *La filiation de l'homme* (1871), où le savant britannique insistait sur l'instinct social des animaux supérieurs, extension de la piété filiale, qui constitue un héritage dont tous les groupes animaux ont pu se servir pour prospérer, jusqu'aux groupements humains qui ont spécifiquement mis l'accent sur des comportements non sélectifs comme la charité, les soins aux humbles et démunis, l'assistance aux étrangers, avec une tendance à

l'élargissement croissant de l'entraide. La démonstration de Kropotkine s'inscrivant dans cette lignée, *tout en insistant sur le critère crucial du développement de la conscience*, elle finit par annoncer l'hypothèse d'une sélection de groupe, qui sera reprise au xx^e siècle, notamment par l'ornithologue Vero Copner Wynne-Edwards (1906-1997), tout autant que malmenée par les critiques :

Tout en admettant pleinement que la force, la rapidité, les couleurs protectrices, la ruse, l'endurance de la faim et de la soif, mentionnées par Darwin et Wallace, sont autant de qualités qui avantagent l'individu ou l'espèce dans certaines circonstances ; nous affirmons que la sociabilité représente un grand avantage dans toutes les circonstances de la lutte pour la vie. Les espèces qui, volontairement ou non, abandonnent cet instinct d'association sont condamnées à disparaître ; tandis que les animaux qui savent le mieux s'unir ont les plus grandes chances de survivance et d'évolution plus complète, quoiqu'ils puissent être inférieurs à d'autres animaux en *chacune* des facultés énumérées par Darwin et Wallace, sauf l'intelligence. ³

- 9 Reste que si cette démonstration s'est avérée fondamentale pour déjouer les affirmations des social-darwinistes, elle demeurerait insuffisante pour soutenir la tentative intégrale de *L'entraide*. En effet, loin d'être un simple traité précurseur de l'éthologie, l'ouvrage se présente plutôt comme une *histoire naturelle des traditions d'entraide*. Plusieurs questions peuvent alors se poser. S'il y a dans l'ouvrage moult exemples d'entraide intra-spécifique, il n'y a rien en ce qui concerne une entraide inter-spécifique. Kropotkine, bien qu'il eût très probablement manifesté un réel intérêt pour de telles théories, ne peut donc être rigoureusement tenu pour un précurseur des théories de la symbiose, que la biologiste Lynn Margulis (1938-2011) a mises en avant au xx^e siècle. On ne voit donc pas vraiment comment les vivants étendent l'entraide. Par ailleurs, si Kropotkine substitue à un social-darwinisme agressif et concurrentiel un social-darwinisme coopératif, n'est-ce pas au fond reprendre les armes de l'ennemi tout en échouant à thématiser le passage, crucial pour tout naturalisme, entre le domaine biologique et le domaine social ? Comment, dans cette

mesure, ne pas tomber dans le piège, décrit par Hume puis George Edward Moore (1873-1958), du « sophisme naturaliste » ?

- 10 Ce sont précisément à ces questions que permettent de répondre les articles qui suivent.

Les articles : une polémique anti-weismannienne

- 11 En prenant position dans le débat lamarcko-darwinien de la fin du XIX^e siècle et du début du XX^e siècle, Kropotkine a saisi une autre manière de remettre à sa place le modèle sélectionniste inspiré de Malthus. Rien d'étonnant à cela de la part d'un scientifique laudateur de Francis Bacon, qui ne prétendait pourtant pas que la science puisse être absolument neutre socialement et politiquement. Comme y invite l'article conclusif sur « L'action directe du milieu et l'évolution », il faut envisager les conséquences politiques possibles de la vision de la nature proposée par ceux qui, comme Kropotkine, cherchaient une conciliation entre Lamarck et Darwin.
- 12 À cette fin, Kropotkine intègre le grand ouvrage de Darwin sur *La variation des animaux et des plantes à l'état domestique* (1868), les révisions de la sixième édition de *L'origine des espèces* ainsi que quelques moments marquants de la correspondance du biologiste britannique avec Hooker, Asa Gray ou encore Moritz Wagner, pour montrer en quoi les facteurs lamarckiens de l'évolution ont été dans un premier temps les grands oubliés de la réflexion des biologistes à la suite de *L'origine des espèces*, souvent sous l'impulsion de Darwin lui-même, prompt à caricaturer les thèses de Lamarck sous l'aspect d'un finalisme non-scientifique. Mais par la suite, en mettant l'accent sur l'action du milieu, la réponse des organismes, l'exercice ou le non-exercice des organes, l'influence de l'isolement, l'établissement

d'habitudes – proches de l'idée d'instinct – ou encore l'influence majeure du temps sur la morphologie des organismes et ce qu'ils peuvent tirer en retour de leur milieu, Darwin lui-même avait invité à reconsidérer un point central de sa doctrine : le statut de la variation.

- 13 C'est peut-être l'enjeu épistémologique central de ces articles, auquel Kropotkine consacre d'ailleurs deux réflexions pleines, en octobre 1914 et en novembre 1915. La variation, qui représente l'objet même de la sélection, est-elle si contingente et aléatoire que Darwin semblait l'avancer en 1859, et que le maintiennent tous ceux qui ont suivi à la lettre le schéma évolutionnaire présenté dans cet ouvrage ? Pour Kropotkine au contraire, et il ne cesse d'y revenir dans chaque article, la reconnaissance des facteurs lamarckiens de l'évolution conduit à concevoir la variation comme déterminée et cumulative, sous l'influence de transformations morphologiques et physiologiques constatables. Deux conséquences majeures en découlent, et ce sont elles qui permettent d'approfondir la réflexion par rapport à *L'entraide*. Tout d'abord, ce sont les interactions avec le milieu, autrement dit le rapport que des *totalités* – organismes entiers ou groupes d'animaux – entretiennent avec *l'englobant qu'est le milieu*, qui deviennent déterminantes pour l'évolution, en lieu et place de la concurrence individuelle dans un milieu hostile. Ensuite, si la variation est à ce point déterminée, le rôle de la sélection naturelle devient secondaire : elle n'intervient plus qu'à titre de crible chargé de filtrer des variations forgées par l'action du milieu et le degré d'emploi des organes.
- 14 Or, à l'époque de Kropotkine, cette dernière idée était malmenée par le biologiste de Fribourg August Weismann (1834-1914) et ses partisans, qui refusaient fermement toute synthèse lamarcko-darwinienne. En ce sens, les articles pour *The Nineteenth Century* peuvent être considérés comme une polémique anti-weismannienne.

L'article central de mars 1912 revient clairement sur toutes les difficultés du débat de l'époque, l'expression d'« hérédité des caractères acquis » ayant été précisément forgée par Weismann pour caricaturer et dénigrer ce que l'on s'est mis à appeler à l'époque le « lamarckisme », assimilé en réalité à un finalisme non-scientifique. Weismann montrait par ses travaux que le plasma germinatif, transmis par les cellules de la lignée germinale, devait être soigneusement distingué du plasma somatique, composé des autres cellules formant le corps des organismes. On constatera que cette thèse de l'indépendance du plasma germinatif par rapport aux influences du milieu sur l'organisme est l'objet constant des critiques de Kropotkine, qui finit par lui trouver des relents téléologiques. Il retournera ainsi contre Weismann et son darwinisme « pur » les accusations de finalisme adressées aux lamarckiens, et cherchera une solution du côté de la théorie darwinienne de la pangenèse, exposée en 1868, qui faisait l'hypothèse d'une auto-réplication (sous la forme de « gemmules ») des cellules somatiques dans les cellules reproductrices.

- 15 Pour expliquer l'évolution en dépit de la continuité du plasma germinatif, Weismann avait avancé l'hypothèse de la « panmixie », elle-même soumise à la critique par Kropotkine : les plasmas germinatifs des parents se mêlent lors de la fécondation, et se redistribuent ensuite à l'image d'un jeu de cartes battues. Dès lors apparaissent des variations non déterminées, contingentes, au sein desquelles la sélection naturelle, rendue à sa fonction première, va pouvoir opérer un tri. Cette hypothèse permettait de restaurer la pureté du darwinisme, en évacuant définitivement les spéculations lamarckiennes. En effet, si certaines variétés de formes issues de la combinaison sexuelle devaient se perpétuer, elles finiraient par affaiblir la race en raison de leur imperfection : la sélection devait

donc éliminer ces variations imparfaites, retenir les meilleures et préserver par là le type moyen.

- 16 Enrôlant dans son enquête plusieurs éminents scientifiques de son temps – botanistes, biologistes, paléontologues, spécialistes de morphologie expérimentale – soutenant l'hérédité des caractères acquis, tels que Spencer, Edward Drinker Cope (1840-1897), Eugenio Rignano (1870-1930), Yves Delage (1854-1920), Gaston Bonnier (1853-1922), Richard Semon (1859-1918), et d'autres, Kropotkine s'efforce de réfuter les évidences empiriques des thèses de Weismann. Mais il est clair aussi, du point de vue d'une lecture interne, que sa réfutation a une portée politique, en ce qu'elle lui permet de restaurer la cohérence de son *continuisme*, en ménageant un passage du biologique au social-historique qui n'inclue aucun « saut dialectique » ou aucun « effet réversif de l'évolution » (pour reprendre le concept forgé par Patrick Tort pour rendre compte de l'articulation entre *L'origine des espèces* et *La filiation de l'homme*). Comme l'avait clairement mentionné Michael Confino dans une introduction à la correspondance entre Kropotkine et la biologiste Marie Goldsmith (1873-1933) : « Il apparaît ainsi que dans la perspective lamarckienne l'évolution est cumulative ; pour les darwinistes elle est répétitive, et elle peut se poursuivre sur des milliers de générations sans le moindre progrès ». ⁴ Et si le temps ne produit pas de changement, s'il n'est pas créateur, alors l'histoire ne peut pas advenir. Formellement, le passage entre le chapitre I de *L'entraide* – sur les animaux – et le chapitre II – sur les sociétés primitives – ne peut être compris dans un cadre strictement weismannien.

Points critiques

- 17 À plusieurs reprises au fil des articles, c'est un Kropotkine assez sûr du triomphe prochain de la synthèse lamarcko-darwinienne qui s'exprime. N'en déplaise aux darwiniens « purs », une conciliation semble la volonté commune des biologistes et paléontologues du temps, et surtout ce sont les faits eux-mêmes qui paraissent y conduire. Kropotkine argue également du fait que Weismann lui-même avait commencé à faire machine arrière pour reconnaître le caractère invérifiable de son hypothèse de l'éternité du plasma germinatif.
- 18 Il est bien évident que les développements de la théorie chromosomique de l'hérédité à partir de 1907, directement inspirés de Weismann, sont venus ruiner cet espoir. Cela nous invite à beaucoup de circonspection à l'égard de Kropotkine, dont on sait que certains amis proches, dont la figure de l'anarchisme italien Errico Malatesta (1853-1932), le considéraient plutôt comme un « poète de la science », prompt à prendre ses désirs de vérité pour la réalité des faits. Le grand généticien ukrainien Theodosius Dobzhansky (1900-1975) a ainsi pu déclarer que les thèses de Kropotkine n'ont eu qu'un
- [...] effet superficiel sur la pensée des biologistes de son époque, en partie parce que l'on désirait davantage la défense de l'insensibilité que celle de la compassion, et en partie à cause du caractère non critique des preuves qu'un dilettante en biologie tel qu'il l'était avait rassemblées pour soutenir ses arguments. En outre, au tournant du siècle et par la suite la pensée des biologistes devait prendre une direction différente...et une mauvaise direction. ⁵
- 19 Un simple regard jeté sur le devenir de la question de l'altruisme dans l'évolution, qui avait tant préoccupé Kropotkine, depuis *La morale anarchiste* (1889) jusque dans l'article de 1919, en passant par *L'entraide* et l'article « L'élément moral dans la nature » (1907), appelé à figurer dans *L'éthique* (posthume), suffirait à accréditer le jugement de Dobzhansky. Hormis la tentative d'un Warder Clyde Allee (1885-1955) d'étudier les conditions *écologiques* d'une coopération élargie chez les animaux, qui puisse englober les interactions des organismes avec leur

milieu et ouvrir sur l'histoire humaine ⁶, le traitement de la question de l'altruisme s'est de plus en plus rabattu sur des analyses relevant de la génétique des populations, notamment autour de l'équation de William Hamilton (1936-2000) sur la sélection de parentèle, postulant que la parenté génétique des individus détermine le degré d'altruisme dont ils seront capables. ⁷ Ce traitement a culminé dans les ouvrages des sociobiologistes Edward O. Wilson (né en 1929) et surtout Richard Dawkins (né en 1941) avec son *Selfish Gene* de 1976, avant d'alimenter toute la production populaire de la psychologie évolutionniste. On sait la levée de boucliers dans les années 1970 à l'encontre de la tendance réductionniste de la sociobiologie des comportements humains, dont Stephen Jay Gould (1941-2002), notamment, avait critiqué le « pan-sélectionnisme ».

- 20 Un autre point ne peut manquer de venir à l'esprit à la lecture des articles de Kropotkine. Les correspondances semblent frappantes – superficiellement du moins : même défense de l'hérédité des caractères acquis ; des preuves flagrantes de la plasticité des organismes, notamment chez les végétaux – on songera ici aux expériences de Gaston Bonnier sur les caractères alpins et maritimes des plantes, décrites dans l'article de juillet 1910 ; une même cible apparente avec les théories de Weismann, et un même attachement au lamarckisme ; même nationalité et, à un niveau d'abstraction extrême, même orientation socialiste. Comment ne pas penser dès lors à l'agronome Trophim Denissovitch Lyssenko (1898-1976), « généticien » favori de Staline, qui lui fournit le prétexte d'une extermination de tous les généticiens bourgeois mendélo-weismanniens, ennemis du matérialisme dialectique ?
- 21 Il n'est pas question ici d'entrer dans tous les détails des thèses de Lyssenko, souvent plus confuses les unes que les autres. Mais l'on peut au moins établir deux points. Lyssenko s'est souvent présenté comme

lamarckien et défenseur de l'hérédité de l'acquis, par exemple dans son rapport à l'Académie Lénine des sciences agronomiques, en 1948. Mais, d'une part, pour Lyssenko l'inscription de variations modelées par le milieu s'inscrit de façon excessivement rapide dans l'organisme, au point que ce dernier ne peut maintenir ces nouveaux caractères que s'il demeure dans le milieu qui les a produits. Le but est donc bien de prouver que l'on peut ébranler la nature et la disloquer à volonté. Chez Kropotkine, au contraire, on saisit que la transmission du caractère acquis exige un temps plus long, qui modifie les organismes pendant plusieurs générations, de sorte qu'un organisme conserve un caractère acquis même lorsqu'il est replacé dans son milieu d'origine (c'est ce qui est noté à propos des expériences de Bonnier). D'autre part, en usurpant le nom de Lamarck pour insister sur la modification du milieu, Lyssenko annule totalement le fondement même de l'évolutionnisme du biologiste français : la tendance *interne* à la complexification des organismes, qui entre en rapport avec les circonstances ambiantes, produisant ainsi un éclatement de la tendance unitaire à la complexification chez les organismes. Ce rapport est très clair chez les animaux, capables d'irritabilité, contrairement aux végétaux. Ainsi la *plasticité trouve ses limites*. Kropotkine montre très bien cela dans l'article sur la *réponse* des animaux à leur milieu.

- 22 On saisit donc que le discours de Kropotkine dans ces articles n'a rien à voir avec un quelconque « lyssenkisme », idéologie scientifique *ad hoc* pour tout Comité central qui verrait dans la plasticité intégrale des organismes la promesse scientifiquement assurée d'un modelage de l'homme nouveau. ⁸ Kropotkine, en lamarckien fidèle, prend en compte à la fois la tendance interne à la complexification et le rôle du milieu, pour ne retenir que les modifications d'ordre *physiologique* qui se déroulent dans les organismes ainsi considérés. C'est ainsi qu'il

échappe également aux reprises spiritualistes de Lamarck dans le « néo-lamarckisme ».

Perspectives

- 23 S'il nous a paru nécessaire et utile de traduire pour la première fois en français cette série d'articles, c'est en définitive pour trois raisons. Tout d'abord, comme nous avons essayé de le faire comprendre, la lecture de ces textes devrait permettre de saisir comment, en respectant un postulat évolutionniste de continuité entre le naturel et le social-historique, on peut ménager le passage d'*habitudes animales d'entraide* à des *traditions instituées d'entraide dans l'histoire humaine*. Il y faut un rapport au milieu, une perspective plus englobante sur les rapports du vivant à ce qui l'entoure, et la démonstration d'un *interactionnisme* qui puisse se prolonger en un aménagement de plus en plus conscient de la nature chez l'être humain. En ce sens, ces articles dans leur ensemble devraient logiquement prendre place entre le chapitre I de *L'entraide* sur les animaux et le chapitre suivant sur les peuples « sauvages ». C'est donc bien d'un « chaînon manquant » de l'œuvre de Kropotkine dont on dispose désormais ici.
- 24 Même si, en accord avec Dobzhansky sur ce point, ces articles ne présenteront aucune nouveauté théorique pour le spécialiste de la biologie en ses dimensions les plus techniques, ils présentent un intérêt certain pour l'histoire des idées scientifiques. La documentation fouillée de Kropotkine, souvent de première main, parfois tirée d'échanges directs avec les scientifiques qu'il cite, constitue un témoignage de valeur sur un moment charnière de l'histoire de la biologie, où une tentative de synthèse bascule dans ce que l'on appellera par la suite l'époque « pré-weismannienne »,

supplante par les nouveaux développements de ce qui deviendra dans les années 1940 la synthèse « néo-darwinienne ».

- 25 Enfin, ce que Kropotkine nous rappelle ça et là en quelques passages de ces articles, c'est que la science, aussi désintéressée puisse-t-elle se penser, ne peut réellement se couper de la réalité sociale de son temps, et contribue souvent à la modeler. Ainsi, beaucoup des grands biologistes et botanistes qu'il évoque au fil des articles, qu'il s'agisse par exemple de Frank Raphael Weldon (1860-1906), Karl Pearson (1857-1936), Erwin Baur (1875-1933), Herman Nilsson-Ehle (1873-1949) ou bien entendu Francis Galton (1822-1911), furent des défenseurs zélés de l'eugénisme et de politiques de stérilisation active des « inadaptés ». Or, lors d'une allocution au premier Congrès international d'eugénisme tenu à Londres en 1912, Kropotkine s'était efforcé de saisir le problème de la stérilisation des inaptes sous l'angle des *conditions extérieures* dans lesquelles évoluaient les inadaptés :

Avant d'accorder à la société le droit de stériliser les personnes malades, les simples d'esprit, ceux qui ne réussissent pas dans la vie, les épileptiques (soit dit en passant, l'écrivain russe que vous admirez tant en ce moment, Dostoïevski, était épileptique), n'est-ce pas notre devoir sacré d'étudier avec attention les racines sociales et les causes de ces maladies ? 9

- 26 C'est bien cette considération pour les interactions entre les individus et leur milieu, autrement dit, cette approche *écologique* du vivant, au sens large, qui poussait Kropotkine à la méfiance à l'égard des possibles dérives du « sélectionnisme » à outrance. On peut gager que son *lamarckisme* est à l'origine de cette vigilance intellectuelle, et nous pouvons encore y trouver aujourd'hui des outils théoriques pour repenser le vivant en général, et le vivant humain en particulier. Du reste, dans le champ de l'épigénétique, les travaux récents d'une biologiste comme Mary Jane West-Eberhard sur la plasticité phénotypique réactualisent les enjeux qui occupaient Kropotkine en son temps. Dans cet ordre d'idées, en suivant le mouvement de balancier qui s'éloigne actuellement du « tout génétique », il est assez

cocasse d'avoir vu tout dernièrement Edward Osborne Wilson lui-même commettre, en compagnie de David Sloan Wilson ¹⁰, une véritable « trahison » à l'égard des sociobiologistes en remettant en cause l'équation de Hamilton, de manière à réhabiliter la sélection de groupe que ses émules avaient passé plus de trente ans à dévaluer. L'histoire du débat lamarcko-darwinien se poursuit peut-être ainsi sous d'autres formes.

Note sur la traduction

- 27 L'anglais de Kropotkine ne présente pas de difficulté particulière. Par contre, il est souvent répétitif, avec des tournures de phrases parfois incorrectes (Kropotkine était d'ailleurs aidé par une correctrice), ce qui ne rend pas toujours aisée une traduction fluide.
- 28 Nous avons systématiquement traduit le terme « *environment* » par « milieu », pour deux raisons : d'abord, « environnement » aurait constitué un anachronisme, sous l'effet, probablement, de l'écologisme et de sa préoccupation environnementale ; ensuite, le terme « milieu » correspond mieux à la pensée de Kropotkine, fortement marquée par la géographie, que son ami Élisée Reclus – dont il partage de nombreux traits de pensée – souhaitait être une *mésologie*, soit la science de l'interaction non seulement physique mais également sociale et culturelle de l'humain avec son milieu.
- 29 Les textes auxquels Kropotkine fait référence dans ses notes sont cités dans leur édition d'origine. Le cas échéant, nous avons rappelé le titre entre crochets. On trouve également quelques erreurs dans les initiales des prénoms de quelques savants.
- 30 Sous le format de ce volume, les notes bibliographiques de Kropotkine et nos propres notes bio-bibliographiques et critiques constituent deux flux visuellement différenciés.

NOTES

1. Voir, récemment : *L'entraide. Un facteur de l'évolution*, Bruxelles, Aden éditions, 2009 ; *L'État, son rôle historique*, Marseille, Le flibustier, 2009 ; *La Grande Révolution (1789-1793)*, Paris, Éditions du Sextant, 2011 ; *La conquête du pain*, Paris, Éditions du Sextant, réimpression en 2013 ; *Communisme et anarchie*, Avignon, Éditions du Chat Ivre, 2013.
2. P. Kropotkine, *La science moderne et l'anarchie*, Paris, Stock, 1913, p. 46.
3. P. Kropotkine, *L'entraide. Un facteur de l'évolution*, Montréal, Écosociété, 2001, p. 98-99.
4. M. Confino, Introduction à *Anarchistes en exil*. Correspondance inédite de Pierre Kropotkine à Marie Goldsmith. 1817-1917, Paris, Institut d'études slaves, 1995, p. 32-33.
5. « Kropotkin's arguments made only a ripple on the evolutionary thought of his day, partly because scientific vindication of callousness was more desired than that of compassion, and partly because of the uncritical character of some of the evidence with which he, a dilettante in biology, tried to bolster his case. Moreover, at the turn of the century and later the thinking of evolutionists was going in a different and... wrong direction. » T. Dobzhansky, *Mankind Evolving* [1962], cité par A. Vucinich, *Darwin in Russian Thought*, Berkeley, University of California Press, 1988, p. 352.
6. Dans l'ouvrage *Cooperation among Animals with Human Implications*, 1951.
7. Chaque fois que $r \times b > c$, autrement dit chaque fois que le coefficient de parenté (r) multiplié par les bénéfices garantis aux parents de

l'individu altruiste (b) outrepassa le coût de l'acte (c), alors la sélection favorise le gène qui code le comportement altruiste. Voir, pour un tableau historique des aventures de cette équation, L. A. Dugatkin, *The Altruism Equation. Seven Scientists Search for the Origins of Goodness*, Princeton, Princeton University Press, 2006.

8. Nous ne développerons pas ici sur deux autres données qui invalident tout rapprochement entre le lamarckisme de Kropotkine et celui de Lyssenko : d'abord, la curieuse résurgence du finalisme chez le héraut du matérialisme dialectique, lorsqu'il énonçait que la sélection naturelle ne retient pas les plus aptes dans une situation de surpopulation, car en réalité les individus se sacrifient d'eux-mêmes pour le bien de l'espèce ; ensuite l'incompatibilité entre la méthode inductive de Kropotkine et la dialectique, qu'il considère à de nombreuses reprises dans *La science moderne et l'anarchie* comme une explication du réel fumeuse et métaphysique.

9. P. Kropotkin, « The sterilization of the unfit », *Mother Earth*, vol. VII, n° 10, December 1912. En ligne [http://dwardmac.pitzer.edu/Anarchist_archives/goldman/ME/mev71] Consulté le 5 février 2014.

10. D. S. Wilson et E. O. Wilson, « Rethinking the theoretical foundation of sociobiology », *The Quarterly Review of Biology*, 82 (4), 2007, p. 327-348. Le dernier ouvrage traduit de E. O. Wilson, *La conquête sociale de la Terre*, Paris, Flammarion, 2013, est la synthèse résultant de ce retour en grâce de la sélection de groupe.

La théorie de l'évolution et l'entraide

The theory of evolution and mutual aid

NOTE DE L'ÉDITEUR

Publication originale : Pierre Kopotkine. « The theory of evolution and mutual aid », January 1910, *The Nineteenth Century and After*, vol. LXVII, n° CCCXCV, p. 86-107

- 1 Dans une série d'articles publiés à l'origine dans cette revue et reproduits depuis, avec des additions, sous forme de livre ¹, je m'étais efforcé de montrer l'importance de la sociabilité et des habitudes d'entraide pour l'évolution à la fois du monde animal et de la race humaine. Plus tard, dans un essai intitulé « L'élément moral dans la nature » ², j'avais examiné l'influence que la sociabilité et l'entraide, lesquelles constituent un trait dominant de la vie des animaux, doivent avoir exercée sur le développement des premières conceptions éthiques de nos ancêtres les plus lointains, à une époque où ils vivaient dans une très grande proximité avec la nature. J'évoquais également dans cet essai la remarquable tentative de Darwin pour expliquer l'origine du sens moral chez l'homme par la prédominance générale, parmi les animaux sociables, de l'instinct social sur l'instinct individuel. ⁱ

- 2 Cet essai était une introduction à l'étude du développement de l'idéal éthique dans l'humanité, depuis ces modestes débuts jusqu'aux points culminants atteints au cours de l'histoire. Néanmoins, il semble qu'avant d'aller plus loin dans une telle étude il soit nécessaire de dissiper un certain malentendu. Il n'y a pas le moindre doute que la répugnance de nombreux biologistes à reconnaître la sociabilité et l'entraide comme un trait fondamental de la vie animale se ramène à la contradiction qu'ils voient entre une telle reconnaissance et l'âpre lutte malthusienne pour la vie qu'ils considèrent comme le fondement de la théorie darwinienne de l'évolution. ⁱⁱ Même lorsqu'on leur rappelle que Darwin lui-même, dans *La filiation de l'homme*, admettait la valeur prédominante de la sociabilité et des sentiments « sympathiques » pour la préservation de l'espèce, ils ne parviennent pas à concilier cette affirmation avec la part que Darwin et Wallace assignaient, dans leur théorie de la sélection naturelle, à la lutte malthusienne individuelle en vue d'avantages individuels.
- 3 Il ne sert à rien de nier qu'une certaine contradiction existe. Si chaque espèce animale se livre en son sein à une épuisante lutte malthusienne pour la nourriture et pour la possibilité de laisser une progéniture, jusqu'au point où l'admettent la plupart des darwiniens (et l'on est forcé d'admettre cela si la sélection naturelle des variations individuelles doit jouer le rôle qu'on lui attribue), alors cela exclut la possibilité que l'association soit un trait prédominant chez les animaux. Et, *vice versa*, si l'association prévaut dans le monde animal au degré que nous voyons dépeint dans les travaux des meilleurs de nos zoologues de terrain – les fondateurs même de la zoologie descriptive : Pallas, Azara, Rengger, Audubon, Naumann, prince Wied, Brehm ⁱⁱⁱ, etc. ; si les sentiments sociables parmi les animaux sont développés au point qu'ils combattent ensemble contre leurs ennemis, s'ils envoient à l'avant des éclaireurs protéger les endroits où ils

trouvent leur nourriture, s'ils maintiennent des sentinelles, s'ils protègent la retraite de leurs troupes, et ainsi de suite, jusqu'au sacrifice de soi dans l'intérêt du groupe – alors la lutte pour la vie ne peut absolument pas revêtir l'aspect d'une intense guerre à l'intérieur de chaque tribu et de chaque groupe. Il ne peut s'agir d'une lutte pour des avantages *individuels*. Elle doit être nécessairement une lutte *collective* du groupe contre ses ennemis communs et les éléments hostiles du milieu. La sélection naturelle prend également dans ce cas un aspect tout à fait différent.

- 4 La contradiction doit par conséquent être dissipée ; et la seule façon d'y parvenir est d'examiner l'évolution graduelle du darwinisme depuis la parution de *L'origine des espèces*, et de considérer quelles idées prédominent désormais en ce qui concerne le rôle de la lutte pour l'existence dans les conceptions actuelles de l'évolution.
- 5 Le sujet est immense. Dès lors, limitons-en l'étendue, en gardant toujours en tête notre intérêt précis : la place de l'entraide et de la lutte pour l'existence dans la théorie de l'évolution. Dans ce but nous examinerons, premièrement, l'évolution des idées de Darwin telle qu'elle se manifeste dans sa volumineuse correspondance ; nous verrons comment, après avoir lui-même indiqué les trois aspects différents que peut revêtir, dans la nature, la lutte pour l'existence, il en vint progressivement, d'une manière indirecte, à attribuer de moins en moins de valeur à la lutte *individuelle* à l'intérieur de l'espèce, et à reconnaître une plus grande importance à la lutte *collective* contre le milieu ; nous devons voir ensuite comment la masse de recherches expérimentales menées dans les vingt-cinq dernières années à propos de l'influence de l'environnement sur les formes de plantes et d'animaux, a modifié l'opinion en faveur de l'action directe du milieu, laquelle insiste beaucoup moins sur la lutte pour l'existence en tant

qu'agent de production des espèces que cela n'est exigé par la théorie de la sélection naturelle.

|

- 6 Lorsque Darwin commença à se préoccuper de la variabilité des espèces, l'opinion dominante dans les cercles académiques, particulièrement dans ce pays, était entièrement en faveur de leur fixité. Croire que les espèces puissent varier autrement que de façon temporaire, et que deux espèces ou davantage aient pu descendre d'ancêtres communs, était une hérésie suffisant à détruire pour toujours la réputation d'un homme de science. Même les plus courageux des penseurs, tels Huxley ^{iv}, sentant bien qu'une fois le doute accepté à l'égard de la fixité ils seraient contraints d'aller jusqu'au bout, préférèrent conserver une attitude sceptique et s'abstenir de toucher à ce sujet. ³ « C'est comme confesser un meurtre », écrivit Darwin à Hooker ^v en 1844, lorsqu'il lui dit qu'il était pratiquement convaincu que les espèces ne sont pas immuables, et qu'après avoir lu énormément, il pensait avoir « découvert (quelle prétention !) la manière simple par laquelle les espèces finissent par s'adapter harmonieusement à divers buts ». ⁴
- 7 Dans de telles conditions, le principal aux yeux de Darwin était de démontrer, d'abord, qu'il n'y a pas d'espèces immuables : qu'elles donnent toutes lieu à d'innombrables variations qui peuvent être transmises à la descendance. Dès lors que l'on avait pu prouver la variabilité dans cette mesure-là, son étude devait révéler les causes naturelles susceptibles de stabiliser certaines variations, et de transformer des variétés temporaires en ces formes plus stables que nous appelons des espèces. Dans cette mesure, étudier les variations obtenues par nos éleveurs chez les animaux domestiques était une

excellente façon d'attaquer le présupposé de l'invariabilité. C'est ce que fit Darwin. Il collecta une énorme quantité de faits montrant qu'au sein des animaux domestiqués les variations contingentes se produisent avec constance dans toutes les directions, à un degré tout à fait inattendu des hommes de science.

- 8 L'étape suivante consistait à supposer qu'une variabilité similaire existe également parmi les animaux sauvages, et qu'il se produit dans la nature, sous certaines conditions, un *processus de sélection* identique à la sélection à laquelle ont recours les éleveurs. La variabilité dans la Nature étant prouvée à son tour, il ne restait plus qu'à trouver un élément qui puisse remplacer, dans la Nature, le choix conscient par les éleveurs de certaines formes par rapport à d'autres. L'*Essai sur la population* de Malthus, que Darwin avait parcouru en 1838, lui fournit, comme on le sait, une cause possible de la sélection naturelle. Il s'agissait de la « lutte pour l'existence » - la survie du plus apte.
- 9 Les plantes et les animaux, pensait-il, se reproduisent dans des proportions telles que si une partie considérable des êtres nés chaque année n'était pas éliminée, chaque kilomètre carré de la surface terrestre serait bientôt peuplé de bien plus d'êtres vivants qu'il ne pourrait en supporter. Il doit y avoir, par conséquent, une violente « lutte pour l'existence » entre les concurrents, avant qu'un nombre conséquent d'entre eux ne succombe ; et au cours de cette lutte ceux qui sont le moins bien adaptés à leurs conditions d'existence seront éliminés, tandis que les mieux adaptés survivront. Ces derniers laisseront une plus importante progéniture, et dans les générations suivantes les variations qui ont aidé les parents à survivre *continueront de se développer dans la même direction*, grâce à une sélection continue des mieux adaptés. C'est ce double processus d'élimination et de survie qu'il décrivit comme la *sélection naturelle*. Elle joue dans la nature le même rôle que joue l'éleveur parmi les animaux domestiqués

en se livrant à une sélection artificielle guidée par son goût ou par la mode. ⁵

- 10 Si les conditions extérieures changent en même temps, c'est d'autant mieux, car il y aura un plus grand nombre de variations entre lesquelles trier (des circonstances changeantes augmentent la tendance à la variation) ainsi qu'un plus grand nombre de concurrents ; et le taux de natalité aussi augmente habituellement dans de nouvelles conditions. Par conséquent il y aura une lutte pour l'existence plus âpre et une meilleure sélection.
- 11 À l'époque, cela fut l'élément des idées de Darwin le plus souvent mal interprété. « *La variabilité et la sélection naturelle* ». La première fournissant le matériau de la sélection, et l'autre conférant une certaine stabilité aux variations utiles à certains membres de l'espèce considérée dans ses conditions d'existence présentes. ⁶ Parmi ces deux éléments, le premier, c'est-à-dire la variabilité, a été largement prouvée par l'immense quantité de faits collectés par Darwin. En ce qui concerne la sélection naturelle, elle ne fournissait qu'une *hypothèse de travail*, que l'on devait vérifier avant de l'accepter en tant que théorie probable – ce qui est la manière habituelle de procéder de la science inductive. L'hypothèse de Darwin avait, cependant, un grand avantage. Elle expliquait les formidables adaptations des animaux et des plantes aux conditions environnantes, ce qui était toujours resté une énigme aux yeux des naturalistes, tout en se débarrassant à la fois d'une intervention téléologique surnaturelle et de toute métaphysique. Des « termes » aussi métaphysiques que « l'adaptation consciente des organismes à leur milieu », que Lamarck avait introduits pour compléter les effets de l'usage et du non-usage des différents organes, disparurent. ^{vi} L'hypothèse de la sélection naturelle permit aux chercheurs, auxquels elle ouvrait un nouveau champ de recherche, d'étudier et de regrouper les faits, pour

découvrir ainsi les autres causes naturelles accompagnant la sélection naturelle de variations contingentes, qui pourraient également produire les mêmes adaptations formidables des formes organiques à une infinie variété de milieux. ⁷

- 12 Il est certainement vrai que Darwin ressentait une sorte d'attachement paternel à l'égard de cette hypothèse de la sélection naturelle, et qu'il a minimisé injustement l'action directe du milieu sur les êtres vivants. Il le reconnut ouvertement plus tard. Mais l'on peut voir dans sa correspondance à quel point il était préoccupé, au départ, de ce que ses idées sur l'origine des espèces ne soient pas confondues avec celles de Lamarck, et davantage encore avec les hypothèses audacieuses qui avaient été présentées dans l'ouvrage célèbre *Vestiges of the Natural History of Creation* [Les vestiges de l'histoire naturelle de la création] ^{vii}, particulièrement dans sa première édition. ⁸ Il affirmait ainsi, avec précaution, que ses idées, bien qu'elles conduisent à des conclusions identiques quant à la transformation, étaient largement différentes en ce qui concerne les moyens par lesquels s'effectuait la transmutation.
- 13 La création ou bien la modification – tel était la question principale de Darwin. « Je fais référence seulement à un changement des espèces par la descendance. Cela me paraît le point crucial », écrivait-il à son ami Asa Gray ^{viii}, aussi tardivement qu'en mai 1863. « À titre personnel, bien entendu, je me préoccupe beaucoup de la sélection naturelle ; mais cela me paraît totalement dérisoire par rapport à la question de la création ou bien de la modification » (*Life and Letters*, II. 371). « En réalité, je n'ai jamais sous-entendu », écrivait-il à Hooker en 1860, « que la sélection naturelle serait “la cause efficiente à l'exclusion des autres” – c'est-à-dire la variabilité en fonction du climat, etc. Le terme même de *sélection* implique quelque chose, c'est-à-dire une variation ou une différence qui puisse être sélectionnée... »

⁹ De nombreux passages de sa correspondance expriment la même idée.

- 14 Darwin savait parfaitement bien que la sélection naturelle n'était qu'une hypothèse, et qu'il fallait deux types de preuves pour qu'elle soit acceptée comme une théorie : sa capacité à expliquer une vaste quantité de faits, y compris les cas difficiles, et une preuve qui montre que les processus dont elle fait état se produisent bien dans la nature.

¹⁰ Et lorsqu'on étudie son œuvre et sa correspondance, on est réellement frappé par les efforts continuels qu'il consacre à démontrer la valeur de la sélection naturelle comme une hypothèse susceptible d'expliquer la plus grande variété imaginable de faits biologiques et les problèmes les plus complexes que présente l'évolution.

- 15 En ce qui concerne la seconde preuve à laquelle on doit soumettre une hypothèse – l'étendue des processus auxquels elle fait référence – Darwin la reporta apparemment à l'étude de la lutte pour l'existence et de la sélection naturelle qu'il était sur le point d'entreprendre dans son grand ouvrage sur *La variation à l'état de nature*. C'est probablement la raison pour laquelle, dans *L'origine des espèces*, il ne fournit comme preuves d'une dure lutte malthusienne que l'argument arithmétique d'un accroissement *possible* – et non pas réel – du nombre des animaux, le fait du développement rapide des espèces européennes importées dans d'autres pays, et un paragraphe de quelques lignes contenant seulement quelques preuves indirectes, dont certaines semblent désormais ouvertes à une interprétation différente. ¹¹ Il mentionna dans *L'origine* (p. 50) les trois formes différentes que la lutte pour l'existence peut prendre dans la nature, en disant « qu'il doit y avoir dans chaque cas lutte pour l'existence, qu'il s'agisse de l'individu face à un autre individu de la même espèce, ou face à des individus d'espèces différentes, ou encore face aux conditions

physiques de la vie. » (*Origine*, p. 50) ; mais il ne chercha même pas à distinguer entre ces trois aspects de la lutte, si largement différents quant à leurs conséquences sur la genèse de nouvelles espèces et finalement sur la sélection naturelle. Il laissa cela pour une occasion future. « Dans mon prochain travail », écrivit-il, « ce sujet sera traité plus longuement, comme il le mérite ». Et nous savons par sa correspondance qu'il essaya de récolter des informations à propos des oiseaux, dans le but de voir si la majorité des concurrents arithmétiquement prévus qui disparaissent chaque année ne sont pas éliminés dès le départ dans les œufs, ou lorsqu'ils sont oisillons, de sorte que la lutte pour l'existence se trouverait privée de son caractère compétitif et deviendrait entièrement métaphorique. Malheureusement, il n'acheva jamais cette partie de ses recherches.

- 16 Avec sa puissance de généralisation tout à fait extraordinaire, Darwin avait conçu le problème de l'évolution à une échelle si grande que son travail s'orientait vers une synthèse de toute la connaissance biologique. En plus de la variabilité et de la sélection naturelle, il étudia des domaines aussi vastes que l'évolution des instincts, la sélection sexuelle, les preuves géologiques de l'évolution, la distribution géographique des organismes, les variations spontanées et l'hybridisme, les effets de l'isolement, l'instinct collectif, la valeur des caractères spécifiques, et, pour finir, le problème, immensément vaste, de l'hérédité. Après la publication de *L'origine des espèces*, qui ne fut, comme on le sait, qu'un résumé du grand travail qu'il avait commencé en 1837, il entreprit la première partie de ce travail, *La variation des animaux et des plantes à l'état domestique*, et ce livre présentait une masse de faits si considérable en faveur de l'idée d'une variabilité sans limite, qu'à la suite de sa parution il n'était plus possible de parler d'espèces fixes, ou d'un plan préconçu de leur variation.

- 17 Après avoir consacré une quantité incroyable de travail à ce livre, dans lequel il introduisit également sa théorie héréditaire de la « pangenèse », Darwin publia un autre résumé de son grand travail : *La filiation de l'homme*, où était traitée aussi l'origine des facultés intellectuelles de l'homme et son sens moral, ainsi que la sélection sexuelle. Mais il n'alla jamais au-delà des dix premiers chapitres – malheureusement, non encore publiés – de son grand ouvrage sur *La variation à l'état de nature*, dans lequel il aurait certainement traité de la lutte pour l'existence et de la sélection naturelle avec autant de soin qu'il en avait témoigné à la sélection artificielle.
- 18 Dans l'intervalle, la santé de Darwin commençait à décliner, et il se plaignait fréquemment dans sa correspondance de ne pas se sentir capable d'aborder un problème aussi vaste que celui de la valeur relative des différents facteurs de l'évolution. Depuis qu'il avait brisé le charme de la fixité, des légions de biologistes s'étaient rués vers l'étude d'une multitude de facteurs impliqués dans l'évolution, et plus ils avançaient dans leurs recherches plus l'interaction de ces différents agents leur paraissait complexe. De sorte que Darwin, après avoir lui-même initié toutes ces recherches, après les avoir vivifiées à l'aide d'une idée générale, et indiqué la façon de les conduire, dut les laisser à ses successeurs.

II

- 19 Nous avons vu que Darwin a séparé sa tâche en deux parties : la variabilité et la sélection naturelle. Un très large spectre de faits avait prouvé la première. En ce qui concerne la seconde, les idées oscillaient constamment entre la *sélection naturelle* dans le cadre de la lutte pour l'existence et *l'action directe du milieu*. Et, avec l'amour sans limite de la vérité qui le caractérisait, à mesure que les nouvelles données

expérimentales convergeaient en faveur du facteur de l'action directe indiqué par Buffon ^{ix} et Lamarck, il n'hésita pas à reconnaître leur importance. Sa correspondance, publiée en cinq volumes par son fils Francis Darwin, illustre remarquablement ce changement graduel d'opinion ; et une étude attentive de cette correspondance est de la plus insigne valeur afin d'apprécier les arguments présentés par les « transformistes » en faveur de l'action directe.

- 20 À la lecture des carnets de Darwin nous voyons qu'en 1837, avant qu'il ait lu (en octobre 1838) l'*Essai sur la population* de Malthus ¹², il expliquait l'apparition de nouvelles espèces principalement par l'adaptation à des circonstances modifiées. Même en 1844, après sa lecture de l'essai de Malthus, il continuait d'accorder la prééminence à l'action directe du milieu. ¹³ Mais par la suite ses opinions changèrent, et à la fin de l'année 1856 il écrivait déjà à Hooker qu'après avoir étudié la variation liée à la domestication, il en était arrivé à la conclusion que « les conditions extérieures (auxquelles se réfèrent si souvent les naturalistes) n'ont que très peu d'influence par elles-mêmes ». Il ajoutait, cependant : « Le degré d'importance de leur influence est parmi tous les autres le point sur lequel je m'estime le plus faible. Je tire un jugement d'après les faits de la variation liée à la domestication, et j'obtiendrai peut-être encore davantage de connaissances sur ce point. » À cette époque il reconnaissait que l'effet des conditions extérieures pouvait seulement produire davantage de variabilité ; ce qui, bien entendu, est très différent de la formation de nouvelles espèces. En ce qui concerne ce dernier point, il disait : « Je considère que la formation d'une variété forte, ou espèce, relève presque entièrement de la sélection de ce que l'on pourrait appeler, d'une manière incorrecte, des variations *contingentes*, autrement dit la variabilité » (*Life and Letters*, II. 87). Dans la même lettre, en réponse à une remarque de Hooker, il soutenait que même lors de la période

migratoire d'une espèce, qu'elle soit courte ou longue, « il n'y avait qu'une faible tendance à la formation d'une nouvelle espèce... quoiqu'une variabilité considérable ait pu survenir ». Afin d'utiliser les variations, de manière à produire une nouvelle espèce, la sélection naturelle était une nécessité absolue.

- 21 En étudiant la correspondance de cette époque, je ne peux m'empêcher de penser que plus ses amis évoquaient (particulièrement depuis la parution de *Vestiges of the Natural History of Creation*) la forte ressemblance entre ses idées et celles de Lamarck, que ce livre avait popularisées, plus il s'efforçait de montrer en quoi elles différaient.

¹⁴ Il reconnaissait que le facteur lamarckien de « l'action directe » du milieu pouvait accroître la variabilité ; mais, pour conférer de la stabilité à n'importe quelle variation – pour engendrer une *nouvelle espèce* possédant une certaine fixité dans ses formes –, il était nécessaire qu'autre chose intervienne, et il s'agissait de la sélection naturelle. Il montre même des signes d'impatience lorsque dans ses lettres son grand ami Lyell évoque de manière récurrente Lamarck.

- 22 En 1859 Darwin rappela une fois de plus à Lyell ^x qu'il récusait l'idée lamarckienne d'un mystérieux pouvoir d'adaptation qui serait inhérent aux animaux ; il n'avait aucun besoin d'une explication aussi métaphysique. Cependant, en juin 1860, après avoir considéré les critiques adressées à *L'origine des espèces* – certaines totalement idiotes, d'autres très sérieuses ¹⁵ – il écrivit à Hooker qu'il ne s'opposait pas à la reconnaissance de l'action directe du milieu. Il veillait simplement à souligner que les variations produites par un changement des conditions doivent être soumises à l'action de la sélection naturelle. C'est cette dernière qui préservera celles d'entre les variations qui s'avèrent utiles, en éliminant celles qui ne le sont pas. Il comparait les variations aux moellons, ou aux briques, ou encore au bois à partir desquels les architectes construisent. Ces éléments ont certainement

une influence sur la nature de la construction. « Pourtant, de la même manière que l'architecte est la personne *déterminante* pour une construction, la sélection est déterminante à l'égard des corps organiques. » ¹⁶ L'action directe n'est que la « servante » qui offre au choix de sa « maîtresse » la sélection naturelle des matériaux purement contingents et aléatoires. ¹⁷

- 23 Ainsi, il mit encore l'accent sur deux moments différents dans la genèse d'une espèce : l'apparition de variations indifférenciées de toutes sortes – à la fois utiles et nuisibles, ou bien indifférentes, sans que l'un ou l'autre côté prédomine ; et l'extermination des individus dépourvus des variations utiles dans des conditions données, ou alors qui les possèdent à un degré moindre que d'autres individus. La sélection naturelle correspond ainsi à la « préservation naturelle » du plus adapté.
- 24 Il est tout à fait significatif que pendant ces années Darwin n'admit nulle part l'hypothèse – qui est désormais pour nous un fait établi – selon laquelle sous l'influence des conditions extérieures les variations sont principalement produites dans une direction déterminée, et possèdent par conséquent déjà un caractère de préservation – tout comme les caractères « alpins » que le climat engendre chez les plantes importées par l'homme depuis les Lowlands jusque dans le milieu alpin leur évitent de périr dans leur nouvel environnement. Une telle idée ne lui vient pas à l'esprit. Il persiste à récuser l'idée que l'action directe puisse être – pour utiliser les termes de Herbert Spencer ^{xi} – une *adaptation directe*, ou alors il n'en parle pas du tout. La reconnaissance de ce fait ne viendra que plus tard. ¹⁸
- 25 Il est évident qu'une telle attitude, de la part de Darwin, n'était pas une simple question de prédilection. Il suffit de se souvenir de l'imprécision de tout ce que l'on écrivait dans ces années-là (il y a presque cinquante ans !) à propos de l'action des conditions

extérieures sur les organismes, ainsi que du voile dont on entourait ces dernières. Par ailleurs, il disposait d'un argument substantiel, emprunté à la distribution géographique des espèces. Il s'agissait du fait que la plupart des espèces conservent des formes constantes, même si elles se trouvent disséminées sur un grand territoire, ce qui produit vraisemblablement une grande variété de conditions locales. Cet argument semble avoir eu beaucoup de poids à ses yeux, à la fois sur cette question et sur celle de l'influence de l'isolement.

- 26 « Je vois chez Murray et beaucoup d'autres » – écrivit-il à la même date, le 6 juin 1860 – « une erreur récurrente, lorsqu'ils font allusion à la très grande importance de légères différences dans les conditions physiques, à savoir l'oubli de ce fait que toutes les espèces, à l'exception de certaines variétés tout à fait locales, se déploient sur un territoire considérable, et alors qu'elles se trouvent exposées à ce que l'on appelle des *diversités* considérables, demeurent pourtant constantes. » (*Life and Letters*, II. 319)
- 27 Aujourd'hui, particulièrement depuis que nous possédons les travaux de Gulick sur les deux cents espèces différentes d'escargots consignées dans diverses vallées de l'une des îles Sandwich, ou ceux de Hyatt ^{xii} sur les fossiles de céphalopodes, et un grand nombre de faunes et flores locales, travaux qui ont été publiés depuis que l'on prête davantage attention aux espèces et sous-espèces locales – nos idées à propos de la constance du type ont subi un changement substantiel. Par ailleurs, depuis que nous connaissons mieux l'intérieur des continents asiatique et américain, nous sommes mieux à même de comprendre à la fois la constance du type à l'intérieur de grands territoires et ses variations locales.
- 28 Désormais, lorsque nous voyons qu'un type animal donné demeure suffisamment constant au sein d'un territoire aussi étendu que l'intérieur de l'Asie, depuis l'Himalaya jusqu'au lac Baïkal, ou que

l'intérieur de l'Amérique du Nord, depuis le Mexique jusqu'aux frontières de l'Alaska, nous savons que le long des plateaux qui s'étendent sur l'axe de ces continents, les conditions physiques ne sont pas aussi largement différentes que de simples différences de latitudes pourraient le suggérer. En fait, depuis que nous sommes devenus plus familiers avec l'orographie de l'Asie, nous savons qu'un immense plateau s'étend à l'intérieur du continent, depuis l'Himalaya jusqu'à la latitude du Baïkal, et qu'il diminue en altitude de 16 000 pieds jusqu'à 3000 à mesure qu'il avance vers le nord ; de sorte que le climat, la végétation et la faune du plateau ne varient pas autant que la différence de latitude entre le Tibet ou la Perse et les rives de la Léna nous le ferait croire. Au contraire, j'ai montré qu'une frappante similitude de conditions prédomine sur de larges étendues dans cette succession de plateaux, et nous savons grâce aux explorateurs modernes de l'Asie que les animaux se déplacent continuellement le long de cet axe, du sud-ouest au nord-est, et en sens inverse. C'est ce qui explique pourquoi le tigre et beaucoup d'autres espèces s'étendent de la Perse et de l'Himalaya jusqu'au lac Baïkal. Mais dès que nous comparons les flores, et en partie également les faunes du versant nord-ouest (Sibérien) et sud-est (Mandchourien) du même plateau, nous nous retrouvons en présence des différences les plus frappantes sous les mêmes latitudes, à des distances relativement courtes. Le contraste entre la flore de l'Ouest sibérien, sur le versant ouest du Haut Plateau, et la flore de Mandchourie sur son versant est, est tout simplement étonnante. En ce qui concerne la faune, lorsque nous étudions d'un peu plus près les animaux comme le tigre, dont le territoire s'étend sur l'ensemble du plateau et son versant sud-est (à trente-cinq degrés de latitude et autant de longitude), nous trouvons parmi eux des différences notables. C'est ainsi que Brandt père ^{xiii} a noté dans sa remarquable monographie sur le tigre que les

représentants de cette espèce au Bengale ou en Chine – c'est-à-dire sur le versant sud et sud-est – ont beaucoup en commun en ce qui concerne leur coloration, ce qui suffit à les distinguer des tigres que l'on rencontre ailleurs en Asie. ¹⁹ À ma connaissance, on rencontre les mêmes différences entre les deux versants au Canada, et la même similitude de conditions prédomine le long d'une ligne de plateaux qui s'étend de Mexico à Calgary et au Saskatchewan. En bref, j'ai tendance à penser que le large éventail de nombreuses espèces n'aurait permis à Darwin de forger aucun argument contre l'action directe des conditions locales et les effets de l'isolement, s'il avait pu prendre en considération – comme nous le pouvons désormais – l'uniformité des conditions sur d'immenses plateaux et la migration des animaux et des plantes le long des axes de ces élévations de terrain.

29 Si nous revenons maintenant à l'évolution graduelle des idées de Darwin en faveur de l'action directe des conditions extérieures, nous voyons qu'en 1862 un changement commença à se produire à cet égard dans son esprit. Au milieu de remarques occasionnelles sur l'avancée de son travail sur la variation des animaux et des plantes à l'état domestique, il lâcha la conclusion suivante : « Je ne sais pas vraiment pourquoi je me sens quelque peu chagriné, mais mon travail actuel me conduit à croire davantage dans l'action directe des conditions physiques. Je crois que je le regrette, dans la mesure où cela amoindrit la gloire de la sélection naturelle, et qu'il s'agit d'une idée vraiment très douteuse. Peut-être changerai-je encore, quand j'aurai rassemblé mes faits sous un seul point de vue, et cela promet un dur travail. » ²⁰

30 Une lettre à M. Horace Dobell, ^{xiv} écrite en février 1863, permet de constater que ses hésitations continuèrent. Dans ses leçons « Sur les germes et les rudiments de la maladie », M. Dobell évoquait les variations dans la quantité de force manifestée par un organisme dans

les opérations de la vie (ce qui se rapproche fortement, soit dit en passant, de l'« effort » d'accommodation chez Lamarck), et Darwin tomba d'accord avec lui sur le fait que les « conditions d'existence doivent jouer un rôle important en permettant à cette quantité de croître ». Mais jusqu'où ces conditions agissent sur les *formes* de la vie organique, c'était ce qu'il ne voyait pas encore clairement.

En fait – ajoutait-il (je souligne en italiques certains passages) – il n'y a pas d'aspect de mon sujet qui m'ait si totalement intrigué que le fait de déterminer *quel effet attribuer à* (ce que je nommerai grossièrement) *l'action directe des conditions d'existence. J'en viendrai sous peu à cette question*, et je m'efforcerai d'atteindre une conclusion lorsque j'aurai réuni dans ma tête la masse des faits dans un certain ordre. *Mon impression présente est que j'ai sous-estimé le rôle de cette action dans "L'origine"* ». (More Letters, I. 235)

- 31 Il est évident qu'à cette période Darwin était en pleine hésitation pour déterminer la part qui appartenait à la sélection naturelle et celle qui appartenait à l'action directe du milieu – autrement dit respectivement à la « maîtresse » et à la « servante ». Il se rendait visiblement compte, parfois, que la servante qui produisait les variations pouvait soumettre à la sélection naturelle des variations si utiles qu'il ne restait que peu de choix à l'approbation de la « maîtresse ». ²¹ De nouvelles espèces, mieux adaptées à de nouvelles conditions, ne pouvaient-elles pas être produites de la même manière que la fonction produit l'organe – comme cela avait été suggéré par Herbert Spencer ? Mais à d'autres moments Darwin et ses amis ont dû se demander : pourquoi n'y a-t-il aucune preuve directe d'une action du milieu capable de produire une variété *permanente*, et encore moins une espèce nouvelle ? Pourquoi même un simple organe, harmonisé avec l'ensemble de la structure, n'a-t-il jamais été produit expérimentalement par altération des conditions de la croissance d'une plante, ou de l'existence d'un animal ?
- 32 La morphologie expérimentale, telle qu'elle existe maintenant, n'existait pas il y a quarante ans ; et au lieu de spéculer, comme le

firent Lamarck en 1809, et Spencer en 1852, sur la manière par laquelle de nouvelles fonctions *pouvaient* modifier un groupe de muscles, ou un organe, il préféra rester sur le terrain, alors plus sûr, de la sélection naturelle.

- 33 Néanmoins, on trouve dans sa correspondance le long brouillon d'une lettre adressée à George Lewes, qui est extrêmement instructive sur ce point. Il s'agit vraisemblablement d'une réponse à une lettre importante de Lewes, dans laquelle le physiologiste suggérait que les organes puissent être formés par l'action physiologique directe du milieu sur l'organisme. Darwin répond catégoriquement qu'il ne saurait admettre une telle idée. Son étude de la nature l'avait conduit à l'impression selon laquelle « l'harmonie frappante entre les affinités, le développement embryologique, la distribution géographique et la succession géologique de tous les organismes liés », et d'autre part la coadaptation parfaite d'organes aussi spécifiques que les organes électriques des poissons, ou les épines de certaines plantes « avec tout le reste de l'organisation », contredisent la thèse selon laquelle de tels organes pourraient avoir été formés par l'action directe des conditions d'existence. En ce qui concerne les épines et les piquants, il admet que l'arrêt du développement de divers appendices pourrait produire des épines rudimentaires ; il admet également sans peine que « la forme précise, la courbure et la couleur des épines » sont « le résultat des lois de croissance de chaque plante particulière, ou de leurs conditions, internes et externes » ; « mais je suis contraint de croire », ajoute-t-il, « que leur tranchant et leur dureté extrême sont le résultat de la variabilité fluctuante et de la "survie du plus apte" [...] N'importe quelle personne ayant observé la distribution des plantes à épines en Amérique du Sud et en Afrique (voir Livingstone) admettra que c'est la sélection naturelle qui tend à produire les épines les plus impressionnantes, dans la mesure où elles apparaissent toujours là où

les buissons se développent isolément et se trouvent exposés aux attaques de mammifères ».

- 34 Cette lettre, écrite en 1868, est extrêmement instructive. ²² Elle montre que Darwin distinguait déjà deux parties dans le processus d'adaptation. Le milieu, par son action directe sur la plante, produit les rudiments d'organes *adaptés* – des piquants et épines élémentaires, résultant de l'arrêt du développement des lobes des feuilles. La variation, dans ce cas, cesse d'être une variation *aléatoire*. Elle est orientée dans la direction convenable et nécessaire : c'est une adaptation. Pour parler par métaphore, elle n'est plus dénuée de but, car c'est l'atmosphère sèche qui diminue la surface d'évaporation des feuilles, et ne conserve que leurs veines, lesquelles se transforment en épines ou piquants rudimentaires. La « servante » offre à la sélection naturelle quelque chose que la « maîtresse » n'a pas intérêt à rejeter. C'est la sélection naturelle qui devient la servante de l'action directe.
- 35 La variation ci-dessus mentionnée n'est pas non plus une « variation *individuelle* ». S'il y a dans l'environnement une cause - la sécheresse de l'atmosphère - qui provoque l'arrêt du développement des lobes des feuilles, elle agit sur tous les individus situés dans un même lieu. Il s'agit d'une *variation de groupe*, et la lutte pour l'existence la plus âpre n'a plus lieu entre les individus du même groupe, mais entre le groupe et ses adversaires d'une autre espèce. La sélection naturelle élimine de préférence ces individus d'une autre espèce qui ne parviennent pas à endurer les mêmes transformations utiles – ceux qui sont les plus réfractaires à l'action d'un environnement sec et conservent de larges feuilles. La soumission aux influences, la plasticité, deviennent l'objet de la lutte. Mais cela signifie que deux conceptions nouvelles se sont introduites, modifiant totalement la lutte pour l'existence jusqu'à la priver de son dur caractère individualiste.

- 36 De nouveaux éléments devaient cependant être pris en compte de manière à nous faire avancer vers la solution de ce problème difficile.

III

- 37 Ces nouveaux éléments relevaient de trois ordres d'idée différents. Le premier était lié à l'« isolement » - *i.e* les conséquences du fait qu'une partie des membres de l'espèce, s'efforçant de s'étendre sur un plus vaste territoire, se trouve séparée de la partie principale par une barrière quelconque : un canal, une chaîne de montagnes, l'apparition d'un désert. La séparation favoriserait dans de tels cas la formation d'une nouvelle variété, et finalement d'une nouvelle espèce. Le second élément possédait un caractère négatif. Il s'agissait de la difficulté pour la sélection naturelle d'établir de nouvelles espèces si les variations entre lesquelles elle devait choisir étaient purement accidentelles, et n'avaient aucune tendance cumulative dans une direction donnée. Et le dernier élément, le plus important, était *l'action directe* du milieu, et sa capacité à produire, chez les plantes et les animaux, des changements qui pourraient suffire pour engendrer de nouvelles espèces adaptées à leur milieu.
- 38 D'importantes recherches furent menées dans ces trois domaines, et Darwin, animé par son amour de la vérité, ne manqua pas de reconnaître leur valeur, même s'il lui fallut modifier ses idées sur le rôle joué par la sélection naturelle dans la genèse d'une nouvelle espèce. En ce qui concerne notre problème précis – le rôle qui revient à l'entraide dans l'évolution – ces recherches sont de grande valeur, et il nous faut quelque peu nous appesantir sur elles.
- 39 Déjà dans les îles Galapagos, que Darwin avait visitées lors de son voyage à bord du *Beagle*, il avait eu l'opportunité d'apprécier les effets de l'isolement. En réalité, ce sont les nouvelles formes d'oiseaux et de

coquillages qu'il trouva dans ces îles – différentes de celles d'Amérique du Sud, et pourtant sans nul doute dérivées d'elles – qui l'avaient poussé à penser à la « transmutation » des espèces. En 1844, il était tellement convaincu de l'importance de l'isolement qu'il le décrivait comme « la cause concomitante majeure de l'apparition de *nouvelles formes* ». ²³

- 40 Par conséquent, lorsque Moritz Wagner ^{xv} publia, en 1868, son premier essai sur les effets de l'isolement pour l'engendrement de nouvelles espèces ²⁴, Darwin reconnut franchement qu'il *s'agissait* bien d'un facteur qui ôtait nombre de difficultés non expliquées par la sélection naturelle. ²⁵ Plus tard, il confirma les mêmes idées dans une lettre à Karl Semper, ^{xvi} soutenant que lorsqu'une espèce se divise en deux, trois voire davantage, « une séparation presque parfaite contribuerait grandement à leur “spécification”, pour forger un nouveau terme » (*Life and Letters*, III. 160). « En Amérique du Nord », écrivait-il au même destinataire, « si l'on va du nord au sud, ou de l'est à l'ouest, il apparaît clairement que les conditions de vie altérées ont modifié les organismes dans les différentes régions, de sorte qu'ils constituent désormais des races et même des espèces différentes ». Mais relativement à toutes les structures *adaptées*, et elles sont innombrables, Darwin ne parvenait pas à saisir comment l'hypothèse de Wagner pouvait être éclairante (III. 161).
- 41 Admettre, comme nous venons de le voir, le rôle joué par l'isolement dans la genèse de nouvelles espèces était extrêmement important, et j'ai montré ailleurs ²⁶ à quelles conséquences cela nous conduit en ce qui concerne l'élimination supposée des « chaînons intermédiaires ». Dès que nous admettons les migrations successives, au cours des âges, de certaines espèces sur plusieurs continents (et il semble nécessaire de les admettre, par exemple, pour la série des ancêtres du cheval sauvage), et une fois que nous avons saisi le nombre de séparations

que cela a entraînées, nous comprenons pleinement « l'absence de formes intermédiaires ». Et pourtant c'était bien cette absence qui intriguait tant Darwin, lui qui l'expliquait en supposant une « élimination » ayant eu lieu au cours d'une lutte sévère pour l'existence. Avec l'influence de l'isolement, une telle élimination n'est plus nécessaire : il est très probable qu'elle n'ait jamais eu lieu.

- 42 Bien entendu, Darwin ne pouvait pas reconnaître toutes les thèses de Moritz Wagner, car dans un travail ultérieur ²⁷ le géographe allemand soutint que l'isolement dispense totalement de l'action de la sélection naturelle. De sorte que Darwin lui rappela que l'isolement à lui seul ne pouvait expliquer les multiples structures adaptatives des organismes. ²⁸ Par ailleurs, Darwin considérait que la coexistence, sur la surface de larges continents, d'espèces provenant d'une souche commune, était une objection à la reconnaissance de l'isolement en tant que facteur de première importance de l'origine des espèces. « Quand je pensais à la faune et à la flore des îles Galapagos j'étais totalement partisan de l'isolement, mais quand je pensais à l'Amérique du Sud, j'en doutais énormément », écrivit-il en 1868 à Karl Semper.

²⁹

- 43 Depuis que Darwin a écrit ces lignes on a prêté une très grande attention à l'isolement, et il faut dire que l'importance de ce facteur est maintenant reconnue à peu près unanimement. Seul le sens du terme « isolement » a été étendu, puisqu'il inclut désormais ledit isolement « biologique » et « physiologique », qui s'ajoute à « l'isolement géographique », et on ne l'oppose plus à la sélection naturelle, mais on le reconnaît comme *l'un* des facteurs de l'évolution.
- 44 Les remarques que j'ai faites dans la section précédente à propos du rôle des plateaux, qui permettent à certaines espèces de s'étendre sur un très large territoire et les isolent en même temps les unes des autres, soit sur les versants opposés du plateau ou dans les montagnes

parallèles à sa limite, ne font référence qu'à des caractéristiques géographiques générales. Mais la ségrégation des groupes de plantes et d'animaux peut aussi se produire à la surface d'un plateau ou d'une plaine élevée en conséquence de dépressions *topographiques* locales. Pour prendre un exemple relatif une nouvelle fois à l'Asie, le grand plateau central asiatique est coupé d'est en ouest, sur les deux tiers de sa largeur, par la dépression du Tarim, qui est le résidu d'une ancienne mer intérieure, et qui introduit à l'heure actuelle au cœur même de l'Asie centrale la végétation et d'autres caractéristiques des steppes des basses plaines limitrophes. Néanmoins, il s'agit toujours d'une grande dépression. Mais ce que l'on voit ici à grande échelle se répète de nombreuses fois ailleurs sur une plus petite échelle. À plusieurs endroits les limites du plateau central d'Asie sont modifiées par des dépressions locales – vestiges de grands gouffres, ou de lacs, auparavant liés entre eux et avec la mer pendant la période post-glaciaire, et possédant désormais un nombre d'espèces différentes, au sein de la faune et de la flore. ³⁰ À titre d'exemple, le phoque du lac Baïkal (*Phoca sibirica*), très différent du phoque que l'on trouve à la fois dans la mer Caspienne et la mer d'Aral (*Phoca caspica*) ; ou encore le hareng des eaux du Baïkal (*Coregonus omul*), très différent, également, des représentants de son genre vivant dans les lacs du Nord de la Russie et de la Suisse. Dans de tels cas nous sommes sans nul doute en présence d'espèces dont l'origine est due à un « isolement topographique ».

- 45 Cependant, il existe une ségrégation encore plus locale que l'on a décrite par le terme d'« isolement biologique ». Ainsi un papillon, s'il ne trouve pas en quantité suffisante la plante sur laquelle il est habitué à déposer ses œufs, les dépose sur une plante fortement liée à la première, et, comme l'a montré Standfuss, une nouvelle variété de ce papillon finit par voir le jour. Ou bien certaines grenouilles,

habituées à un sol mouillé, ont été forcées d'émigrer sur un sol sec, et nous savons d'après Hutton ^{xvii} que non seulement cela a donné naissance à une nouvelle variété, mais encore qu'elle différait de la souche parentale en déposant ses œufs un peu plus tôt ³¹, de sorte qu'un croisement devenait pratiquement impossible. Ou encore un groupe d'écureuils d'une région donnée, faisant face à la rareté des cônes de cèdres, migrent vers une forêt de mélèzes et se nourrissent de graines de mélèzes et de champignons. ³² Des quantités de cas semblables pourraient être présentés. Dans tous ces cas, l'isolement d'une partie des membres de l'espèce donne naissance à une nouvelle variété, et il est ainsi possible d'avoir deux variétés dans la même région, et en définitive, si elles ne parviennent pas à se croiser, deux sous-espèces ou espèces.

- 46 En dernier lieu, on trouve l'« isolement physiologique » (ou plutôt l'« isolement sexuel »), que Catchpool a indiqué et que Romanes a démontré. ^{xviii} Nous voyons en permanence dans la nature que de légères différences dans les modes de vie des animaux et des plantes produisent de légères divergences morphologiques qui conduisent à, ou sont accompagnées par, la stérilité entre la souche parentale et la variété légèrement modifiée. Nous constatons également que dans les sociétés animales un certain sentiment de la race se développe, qui empêche le croisement d'une société donnée avec d'autres sociétés similaires, en vertu d'une simple aversion psychologique ou de causes physiologiques. Dans tous ces cas nous sommes face à ce que l'on pourrait appeler un isolement physiologique – facteur qui ne s'oppose certainement pas à la sélection naturelle, mais qui contribue à l'évolution de nouvelles espèces.
- 47 Quoi qu'il en soit – et c'est ce qui est le plus intéressant pour nous, en fonction de notre point de vue particulier – la nécessité d'une âpre lutte pour l'existence à l'intérieur de l'espèce, afin qu'une nouvelle

espèce voie le jour, s'efface de plus en plus. Cette lutte est tout simplement évitée. La multiplication excessive est limitée par des membres d'une espèce qui s'orientent vers de nouveaux territoires, ou vers d'autres types d'alimentation, ou encore vers des mode de vie différents. On trouve des exemples innombrables d'une telle *colonisation* chez tous les animaux sociaux. Ils sont particulièrement frappants chez les fourmis, la colonisation contribuant très certainement en grande partie au maintien de l'extension immense des diverses espèces de fourmis. Et les résultats d'une telle colonisation consistent invariablement dans *l'évitement* de cette lutte malthusienne individuelle que des calculs arithmétiques pouvaient nous inciter à accepter.

IV

- 48 La lettre à Moritz Wagner mentionnée ci-dessus était importante à un autre égard. Darwin y reconnaissait franchement qu'il avait sous-estimé le facteur lamarckien – l'action directe du milieu.

Selon moi, écrivait-il, la plus grande erreur que j'ai commise fut de ne pas accorder suffisamment de poids à l'action directe de l'environnement, *i.e* à la nourriture, au climat, &c., indépendamment de la sélection naturelle. Les modifications ainsi causées, qui ne sont ni avantageuses ni désavantageuses à l'organisme modifié, seraient particulièrement produites, comme je m'en rends compte maintenant, et principalement grâce à vos observations, par l'isolement sur un petit territoire, où seuls quelques individus vivraient sous des conditions presque uniformes. Lorsque j'ai écrit *L'origine*, et quelques années par la suite, je ne trouvais que peu de preuves convaincantes à l'appui de l'action directe de l'environnement ; il existe désormais une grande masse de preuves, et votre exemple de *Saturnia* est l'un des plus remarquables dont j'aie entendu parler. (*Life and Letters*, III. 159)

- 49 En mars 1877, à l'occasion d'une lettre au Professeur viennois Neumayr ^{xix}, à propos du travail de M. Hyatt sur les céphalopodes disparus en Amérique, il s'exprimait pratiquement dans les mêmes termes : « Il n'y a pas de doute, écrivait-il, que les espèces puissent être grandement modifiées par l'action directe de l'environnement.

J'ai quelque excuse, ajoutait-il, pour n'avoir pas insisté plus fortement sur ce point dans mon Origine des espèces, dans la mesure où les faits les plus convaincants ont été observés dans l'intervalle qui a suivi sa publication. »

33

- 50 Ces aveux de Darwin ont une double importance. Ils ne montrent pas seulement que déjà de son vivant les recherches s'étaient accumulées suffisamment pour établir que « l'adaptation directe » défendue par Lamarck et Spencer était bien davantage qu'une heureuse intuition ; ils impliquent également que Darwin a été contraint de changer ses idées sur le fait que de simples variations contingentes suffisent pour produire de nouvelles espèces.
- 51 À propos du sens qu'il attribuait au terme « hasard », il prévenait ses lecteurs d'un possible contresens. Par l'utilisation de ce terme, il voulait seulement insister sur le fait qu'il n'y a aucune preuve, dans la nature, d'une évolution en fonction d'un « but préconçu », ou gouvernée par un « pouvoir directeur ». La multitude de variations qui apparaissent à chaque génération d'animaux ou de plantes, sans aucun plan préétabli, et qui sont la conséquence d'une multitude de forces agissant dans toutes les directions possibles, suffisent amplement, soutenait-il, pour produire l'ensemble des merveilleuses adaptations des organismes à leur milieu, une fois qu'ont eu lieu la lutte pour l'existence et la sélection naturelle. Mais il n'oublia assurément à aucun moment que tout fait naturel est la conséquence nécessaire de ce que l'on appelle les lois de la nature. C'est pour cette raison qu'il rappelait à ses lecteurs que lorsqu'il évoquait des « variations accidentelles », il signifiait simplement des variations dont les causes sont inconnues.
- 52 Néanmoins, les termes « variations accidentelles » ont une autre signification en science, particulièrement familière au physicien et à l'astronome. Ces derniers parlent de variations dues simplement au

hasard lorsque, face à une série de déviations par rapport à un résultat escompté, ils ne dégagent aucune cause supérieure aux autres affectant la série dans un sens ou dans un autre. Supposons qu'un astronome, s'installant à un endroit donné à Greenwich, dont on connaît très exactement la latitude, établisse vingt mesures de cette latitude avec un instrument donné. Il élimine dans ses calculs toutes les causes d'erreur possibles : les effets de la réfraction dans l'atmosphère, les erreurs dues à son instrument, sa propre erreur personnelle due à sa perception individuelle, et ainsi de suite. Et il s'attend ensuite à trouver que certaines de ses mesures sont au-delà de la latitude exacte, d'autres sont en-dessous, quoiqu'également distribuées de part et d'autre de la véritable mesure. Il s'attend, en d'autres termes, à ne trouver que des variations *contingentes* – seulement des variations *accidentelles*. S'il trouve néanmoins que ses mesures convergent au-dessus de la latitude correcte (ou en-dessous), il conclut qu'il y avait une cause *constante* de déviations qui affectait la plupart de ses mesures. Alors les déviations ne sont plus seulement une question de contingence.

- 53 C'est la même chose pour le tireur d'élite. Ses tirs peuvent dévier plus ou moins du centre de la cible, en fonction de son habileté, de son fusil ou encore de son humeur du jour ; mais tant que la somme des déviations à droite et à gauche du centre, ainsi qu'au-dessus et en-dessous, se compensent, elles sont des déviations accidentelles. Il n'y a aucune cause constante à l'œuvre pour orienter dans un sens quelconque tous ces tirs. Et, *vice versa*, il *existe* bien une telle cause, externe ou personnelle, si le résultat moyen de l'ensemble des tirs ne tombe pas au centre ; il y a, à ce moment-là, une déviation *déterminée* en plus de variations *accidentelles*.
- 54 L'idée de Darwin était alors la suivante : donnez-moi seulement des variations *accidentelles*, et avec elles une lutte âpre pour l'existence et

la sélection naturelle, et tout cela permettra d'expliquer l'apparition de variétés nouvelles, et en fin de compte d'espèces nouvelles. Puisque, parmi les variations contingentes il s'en trouvera toujours certaines qui sont utiles sous des conditions de vie déterminées, la sélection naturelle éliminera les individus qui ne les possèdent pas, ou qui les possèdent à un degré moindre, et procurera une chance supplémentaire de survie et de multiplication à ceux qui présentent la variation en question. Eu égard aux préjugés qui prédominaient il y a cinquante ans à l'encontre de la « mutation des espèces », et étant donné l'état embryonnaire de notre connaissance à propos de la variation et de ses causes, une telle suggestion s'est avérée extrêmement utile. Elle plaça la question sur un terrain purement scientifique. Mais à l'heure actuelle nous ne pouvons pas limiter l'activité de production des espèces aux seules variations accidentelles. Darwin lui-même a été forcé de reconnaître que lorsque les conditions de vie sont modifiées, le changement des habitudes non seulement augmente la variabilité en agissant d'une certaine façon sur les processus génétiques, mais produit encore la variation dans *une direction déterminée* ; et dans de nombreux cas les variations sont des *adaptations*. *De quelle manière* les produit-on ? Nous ne le savons pas encore, et il faudrait une recherche physiologique spécifique dans chaque cas isolé pour l'expliquer ; mais le fait est là, et nous devons le reconnaître.

- 55 Par ailleurs, nous disposons maintenant d'un nombre considérable de travaux dans lesquels les variations provenant de causes innombrables de toutes sortes – les prétendues variations individuelles, ou accidentelles – ont été étudiées sous leurs aspects quantitatifs, tout comme les déviations accidentelles, ou erreurs, sont traitées en physique et en astronomie. Une toute nouvelle branche de la biologie – la biométrie – a été créée à partir de ces recherches. Francis Galton

ayant ouvert la voie par son ouvrage qui a fait date, *L'hérédité naturelle*, fut suivi par Weldon, Bateson, Ludwig, Duncker, Karl Pearson ^{xx}, et bien d'autres, qui ont étudié ce type de variabilité sous les dénominations de variation fluctuante, graduelle, réversible, statistique ou individuelle.

- 56 Les résultats de ces recherches sont extrêmement intéressants et pleinement significatifs. Que nous prenions les dimensions des feuilles d'un arbre, la stature de plusieurs milliers d'anglais dans l'université de Cambridge, la force de traction de plusieurs centaines d'hommes – ce que fit Galton – ou encore la teneur en sucre de la betterave, comme Kühn l'a réalisé à partir de presque 20000 échantillons de betteraves dans les usines sucrières de Narden ³⁴, ou bien les dimensions de plusieurs graines, comme le fit De Vries ^{xxi} – nous trouvons partout que les lois de la variation chez les êtres organiques sont identiques à celles dont nous sommes familiers dans les sciences physiques, et qui portent le nom de lois d'erreur dans la théorie de la probabilité. Quételet, en 1845, avait déjà étendu ces lois aux faits de la vie organique ; nous constatons désormais qu'ils s'appliquent entièrement à la variation – pourvu que nous prenions un nombre considérable de cas.
- 57 Cela a une très grande importance, puisqu'il est manifeste que plus la divergence est grande par rapport au type moyen, plus petite est la probabilité de son apparition. Ainsi, si la longueur moyenne de plusieurs centaines de haricots provenant d'une plante est estimée à 12 mm, il y aura parmi eux quelques haricots ne dépassant pas 8 mm, et certains longs de 16 mm ; mais sur les 448 haricots mesurés par De Vries un *seul* était petit à ce point, et un *seul* aussi grand ; *deux* avaient une longueur de 9 mm, et *sept* atteignaient 15 mm de longueur, ce qui fait un total de onze haricots seulement dont la longueur n'était pas comprise entre 10 et 14 mm ; alors que le nombre de haricots de taille

moyenne – c'est-à-dire 11, 12 ou 13 mm de long – s'élevait à 381 (respectivement 108, 167 et 106). La probabilité de rencontrer une variation d'un tiers par rapport à la taille moyenne était donc seulement de *deux* sur 448 ; même une variation d'un sixième par rapport à la moyenne ne survenait que dans un cas sur quarante. Ce qui prédominait de manière écrasante dans ce cas et dans tous les autres identiquement étudiés, c'était « l'heureuse moyenne ». ³⁵

- 58 La loi selon laquelle les petites variations sont nombreuses, mais les grandes sont rares, leur rareté augmentant selon le carré de la taille des variations, est valable pour les feuilles mentionnées plus haut, pour la taille des haricots et de bien d'autres graines, pour le pourcentage de sucre dans les betteraves, la force de traction des hommes, leur stature, et ainsi de suite. On peut la considérer comme une loi générale. ³⁶ Mais elle possède un autre aspect. Quelque variation que l'on prenne parmi celles mentionnées ci-dessus, dans tous les cas le nombre de variations *au dessus* de la moyenne est égal au nombre de variations *en dessous*, aussi longtemps qu'il n'y a pas de cause de perturbation définie. Si nous représentons la distribution de ces variations par une courbe, la courbe est toujours symétrique des deux côtés de la moyenne. Elle possède un caractère semblable à celui que nous avons mentionné dans les cas de l'astronome ou du tireur d'élite. Et il s'agit d'une loi si générale que si la courbe n'était pas symétrique – si les variations au dessus de la moyenne étaient plus nombreuses (ou moins) que celles en dessous – nous devrions conclure immédiatement qu'il existait une cause agissant de façon permanente, et tendant à produire la variation dans un sens déterminé. Pour les variations organiques une telle cause serait soit l'action directe du milieu ou une forme de croisement.
- 59 Il est vrai que dans son ouvrage admirable *Darwinism* A. R. Wallace ^{xxii} est en désaccord avec cette idée. Il soutient que « si un type particulier

de variation est préservée ou engendrée, la variation elle-même continue d'augmenter énormément. » ³⁷ Mais il ne tente pas de prouver cette affirmation. Et lorsque nous nous référons, sur cette question, à l'opinion d'un éleveur aussi expérimenté que le Professeur De Vries, il la réfute avec certitude sur la base de l'expérience directe, et montre pourquoi il ne saurait être convaincu par les arguments de Wallace, empruntés à la production de différentes sortes de pommes.

38

- 60 Pour qu'elle soit cumulative dans ses effets, il doit y avoir, à côté de la variation accidentelle, une cause, telle que l'hybridation, ou bien plus encore l'action directe du milieu, qui tend à modifier la structure et les formes de l'animal ou de la plante dans une certaine direction. C'est le résultat de toutes ces recherches. Mais une fois qu'une telle cause est établie, il n'y a plus besoin d'une lutte sévère entre les individus de l'espèce, afin de préserver les effets de la variation. La cause agissante les accumulera d'elle-même, et les augmentera pour les générations suivantes. L'hypothèse qui voyait dans la lutte pour l'existence la cause des variations cumulatives n'est plus nécessaire, une fois que nous constatons dans l'action directe de l'environnement une cause *réelle* qui produit les mêmes effets. En fait, si l'on prouvait que pour une raison physiologique le froid de l'hiver sub-arctique fait en sorte que la fourrure d'un animal, qu'il soit sauvage ou domestique, s'éclaircisse, pour finir par être de couleur blanche, alors il n'y aurait aucune nécessité de supposer qu'il existe entre les individus isolés une sévère compétition pour la nourriture ou pour se cacher de leurs ennemis (ou de leurs proies désignées), qui permet à la couleur blanche de prévaloir sur le long terme. Et c'est ainsi que cela se passe en réalité. C'est pourquoi elle prédomine également chez le cheval iakoute domestiqué qui vit en troupeau sur des prairies au grand air, chez l'ours polaire devenu insociable, et chez le renard polaire

extrêmement sociable. Néanmoins, il faudra examiner à part, dans un prochain essai, cet important facteur de l'action directe auquel les néo-lamarckiens ont attribué une si grande place.

NOTES

1. *The Nineteenth Century*, September and November 1890, April 1891, January 1892, August and September 1894, January and June 1896 ; *Mutual Aid. A factor of Evolution* [L'entraide. Un facteur de l'évolution], 1902 (Heinemann).

2. *The Nineteenth Century and After*, March 1905.

3. Voir le chapitre de Huxley intitulé « On the reception of the *Origin of Species* », dans *Life and Letters of Charles Darwin*, edited by his son Francis Darwin, 3 vols., London, 1888, II. 179-205, particulièrement les lettres de Lyell (3 octobre 1859) et Whewell, citées dans cet article.

4. *Life and Letters*, II. 23 ; voir aussi *More Letters of Charles Darwin*, edited by Francis Darwin, 2 vols., London, 1893, I. 40.

5. Au tout début, remarque A. R. Wallace, on ne faisait aucune distinction entre la « préservation naturelle », qui constitue le vrai domaine de la sélection naturelle, et la « sélection » à proprement parler. Il en résulta un grand nombre de confusions (voir *Darwinism, an Exposition of the Theory of Natural Selection, with Some of its Applications*, 2nd edition, London, 1889).

6. Cela ne fut pas toujours compris par les premiers commentateurs du travail de Darwin. « À la vérité », écrivit-il, « j'ai répété continuellement dans *L'origine* que la sélection naturelle ne peut rien

produire sans la variabilité [...] Mais je dois reconnaître que je n'ai pas rendu assez claire (Hooker soutient que c'est dû à mon titre) la grande et manifeste importance de la variabilité antérieure. » (*More Letters*, I, 193 ; Letter to Charles Lyell, August 21, 1861)

7. À propos d'une conférence donnée par Huxley, Darwin écrivit ceci à Hooker, le 14 février 1860 : « Il n'a pas donné une idée juste de la sélection naturelle. J'ai toujours considéré la doctrine de la sélection naturelle comme une hypothèse qui, si elle pouvait rendre compte de plusieurs grandes classes de faits, mériterait d'être tenue pour une théorie acceptable ; et bien entendu, c'est mon opinion. » (*More Letters*, I, 139-140)

8. « Que le Ciel me préserve », écrivit-il à Hooker dans la lettre déjà citée, « des absurdités de Lamarck telles que “la tendance à la progression”, “les adaptations qui proviennent de la lente détermination des animaux”, etc. Cependant les conclusions auxquelles je suis conduit ne diffèrent pas énormément des siennes ; même si les moyens du changement sont totalement différents. » (*Life and Letters*, II, 40)

9. *Life and Letters*, III, 317. Par « climat » Darwin entend, dans cette lettre et beaucoup d'autres, la somme des conditions physiques extérieures.

10. Commentant une conférence de Huxley à la Royal Institution, il écrivit à Hooker (14 février 1860) qu'il était heureux de voir que Huxley tombait d'accord avec sa manière d'aborder la question, « à ceci près qu'il place plus haut que moi la nécessité de démontrer que la sélection naturelle est une *cause première* toujours agissante » (*More Letters*, I, 140). « Il me semble qu'une hypothèse se trouve *développée* en une théorie seulement lorsqu'elle explique un grand nombre de faits », écrivit-il à Asa Gray en 1860 (*Life and Letters*, II, 286) ; et il énumérait les divers groupes de faits que la sélection naturelle pouvait

expliquer. Des positions très semblables sont affirmées par Huxley dans l'article qu'il a écrit pour l'édition de la correspondance de Darwin : « Nous voulions, dit-il, non pas placer notre foi dans telle ou telle spéculation, mais disposer de conceptions claires et définies que l'on pouvait *confronter aux faits*, et dont on pouvait vérifier la validité. *L'origine* nous donna l'hypothèse de travail que nous cherchions. » (« On the reception of the *Origin of Species* », dans *Life and Letters*, II. 197).

11. *Origin of Species*, III. 59, 6th edition. Sur la validité de ces dernières preuves, voir *Mutual Aid*, p. 61, et le Professeur J. Arthur Thomson, *The Study of Animal Life*, 2nd edition, London, 1892, p. 39.

12. « Autobiography », dans *Life and Letters of Charles Darwin*, I. 83.

13. Huxley remarqua ceci. Après lecture d'une esquisse des idées de Darwin, écrite en 1842, il écrivit à Francis Darwin que dans cette esquisse « un poids beaucoup plus grand est attaché à l'influence des conditions extérieures dans la production de variations, ainsi qu'à la transmission d'habitudes acquises, que dans l'*Origine* » (*Life and Letters*, II. 14). L'esquisse de 1842 est désormais publiée. Voir *The Foundations of the Origin of Species, a Sketch written in 1842*, by Charles Darwin, edited by his son Francis Darwin (Cambridge, 1909). Les passages p. 32-33 confirment pleinement l'appréciation d'Huxley.

14. La première édition des *Vestiges* parut en 1844. Plusieurs erreurs scientifiques contenues dans l'ouvrage semblent avoir été éliminées dans les éditions suivantes. On sait désormais qu'il fut écrit par R. Chambers.

15. Cet ouvrage qui a fait date parut le 24 novembre 1859.

16. Lettre à Lyell, 14 juin 1860 (*Life and Letters*, II. 319).

17. *Life and Letters*, II. 320. Il écrivit à Hooker, le 5 juin 1860 : « [...] À propos, je crois que nous sommes entièrement d'accord, sauf que

j'utilise peut-être un langage trop vigoureux pour parler de la sélection. Je vous suis totalement – et j'irais même presque plus loin que vous – lorsque vous dites que le climat (*i.e* la variabilité issue d'un ensemble de causes inconnues) est “une servante active, influençant sa maîtresse [la Sélection naturelle] de la manière la plus sensible. ” [...] Le terme même de sélection implique que quelque chose, *i.e* une variation ou une différence doit être sélectionné » *Life and Letters*, II. 317). Il écrivit ceci à Lyell le 14 juin : « J'ai explicitement affirmé ma croyance selon laquelle les conditions physiques ont un effet plus direct sur les plantes que sur les animaux. Mais plus j'étudie la question, plus j'en viens à penser que la sélection naturelle régule, à l'état de nature, les différences les plus insignifiantes. » (*Ibid.* p. 319-320)

18. En août 1861 il écrit à Lyell, en réponse à une remarque de John Herschell : « Il me semble que les variations dans les conditions domestiques et sauvages relèvent de causes inconnues, ne présentent aucun but, et jusqu'à preuve du contraire sont contingentes ; il me semble qu'elles ne deviennent ordonnées à un but que lorsqu'elles sont sélectionnées par l'homme pour son plaisir, ou par ce que nous appelons la Sélection naturelle au sein de la lutte pour l'existence, et sous des conditions changeantes » (*More Letters*, I. 191-192). Il faut dire, néanmoins, que Darwin avait, à ce moment-là, tant à combattre contre les objections issues de considérations religieuses et téléologiques, qu'il a dû insister davantage sur le caractère « contingent » des variations qu'il ne l'aurait vraisemblablement fait si la question avait été posée dans des termes purement scientifiques : « L'influence des conditions extérieures produit-elle des variations *principalement adaptatives*, ou non ? ».

19. J. F. Brandt, dans *Mémoires de l'Académie des sciences de Saint-Petersbourg*, Sciences mathématiques et physiques, VI^e série, t. x, 1859.

20. Lettre à Hooker, 24 novembre 1862 ; *Life and Letters*, II. 389-390. Voir également *More Letters*, I. 214. On sait que lors de la préparation de son ouvrage sur la *Variation des animaux et des plantes à l'état domestique*, il fit des mesures et des pesées d'os qui, espérait-il, convaincraient Hooker que « l'usage et le non-usage » a au moins un certain « effet » (Lettre à Hooker, 26 mars 1862, dans *More Letters*, I. 199).

21. Voir la lettre à Hooker citée ci-dessus (*Life and Letters*, II. 317).

22. *More Letters*, I. 306-308. En raison de sa longueur, j'ai été contraint de condenser cette lettre.

23. Il écrivait à Hooker : « La conclusion générale que la distribution géographique de tous les vivants me paraît indiquer est que l'isolement est la cause concomitante majeure de l'apparition de nouvelles formes (je sais pertinemment qu'il existe des exceptions saisissantes) » (*Life and Letters*, II. 28).

24. *Die Darwinische Theorie und das Migrationgesetz*, Leipzig, 1868.

25. « Même si je connaissais, écrivait-il à Wagner, les effets de l'isolement dans le cas des îles et des chaînes de montagne, et si je connaissais quelques cas de rivières, le plus grand nombre de vos exemples m'était pourtant inconnu. Je vois maintenant que par manque de connaissance je ne me suis pas assez servi des idées que vous défendez ; et je voudrais presque croire autant que vous à l'importance de ce critère ; car vous montrez bien, d'une manière qui ne m'est jamais venue à l'idée, qu'il supprime beaucoup de difficultés et d'objections » [Après quelques concessions en faveur de la sélection naturelle, Darwin poursuit] : « Mais j'admets que sous l'effet de ce processus [la sélection naturelle] il est peu probable que l'on trouve deux nouvelles espèces ou plus à l'intérieur d'un même territoire limité ; un certain degré de séparation, sans être indispensable, s'avèrerait grandement avantageux, et c'est ici que les faits que vous

mentionnez et vos hypothèses seront de grande valeur. » (vraisemblablement écrit en 1868 ; *Life and Letters*, III. 157)

26. *Mutual Aid*, p. 65-68.

27. « Ueber den Einfluss der geographischen Isolierung », dans *Memoirs of the Bavarian Academy of Sciences*, Munich, 1870.

28. *Life and Letters*, III. 158.

29. *Life and Letters*, III. 160. « Je ne crois pas, écrivit-il à Moritz Wagner en octobre 1876, qu'une espèce donnera naissance à deux autres espèces, ou plus, aussi longtemps qu'elles restent mêlées à l'intérieur du même territoire. Pour autant je ne saurais douter du fait que de nombreuses nouvelles espèces se sont développées simultanément à l'intérieur d'une même grande zone continentale ; et dans mon *Origine des espèces* j'ai tenté d'expliquer comment deux nouvelles espèces pourraient se développer, quoiqu'elles ne se rencontrent et se mélangent qu'aux limites de leurs territoires. » (III. 159). Les remarques faites dans une page précédente sur les différences offertes par de grandes zones continentales s'appliquent également à ces lignes. Par ailleurs, on notera que si deux espèces naissantes d'animaux, pour une raison ou pour une autre, ne se rencontrent et ne se mélangent « qu'aux limites de leurs territoires », elles sont en pratique isolées l'une de l'autre. Nous mentionnerons la fin de cette lettre plus loin.

30. Je ne veux pas dire, bien entendu, que ces lacs étaient couverts par l'océan pendant la période glaciaire ou post-glaciaire. Ils constituaient simplement une succession de lacs à différents niveaux, reliés par de grands canaux, ou *fjärden*, tels que nous en voyons aujourd'hui en Suède et en Finlande.

31. Je tire ces deux exemples de L. Plate, *Ueber die Bedeutung und Tragweite des Darwinischen Selektionsprinzips*, Leipzig, 1900.

32. Polyakoff, *Vitim Expedition*, 1878, *Zoology*, p. 37.

33. *Life and Letters*, III. 232. Quelques semaines plus tard il écrivait à E. S Morse, à propos du travail d'un zoologue américain : « Je suis tout à fait d'accord sur la grande valeur des travaux de M. Allen, qui montrent le grande degré de modification que l'on peut vraisemblablement attendre de l'action directe des conditions de vie » (III. 233).

34. Elles variaient de 13 à 19 %, ce qui implique que sur certains éléments le pourcentage de sucre était à peu près supérieur d'un tiers à la moyenne, qui était située à 15,2 %. J'emprunte ces chiffres à De Vries.

35. Le lecteur profane trouvera un très bon exposé de ces recherches biométriques dans deux excellents ouvrages anglais : *The Method of Evolution*, par H. W Conn, New York, 1900, que j'ai déjà eu le plaisir de recommander, et *Recent Progress in the Study of Variation, Heredity and Evolution*, par R. H Lock, London, 1906 (accompagné des nécessaires diagrammes). De Vries a donné un compte rendu général de ces recherches dans les pages introductives de sa bien-connue *Mutationslehre*, Bd. I, Liefg.1.

36. Les exemples de variations pris par Alfred Wallace dans *Darwinism* semblent contredire les résultats mentionnés plus haut. Après avoir pris des mesures, principalement d'oiseaux, sur des spécimens de musée, il a trouvé une bien plus grande proportion de variations considérables dans les longueurs des ailes, des phalanges, et ainsi de suite, en dépit du fait que le nombre de spécimens mesurés n'était compris qu'entre dix et cinquante-huit. Néanmoins, il faut garder à l'esprit que les spécimens apportés par les collectionneurs ne sont pas *numériquement* représentatifs de la variation dans une espèce donnée, pour la raison que si certains collectionneurs suivaient les conseils de Linné et ne recherchaient que des représentants « typiques », d'autres

s'intéressaient spécifiquement aux « variétés ». Par ailleurs, nous savons par des autorités telles que Sévertsoff et plusieurs autres que les effets de l'hybridation chez les oiseaux doivent être pris en compte. Les lois de la variation déduites d'un *grand nombre* de mesures sont certainement plus fiables.

37. *Darwinism*, 2nd edition, 1889, p. 12.

38. Hugo De Vries, *Die Mutationslehre*, Bd. I, p. 30, 31.

NOTES DE FIN

i. Kropotkine évoque ici son maître-ouvrage, *L'entraide*, ainsi que ce qui formera le premier chapitre de son dernier livre, inachevé, *L'éthique*. L'idée qui préside à ces textes est la même. Face aux assauts de la conception « gladiatrice » de la lutte pour l'existence dans une nature amoralisée et cruelle, que les continuateurs de Darwin avaient propagée à la suite de la parution de *L'origine des espèces*, il s'agira de mobiliser les notations des chapitres IV et V de *La filiation de l'homme* à propos de l'évolution de l'instinct social. En jouant Darwin contre Darwin, Kropotkine pourra montrer combien il est crédible de penser l'association dans la lutte et non la concurrence exacerbée comme un facteur déterminant de l'évolution des espèces.

ii. Ce passage indique en quoi les articles « lamarckiens » de Kropotkine continuent sous un autre aspect son combat central contre le « levain malthusien » de la théorie darwinienne. Si l'on parvient à montrer que l'action du milieu contrebalance largement le rôle évolutionnaire de la sélection naturelle, on propose *in fine* une nouvelle vision de la nature : davantage un tout équilibré qu'une

surface friable où se presseraient, selon l'image utilisée par Darwin, des « coins acérés ».

iii. Peter Simon Pallas (1741-1811) : naturaliste et explorateur allemand. Il passa la plus grande partie de sa carrière en Russie, où il participa à un grand voyage d'exploration en Sibérie. Auteur d'une classification des coraux et des éponges. Félix de Azara (1746-1821) : militaire, ingénieur et naturaliste espagnol. Il effectua à partir de 1781 un long séjour au Paraguay, dont il rapportera l'ouvrage *Voyages dans l'Amérique méridionale*. Composé de deux parties distinctes, il s'agit à la fois d'un rapport de naturaliste sur de nouvelles espèces de rongeurs et d'oiseaux dans l'Amérique méridionale, mais également d'un commentaire ethnographique et historique sur les mœurs des Indiens et la fin de la domination culturelle des Jésuites. Johann Rudolf Rengger (1795-1832) : naturaliste suisse, auteur d'une exploration au Paraguay. Il publiera en 1835 un *Reise nach Paraguay in den Jahren 1818 bis 1826*. John James Audubon (1785-1851) : ornithologue, naturaliste et peintre américain. Né aux États-Unis d'un père négrier sablais et d'une mère créole, Audubon suit son père en Vendée à l'âge de quatre ans. Il se passionne vite pour le dessin ornithologique. Revenu en Amérique du Nord à dix-huit ans pour échapper à la conscription, Audubon essaiera de se lancer dans le monde des affaires, sans délaisser sa passion pour la peinture des oiseaux. Ses dessins seront d'abord reproduits sur gravure en Europe. Il se fixera définitivement à New York, où il publiera sept volumes de *Birds of America* (1840-1844), puis trois volumes de *Viviparous Quadrupeds of Northern America* (1845-1848). Johann Andreas Neumann (1744-1826) : ornithologue et naturaliste amateur. Possédant une très importante collection d'oiseaux, une variété de grive porte son nom. Son fils, Johann Friedrich Neumann (1780-1857) est considéré comme le fondateur de l'ornithologie scientifique en Europe. Maximilian Alexander Philipp de Wied (1782-

1867) : naturaliste allemand, auteur d'un voyage au Brésil en 1815, dont il tirera un récit et de nombreuses illustrations. Il réalisera en 1832 un second voyage, comparatif, en Amérique du Nord. On lui doit des observations sur de nouvelles espèces de reptiles et d'amphibiens. Alfred Edmund Brehm (1829-1884) : zoologiste allemand. Expéditions en Afrique, Norvège, Laponie, Espagne, puis Turkestan et Sibérie occidentale. Nommé, en 1862, directeur du Jardin zoologique de Hambourg. Il fonda en 1867 l'Aquarium de Berlin. Auteur d'ouvrages de vulgarisation célèbres sur la vie des animaux : *Illustriertes Tierleben*, en six volumes (1863-1869).

iv. Thomas Henry Huxley (1825-1895) : naturaliste et philosophe britannique. L'une des grandes figures scientifiques de son époque. Connu sous le surnom peu avenant de « bouledogue » de Darwin, généralement associé à sa défense de l'évolutionnisme de l'*Origine des espèces* face aux attaques de l'évêque Samuel Wilberforce. Il fut un ardent propagandiste de l'évolutionnisme, notamment par son ouvrage de 1863, *Evidence on Man's Place in Nature*. S'il a influencé Kropotkine avec ses enseignements en physiographie, il joua par ailleurs un rôle clé dans la genèse de *L'entraide*. Le maître-ouvrage est en effet tout autant destiné à contrer son article de 1888 « The Struggle for life and its bearing upon men », exposant une vision « gladiatrice » de la nature, que son essai *Evolution and Ethics*, présentant la métaphysique dualiste d'un procès éthique jugulant l'anarchique procès cosmique. Une certaine antipathie a en outre toujours animé Kropotkine à l'égard de Huxley. En effet, lors de la détention abusive de Kropotkine, à partir de 1882, à la maison centrale de Clairvaux pour complicité présumée dans la préparation d'un attentat à Lyon, Huxley refusa explicitement de signer la pétition que la communauté intellectuelle internationale, emmenée par des

personnalités comme Victor Hugo ou Herbert Spencer, avait fait circuler pour exiger sa libération.

v. Joseph Dalton Hooker (1811-1917) : médecin et naturaliste britannique. Assistant chirurgien sur le *HMS Beagle*, il devint botaniste pour le Geological Survey de Charing Cross en 1848. Expédition en Inde la même année. En 1855, assistant directeur du Royal Botanic Garden à Kew, puis directeur en 1865. Il rencontra Darwin en 1839, qui lui permit d'examiner et classer les plantes qu'il avait ramenées de la Terre de feu. En 1844, Darwin soumit à Hooker une esquisse de sa théorie de la sélection naturelle. Il s'appuya sur lui pour rassembler des matériaux concernant les plantes, jusqu'à devenir une sorte d'assistant de Darwin dans ce domaine. Il relut attentivement le manuscrit de *l'Origine des espèces* durant l'année 1858.

vi. La représentation de Lamarck en défenseur d'une vision finaliste de l'ordre de la nature est une idée que ne partage pas Kropotkine. Il y reviendra notamment dans son article sur l'action directe du milieu sur les plantes. Comme il l'indique peu après, la version tenace d'un finalisme lamarckien a été en partie imposée par Darwin lui-même (et surtout ensuite par Weismann et ses partisans), soucieux d'établir avec la seule sélection naturelle une explication purement mécanique de l'évolution.

vii. *Vestiges of the Natural History of Creation*, publié anonymement en 1844, est un ouvrage qui a posé devant le grand public britannique la question de l'évolution des espèces. Son auteur était Robert Chambers (1802-1871), éditeur écossais et géologue. Succès de librairie, il fut réédité à dix reprises entre 1844 et 1853. Les spécialistes lui reprochèrent néanmoins une certaine inexactitude quant aux faits, de nombreuses lacunes, et une réelle témérité dans l'établissement des généalogies. Sensible au style enlevé de l'ouvrage, Darwin le jugea néanmoins très aventureux sur les plans géologique et zoologique, au

point de discréditer ses propres travaux si jamais l'auteur des *Vestiges* en venait à les connaître et à s'en emparer. Il écrivait ainsi à Asa Gray, le 5 septembre 1857 : « Vous penserez peut-être qu'un sentiment mesquin me guide si je vous demande de ne pas parler de ma doctrine. La raison en est que si quelqu'un, comme l'auteur des *Vestiges*, en entendait parler, il pourrait facilement s'en emparer ; j'aurais alors à faire des citations d'un ouvrage probablement méprisé des naturalistes, et cela pourrait nuire à l'adoption de mes vues par ceux dont l'opinion seule a pour moi de la valeur ». T. H. Huxley considérait quant à lui que la démarche de Chambers dans son ouvrage n'était même pas scientifique. S'il ne fut donc pas vraiment reçu positivement dans les cercles savants, l'ouvrage de Chambers eut néanmoins une influence certaine sur le public, en le préparant à des thèses évolutionnistes plus précises et mûres. Il eut également pour effet, en ce qui concerne Darwin, de le pousser à préparer dès cette époque une esquisse de sa théorie de la sélection naturelle, cette même esquisse présentée en 1858 devant la Linnean Society en même temps que le travail de Wallace.

viii. Asa Gray (1810-1888) : médecin, botaniste et professeur d'histoire naturelle britannique. Enseignant à Harvard à partir de 1842. Élu à l'Académie nationale des sciences en 1863 pour ses travaux de botanique. Ses positions sur l'évolution son particulièrement intéressantes du point de vue d'une conciliation entre science et religion, puisqu'il pensait que l'évolution se déroulait sous la supervision de Dieu. Darwin s'appuya sur lui pour collecter des plantes, et lui fit parvenir en 1857 un résumé de son travail sur la sélection naturelle, qui allait prendre la forme de *L'origine des espèces*. La correspondance de Darwin avec Gray est également instructive en ce qui concerne les positions de Darwin sur la question religieuse.

ix. Georges Louis Leclerc, comte de Buffon (1707-1788) : naturaliste et philosophe, Buffon fait, à l'évidence, partie des grandes figures scientifiques au panthéon personnel de Kropotkine. Son immense entreprise dans *L'histoire naturelle* (1749-1788) ne pouvait manquer d'agréer au naturalisme athée de Kropotkine. Voici la note biographique que ce dernier consacre à Buffon dans l'édition de 1913 de *La science moderne et l'anarchie* : « Fondateur de l'anatomie comparée, fit la première tentative de bâtir un système de toute la nature, dans lequel la théologie n'aurait rien à voir, et d'écrire un cours complet de zoologie. »

x. Sir Charles Lyell (1797-1875) : géologue écossais. Membre de la Geological Society de Londres, il dispense des cours au King's College. Il contribue à l'avancée de la nomenclature des terrains tertiaires. Grâce à des explorations aux États-Unis, il a présenté des réflexions d'ordre à la fois scientifique et sociologique. Mais Lyell est surtout un proche de Darwin, qui a avancé des tentatives de réponse aux mêmes questions de l'évolution et de l'origine des espèces. Contre les thèses catastrophistes de son maître William Buckland (1784-1856), qui tentait par exemple de trouver des traces géologiques d'un déluge destructeur récent semblable au déluge de Noé dans la Bible, Lyell parcourut l'Europe pour identifier des preuves d'un changement graduel et continu de la couche terrestre. Il en résulta sa thèse de l'uniformitarisme, qui influença profondément Darwin dans son travail biologique. Lyell fit lui-même une incursion dans ce domaine après Darwin, en demeurant fidèle à Lamarck, et en faisant preuve de réserve sur le rôle évolutionnaire joué par la sélection naturelle, parfois au dépit de l'auteur de *L'origine des espèces*. Ouvrages : *Principles of Geology* (1830-1833) ; *The Geological Evidences of the Antiquity of Man with Remarks on Theories on the Origin of Species by Variation* (1863).

xi. Herbert Spencer (1820-1903) : philosophe britannique auteur d'un grand système de philosophie synthétique, demeure l'une des références intellectuelles de Kropotkine, en dépit de l'opposition centrale des deux auteurs sur le plan politique et social. Auteur de la formule sur la « survie des plus aptes » que Darwin reprendra à son compte dans la sixième édition de *L'origine des espèces*, Spencer n'en est pas moins resté toute sa carrière attaché aux critères lamarckiens de l'évolution. Cet ancrage du côté d'une conception lamarckienne des rapports entre l'organisme et le milieu lui valut une polémique avec August Weismann (1834-1914), à propos du rôle effectif dévolu à la sélection naturelle dans l'évolution de nouvelles espèces.

xii. John Thomas Gulick (1832-1923) : missionnaire américain et naturaliste originaire d'Hawaï, il fut l'un des plus éminents représentants de la biologie de l'évolution entre le ^{xix}e et ^{xx}e siècles. Darwinien fidèle, il correspondit avec Darwin et le rencontra en 1872. Naturaliste spécialiste des escargots, il a préfiguré, dans son travail théorique, la théorie de la dérive génétique.

Alpheus Hyatt (1838-1902) : professeur de géologie et de paléontologie au MIT, il est conservateur de la société d'histoire naturelle de Boston en 1881. Il sera également assistant au département de paléontologie au Museum of Comparative Zoology. Il est rattaché au courant lamarckien de la fin du ^{xix}e siècle.

xiii. Johann Friedrich von Brandt (1802-1879) : naturaliste allemand. Il fit sa carrière en Russie. Il a largement contribué à l'enrichissement du muséum de Pétersbourg.

xiv. Horace Dobell (1827-1917) : médecin britannique, également théoricien de la médecine. Correspondant de Darwin.

xv. Moritz Wagner (1813-1887) : explorateur, géographe et naturaliste allemand. Voyageur en Algérie, dans les Caraïbes, en Amérique, en

Arménie, il a réintroduit à l'intérieur de la conception de l'évolution l'influence géographique. Théoricien de l'influence de l'isolement géographique sur la spéciation, il a pleinement pris part au débat lamarcko-darwinien de la fin du XIX^e siècle. Weismann s'opposa à lui, entre 1868 et 1872.

xvi. Karl Semper (1832-1893) : zoologiste allemand. Il voyagea aux Philippines et dans l'archipel de Palau. Il en retirera des observations sur les mollusques et des considérations ethnologiques. Il a accompli un travail pionnier en écologie animale, notamment lors de conférences prononcées en Amérique du Nord, à l'université Lowell du Massachussets.

xvii. Max Standfuss (1854-1917) : entomologiste suisse, directeur du muséum de Zurich. Dans le cadre du renouveau des théories lamarckiennes, ses expériences de variations de température sur les chrysalides furent marquantes.

Frederick Wollaston Hutton (1836-1905) : ichtyologiste britannique. Membre de la Société Royale de Géologie, il enseigna la biologie à l'université d'Otago (Nouvelle-Zélande) et de Nouvelle-Zélande. On lui doit un *Catalogue des mollusques marins de Nouvelle-Zélande* (1873), *Darwinism and Lamarckism* (1899), *The Animals of New Zealand* (1904).

xviii. Georg Romanes (1848-1894) : biologiste et physiologiste britannique. Dans l'entourage immédiat de Darwin, il s'est efforcé de montrer que la spéciation était un phénomène secondaire, alors que la sélection n'était pas le moyen principal de modification. Pour lui, la sélection est avant tout à l'origine des adaptations. Il sera opposé à Wallace, à qui il reprochera d'avoir durci les thèses de Darwin en éliminant la prise en compte des facteurs lamarckiens. Ses thèses sur la sélection physiologique avaient été préfigurées en 1884 par le biologiste Edmund Catchpool dans un article publié dans la revue *Nature*. Romanes est par ailleurs une référence pour Kropotkine en

raison de ses travaux sur l'intelligence animale. Kropotkine le cite en source dans *L'entraide*.

xix. Melchior Neumayr (1845-1890) : professeur de paléontologie à Vienne. Recherche sur les zones climatiques au Jurassique et au Crétacé. Il a travaillé sur les invertébrés (mollusques ; ammonites), en étudiant notamment les changements graduels résultant d'une désalinisation prolongée de l'eau.

xx. Sir Francis Galton (1822-1911) : voyageur, explorateur et polymathe, ce cousin de Darwin reste comme le promoteur d'une étude de l'homme par les méthodes des sciences naturelles. Fondateur de l'anthropométrie et de l'eugénisme, il est aussi à l'origine de la psychologie différentielle. On retiendra ses thèses dans *Hereditary Genius* (1869), qui conduiront à une justification de l'eugénisme, dont il se fera l'ardent propagandiste politique au début du ^{xx}e siècle (1904 : *Discours sur l'eugénisme*). Mais Galton était également un fêru de statistiques, adepte des théories de Quételet (1796-1874), dont il cherchait à faire l'usage le plus complet et le plus varié possible. Son principal objet fut d'appliquer la statistique à l'étude des différences individuelles, qu'elles soient physiques ou intellectuelles. Il en tirera un outil mathématique, le coefficient de corrélation, censé exprimer de manière chiffrée le lien entre des phénomènes relevant de séries différentes. Kropotkine était aux antipodes de l'eugénisme galtonien, souvent considéré – à juste titre – comme une déformation monstrueuse du darwinisme. Il ne retient dans ce passage que l'utilisation des méthodes statistiques chez Galton et ses collaborateurs. William Bateson (1861-1926) : zoologiste et généticien anglais. Auteur d'une thèse sur les variations discontinues, il vérifie et répand dès 1900 les lois de Mendel. Il s'efforce de les appliquer aux animaux, aux plantes ainsi qu'aux maladies humaines héréditaires.

Fondateur et promoteur de la génétique en 1906, il devient président de la *British Association for Advancement of Science* (1914).

Walter Frank Raphael Weldon (1860-1906) : zoologiste britannique, membre de la Royal Society en 1890. Il s'est efforcé de valider la théorie darwinienne par la méthode statistique. Collaborateur de Karl Pearson, il crée avec Galton la revue *Biometrika* (1901), promouvant la biométrie et la mesure statistique. Un prix de mathématiques appliquées à la biologie porte son nom. Karl Pearson (1857-1936) : mathématicien anglais. Il participe à la fondation des statistiques modernes. Disciple de Galton, il fut l'éditeur des *Annals of Eugenics*. Il a cherché à utiliser le calcul des corrélations dans le cadre de la psychologie scientifique. Ses études s'étendent de la distribution statistique des faits biologiques à l'étude chiffrée et mesurée des capacités et aptitudes humaines. Il a fondé le laboratoire de biométrie de l'université de Londres, ainsi que la revue *Biometrika* (avec Galton et Weldon). Hubert Jacob Ludwig (1852-1913) : zoologiste et mycologue. Professeur de zoologie à l'université de Bonn. Il réalisa des études sur la faune aquatique du golfe de Naples. Georg Duncker (1870-1953) : ichtyologiste allemand.

xxi. Hugo De Vries (1848-1935) : botaniste et biologiste hollandais. À partir de ses expériences sur les variétés sauvages de l'herbe aux ânes (*Oenothera lamarckiana*), De Vries en vint à considérer l'évolution comme une série de variations brusques et discontinues. C'est cette conception qui a contraint à une refonte du modèle gradualiste darwinien, basé sur le modèle de la variabilité fluctuante, pour aboutir à la synthèse néo-darwinienne du milieu du xx^e siècle. La notion de « mutation », mais également celle de « pangène » – censée concurrencer l'hypothèse darwinienne de la pangenèse – ont joué un rôle très important dans le développement de la génétique, et par conséquent dans le nouveau cadre darwinien. Il est d'autant plus

intéressant de voir les précautions avec lesquelles Kropotkine manie les recherches de De Vries, et la façon dont il a tendance à considérer les variations « congénitales » dont parle De Vries comme une simple sous-classe de variations dues à une modification du milieu. Julius Gotthelf Kühn (1825-1910) : agronome allemand, initiateur de la phytopathologie. Professeur d'agriculture à l'université de Halle, il est l'auteur de travaux sur les variations héréditaires chez la betterave. Un institut fédéral de recherche sur les plantes cultivées, situé à Quedlinburg (Saxe-Anhalt) porte son nom.

xxii. Alfred Russel Wallace (1823-1913) : naturaliste britannique, fondateur de la zoogéographie. Son maître, H. W. Bates – l'un des naturalistes ayant encouragé Kropotkine à écrire les articles composant *L'entraide*, en réaction aux thèses de T. H. Huxley – l'emmène en 1848 dans une expédition en Amazonie. Il reste au Brésil jusqu'en 1852, puis expéditions vers Java, Sumatra, Bornéo ou encore l'Australie à partir de 1854. Lors de ce long séjour dédié à l'étude comparative des mammifères de ce continent, il arrive à des conclusions proches de Darwin sur la sélection naturelle et l'évolution des espèces. En 1855 : *On Laws which Has Regulated the Introduction of New Species*. En 1858, il envoie à Darwin l'essai *On the Tendencies of Varieties to Depart Indefinitely from Original Type*. Darwin y voyant la confirmation de ses hypothèses façonnées depuis 1844, et de son maître-ouvrage à paraître en 1859, il fait lire en 1858, devant la Société linnéenne de Londres, l'ouvrage de Wallace et un résumé de son propre ouvrage. En 1862, Wallace rentre en Angleterre et développe une position proche de Darwin, dans *Contribution to the Theory of Natural Selection* (1870) et *Darwinism, an Exposition of the Theory of Natural Selection with Some of Its Applications* (1889). Wallace sera un ardent défenseur de l'hypothèse de la sélection naturelle, et combattrà, aux côtés des weismanniens, la réintroduction des facteurs lamarckiens

dans l'explication de l'évolution des espèces. Un traité majeur de zoogéographie : *The Geographical Distribution of Animals with a Study of the Relations of Living and Extinct Faunas* (1876). Vers la fin de sa vie, il consacrera des ouvrages à des thèmes sociologiques et philosophiques, notamment : *Man's Place in the Universe* (1903).

L'action directe du milieu sur les plantes

The direct action of environment on plants

NOTE DE L'ÉDITEUR

Publication originale : Pierre Kropotkine. « The direct action of environment on plants », July 1910, *The Nineteenth Century and After*, vol. LXVIII, n° CCCI, p. 58-77

- 1 La grande question qui intéresse les biologistes plus que toutes les autres et les divise en deux camps est la question de l'importance relative de la sélection naturelle d'une part, et de l'action directe du milieu d'autre part, dans le processus d'évolution de nouvelles espèces. Nous connaissons la position de Darwin et sa conception du rôle dominant de la sélection naturelle. Mais ses idées ne sont pas restées identiques, et nous avons vu dans un précédent article ¹ comment Darwin lui-même, particulièrement lorsqu'il entra dans les détails de la variation chez les plantes et les animaux à l'état domestique, fut amené à faire certaines concessions. Il commença à douter de la pertinence de la seule sélection naturelle, et à attribuer de plus en plus d'importance à l'action des circonstances ambiantes, que ses précurseurs – Buffon, Lamarck, Geoffroy Saint-Hilaire, et Erasmus Darwin ⁱ – avaient considérée comme le principal facteur de

l'évolution. Ce sont également ces idées-là qui prédominent résolument aujourd'hui parmi les biologistes.

- 2 « Suffit-il vraiment, se demandent-ils, que se manifeste chez une espèce de plantes ou d'animaux un nombre infini de variations purement accidentelles et individuelles, dans toutes les directions possibles ; et qu'à partir de cette masse de changements légers, contradictoires et fluctuants, la sélection naturelle, au sein d'une âpre lutte pour la vie, façonne de nouvelles variétés, et en définitive de nouvelles espèces, aussi parfaitement adaptées à leurs milieux ambiants que si elles avaient été produites par ces milieux eux-mêmes ? Prenons n'importe quelle espèce d'oiseaux – par exemple, les moineaux. Suffit-il que naissent, par pur hasard, des moineaux à pattes courtes et des moineaux à pattes longues, des oiseaux dotés de becs plus courts et d'autres de becs plus longs, avec des ailes plus petites et plus grandes, claires et foncées, ternes, brillantes, tachetées, et ainsi de suite – tous en nombre égal dans chaque direction, la variation étant censée être accidentelle, *indéterminée*, *i.e.* dirigée par aucune cause particulière dans un sens ou dans l'autre – et que la lutte pour l'existence accorde précisément les longueurs des becs, des pattes et des ailes, les couleurs et les instincts qui sont les mieux adaptés afin que les moineaux se propagent dans un milieu donné ? Suffit-il vraiment que les marques et les taches de toutes les couleurs et dimensions possibles apparaissent d'une façon aléatoire ? que la taille, la forme, et la structure interne de chaque organe, de chaque muscle, chaque vaisseau et nerf, chaque os, chaque tissu, varie chez tout individu dans toutes les directions possibles d'une manière simplement accidentelle ; et qu'à partir de cette loterie, qui n'offre que des possibilités infiniment petites de succès pour chaque caractère séparé, la sélection naturelle trie et associe précisément les configurations de tissus, vaisseaux, os et nerfs qui répondent le mieux

aux besoins de l'adaptation ? Et si l'on peut imaginer un tel processus, a-t-il vraiment lieu dans la nature ? Est-il vrai que la variation n'est dirigée par aucune cause structurelle que ce soit, rapportée aux conditions de vie de l'organisme - et qu'aucune de ses causes possibles ne prédomine sur les autres ? »

- 3 N'est-il pas plus cohérent avec l'observation et l'expérimentation moderne de reconnaître que les variations qui apparaissent chez une espèce à un moment donné – en tant que résultantes de *possibilités de variation* héritées (déterminées par toute l'évolution antérieure de la branche des vivants en question) et des *influences modificatrices d'un milieu changeant* – se présentent et s'accumulent dans certaines directions *définies* ? Et n'avons-nous pas raison d'affirmer qu'une telle variation définie constituerait déjà une adaptation, tout comme, pour un arbre qui croît sur la côte, les vents dominants arrêtent la croissance de ses branches d'un côté et la favorisent de l'autre côté ?
- 4 Mais si la variation n'est pas un simple accident dû à un brouillage aléatoire de cartes représentant des milliers de caractères hérités, s'il s'agit du résultat de l'action du milieu, alors c'est un *fait physiologique*. Elle relève de certaines causes définies – de changements dans l'alimentation de l'organisme, dans la composition de l'air, dans la température et l'humidité, dans le degré d'exposition au soleil. Et chacune de ces causes a des effets définis sur la composition du sang de l'animal ou de la sève de la plante, sur la texture des différents tissus, sur la structure anatomique et les fonctions de chaque organe. La variation, dans ce cas, perd son caractère accidentel et se dégage du voile de mystère qui l'entourait. Elle devient un objet d'expérience, et beaucoup des difficultés qui étaient placées sur la voie du partisan de la sélection disparaissent. ii
- 5 Pour commencer, il n'est pas nécessaire de supposer que les tout premiers commencements de la variation de chaque organe sont déjà

prononcés au point de détenir une « valeur sélective » – au point d'être déjà utiles dans la lutte pour l'existence –, comme nous sommes contraints de le supposer si la variation est accidentelle et n'est pas renforcée graduellement par l'action du milieu. On écarte ainsi une difficulté si importante que les darwiniens les plus savants la reconnaissent, quand bien même ils récusent les exagérations des critiques de Darwin. 2

- 6 Nous comprenons, en outre, pourquoi la variation doit être *cumulative*. Si elle relève d'une cause définie, elle est vouée à s'accumuler aussi longtemps que perdure cette cause ; alors qu'il n'y aurait aucune raison de supposer qu'un caractère apparu par pur accident chez une génération soit renforcé chez la suivante, étant donné qu'il n'existe aucune cause externe ou interne pour produire un tel effet. Une telle supposition est en réalité contraire à tout ce que nous connaissons des déviations accidentelles, et se trouve contredite par la recherche dans cette nouvelle branche scientifique qu'est la biométrie. 3
- 7 Et finalement, nous comprenons pourquoi la variation doit être *corrélative* : pourquoi plusieurs organes varient en même temps, chacun soutenant la variation des autres – fait absolument général dans la nature, et qui représente en définitive une des plus grandes difficultés pour la théorie de la variation accidentelle. Ainsi, si les ailes d'un groupe d'oiseaux augmentent légèrement en conséquence d'un accroissement d'exercice, soutenu par une meilleure alimentation, nous constatons la cause physiologique de l'augmentation ; et nous comprenons pourquoi tous les muscles, les os, les vaisseaux sanguins et les nerfs reliés aux ailes *doivent* recevoir un développement corrélatif. Ou bien, si les yeux d'un animal cavernicole, devenus inutiles dans l'obscurité d'une grotte, commencent à s'atrophier, nous comprenons désormais de quelle manière, la fonction des yeux n'étant plus exercée, une déficience physiologique des nerfs optiques, des

vaisseaux sanguins et des muscles leur étant reliés s'ensuit nécessairement. Nous n'avons pas besoin de recourir à une hypothèse improbable et de soutenir que les animaux qui survivent le mieux sont ceux qui économisent leurs forces vitales en se débarrassant rapidement d'un organe inutile, et des muscles, nerfs, et vaisseaux sanguins afférents. L'économie est ordinairement trop petite pour impliquer un avantage pour la vie. La même chose vaut en ce qui concerne le développement corrélatif de toutes les dents d'un mammifère correspondant à un changement donné dans sa nourriture ; ou pour la dégénérescence des orteils chez la race bovine et les chevaux, et pour tous les exemples frappants indiqués par les paléontologues américains, Cope et Marsh ⁱⁱⁱ, montrant combien il est difficile d'expliquer la variation corrélatrice de plusieurs organes, à la fois pour le développement et la dégénérescence, tant que nous nous refusons à reconnaître que la variation est due à l'action définie du milieu. ⁴

- 8 Il va de soi que les biologistes qui reconnaissent l'influence de l'action directe du milieu ne nient pas nécessairement l'intervention de la sélection naturelle. Au contraire, ils reconnaissent pleinement son utilité en tant qu'auxiliaire. Ils se contentent de limiter ses pouvoirs. Elle cesse d'être une sélection de variations aléatoires – nécessairement indifférenciées dans la plupart des cas lors de leurs phases liminaires – pour devenir une sélection physiologique des individus, des sociétés et des groupes qui sont les plus capables de s'accorder aux nouveaux besoins par de nouvelles adaptations des tissus, des organes et des habitudes. Il ne s'agit plus tant d'une sélection d'individus que d'une sélection de groupes d'individus, modifiés d'un seul coup, plus ou moins, dans une direction donnée. Il s'agit également, dans le monde animal, d'une sélection de ceux qui exercent le mieux leur intelligence collective pour diminuer la

compétition et la guerre internes, et pour élever leurs rejetons par un effort conjoint. ^{iv} Et en définitive, puisqu'elle ne dépend plus d'une lutte acérée entre tous les individus d'un groupe, elle ne requiert pas, pour intervenir pleinement, les saisons exceptionnellement mauvaises, les sécheresses et les périodes de désastres que Darwin considérait comme particulièrement favorables à la sélection naturelle. Elle se déroule lors de périodes d'abondance comme lors de périodes de rareté, et spécialement en période d'abondance et pendant les bonnes saisons, lorsqu'une large quantité de nourriture et de vitalité favorise la variabilité, et elle procure une certaine plasticité aux organismes. L'évolution progressive devient ainsi compréhensible, et nos hypothèses s'accordent avec ce que nous apprenons véritablement de la variation et de l'évolution dans la nature.

- 9 En bref, beaucoup de difficultés importantes qui se dressent sur la route du partisan de la sélection disparaissent, et nous ne sentons plus la nécessité de beaucoup d'hypothèses élaborées par les néo-darwinistes pour soutenir la sélection naturelle, une fois que nous n'y voyons qu'un auxiliaire de l'action directe du milieu. Examinons ainsi jusqu'où une telle position est défendue par la recherche moderne.

|

- 10 Déjà à l'époque de Darwin, ses propres recherches ainsi que celles auxquelles son œuvre avait donné lieu l'avaient conduit à reconnaître l'importance de l'action directe du milieu. Il ajoutait simplement – et son excuse était, bien entendu, absolument vraie – qu'à l'époque où il rédigea *L'origine des espèces*, les recherches prouvant l'importance de cette cause n'existaient pas. Désormais, la quantité de travail déjà effectuée dans cette direction est immense et sa masse augmente chaque année. Il existe désormais à Vienne un laboratoire spécifique

de physiologie destiné à l'étude des différents facteurs – nourriture, température, lumière, etc. – qui altèrent la structure interne et les formes des êtres vivants ; et une revue spécifique a été créée en Allemagne dans le seul but de traiter du même sujet. ⁵ Deux nouvelles branches scientifiques, la morphologie expérimentale et l'embryologie expérimentale, se sont récemment développées, et il paraît chaque année un travail fondamental consacré à la situation générale du darwinisme et du lamarckisme. ⁶

- 11 Un volume d'un format conséquent serait nécessaire pour simplement résumer les résultats des recherches expérimentales modernes concernant l'action directe du milieu sur les plantes et les animaux. Par conséquent, débutant par les plantes, je ne mentionnerai ici que les plus convaincantes de ces recherches. Qu'il me soit seulement permis de remarquer tout de suite que le caractère de ces recherches a grandement changé dernièrement. Auparavant, les expérimentateurs dirigeaient principalement leur attention sur les changements dans les *formes* des organismes, que l'on pouvait obtenir expérimentalement. Le biologiste, pour ainsi dire, poursuivait dans son laboratoire le travail du cultivateur ou de l'éleveur. Mais la recherche va désormais plus avant. Elle devient une investigation physiologique à propos de la substance et des causes de la variation. La variation est traitée comme une branche de la physiologie et de l'histologie de la plante ou de l'animal, et se trouve ainsi étudiée selon la seule façon adéquate pour révéler ses causes et jeter quelque lumière sur la question hautement débattue de savoir si la variation, acquise par une génération, se transmet à la suivante, et de quelle manière se produit la transmission.
- 12 Il serait inutile de répéter ce qui a déjà été dit dans les pages de cette revue dans mes articles « Recent science » concernant cet important ensemble de recherches dans le domaine de la physiologie des plantes.

7 Je ne répéterai qu'un seul exemple – les expériences du Professeur Gaston Bonnier ^v – ; et, avec deux ou trois exemples tirés de travaux plus récents, cela contribuera à montrer le rapport de toutes les recherches similaires avec la question que nous traitons. Je rappellerai simplement au lecteur que nous possédons dans ce domaine des recherches aussi capitales que celles de Rauwenkof, Koch et Batalin ^{vi}, concernant l'influence de la lumière sur la structure des cellules ; la modification des tiges aériennes et de leur structure interne obtenue par Costantin en les cultivant dans le sol ; et tout spécialement les recherches approfondies de Stahl, Dufour, Pique, Surohz, Vesque et Viet ^{vii}, et beaucoup d'autres, dont certains seront ici mentionnés, portant sur les changements dans la forme, la couleur, la croissance des poils absorbants, et les tissus des feuilles, en fonction de la quantité de soleil ou d'humidité qu'elles reçoivent. Toutes ces recherches, entreprises sans aucune idée préconçue – en tant que simples contributions à différents chapitres de la physiologie des plantes – prouvent néanmoins que c'est uniquement parce que le milieu lui-même a produit leurs formes actuelles que la plupart des plantes y sont si bien adaptées.

- 13 Nous savons tous que les plantes des régions arctiques, ainsi que les plantes qui croissent à de hautes altitudes dans les Alpes, les Pyrénées, la chaîne himalayenne, les montagnes de Bornéo, et ainsi de suite, possèdent certaines caractéristiques communes qui obligent les botanistes à les décrire comme des variétés, sous-variétés, et même comme des espèces séparées, tout à fait distinctes de leurs proches parents qui croissent sur les terres basses de la zone tempérée. En règle générale, les plantes arctiques et alpines sont souvent naines, leur tige centrale est souvent arrêtée dans sa croissance, et seule une rosette de feuilles radicales est formée. S'il y a une tige, les feuilles qui s'y trouvent sont habituellement en surnombre et de taille réduite ; les

fleurs, également, ont des pédoncules plus courts, mais elles sont souvent plus brillantes et odorantes. Dans l'ensemble, la plante a un aspect « touffu », compact, et se trouve souvent couverte de poils.

- 14 Or tous ces caractères alpins ont été obtenus expérimentalement par un membre de l'Académie des sciences de Paris, Gaston Bonnier. Après avoir pris plusieurs plantes dans la vallée, en les divisant chacune en deux parties, il en planta une partie dans la vallée et l'autre dans un endroit protégé en altitude. Deux ou trois années plus tard on compara les deux ensembles de plantes, et les résultats furent frappants. Sans la moindre intervention de la sélection naturelle, on obtint des variétés alpines à partir des plantes de nos vallées. Si l'on prend par exemple un habitant ordinaire de nos plaines, la rose hélanthème (*Helianthemum vulgare*), avec ses pédoncules fins portant chacun une jolie fleur, la même plante devint, à l'altitude de 6660 pieds une boule de feuilles entremêlées sur plusieurs couches, informe, hors de laquelle saillaient de minuscules fleurs en forme d'étoiles, dotées de petits pétales. On pourrait certainement la décrire comme une variété distincte, et elle aurait été probablement décrite comme une sous-espèce séparée si on l'avait trouvée en Laponie ou dans les landes du Canada. 8
- 15 De manière générale, chez toutes les plantes ayant crû dans des stations en altitude les entre-nœuds étaient courts, les feuilles plus petites et plus épaisses, et lorsque les plantes n'étaient pas situées trop haut, leurs fleurs étaient plus brillantes et plus odorantes que celles de leurs congénères de la vallée. Un examen anatomique de leurs tissus a prouvé qu'elles avaient acquis dans le milieu alpin des caractères contribuant à réduire la transpiration, et particulièrement les déchets, à obtenir une meilleure assimilation et à emmagasiner davantage d'amidon, de sucre, d'huiles volatiles et de pigments colorants. Elles s'étaient ainsi adaptées, sans l'aide de la sélection naturelle, par

l'action même des circonstances ambiantes, pour tirer un plus grand avantage du court été alpin et résister mieux à ses nuits froides et à son vent glacial. ⁹

- 16 Dans le but de s'assurer encore davantage de ses résultats, le Professeur Bonnier mena des expériences supplémentaires. Il cultiva des plantes dans des boîtes, dans lesquelles un environnement artificiel quant à la chaleur, au froid et à l'humidité était maintenu. Les résultats furent encore plus frappants. Lorsque les plantes furent soumises pendant leur croissance à une température ainsi qu'à une humidité extrêmes – comme c'est le cas pour un climat alpin – elles acquirent, après deux mois seulement, les caractères alpins mentionnés ci-dessus, y compris la couleur rougeâtre des feuilles, due à la présence d'une matière colorante particulière, l'anthocyane. ¹⁰
- 17 Dans le même temps, on obtint les résultats opposés lorsque des graines de germandrée (*Teucrium*), ramassées à une altitude de 5000 pieds dans les Pyrénées, furent plantées dans les environs de Paris. Elles donnèrent, au bout de trois ans, des plantes dotées de tiges et d'entre-nœuds plus longs, avec des feuilles d'un vert brillant, et ainsi de suite – des plantes, en bref, tout à fait semblables à celles qui poussent librement dans ces environs. Dans l'environnement des basses plaines les graines alpines donnèrent ainsi des plantes portant les caractères de la végétation de plaine – cette expérience constituant une réponse à ceux qui avaient formulé l'objection selon laquelle les plantes de Bonnier, en acquérant les caractères alpins, « régressaient » probablement vers une forme ancestrale.
- 18 Prenant par la suite quarante-trois espèces différentes à Fontainebleau pour les cultiver à La Garde, près de Toulon, le Professeur Bonnier obtint sur la côte méditerranéenne – lors de la première et plus encore lors de la seconde génération (les caractères acquis lors de la première génération étant ainsi transmis à la

suivante, pour se développer plus avant) – des plantes d'un aspect méditerranéen caractéristique : tiges ligneuses, feuilles plus larges et épaisses comme du cuir, dépourvues de nervures. L'herbe de Saint-Jacques (*Senecio Jacobæa*), de Fontainebleau, pris plusieurs des caractères de l'espèce méditerranéenne *Senecio nemorosus*. Notre frêne commun (*Fraxinus excelsior*) devint semblable au frêne des côtes méditerranéennes, *Fraxinus parvifolia*, et ainsi de suite. 11

19 Je me suis appesanti à dessein sur ces expériences, en ce qu'elles représentent un cycle complet de recherches dont la pertinence a été reconnue par des botanistes compétents, en même temps qu'elles contiennent des réponses aux objections habituelles : « régression à des types ancestraux », « impossibilité de l'hérédité des caractères acquis », et d'autres semblables. Les caractères acquis par une génération furent transmis à la suivante ; et les caractères que l'on décrit comme « héréditaires » étaient tout autant susceptibles de variation que ceux que l'on décrit comme « acquis ». Tout ce que nous pouvons dire de ces expériences, et de toutes les autres que nous allons ici mentionner, c'est que les caractères qui ont été maintenus pendant une très longue période d'évolution (dans notre cas, ceux du genre *Helianthemum* et ceux de la famille *Cistacæ*, à laquelle il appartient), possédant une filiation plus ancienne que ceux de l'espèce différente, ont plus de stabilité que cette dernière.

20 On reconnaît en général la grande valeur des expériences de G. Bonnier. Néanmoins, dans la dernière édition de l'excellent ouvrage du D^r Plate sur le darwinisme ^{viii}, nous trouvons une remarque selon laquelle, après qu'il eut dans un premier temps trouvé convaincantes les expériences de Bonnier, le D^r Plate en vint à se demander plus tard :

Si dans ce cas, comme dans celui de l'adaptation des mammifères à la vie en altitude, n'était pas donné libre cours à des réactions bien spécifiques, qui ont lieu de temps à autre en plaine. Si, néanmoins, j'accepte la possibilité d'une adaptation

directe [poursuit le D^r Plate], c'est pour la raison que, selon les lois de la probabilité, les variations dues à des causes mécaniques peuvent également s'avérer, parfois, utiles. ¹²

- 21 Il semble extrêmement improbable, et cela ne reste qu'une supposition, que les variations qui ont eu lieu chez les plantes de Bonnier à haute altitude appartiennent à la catégorie de celles qui ont lieu *par accident* en plaine. Partout où des changements *dans le même sens* (quoi qu'à un degré moindre) ont lieu dans les plaines, nous sommes certains de trouver à l'œuvre des causes semblables à celles qui existent dans un environnement à haute altitude, bien qu'à une échelle plus réduite. Il s'agirait simplement de l'un des cas que mentionne Lamarck, à propos de la variation chez une plante de plaine. ¹³ La suggestion du D^r Plate est encore moins probable, puisque nous savons d'après une récente communication de Bonnier à l'Académie des sciences ¹⁴ que les variations morphologiques chez ses plantes furent produites par variations de leur structure interne et ne peuvent par conséquent en aucun cas être décrites comme *accidentellement* utiles. La diminution des surfaces de transpiration et le raccourcissement des tiges furent les résultats nécessaires de l'environnement alpin ; l'augmentation de l'emmagasinement d'amidon et de sucre fut causée par de longues heures d'exposition à une lumière intense, et ainsi de suite. Aucun de ces changements ne fut accidentel. Qu'un penseur aussi sérieux et impartial que le D^r Plate ait pu concevoir de tels doutes me paraît dû au fait qu'à l'époque où il écrivait il ne connaissait pas encore le travail plus tardif de Bonnier sur l'anatomie des plantes alpines. ¹⁵ Par ailleurs, comme tous ceux qui ont récemment écrit sur le darwinisme et le lamarckisme, il a étudié principalement les variations chez les animaux, alors que c'est en ce qui concerne la variation et l'adaptation chez les plantes que nous possédons les meilleures données expérimentales.

II

- 22 Si nous nous référons maintenant à une autre série d'expériences, faites par H. [sic] Klebs, ix nous apprenons comment et pourquoi non seulement les plantes les plus basses – champignons et algues – mais également les fleurs des plantes plus hautes sont modifiées sous l'influence des circonstances ambiantes, dans leur forme, leur taille et leur couleur, le nombre de leurs diverses parties, et leur disposition (leur inflorescence). Un changement dans l'alimentation, ou dans la température et l'humidité de l'air, dans la quantité ou même le couleur de la lumière reçue par la plante, modifie tous les caractères des fleurs.
- 23 Si l'on soumet la *Campanula* commune, aux feuilles d'ortie, à une haute température pendant l'hiver, ses fleurs en forme de cloche, ordinairement bleues, deviennent blanches. La cause de cela réside dans le fait que la tige croît plus rapidement sous l'influence d'une élévation de température, et absorbe pour sa croissance forcée une quantité considérable de nourriture. Mais l'intensité de la lumière est relativement faible durant l'hiver sous nos latitudes, et ainsi la formation de matières nutritives s'effectue lentement à l'intérieur de la plante ; de tout cela résulte le fait que les matières colorantes de la fleur, qui ont besoin de sucre pour leur formation, ne se trouvent pas préparées en quantités suffisantes. Les fleurs deviennent plus pâles et souvent plus petites qu'à l'ordinaire. Quelque chose de semblable se manifeste également chez les primevères rouges. L'équilibre habituel entre les ressources en chaleur et en lumière étant rompu, l'effet est semblable.
- 24 En ce qui concerne à présent diverses espèces de *Sempervivum*, qui appartiennent à la famille des *Crassulacæ*, aux feuilles épaisses, et qui ont besoin de beaucoup de soleil et d'une atmosphère sèche pour

fleurir, d'importants changements furent produits en modifiant ces deux conditions. Le fait de les maintenir sous une température élevée de 85 à 89 degrés Fahrenheit, mais dans l'obscurité, les empêcha de fleurir ; et si on leur apportait par la suite une pleine lumière, les quelques fleurs qu'elles produisaient étaient fragiles et d'une couleur plus claire. Par ailleurs, le moment de floraison pouvait être avancé en conservant les plantes dans une atmosphère sèche et en réduisant dans le même temps la quantité de nourriture. En variant ses expériences, H. Klebs modifia à volonté la forme de la plante, les formes des fleurs, le nombre de leurs parties séparées, et la disposition des fleurs, leur *inflorescence*, qui sert souvent à distinguer une espèce d'une autre. 16

- 25 Les conclusions que le Professeur Klebs tire de ses expériences méritent d'être notées :

Sous différentes conditions de vie [écrit-il] des variations indépendantes ont lieu à grande échelle dans toutes les parties des fleurs. Les sépales, les pétales, les étamines, etc., subissent toutes une variation. Tous les organes de la plante varient sous l'influence du monde extérieur, même lorsque l'on exclut rigoureusement les croisements. Même les caractères constants dans les conditions habituelles (les prétendus « caractères d'organisation » de Nægeli) obéissent à la même loi, pourvu que le monde extérieur agisse au bon moment. La distinction entre les caractères supposés « constants » et les caractères supposés « variables » – ceux qui sont supposés avoir été fixés par hérédité et ceux qui ne le sont pas – disparaît. L'ensemble des caractères d'une espèce dépendent de sa structure interne, laquelle dépend à son tour des conditions extérieures ; un changement de ces dernières produit toujours un changement dans la première, qui contribue à modifier les divers caractères *spécifiques* de la plante.

- 26 Selon l'opinion de Klebs, les espèces demeurent fixes seulement tant que les conditions extérieures ne changent pas ; et leurs variations sont déterminées, d'un côté, par « la somme des potentialités » des particules les plus fines de leur protoplasme et de l'autre par l'action du milieu. J'ajouterai également que Klebs, en conformité avec la plupart des physiologistes qui parlent également depuis leur propre connaissance empirique, maintient que les anomalies de

développement relevant d'un changement du milieu peuvent être transmises par hérédité. ¹⁷

III

27 Nous venons de voir que le Professeur G. Bonnier produisit les « caractères méditerranéens » chez des plantes venant de Fontainebleau qu'il avait cultivées sur la côte méditerranéenne. Mais les caractères des plantes maritimes ont également été produits artificiellement par Lesage ^x. L'un des traits les plus typiques des plantes maritimes est que la plupart d'entre elles sont dotées de feuilles plus épaisses, en raison d'un développement plus grand du tissu en forme de palissade (accompagné d'une réduction à la fois des espaces entre les cellules et des espaces vides connus sous le terme « lacunæ »). On rencontre également le caractère charnu des feuilles chez les plantes désertiques lorsqu'elles poussent sur un sol riche en sel. Or, ces caractères ont été obtenus par Lesage simplement en arrosant nos plantes les plus communes avec de l'eau contenant du sel de table. Les feuilles du pois ordinaire et du cresson de fontaine devinrent plus charnues et grasses à la suite d'un tel traitement, en raison d'un accroissement du tissu en forme de palissade (l'épiderme et les nerfs des feuilles ne devenant qu'un tout petit peu plus épais) ; et ces traits si aisément « acquis » furent transmis par hérédité ; les plantes provenant de « graines obtenues à partir de plantes de cresson qui étaient assez charnues lors de la première année de l'expérience, le devinrent encore davantage lors des suivantes. » ¹⁸

28 Si nous nous intéressons maintenant à une autre division de plantes typiques – les plantes désertiques et sub-désertiques, nous constatons que les traits les plus caractéristiques, les épines et les piquants, peuvent être produits artificiellement dans une atmosphère sèche ; et,

vice versa, ils disparaissent lorsque l'on cultive une plante désertique sous un air suffisamment humide.

- 29 Il faut se rappeler que Darwin considérait les épines et les piquants que portent certaines plantes – particulièrement les plantes désertiques – comme une preuve valable de la sélection naturelle. Dans les plaines où paissent un grand nombre d'animaux, d'autant plus dans des plaines arides où l'herbe est brûlée en été, seuls seraient susceptibles de survivre les buissons arbustes qui auraient développé accidentellement des piquants et des épines. Il est vrai que le fait même que les plantes à piquants soient particulièrement caractéristiques des déserts secs et chauds suggérait une connexion causale entre l'atmosphère du désert et le développement des épines et des piquants ; mais tant que l'on n'avait pas démontré par l'expérience qu'une atmosphère sèche contribue au développement des épines, l'hypothèse de la sélection naturelle paraissait très probable. Désormais, nous avons à notre disposition de telles expériences.
- 30 L'hôtelier a démontré que si l'on cultive deux souches d'épine-vinette, dont les tiges ont été coupées à quelques pouces au-dessus du sol, sous deux cloches de verre, l'une d'elles ayant une atmosphère très sèche et l'autre une très humide, on obtient deux sortes différentes de plantes. Sous l'atmosphère humide toutes les feuilles sont pleinement développées, alors que sous l'atmosphère sèche de l'autre cloche les lobes des feuilles ne sont pas du tout développés et leurs nerfs deviennent ligneux et se transforment en épines ¹⁹. La forte transpiration qui a lieu dans une atmosphère sèche réduit la formation des tissus par lesquels se forment les lobes, et elle lignifie – *i.e* rend dur et noueux – les tissus des nerfs des feuilles. Les circonstances ambiantes elles-mêmes développent ainsi des épines et les piquants.

- 31 L'expérience inverse a également été conduite par W. Wollny ^{xi}. En cultivant diverses espèces dans trois cages en verre, l'une d'elle sous un air très sec, l'autre très humide et la troisième d'une humidité moyenne, il a démontré que sous l'influence d'une grande moiteur les épines des ajoncs ordinaires (*Ulex europæus*) se transformaient intégralement en feuilles pleines. ²⁰ Des expériences semblables ont été répétées plus d'une fois pour le même résultat. Par ailleurs, nous disposons des expériences de Marloth, ^{xii} qui a prouvé avec quelle facilité tous les traits qui confèrent à la flore désertique son aspect spécifique peuvent être éliminés. Il a suffi de transférer des plantes depuis le désert brûlant du Tanqua Karoo jusqu'au climat moins ensoleillé et plus humide de Capstadt (où elles reçoivent encore 54 pour cent de l'ensoleillement possible selon les données de l'astronomie) pour les voir perdre leurs traits désertiques. Leur forme globulaire et leur coloration terne ou ocre, en raison d'une couche de cire, de gomme ou d'une épaisse couche de poils, disparut. La *Crassula columnaris* perdit sa forme globulaire et crût sous la forme d'une colonne ; et la *Mesembryanthemum truncatum*, qui est ordinairement de couleur ocre, ne produisit que des feuilles vertes à Capstadt. D'autres plantes du désert, de couleur terne ou grise, se couvrirent d'un feuillage vert pendant la saison des pluies ; mais, comme elles avaient perdu leur épiderme protecteur et le supplément spécifique d'écailles qu'elles possèdent ordinairement dans le désert, elles furent brûlées pendant la saison sèche. ²¹
- 32 On pourrait avancer une grande quantité de preuves semblables. Hugo De Vries, qui est un botaniste et cultivateur expérimenté, a obtenu deux sortes de plantes très différentes en cultivant des *Compositæ* d'Afrique du Sud, *Othonna carnosa* et *Othonna crassifolia*, dans une atmosphère moite et une atmosphère sèche. ²² Nous apprenons grâce au Rev. Geo. Henslow ^{xiii} que la *Zilla myagroides*, venant du désert du

Caire, lorsqu'elle fut cultivée à partir de graines au jardin botanique du Caire par le D^r Sickenberg, « ne portait pas uniquement des feuilles développées, mais les épines, bien que formées par les forces de l'hérédité, étaient très minces et extrêmement molles, au lieu d'être extrêmement rigides. » De la même manière également, l'*Ononis* (*O.spinosa*) à la forme épineuse ordinaire, lorsqu'on la cultive sur un sol très gras avec abondance d'eau, ou dans une atmosphère humide, perd graduellement ses épines. Mais elles réapparaissent dès que la plante peut pousser de la manière habituelle. ²³

- 33 Un autre trait caractéristique des plantes qui poussent sur le sol sec des déserts et des zones subdésertiques est la production de tubercules et de bulbes, qui sont des magasins pour l'amidon et le sucre, et également, vraisemblablement, pour l'eau. ²⁴ Mais ce trait, lui aussi, disparaît lorsque la plante est cultivée sur un sol humide. D'un autre côté, Duchartre, ^{xiv} en faisant produire aux tubercules de l'igname (*Dioscorea Batatas*) de longues pousses sans les approvisionner en eau, obtint cet autre trait des plantes désertiques : le durcissement de la tige en raison d'un durcissement des parois de fibres et d'une diminution de leur diamètre interne. ²⁵
- 34 Je dois également mentionner les expériences diverses et frappantes de Vöchting ^{xv}, qui, en variant la température et la quantité de lumière allouée à une plante, obtint des variétés rampantes, maintint la reproduction asexuée, etc., ²⁶ tout autant que de nombreuses autres expériences similaires. En fait, un volume devrait être écrit sur le sujet que j'esquisse dans cet article.
- 35 Il suffira ici de dire que nous disposons désormais d'un nombre considérable de travaux expérimentaux qui n'existaient pas lorsque Darwin rédigea son *Origine des espèces*, mais au moyen desquels on a pu établir, au-delà de tout doute raisonnable, que les adaptations des structures internes et des formes extérieures des plantes, qui étaient

une énigme il y a cinquante ans, doivent avoir été produites par l'action directe du milieu. Et nous avons également vu ci-dessus que la transmission héréditaire des caractères dits « acquis » chez les plantes a été prouvée dans la plupart des cas par expérience directe.

IV

- 36 Avec une connaissance *expérimentale* telle que celle que nous possédons maintenant, les *observations* des botanistes relatives aux adaptations des plantes au milieu dans différentes régions typiques du globe acquièrent un nouveau sens. Elles se changent en preuves qui corroborent le fait que l'action directe du milieu lui-même a produit ces adaptations.
- 37 Prenons un exemple concret pour fixer nos idées. Examinons, par exemple, la flore des cavernes telle qu'elle se présente selon les recherches de M. Jacques Maheu ^{xvi}, qui a exploré un grand nombre de grottes, *gouffres*, et *avens* en France, dans la partie allemande des Vosges, en Belgique et en partie en Italie. ²⁷ La flore de toutes ces grottes provient de plantes qui poussent dans l'environnement immédiat, mais toutes ces plantes sont modifiées dans leur nouveau milieu ambiant au point de représenter un type spécifique de flore des cavernes. Le manque de lumière, une température basse, une humidité extrême et un sol pauvre en calcaire, telles sont les conditions de leur croissance ; et toutes les plantes des cavernes ont précisément acquis ces caractères que l'on aurait pu anticiper dans de telles conditions, à en juger par les expériences de Dufour sur l'action de la lumière ²⁸, et celles mentionnées plus haut de Bonnier et Lhôtelier ^{xvii}. Dans l'ensemble, la végétation des cavernes se situe entre la végétation arctique et la végétation aquatique, et elle est parfaitement bien adaptée à son environnement spécifique.

- 38 Si nous nous tournons maintenant vers le travail classique de Grisebach ^{xviii} sur la végétation du globe et que nous examinons les flores des différentes régions typiques de la terre et leurs traits mimétiques, ou si nous étudions sous le même angle n'importe lequel des travaux fondamentaux sur la flore de quelques régions typiques, nous trouvons les mêmes coïncidences entre les conditions locales et les adaptations de la végétation à ces mêmes conditions. La flore des régions arctiques, celle qui se situe à haute altitude, celle des déserts, des côtes maritimes, et ainsi de suite, possèdent chacune leurs traits distinctifs, et ces traits sont précisément ceux que nous obtenons par expérience si nous prenons des plantes venant des plaines de l'Europe centrale et que nous les cultivons dans des environnements arctique, alpin, désertique ou maritime. Nous sommes ainsi en mesure de conclure que même si ces nombreuses coïncidences entre les caractères des plantes et leur milieu ne sont pas encore des *preuves* du fait que ces caractères ont été produits par l'action directe de l'environnement, elles assurent, par leur grand nombre, un haut degré de *probabilité* en faveur de l'hypothèse de l'action directe.
- 39 C'est la thèse que G. Henslow développe dans son ouvrage sur les structures des plantes ²⁹, thèse en faveur de laquelle il présente un nombre considérable de preuves. S'intéressant d'abord à la végétation désertique et sub-désertique, et ensuite aux végétations alpine, arctique, maritime et aquatique, il montre que l'on retrouve les mêmes coïncidences entre ces types de végétation, leurs conditions climatiques, et les plantes qui ont été obtenues expérimentalement dans des conditions semblables à celles des déserts, des hautes altitudes, et ainsi de suite. Et il en conclut que ces coïncidences sont si nombreuses qu'il serait contraire à toute probabilité de rapporter toutes ces formes bien adaptées à une infinité de variations *aléatoires*,

indéfinies parmi lesquelles seules celles qui sont en harmonie avec le milieu auraient survécu. 30

- 40 Il est très probable que sa suggestion à propos de la conséquence selon laquelle « il n'existe *pas* du tout de variations aléatoires et inutiles » ne sera en général par acceptée. Chaque plante est une résultante complexe de toutes les modifications que ces ancêtres ont subies durant le long processus de l'évolution passée, et ses variations possibles sont déterminées par toutes les modifications du passé. Il semble par conséquent difficile de nier la possibilité de variations aléatoires, relevant des causes internes de l'hérédité. Mais dans le même temps à côté des variations aléatoires se poursuit un processus de *variation dans une direction définie*, en raison de l'action directe du milieu, et les effets de cette action sont *hérités*, comme nous en avons constaté la preuve plus d'une fois dans les expériences mentionnées ci-dessus – dès lors la variation accidentelle se trouve nécessairement subordonnée à la variation déterminée.
- 41 Cette limite admise, beaucoup de botanistes tomberont certainement d'accord avec les conclusions de Henslow – à savoir, que les faits qu'il a rassemblés représentent des preuves solides pour corroborer l'idée que les adaptations sont produites par l'action directe du milieu. Elles rendent cette hypothèse probable à un point qui atteint quasiment la certitude.
- 42 Il me faut désormais mentionner une troisième grande série de recherches, poursuivies durant les trente dernières années, à propos des effets des irritations mécaniques, électriques et chimiques, ainsi que des changements de lumière, de température, d'humidité et de composition de l'air reçu par une plante, sur ses processus physiologiques et la structure de ses tissus. Nous disposons ici d'un immense domaine de faits que l'on pourrait décrire comme de l'anatomie expérimentale, ou de l'histologie expérimentale (la science

expérimentale des tissus organiques), qui nous fournit un aperçu nouveau des processus vitaux internes qui conduisent aux changements de formes extérieures.

- 43 Deux ou trois exemples pris dans une masse de travaux suffiront. Ainsi, dans un petit travail R. Prein étudia les effets de la pression mécanique sur les tissus des racines (Bonn, 1908). Nous savons ce qu'il doit se passer si l'on insère une racine en train de croître dans un tube en verre qui l'empêche d'augmenter en épaisseur. À moins que le tube ne soit extrêmement résistant, il se cassera – la racine créant un tissu assez fort pour rompre la résistance. Pendant que la racine continue de croître, et que ses cellules continuent d'augmenter et de se subdiviser, elles exercent une pression les unes sur les autres là où elles rencontrent un obstacle mécanique, et cette pression provoque une nouvelle étape de la croissance. Les cellules se subdivisent plus rapidement et deviennent plus nombreuses, rétrécissant dans le même temps. Les parois des cellules du parenchyme deviennent par conséquent plus épaisses, particulièrement les parois parallèles aux lignes de pression, alors que celles qui sont parallèles à la surface du verre deviennent plus fines, voire disparaissent. Le tissu de la racine acquiert ainsi une plus grande solidité. Mais dans la mesure où le courant de transpiration de la plante et le transport des produits d'assimilation conservent la même intensité le long de la racine, les processus vitaux s'intensifient dans la zone comprimée, et en définitive la racine en train de croître brise le tube. Bien entendu on peut décrire la formation d'un tissu plus solide comme une adaptation, mais il s'agit simplement d'une légère altération du processus de croissance, dont la cause est purement mécanique. Et nous n'avons nul besoin de recourir à l'hérédité, ou à la sélection naturelle, lorsque nous constatons qu'en règle générale les racines durcissent dans un sol dur, et que leurs tissus se détendent dans un sol friable – un

changement, soit dit en passant, qui a permis à nos horticulteurs d'obtenir le radis comestible à partir de son ancêtre sauvage.

- 44 Les expériences de R. Hegler ^{xix}, qui montrent que l'application de tensions artificielles aux jeunes plants produit un développement remarquable des tissus mécaniques de ces plants, et celles de Henslow, qui a obtenu le même résultat avec les pédoncules des feuilles de marronnier, appartiennent à la même catégorie.
- 45 On pourrait mentionner ici une large série et une grande variété de recherches sur les effets des lésions mécaniques sur la croissance, des différents types d'alimentation sur les caractères de race comme d'espèce, de l'acide carbonique et des diverses substances chimiques sur l'assimilation de l'oxygène, et ainsi de suite. Elles mériteraient d'être citées d'autant plus que la plupart d'entre elles nous apprennent toujours de nouveau – à l'encontre des hypothèses de Weismann – que les caractères acquis sous de nouvelles conditions *sont* transmis par hérédité à la descendance, et que celle-ci les conserve pendant quelque temps après que la plante a été ramenée à ses conditions de vie antérieures. Mais un grand nombre de pages serait à nouveau nécessaire pour rendre justice à ces recherches instructives et variées. Je limiterai par conséquent mes illustrations à un exemple supplémentaire – à savoir, les recherches menées par Vöchting et Haberlandt afin d'expliquer la capacité, bien connue chez les feuilles de nombreuses plantes, de prendre une position telle qu'elle leur permet de recevoir davantage de lumière dans une direction perpendiculaire à la surface de leurs lobes.
- 46 Les investigations de G. Haberlandt ^{xx}, qui a travaillé cette question pendant les cinq dernières années, montrent que la cause de tels changements de positions de la feuille – appropriés au point qu'ils semblent suggérer une volonté consciente – réside dans la structure de son épiderme. Ce dernier contient un certain nombre de cellules

légèrement gonflées, qui, remplies de sève, agissent comme autant de lentilles microscopiques faisant pénétrer la lumière à l'intérieur de la feuille. Haberlandt les décrit comme des *ocelli*, des œillets, et les compare aux *ocelli* de certains animaux inférieurs. Cette découverte ayant été contestée, Haberlandt a continué ses recherches, et l'on peut désormais considérer qu'il est prouvé que c'est bien l'action directe de la lumière rayonnant sur l'épiderme, et transmise grâce aux petites lentilles du protoplasme du lobe, qui produit une certaine irritation de son tissu. Cette irritation se transmet vraisemblablement jusqu'au pédoncule (probablement par le biais des filaments de protoplasmes qui relient les cellules), et contribue à ce qu'il modifie la position du lobe. ³¹ La même capacité d'action réflexe en réponse à la lumière est bien connue pour les jeunes plants, pour l'axe de l'inflorescence de la marguerite et de bien d'autres plantes, ainsi que pour les yeux des animaux. Nous ne savons pas encore comment cela fonctionne, mais cela ne requiert aucun acte de volition particulier.

- 47 Dans l'ensemble nous disposons avec ces recherches et bien d'autres semblables, de larges preuves du fait que de nombreuses variations adaptatives, qui étaient des énigmes pour les botanistes, sont les résultats directs de causes purement mécaniques relevant des conditions de croissance.
- 48 Nous pouvons conclure avec ces illustrations notre série de preuves en faveur de l'action directe du milieu, considérée comme la véritable cause de la variation déterminée. Nous avons extrait ces preuves de trois domaines différents : les expériences qui montrent que tous les caractères typiques des différentes flores à la surface du globe peuvent être obtenus expérimentalement en plaçant les plantes dans des conditions de croissance caractéristiques de la flore arctique, alpine, désertique, maritime et aquatique. Nous avons ensuite passé rapidement en revue les éléments de confirmation fournis par les

représentants typiques de chacune de ces flores, dont la structure interne et la forme externe correspondent toujours à leurs conditions de vie. Et, pour finir, nous avons pris quelques illustrations dans un troisième domaine de recherches, encore plus large, qui jette quelque lumière, par l'étude anatomique des tissus et l'étude physiologique des différents organes, sur la manière dont une cause extérieure donnée, telle qu'une évaporation excessive ou un manque de lumière, produit les changements morphologiques qui compensent les effets nuisibles de cette cause ; et qui indique comment s'établit l'équilibre entre la cause et l'effet qui permet aux plantes de vivre sous le soleil des déserts arides, dans des grottes sombres et saturées d'humidité, non loin des glaciers du Spitzberg, et dans l'atmosphère humide et tropicale des côtes de l'archipel malais.

- 49 En parcourant ces trois domaines de faits, nous avons découvert que le milieu, par son action sur les tissus des plantes, est capable par lui-même de produire, et produit véritablement, les traits qui rendent la vie possible dans chacune des circonstances que nous venons de mentionner. Les plantes sont dotées d'une telle plasticité qu'elles répondent immédiatement à des conditions de vie modifiées.
- 50 Bien entendu, il serait contraire à toute notre connaissance actuelle de croire que la sélection naturelle n'a rien à voir avec l'évolution de nouvelles espèces. Au contraire, elle a beaucoup à faire afin de conserver dans leur pureté les races qui subissent les changements nécessaires sous l'influence de l'action directe du milieu. Mais sa fonction principale doit consister à éliminer les individus et les races qui ne disposent pas de la vitalité ni de la plasticité suffisante pour endurer les changements que leur impose une modification du milieu. La grande difficulté à laquelle ont été confrontés les biologistes tant qu'ils considéraient la sélection naturelle comme le moteur de l'évolution – à savoir, l'accumulation de changements dans une

direction donnée, si la variation ne va pas elle-même dans cette direction par l'influence des circonstances ambiantes – cette difficulté dont Darwin vit très bien qu'aucune spéculation ne peut l'éliminer, n'existe plus à partir du moment où nous reconnaissons que le facteur principal de l'évolution est l'action directe des circonstances ambiantes, et que nous nous accordons à considérer la sélection naturelle comme un auxiliaire extrêmement utile mais pas indispensable.

V

- 51 Le Professeur V. L. Kellogg ^{xxi}, dans son ouvrage *Darwinism Today*, remarque que si l'on relit aujourd'hui soigneusement *L'origine des espèces* à la lumière des controverses modernes, on sera étonné de voir le nombre de fois où Darwin fait appel aux facteurs lamarckiens de l'évolution afin d'expliquer les difficultés que rencontre la théorie de la sélection naturelle. ³² Qu'il y ait beaucoup de lamarckisme même dans la première édition de *L'origine des espèces* était également l'impression de Lyell. En réalité, la variation déterminée sous l'influence de l'action directe du milieu et les effets de l'emploi et du manque d'emploi des organes sont admis en maints passages de *L'origine des espèces* ; c'est encore davantage le cas dans le second volume de *La variation des animaux et des plantes à l'état domestique*, et dans le septième chapitre de la sixième édition de *L'origine*, qui fut énormément modifié par Darwin et en partie réécrit pour cette édition. Il n'y a pas de doute concernant le « lamarckisme » du Darwin des derniers temps ; mais ce qui l'avait particulièrement incité à s'opposer à Lamarck, en dehors de sa prédilection personnelle pour la sélection naturelle, c'était, comme nous pouvons nous en apercevoir dans sa correspondance, que Lamarck avait parlé d'une « tendance à la

progression » et à « l'adaptation de la part la volonté simple des animaux ». ³³ Darwin vit probablement un danger dans de telles idées, dans la mesure où elles ouvraient la voie à des considérations téléologiques susceptibles une nouvelle fois de barrer la voie de l'étude authentiquement scientifique de la nature. ³⁴

- 52 Il faut reconnaître que tant que les biologistes étudiaient principalement les *seules variations de forme*, et voyaient dans la variabilité un processus relevant pour l'essentiel des causes obscures de l'hérédité, il y avait vraiment un danger d'intrusion d'une métaphysique téléologique dans les théories de l'évolution. Néanmoins, la recherche scientifique ouvrit bientôt de nouvelles perspectives. Les physiologistes et les anatomistes ayant pris en charge la variation, ils commencèrent à étudier comment les différents tissus des plantes et des animaux ainsi que leurs fonctions se trouvent modifiés par les changements du milieu. Et ils commencèrent par la suite à comprendre que ce que nous décrivions comme des « adaptations » n'était rien d'autre que des changements produits *dans les organes et la structure intime des tissus par les environnements modifiés eux-mêmes*. Une assimilation augmentée ou diminuée, une activité plus grande ou moindre dans la préparation des réserves alimentaires de l'organisme, un changement dans la composition de la sève de la plante ou du sang de l'animal – des changements, en bref, dans les processus physiologiques, en raison de l'action des conditions extérieures de vie – ce sont eux, avons-nous appris, qui sont les causes réelles et les véritables composants de la variation. Et, après avoir appris cela, nous avons commencé à comprendre *comment* les facteurs extérieurs *peuvent* produire dans l'organisme des changements qui sont déjà des adaptations mimétiques.

- 53 Il va de soi que le protoplasme des plantes ne possède aucune capacité inconnue et mystérieuse permettant de répondre aux irritations extérieures par des « adaptations » correspondantes ; mais il subit sous l'influence de l'action de forces extérieures des changements de son activité qui permettent aux processus vitaux de perdurer avec la plus grande intensité possible sous les nouvelles conditions à laquelle la plante est exposée. Ce sont ces changements dans la vie du protoplasme qui provoquent ce qu'on appelle les changements « adaptatifs » dans les tissus, lesquels produisent, à leur tour, les « adaptations » de forme et de fonctions des différents organes aux exigences du nouveau milieu. Ceci constitue l'essentiel de ce que nous connaissons sous le terme « variabilité ».
- 54 En bref, les botanistes acquièrent de plus en plus la certitude que tous les changements qui adviennent aux plantes lorsqu'elles sont placées dans de nouvelles circonstances peuvent être expliqués, comme l'avait vu Lamarck, par l'action de forces physiques et chimiques affectant leurs tissus. Ils n'ont aucun besoin de recourir à des forces « inconnues » ou « inconnaissables ». ^{xxii} Par conséquent, si les craintes de Darwin se justifient, dans la mesure où quelques biologistes à la tournure d'esprit métaphysique – connus sous le nom de « néo-lamarckiens » – s'en remettent à une *Naturseele* hégélienne afin d'expliquer l'évolution, Lamarck est aussi peu responsable d'un tel contresens sur son travail que Darwin ne l'est des doctrines qui prêchent l'extermination mutuelle au nom du « darwinisme ». La réalité est au contraire que les biologistes qui sont allés le plus loin dans leurs idées, et particulièrement ceux qui ont exploré à fond le sujet, ne ressentent le besoin de recourir à aucune autre cause que celles qu'ils voient à l'œuvre, les phénomènes de croissance, afin d'expliquer les adaptations, et l'évolution dans son ensemble. ³⁵

- 55 C'est la leçon que nous apprenons des plantes. En ce qui concerne la réponse des animaux à leur milieu, il conviendra d'en discuter séparément une autre fois.
-

NOTES

1. *The Nineteenth Century and After*, January 1910, p. 85 et suiv.
2. Voir, par exemple, la discussion de ce point par le savant darwiniste Dr L. Plate, dans la troisième édition de son ouvrage (publié désormais sous le titre *Selektionsprinzip und Probleme der Arbildung : ein Handbuch des Darwinismus*, Leipzig, 1908, p. 76-121), que l'on peut recommander en tant que modèle de critique scientifique. Il est inutile de préciser qu'à l'instar de son grand maître, le Dr Plate reconnaît désormais pleinement l'importance de l'action directe du milieu, y compris, bien entendu, la transmission héréditaire des caractères dits « acquis ».
3. Voir *The Nineteenth Century and After*, January 1910, p. 105.
4. La partie II (« Les causes de la variation ») de l'ouvrage admirable du Professeur E. D. Cope est devenue si classique qu'il n'est presque pas nécessaire d'en faire une mention spécifique. On rappellera simplement que son chapitre sur la « physiogenèse » (la modification par des causes physiques) et spécialement celui sur la « cinétogenèse » (les effets de l'usage et du non-usage), qui contient l'analyse de l'origine du tissu osseux des animaux vertébrés, du moulage de leurs articulations, l'origine des différents types de pied chez les mammifères ainsi que de leurs types de dentition, demeurent des modèles d'analyse scientifique en faveur de l'action directe du milieu

et démontrant l'impossibilité d'expliquer ces structures par la sélection naturelle.

5. *Archiv für Entwicklungsmechanik*. Ayant dernièrement parcouru la littérature récente sur cette question, je me suis trouvé devoir examiner le contenu de plus de deux cents mémoires et ouvrages, principalement expérimentaux, publiés dans les quatre années allant de 1906 à 1909. Et la littérature américaine était loin d'être totalement représentée.

6. En plus des travaux du professeur H. W. Conn (*The Method of Evolution*, New York, 1900), R. H. Lock (*Recent Progress in the Study of Variation, Heredity and Evolution*, London, 1906) et H. de Vries (*Die Mutationlehre*, vol. I.), que j'ai mentionnés auparavant, ceux qui suivent doivent être chaudement recommandés au lecteur non spécialiste : *The Primary Factors of Organic Evolution*, par le Professeur E. D. Cope, London and Chicago, 1896 ; *Darwinism To-Day*, par le professeur V. L. Kellogg, New York, 1907 ; *Les théories de l'évolution*, par le Professeur Yves Delage et M. Goldsmith, Paris, 1909 ; ainsi que la troisième édition largement enrichie de l'ouvrage du Dr Plate, appelé désormais *Selektionsprinzip und Probleme der Artbildung : ein Handbuch des Darwinismus*, Leipzig, 1908 : les quatre ouvrages regorgent de faits et de bonnes pensées. Tant de problèmes subsidiaires ont été introduits au cœur du sujet de l'évolution, et on a ramené dans la discussion tant d'éléments purement dialectiques qu'une part substantielle de ces travaux est consacrée à l'hérédité et à la discussion des hypothèses, hâtivement modifiées et réajustées, de Weismann et de ses partisans « néo-darwinistes » ; tout comme aux « mutations » brusques observées par De Vries, en qui certains naturalistes ont vu un rival, alors que d'autres le voyaient comme un défenseur du darwinisme ; aux lois de l'hybridation découvertes par Mendel ; ou encore aux raisonnements à moitié mystiques de Pauly. Dans certains travaux

récents, et particulièrement dans *Der heutige Stand der Darwinischen Fragen*, Leipzig, 1907, de R. H. Francé, on trouvera à côté d'une analyse scientifique sérieuse, un large tribut payé aux conceptions métaphysiques et à moitié mystiques de certains biologistes allemands qui essaient de faire revivre la *Naturseele* hégélienne dans le but d'expliquer l'évolution, et qui se décrivent eux-mêmes de la manière la plus inappropriée comme des « néo-lamarckiens ».

7. *The Nineteenth Century*, April 1904, p. 684-691 ; et September 1901, p. 423-437.

8. De Vries, dans sa *Mutationstheorie*, I. 102, a reproduit les photographies de la plante mère et de sa variété alpine.

9. G. Bonnier, « Culture expérimentale dans les Alpes et les Pyrénées », dans *Revue générale de botanique*, 1890, p. 213 ; « Recherches expérimentales sur l'adaptation des plantes au climat alpin », dans *Annales des sciences naturelles, Botanique*, 7^e série, 1894, t. XX, p. 217 ; *Recherches sur l'Anatomie expérimentale des végétaux*, Corbeil, 1895, avec des planches.

10. *Comptes rendus* de l'Académie des sciences de Paris, 1898, t. CXXVII, p. 307 ; 1899, t. CXXVIII, p. 1143.

11. *Comptes rendus*, 1899, t. CXXIX, p. 1207.

12. *Selektionsprinzip*, p. 436.

13. *Philosophie zoologique*, édition 1907, p. 44.

14. « Sur les caractères anatomiques et physiologiques des plantes devenues alpines au moyen d'une température modifiée en alternance », dans *Comptes rendus*, 1899, t. CXXVIII, p. 1143.

15. À partir de la liste extrêmement consciencieuse que le Dr Plate a dressée des travaux qu'il avait consultés, ou seulement connus par des résumés, nous constatons qu'il ne connaît que les deux premiers travaux de Bonnier – de 1890 et de 1894 –, le premier par De Vries.

Dans la première édition de son ouvrage (datant de 1890) il ne parlait pas encore des expériences de Bonnier.

16. *Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik*, 1905, Bd. XLII, p. 155-320 ; voir le résumé de Tobler dans *Naturwissenschaftliche Bundschau*, 1906, XXI, p. 254 et suiv. Et également la *Croonian lecture* donnée devant la Royal Society le 26 mai 1910.

17. *Abhandlungen der Naturforschenden Gesellschaft zu Halle*, 1906, Bd. XXV, p. 133 et suiv. Dans une seconde série d'expériences le même chercheur confirme ses conclusions précédentes en ces termes : « tous les caractères d'une espèce, même les caractères hérités qui semblent avoir été fermement établis, peuvent être changé, entre certaines limites, en influençant les potentialités d'un organe au moment de sa formation. »

18. *Revue générale de botanique*, t. II ; *Comptes rendus*, 1899, t. CIX ; et 1891, t. CXII. Je cite le dernier passage à partir du l'ouvrage du Rev. Geo. Henslow, *Plant Structures*, p. 50 et 128-131.

19. Pour plus de détails, voir mon article « Recent science », *The Nineteenth Century*, April 1894, p. 590.

20. *Forschungen aus dem Gebiete der Agrikulturphysik*, Bd. XX, 1898, p. 397

21. R. Marloth, « Die Schutzmittel der Pflanzen gegen übermässige Isolation » dans *Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft*, Bd. XXVII, p. 362 et suiv. Voir également *Naturwissenschaftliche Rundschau*, 1909, p. 643.

22. *Die Mutationstheorie*, Bd. I, Leipzig, 1901, p. 103, où sont reproduites les photographies des deux séries de plantes.

23. Rev. Geo. Henslow, *The Origin of Plant Structures by Self-Adaptation to the Environment* (London, 1895), p. 38-40.

24. Telle est, du moins, l'opinion du D^r Volkens.

25. *Plant Structures*, p. 78, 79 and 42.

26. *Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik*, 1893, Bd. xxv, p. 149 ; *Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft*, 1898, xvi. 37.

27. Jacques Maheu, « Contributions à l'étude de la flore souterraine de France », dans *Annales des sciences naturelles, Botanique*, 9^e série, t. III, 1906, p. 1-190. L'article est illustré par de nombreux dessins et contient une bibliographie conséquente. Le processus anatomique de disparition du tissu de soutien mécanique et les changements de la reproduction sexuée vers la reproduction végétative méritent particulièrement d'être notés.

28. « Influence de la lumière sur la forme et la structure des feuilles », dans *Annales des sciences naturelles, Botanique*, 7^e série, t. v, 1887, p. 311.

29. *The Origin of Plant Structures*, 1895.

30. La question, écrit Henslow, est la suivante : « Quelle est la probabilité ou l'hypothèse que les faits, pour la cas en question, soutiennent davantage, à savoir : est-ce celle selon laquelle des variations *indéfinies* se produisent à partir de prétendues causes internes, variations dont seules survivent celles qui sont en harmonie avec le milieu, et dont on dit donc, par métaphore, qu'il les a sélectionnées ; ou alors s'agit-il de celle selon laquelle les forces extérieures du milieu stimulent la variabilité qui est inhérente aux plantes, et activent le pouvoir de réponse du protoplasme chez les différentes espèces de plantes, qui tendent par conséquent toutes à présenter des variations identiques , ou semblables, ou du moins adaptatives et *définies*, d'un genre ou d'un autre, de sorte qu'il n'existe pas du tout de variations aléatoires et inutiles ? » (Introduction, p. 9-10).

31. G. Haberlandt, *Die Lichtsinnesorgane der Laubblätter*, Leipzig, 1905 ; *Berichte der Botanischen Gesellschaft*, Bd. xxii, 1904, et xxvi. 1906 ; *Biologisches Centrallblatt*, Bd. xxvii, 1907 ; *Sitzungsberichte der Wiener*

Akademie der Wissenschaften, Bd. CXVII, 1908 ; *Jahresbericht der wissenschaftlichen Botanik*, 1909. Un bon résumé est disponible par O. Damm, *Naturwissenschaftliche Rundschau*, Bd. XXIV, 1909, p. 389.

32. *Darwinism To-day*, 1907, p. 39 (note). Le professeur T. H. Morgan semble avoir fait la même remarque dans *Evolution and Adaptation*.

33. Voir *The Nineteenth Century and After*, January 1910, p. 90, et la note.

34. S'il vaut vraiment la peine de relire aujourd'hui *L'origine des espèces* à la lumière des débats modernes, il vaut tout autant la peine de relire la *Philosophie zoologique* sous la même lumière. Lorsqu'on la lit aujourd'hui, on est frappé de voir combien le travail futur de Darwin, particulièrement sur les plantes et les animaux domestiques et la biologie moderne dans son entier, fut préfiguré par le grand zoologiste français (voir p. 190-194, 200-201 de la nouvelle édition française chez Schleicher frères, Paris, 1907). On constate également que l'idée qu'il attache à la « progression » dans le développement de nouvelles formes d'organismes n'est rien d'autre que l'idée que Spencer et Darwin attachaient à l'« évolution » - celle d'une complexité croissante de l'organisation - l'idée de « *composition croissante* » (p. 18 ; il faut relire le passage entier).

35. En ce qui concerne l'excessive « intervention de la volonté des animaux dans la formation de nouveaux organes », à propos de laquelle des auteurs aux penchants métaphysiques ont récemment tenté de faire si grand cas, Lamarck a dit clairement (dans le chapitre VII, entièrement consacré à la variation) que la variation chez les plantes est due entièrement à un changement dans l'alimentation, l'absorption et la transpiration, ainsi que dans les quantités de chaleur, de lumière, d'air et d'humidité reçues. « Les plantes n'ont pas de volonté ». Et en ce qui concerne les animaux il insistait, en répétant que c'est seulement chez les insectes et dans les classes qui leur sont supérieures que la « sensation et l'effort », provenant d'un besoin,

peuvent avoir pour conséquence de produire *de nouvelles habitudes* qui contribueront à modifier la structure – puisque c’est la fonction qui crée l’organe, et non l’inverse. En fin de compte, j’ai vraiment tendance à penser que ce sont les vulgarisateurs et commentateurs de Lamarck qui ont particulièrement contribué à former des préjugés à son encontre. Ce sont ses ouvrages qui doivent être lus – si possible dans le texte (les termes français requérant une traduction scrupuleuse). Ajoutons que l’on devrait également lire le dernier ouvrage de Lamarck, le *Système analytique des connaissances positives de l’Homme*, avant de parler de ses conceptions philosophiques. Malheureusement, il n’existe que quelques rares copies de cet ouvrage, dont une au British Museum. J’en ai pris connaissance par la traduction russe du professeur Lesshaft, dans l’*Izvestia (Bulletin)* du Laboratoire biologique de Saint-Pétersbourg, vol. II et IV, 1899 et 1900.

NOTES DE FIN

i. Erasmus Darwin (1731-1802) : grand-père de Charles Darwin, poète et naturaliste. Son ouvrage *Zoonomie, ou les lois de la vie organique* (1794-1796) et son poème posthume *Temple of Nature* amorcent des réflexions évolutionnistes, et incluent des notations sur la compétition dans la nature et la sélection sexuelle.

Étienne Geoffroy Saint-Hilaire (1772-1844) : biologiste français. Destiné à une carrière ecclésiastique, il se tourne vers les sciences naturelles avec la Révolution française, sous l’égide de Daubenton et de Jussieu. Nommé démonstrateur au jardin du roi en 1793, qui va devenir le Muséum national d’histoire naturelle, il y est nommé

professeur de zoologie à vingt et un ans. Il fait venir Cuvier à Paris, qui devient son associé. Il participe à une expédition napoléonienne en Égypte, est envoyé par Napoléon au Portugal visiter des animaux reçus du Brésil. Il augmente ainsi notablement ses collections, avec de nouveaux spécimens. Nommé en 1810 à la chaire de zoologie de l'université de Paris, il entreprendra des recherches débouchant sur une classification des espèces selon un plan général soumis aux circonstances de l'environnement. Il postule une espèce primitive unique, dont descendraient les organismes, en fonction d'arrêt du développement, ou du développement d'un organe par rapport à un autre. Sa *Philosophie anatomique* (1818) et son *Histoire naturelle des mammifères* (1819) préparent ses *Principes de philosophie zoologique* (1830), qui l'opposeront à Cuvier devant l'Académie des sciences. Il étudiera les formes transitionnelles de l'évolution dans un travail sur les monstres humains et animaux (*Mémoire sur la classification des monstres*, présenté à l'Académie des sciences le 9 novembre 1826). Il fut également un des précurseurs de l'embryologie expérimentale.

ii. C'est la proposition fondamentale de Kropotkine sur la variation : pour compléter le modèle darwinien de *L'origine des espèces*, il s'agit de rendre compte de l'origine de la variation, et de ne l'expliquer qu'à partir de causes mécaniques, d'ordre physiologique, en observant puis en testant expérimentalement les interactions entre l'organisme et le milieu. D'un côté on peut se permettre alors de penser une variation *cumulative*, qui se soustraie ainsi au tri prétendument effectué par la sélection *dans une situation de concurrence* ; d'un autre côté la réintégration des éléments lamarckiens ne s'accompagne d'aucune notion superflue comme celle d'intention, de direction ou de finalité. Le lamarckisme conserve donc une approche intégralement scientifique et matérialiste de la nature, à l'encontre des préjugés weismanniens sur les thèses lamarckiennes, mais à l'encontre aussi

d'un certain courant « néo-lamarckien » qui ne recule pas devant les explications finalistes.

iii. Edward Drinker Cope (1840-1897) : paléontologue américain. Spécialiste d'anatomie comparée, il travaille d'abord sur les amphibiens. En paléontologie, il travaille sur les fossiles de vertébrés américains, et se rattache à la conception néo-lamarckienne. Sa critique essentielle à l'égard de la théorie darwinienne était qu'elle laissait sans réponse la question de l'apparition des traits favorables. Son histoire est aussi celle de sa rivalité avec le paléontologue Othniel Charles Marsh (1831-1899), dans la « course aux fossiles » des plus gros dinosaures de l'Ouest américain.

iv. Passage particulièrement important pour comprendre ce qui se joue dans ces articles sur l'action directe du milieu sur les organismes. Avec *L'entraide*, Kropotkine a pu montrer que l'association dans la lutte (au sens métaphorique du terme « lutte » qu'utilisait déjà Darwin) était un facteur déterminant de l'évolution, en ce sens que les groupes qui la pratiquaient devenaient les objets préférentiels de la sélection. L'action de cette dernière n'était déjà plus essentiellement éliminatrice, dans le contexte d'une féroce lutte inter-individuelle. Avec les articles pour *Nineteenth Century*, l'analyse gagne en profondeur. Au-delà de la seule sélection de groupe – si l'on s'accorde en première approximation pour attribuer ce nom au type de mécanisme évolutionnaire présenté dans *L'entraide* –, c'est une sélection de *modes d'interaction avec le milieu, de façons de coopérer à l'intérieur du milieu, mais aussi avec lui*, qui paraît pensable à partir du moment où l'on replace dans l'évolution des espèces les facteurs lamarckiens. Ainsi, une forme de comportement social comme la parenté distribuée – par exemple chez les oiseaux – où l'intelligence « collective » est effectivement mise au service de l'élevage de la

progéniture, peut être retenue par la sélection dans la mesure où elle se sera sédimentée à l'état d'habitude chez certaines espèces.

v. Gaston Bonnier (1853-1922) : botaniste français. Élu à la chaire de botanique de la Sorbonne en 1887, il obtient en 1890 la création d'un laboratoire de biologie végétale à Fontainebleau. Il y mènera des recherches sur les adaptations des plantes, en étudiant les conditions écologiques de la morphogenèse (variations de température, d'ensoleillement). Elles ont contribué à réintégrer les thèmes lamarckiens dans le débat sur l'évolution. Figure scientifique d'envergure, on lui doit un *Traité de botanique* ainsi que la création de la *Revue générale de botanique*.

vi. Alexandre Fiodorovitch Bataline (1847-1896) : botaniste russe. Directeur du jardin botanique impérial de Pétersbourg. On lui doit de nombreux articles de physiologie végétale.

Karl Heinrich Emil Koch (1809-1879) : botaniste allemand. Explorations botaniques dans le Caucase. Il devient professeur à l'université Humboldt de Berlin, puis secrétaire de la Société d'horticulture de Berlin.

vii. Julien Noël Costantin (1857-1936) : botaniste français. Spécialiste de mycologie, il fut maître de conférences en botanique à l'ENS à partir de 1887. Chaire de culture du Muséum, puis chaire d'organographie, physiologie et paléontologie botaniques. Membre de l'Académie des sciences entre 1912 et 1936, et membre puis président de la Société botanique de France à partir de 1907. Il fut président de la Société mycologique de France.

Christian Ernst Stahl (1848-1919) : botaniste allemand. Chaire de botanique à l'université d'Iéna, en charge du jardin botanique. Spécialiste du développement des lichens et des champignons, il est un des initiateurs de l'écophysiologie.

Léon-Marie Dufour (1862-1942) : mycologue français, collaborateur de Gaston Bonnier à la station de Fontainebleau.

Julien Vesque (1848-1895) : botaniste français. Spécialiste de physiologie végétale, tenant d'un compromis lamarcko-darwinien, on lui doit un *Traité de botanique agricole et industrielle* (1885).

viii. Ludwig Hermann Plate (1862-1937) : naturaliste et zoologiste allemand. Disciple de Hæckel, il lui succéda à la chaire de zoologie de Iéna. Biologiste de terrain (Amérique du Sud, USA, Grèce, Bahamas), son ouvrage *Selektionprinzip* est une base de travail pour Kropotkine, et représente une des plus claires tentatives de synthèse lamarcko-darwinienne de l'époque.

ix. Georg Albrecht Klebs (1857-1918) : botaniste allemand. Professeur à l'université de Bâle, à Halle puis à Heidelberg, il se spécialise dans la biologie et le développement des végétaux inférieurs. L'initiale H. apposée par Kropotkine est difficile à saisir.

x. Pierre Lesage (1857-1941) : botaniste français. Travaux publiés en majeure partie dans les *Comptes rendus de l'Académie des sciences*. Recherches importantes menée à partir de 1911 sur l'hérédité des caractères acquis sous l'influence des solutions salines. Étude des cultures sous châssis ou sous climats chauds.

xi. Walter Wollny (1872- ?) : botaniste suisse. *Die Lebermoosflora der Kitzbüheler Alpen* (1911)

xii. Hermann Wilhelm Rudolf Marloth (1855-1931) : botaniste sud-africain, né en Allemagne. Six volumes de *Flora of South Africa*, de 1913 à 1932.

xiii. George Henslow (1835-1925) : clergyman et botaniste britannique. Président de la British Association for Advancement of Science. Ouvrages : *The Origin of Floral Structures through Insects and other*

Agencies (1888) ; *The Origin of Plants Structure by Self-Adaptation to the Environment* (1895).

Ernst Sickenberg (1831-1895) : botaniste allemand. Son terrain d'observation était l'Égypte, au jardin botanique du Caire.

xiv. Pierre-Étienne Simon Duchartre (1811-1894) : botaniste français. Un des fondateurs de la Société botanique de France en 1854. Il en fut président, ponctuellement et de façon répétée de 1859 à 1893. Ouvrages : *Éléments de botanique* (1867) ; *Rapport sur les progrès de la botanique physiologique* (1868).

xv. Hermann Vöchting (1847-1917) : botaniste allemand. Titulaire de la chaire de botanique à l'université de Bâle, puis à Tübingen. Spécialiste de phytophysiologie. *Über Transplantation am Pflanzenkörper* (1892) ; *Untersuchungen zur experimentellen Anatomie und Pathologie des Pflanzenkörpers* (1908).

xvi. Jacques Maheu (1873-1937) : botaniste français. Membre de la Société botanique de France. Membre du muséum national. Spécialiste d'hydrologie souterraine, il fut le collègue du spéléologue et spécialiste des animaux cavernicoles Armand Viré – dont Kropotkine utilisera abondamment les observations dans son article sur la réponse des animaux au milieu -. Ils menèrent les premières expéditions spéléologiques dans les départements du Tarn, du Lot et de l'Hérault, en 1900.

xvii. Les biologistes Dufour et Lhôtelier faisaient partie du laboratoire de Gaston Bonnier, et leurs travaux furent publiés dans la *Revue générale de botanique*. Dufour avait expérimenté l'influence de l'éclairement sur la physiologie des plantes, et Lhôtelier celle de l'état hygrométrique.

xviii. August Heinrich Rudolf Grisebach (1814-1879) : botaniste et phytogéographe allemand. Professeur à l'université de Göttingen.

Flora of the West India Island (1864).

xix. Robert Hegler (?) : botaniste allemand. Spécialiste du tissu des plantes et auteur d'expériences sur la production de fibres causée en soumettant un organe à la traction d'un poids.

xx. Gottlieb Johannes Friedrich Haberlandt (1854-1945) : botaniste autrichien. Spécialiste de phytophysiologie. Travaux sur la culture du tissu des plantes. *Physiologisch Pflanzenanatomie* (1884) ; *Physiologie und Ökologie* (1917).

xxi. Vernon Lyman Kellogg (1867-1937) : entomologiste et zoologiste américain. Titulaire d'une chaire à Stanford, il fut un grand propagateur de la théorie de l'évolution aux États-Unis. Haut fonctionnaire dans le mouvement non engagé de secours à la Belgique durant la Première Guerre mondiale, il put être affecté au grand quartier général allemand, où il prit la mesure de la déformation que les officiers allemands faisaient subir à l'idée de sélection naturelle. Il raconte dans *Headquarters Nights* (1917) cette prise de conscience de la nécessité de lutter contre le militarisme allemand. Auteur d'un manuel intitulé *Evolution and Animal Life* (avec David Starr Jordan, ichtyologiste, qui était le plus éminent disciple de Darwin aux États-Unis) et de *Darwinism Today* (1907).

xxii. Les passages récapitulatifs en fin d'article sont particulièrement importants pour mesurer la dimension polémique des exposés de Kropotkine. Contre la vision convenue d'un Lamarck finaliste, et tout autant contre la déformation que feront subir à l'auteur de la *Philosophie zoologique* les « néo-lamarckiens », parfois proches d'une *Naturphilosophie* postulant une âme de la nature, Kropotkine insiste fortement, *en lamarckien*, sur la dimension strictement physiologique des changements produits dans les organismes végétaux ou animaux par les modifications du milieu. Tout est donc affaire de causes excitatrices externes, de mouvements des fluides, et de modification

dans l'organisation des parties contenant dépendant de ces mouvements. En somme, en revenant à Lamarck, on ne quitte pas le terrain du matérialisme, représenté en général par le signifiant « Darwin » pour les savants russes formés, comme Kropotkine, dans les années 1860.

La réponse des animaux à leur milieu

The response of animals to their environment

NOTE DE L'ÉDITEUR

Publication originiale : Pierre Kropotkine. « The response of animals to their environment », November-December 1910, *The Nineteenth Century and After*, vol. LXVIII, n° CCCCXV, p. 856-867, p. 1047-1059

- 1 Pendant les trente premières années qui suivirent la parution du travail monumental de Darwin, le progrès principal accompli par la biologie fut de prouver que les espèces étaient variables : que chacun des caractères individuels d'une plante ou d'un animal pouvaient être modifiés dans une large mesure, à condition que soient données la variation suffisante dans toutes les directions possibles et une lutte sévère pour l'existence, et que toutes les adaptations merveilleuses au milieu, chez les plantes comme chez les animaux, pouvaient être expliquées par la sélection naturelle, qui préservait les traits utiles à l'organisme dans sa lutte pour l'existence. Comme on le sait, un grand travail fut accompli à partir de cette « hypothèse de travail », afin d'établir fermement la variabilité des espèces et la théorie de l'évolution graduelle des formes.

- 2 Néanmoins, de nouveaux problèmes se posèrent à ceux qui étudiaient l'évolution, et pendant les vingt dernières années le progrès dans le domaine de la biologie chercha une direction nouvelle. Cette direction, dont l'importance a été reconnue intégralement par Darwin dans son dernier ouvrage, *La variation des animaux et des plantes à l'état domestique*, et dans la sixième édition de *L'origine des espèces*, fut l'étude de la variation. Il s'agissait de reconnaître non seulement la façon dont les plantes et les animaux *pouvaient* être modifiés en fonction de l'hypothèse de la sélection des variations accidentelles, mais encore de quelle manière ils étaient *réellement* modifiés par l'action directe d'un milieu changeant et dans quelle mesure ces modifications pouvaient conduire à l'apparition de nouvelles variétés et races, et en définitive à l'apparition de nouvelles espèces.
- 3 On eut vite confirmation, par des recherches de ce type, que la variation présentait un double caractère. En plus des variations purement accidentelles, dues principalement à l'hérédité (et qui sont les seules que l'on puisse décrire comme « accidentelles », si aucune d'elles ne prédomine sur les autres), il existe une quantité considérable de variations qui ne sont *pas* accidentelles. Ces dernières sont dues à l'influence d'un nouveau milieu sur les cellules, les tissus, la sève des plantes ou le sang des animaux que l'on rencontre dans le milieu en question. Elle produit des changements définis de forme, de couleur, d'habitudes, etc., et ces changements sont assez substantiels pour affecter jusqu'aux caractères basiques que l'on considérait auparavant comme inaltérables et que l'on utilisait pour distinguer des espèces très reliées entre elles, chez les plantes comme chez les animaux. Plus encore. Dans la majorité des cas, ce type de changements représente l'adaptation de l'organisme à son nouveau milieu. Autrement dit, sous la pression de nouvelles exigences les organismes se mettent à accomplir de nouvelles fonctions et ce

nouveau travail des organismes finit par les modifier de sorte qu'ils soient capables de remplir ces mêmes fonctions.

- 4 La principale tendance moderne de la biologie cherche actuellement à comprendre la variation et à vérifier expérimentalement son essence et la nature de ses causes réelles, et c'est ce que je me suis efforcé de mettre en lumière dans les deux essais précédents. ¹ Dans le second de ces essais portant sur « l'action directe du milieu sur les plantes », j'ai analysé quelques-unes des principales recherches effectuées dans ce sens par les botanistes. Je vais en faire de même maintenant avec les animaux. Cependant, il me faut avertir une fois pour toutes le lecteur du fait que, pour diverses raisons, les recherches des zoologues ont conduit à des résultats moins précis que celles des botanistes. Les plantes s'accommodent à de nouveaux milieux avec une bien plus grande facilité que les animaux. Si l'on examinait en détail les résultats obtenus dans l'expérimentation animale, on constaterait certainement qu'ils sont aussi importants que ceux que l'on obtient chez les plantes. Néanmoins, expérimenter avec des animaux, en les plaçant dans des circonstances auxquelles ils ne sont pas habitués, est si difficile que les chercheurs préfèrent travailler sur des animaux inférieurs, lesquels supportent mieux les changements de milieu. Mais, alors, les résultats qu'ils obtiennent, lorsqu'ils notent des changements dans la structure des petits animaux, ne sont pas aussi frappants pour les non-spécialistes que le fait d'obtenir des modifications notables chez des animaux avec lesquels nous sommes plus familiers : de cette manière ils ont tout ce qu'il faut pour qu'on les considère comme non pertinents. Toutefois, on a déjà obtenu quelques résultats importants, et nous verrons, au moment d'en venir à ce sujet, la lumière que certains d'entre eux jettent sur la discussion actuelle de la théorie de l'évolution. ²

- 5 J. Kunstler ⁱ a démontré de manière définitive que les animaux inférieurs se modifient aisément non seulement en taille, mais encore en ce qui se rapporte à leur forme entière, lorsque leur milieu change ne serait-ce que légèrement, en se servant de l'organisme animal le plus simple, qui ne consiste qu'en une seule cellule : le protozoaire. Il a découvert qu'il suffisait de couvrir d'un verre quelques-uns des étangs du jardin zoologique où il travaillait, et de les tenir couverts pendant toute l'année, afin de maintenir la température de l'eau pratiquement uniforme, pour constater d'extraordinaires changements de formes chez les protozoaires introduits dans les étangs depuis les bassins voisins. Certains d'entre eux étaient devenus méconnaissables. Les animaux minuscules qui résultèrent de croisements dans les bassins couverts acquirent vite une taille plus grande que ceux des alentours à l'air libre, « et chez eux il était possible d'observer », écrit Kunstler, « une augmentation notable des caractères spécifiques : des organes rudimentaires qui étaient transformés en parties bien développées. »

3

- 6 Ce type de modifications n'est cependant pas limité à des organismes unicellulaires inférieurs. Elles peuvent se produire chez tous les types d'animaux du monde. Ainsi déjà en 1901, lorsque j'écrivais dans cette revue à propos des derniers progrès de la morphologie expérimentale, j'analysai une partie du travail du D^r H. M. Vernon ⁱⁱ, selon lequel les animaux marins situés bien plus haut que les *protozoaires* dans notre classification, semblent être également sensibles aux changements de température de l'eau dans laquelle ils vivent. Actuellement nous pouvons nous appuyer sur les nouvelles recherches du D^r Vernon qui apportent une plus grande clarté sur ce phénomène. Son principal objectif fut d'observer l'effet permanent que l'on pouvait obtenir sur

la dimension des animaux en modifiant leur milieu normal pendant les premiers stades embryonnaires de leur développement. Il choisit, pour ses expériences, les larves, ou *plutei*, de l'oursin. Après avoir vérifié que la température habituelle de l'eau de mer, où a lieu la fécondation des œufs d'une certaine variété d'oursin ⁴, était comprise entre 66° et 68° F, il découvrit ensuite qu'il suffisait de diminuer la température à 50° F, ou de l'augmenter à 77° F, pour constater une réduction totale de la taille des larves allant jusqu'à 25 pour cent de leur longueur normale. Même si durant leur fécondation on conservait les œufs ne serait-ce qu'une heure dans l'eau à une température anormale (46° ou 78° F, au lieu de 66° F), la taille des larves réduisait d'entre 4 ou 6 pour cent, et une réduction de 2 à 3 pour cent se produisait si l'on maintenait les œufs pendant trois minutes dans une eau à 46° seulement ou à 78° F. De cette manière, on put vérifier que durant la période de leur développement « les œufs sont extraordinairement sensibles au fait que la température de leur milieu se situe au-dessus ou en dessous de la normale » ⁵.

- 7 On vérifia également que l'effet de la température diminue de manière rapide et régulière plus l'âge de l'organisme est avancé, et que l'influence des changements de température est différente chez les différents animaux.
- 8 Le D^r Vernon effectua des recherches sur un autre aspect important de l'influence du milieu lors de l'un des premiers travaux du laboratoire biologique de Naples. Il s'agissait de l'effet de la surpopulation d'organismes appartenant à la même espèce ou à des espèces distinctes, sur une eau dont la composition était affectée de cette manière par l'accumulation de déchets. De telles expériences sont très difficiles, mais elles furent menées avec suffisamment de réussite pour démontrer que non seulement la taille de la larve de l'oursin, mais encore la longueur de ses pieds ambulacraires diminuent

proportionnellement à l'augmentation de leur nombre dans un volume d'eau donné. Par ailleurs, la présence de petites quantités d'acide urique ou d'urée dans l'eau eut une influence favorable sur la dimension des larves.

- 9 Il pourrait paraître étrange qu'il faille effectuer des expériences difficiles afin de découvrir un fait aussi trivial que celui selon lequel certains organismes de petite dimension deviennent anormalement plus petits encore, et endurent certains changements de forme lorsqu'on les laisse se multiplier dans un petit réservoir d'eau. Néanmoins, l'intérêt de ces recherches réside dans le fait que dans la nature la surpopulation advient constamment dans les petits lacs et dans les mares qui s'assèchent facilement, et dans les baies et les criques le long des côtes. Dans ces cas-là, la faune des étangs, habituellement isolés, diffère de celles des grands bassins voisins. Les organismes qu'ils contiennent sont plus petits et certains d'entre eux représentent des variétés définies ou même des « espèces » séparées, qui se différencient de leurs congénères des grands étangs par de petites divergences de forme. C'est pour cette raison qu'il était important de démontrer s'il était possible de réaliser expérimentalement les mêmes changements de taille et de forme et d'étudier quelles étaient les causes véritables du nanisme et des changements morphologiques.
- 10 Par conséquent, dès 1874, Karl Semper, bien connu pour ses travaux sur l'« isolement » ⁶, commença à étudier les effets du confinement strict de l'escargot d'eau douce ⁷, découvrant que les escargots que l'on laissait vivre isolément dans des vasques de 3 mètres cubes d'eau atteignaient plus de trois fois la taille des escargots disposant uniquement de 15 centimètres cubes d'eau. Vingt ans plus tard, Varigny ⁱⁱⁱ réalisa une expérience similaire, établissant que le volume d'eau alloué à chaque individu n'était pas aussi important que la

surface d'eau exposée à l'air. Et l'importance de la surface d'échange avec l'air fut confirmée de nouveau grâce aux expériences menées avec des têtards par le professeur Jung, de Genève. Ceux qui atteignirent la plus grande taille furent ceux qui avaient été élevés dans une eau pouvant absorber une plus grande proportion d'oxygène dans l'air. ⁸

- 11 Le célèbre paléontologue R. P. Whitfield ^{iv} mena à bien une autre expérimentation avec une autre espèce de *Limnée* (*L. Megasomae*) qui donna les résultats suivants. Lorsqu'on croisa quatre générations, l'une avec l'autre, à l'intérieur d'un aquarium, il semblait qu'à chaque génération les coquilles devenaient plus petites que celles de la génération précédente. Celles de la troisième génération avaient eu leur taille modifiée, mais la spirale également était devenue beaucoup plus fine et un changement important avait eu lieu dans les organes reproducteurs ⁹. Bien entendu, on ne peut considérer ce fait comme une preuve de l'hérédité cumulative de caractères acquis, parce que la variation croissante de ces mollusques de génération en génération a pu être due simplement au fait que l'eau était chaque fois davantage contaminée. Néanmoins, il s'agit sans nul doute d'un cas de variation de caractères importants pour l'action directe du milieu.
- 12 En outre, les expériences déjà mentionnées et particulièrement celles effectuées par Whitfield illustrent exactement ce que nous observons dans la nature, pour de petits étangs séparés d'un étang principal en raison de la dessiccation, et cela nous donne une piste à propos de l'évolution des particularités de la faune de ce type de bassins stagnants. Au départ, avant que l'on ne se mette à étudier la variation de manière expérimentale, on forgea plusieurs hypothèses pour expliquer les particularités de la faune de ces petits étangs ; mais ce fut avant que les biologistes n'accordent leur valeur adéquate à ces expériences. Désormais, grâce aux expériences de Semper, Vernon,

Jung, De Varigny, Whitfield et d'autres, nous constatons que la surpopulation en elle-même, et, par conséquent, la contamination de l'eau, produit le même type d'organismes rétrécis ainsi que la divergence « spécifique » que nous voyons dans la nature, sans l'entremise de la sélection naturelle et sans la longue succession de générations qui aurait certainement été nécessaire si les variations avaient été vraiment indéfinies et seulement accidentelles. Nous pourrions dire par conséquent que si un petit étang d'eau de mer ou d'eau douce se trouve isolé par dessiccation et que ses habitants se trouvent contraints de vivre dans une faible quantité d'eau insuffisamment aérée, de sorte que les déchets produits par la population animale finissent par s'accumuler, il se produira un rétrécissement d'au moins une partie de la population, ainsi que certains changements dans les caractères « spécifiques », sans l'intervention d'un croisement avec une autre espèce ou de la sélection naturelle au sein de la lutte pour l'existence. Cela se produira en vertu de l'action physiologique directe des circonstances ambiantes.

- 13 Cela est également certain en ce qui concerne les changements de forme mais également de rapidité de croissance et de reproduction, résultats obtenus par le Dr E. Warren ^v dans ses expériences sur la puce d'eau (*Daphnie*). ¹⁰

II

- 14 Lors de leur expérience effectuée avec les animaux cavernicoles, les Dr Armand Viré et Raymond réussirent à obtenir quelques modifications de la plus grande importance qui illustrent encore mieux l'action directe du milieu. J'ai déjà évoqué ces expériences dans un article de « Recent science » publié dans cette revue en septembre

1901, néanmoins le D^r Viré ^{vi} a depuis lors continué son travail ¹¹, et l'ensemble mérite davantage qu'une brève mention, de sorte que je suis porté à passer en revue une fois de plus ces intéressantes recherches.

- 15 On sait bien que tous les animaux qui vivent dans des cavités obscures et dans des ruisseaux souterrains présentent certaines particularités qui ont permis aux zoologues de les décrire comme des espèces indépendantes. En règle générale, ils se caractérisent par la perte de la couleur de leur peau et par l'atrophie progressive des yeux, du nerf optique et même du globe oculaire, ce qui se termine en définitive par la perte complète de ces organes, alors que, d'un autre côté, les organes du toucher et de l'odorat présentent habituellement un développement considérable. ¹²
- 16 Actuellement, il n'existe pas le moindre doute que les espèces cavernicoles ont pour origine des espèces qui sont encore vivantes ou le furent auparavant à la surface de la terre, et dont des individus isolés furent ou bien transportés accidentellement par l'eau à l'intérieur de gouffres ou passèrent d'eux-mêmes par les ouvertures des grottes et migrèrent progressivement vers l'intérieur des cavités. La faune cavernicole constitue ainsi un exemple de « variation régressive ». Par conséquent, les formes des habitants des cavités doivent être examinées par la théorie de l'évolution et de manière générale, jusqu'à présent, elles ont représenté un des exemples les plus convaincants de la sélection naturelle.
- 17 Bien entendu, Darwin fut très prudent lorsqu'il écrivit sur ce type d'animaux dans la sixième édition de *L'origine des espèces*. Il suggéra que les changements observés chez les animaux cavernicoles pouvaient être attribués à une double cause : le manque d'usage et la sélection naturelle.

Comme il est difficile d'imaginer [écrivait-il] que les yeux, bien qu'inutiles, puissent s'avérer d'une certaine manière nuisibles aux animaux qui vivent dans l'obscurité, leur perte peut être attribuée au manque d'usage. [Il continuait ainsi :] À peu près au moment où un animal a atteint, à la suite d'innombrables générations, les cavités les plus profondes, le manque d'usage aurait, selon cette idée, frappé de cécité plus ou moins en totalité ses yeux et la sélection naturelle aurait de manière générale produit d'autres changements, tels que l'augmentation de la longueur des antennes ou des palpes, pour compenser la cécité. 13

- 18 Nous voyons ainsi à quel point le jugement de Darwin était correct. Non seulement l'usage des organes du toucher et de l'odorat, mais encore l'atrophie de l'œil étaient capables de produire des modifications avec une rapidité beaucoup plus grande que ce qu'il était prêt à admettre lorsqu'il pensait à l'action de la sélection naturelle sur des variations *accidentelles*. Désormais, il est établi qu'il se produit dans les milieux souterrains une variation considérable de ces organes pendant la vie de l'individu ; néanmoins, à cette époque, personne ne soupçonnait que des modifications aussi rapides fussent possibles et, en dépit de cela, Darwin, en grand naturaliste qu'il était, eut l'intuition que dans ce cas il était possible qu'entrent en jeu d'autres causes distinctes, et c'est la raison pour laquelle il se montra très prudent dans son hypothèse.

- 19 A. R. Wallace, traitant du même sujet, maintint également la même prudence. Il fut tout de même un peu plus affirmatif, exprimant certains doutes à propos du fait que le manque d'usage, accumulé par hérédité, puisse être une cause possible, et penchant en faveur de la sélection naturelle.

La perte complète des yeux chez certains animaux habitant des cavités [écrit-il dans Darwinism] pourrait peut-être s'expliquer d'une manière à peu près similaire. Lorsque, à cause de l'obscurité presque totale ils deviennent inutiles, ils pourraient également devenir préjudiciables en raison de la délicatesse de leur organisation et de la propension à subir des accidents et contracter des maladies ; auquel cas la sélection naturelle se mettrait à agir afin de les réduire et en définitive les supprimer. (p. 416).

- 20 Qu'elle s'avère certaine ou pas, cette idée était une simple suggestion dont la validité devait être établie par des recherches postérieures ou,

mieux encore, à travers l'expérimentation. De sorte que nous devons aller jusqu'à Weismann pour trouver un biologiste suffisamment certain que la sélection naturelle est l'unique explication possible de la cécité des animaux cavernicoles, en dépit même du fait qu'il ne possédait pas de données expérimentales sur lesquelles baser sa recherche. Étant certain du fait que les caractères acquis *ne peuvent pas* être transmis à la descendance, il rejeta par conséquent l'hypothèse de l'usage et du manque d'usage étant donné qu'elle était « à l'évidence » impossible. Il n'existe pas d'autre explication plausible que celle de la sélection naturelle.

- 21 Ainsi, le contraste entre l'attitude de Weismann et celle de Darwin est surprenant. Lorsque Darwin écrivait il ne connaissait qu'une seule expérience qui indiquait l'action directe du milieu et cette expérience, bien qu'incomplète, fut suffisante, à son jugement, pour le retenir de tirer des conclusions précipitées sur la raison de la cécité des animaux cavernicoles.

Chez l'un des animaux aveugles [écrivait-il], à savoir le rat de grotte (Neotoma), dont le professeur Silliman a capturé deux spécimens à pratiquement un demi mile de distance de l'entrée de la grotte et donc pas dans les plus grandes profondeurs, les yeux étaient luisants et de grande taille, et ces animaux, selon ce que m'en a dit le professeur Silliman, après avoir été exposés à la lumière de façon progressive pendant une quinzaine de jours, ont acquis une perception confuse des objets. 14

- 22 En observant un changement de cette sorte sous l'influence d'un nouveau milieu, Darwin vit une raison de *ne pas* rejeter l'importance du manque d'usage, et ainsi de limiter le rôle de la sélection naturelle à l'évolution lente, « à la suite d'innombrables générations », des organes du toucher et de l'odorat. Serait-il, dans cette mesure, trop simple de ma part de supposer que si Darwin avait eu connaissance – comme nous le savons aujourd'hui grâce au travail de Viré – que chez les crustacés cavernicoles les organes du toucher et de l'odorat se développent avec la même rapidité que celle avec laquelle les yeux récupèrent leur capacité dans les expériences de Silliman ^{vii} avec les

rats, il aurait reconnu les effets de l'« usage » dans le développement des organes du toucher et de l'odorat, tout comme il reconnaissait les effets du manque d'usage pour les yeux ?

- 23 Weismann ne connaissait pas ce genre de doutes. Sans prendre en considération l'adaptation rapide qu'illustrent les expériences du professeur Silliman, il affirmait sèchement :

Avec cette hypothèse [la sélection naturelle] et uniquement celle-ci, il est possible d'expliquer les adaptations merveilleuses des détails minuscules de la structure des animaux et des plantes, ainsi que le développement du monde organique grâce à la mise en œuvre des forces naturelles. 15

- 24 Il continuait plus loin (p. 17) :

D'une manière directe, cependant, ce type d'habitant des cavités devient capable de survivre sans se servir de ses yeux [ce qui aurait lieu « à la suite du laps de générations » nécessaire à son adaptation graduelle aux circonstances nouvelles] dès lors la dégénérescence de ces organes peut se produire : dès qu'ils cessent d'être essentiels pour la vie de l'animal, la sélection naturelle serait capable de les affecter, et il ne serait pas important que les yeux de l'animal soient meilleurs ou pires que la normale. Par conséquent, les individus dotés d'une vision plus affaiblie présenteraient une chance similaire de survivre et de propager leur espèce. Le croisement se produirait alors entre des individus dotés d'yeux meilleur et d'yeux affaiblis, et le résultat serait une détérioration graduelle de l'organe. [...] La même explication simple suffirait pour tous les cas de développement régressif, qu'il s'agisse d'organes ou d'espèces [conclut Weismann]. Dans la perspective de toute autre théorie beaucoup de faits manquent d'explication, y compris le fait de soutenir la possibilité d'une hérédité des caractères acquis, comme le sont ceux que produit le manque d'usage.

- 25 J'analyserai les idées de Weismann et de ses continuateurs lorsque j'en viendrai à discuter des fondements des différentes théories de l'évolution en concurrence. Je me contenterai de noter ici le contraste surprenant entre le traitement que Darwin d'un côté et Weismann de l'autre réservent aux mêmes données, ainsi que la prédominance de la méthode déductive sur la méthode inductive dans le raisonnement du naturaliste allemand.
- 26 Grâce aux expériences du Dr. Viré, on a pu vérifier que la méthode de Darwin était la plus sûre. Ces recherches débutèrent en 1896 sous la direction de Milne-Edwards ^{viii}, dans un laboratoire souterrain situé

dans les *catacombes* à Paris, et se poursuivirent dans le fleuve souterrain de Padirac. Les résultats de ces expériences sont très instructifs. ¹⁶ Ainsi, par exemple, Viré prit le petit crustacé isopode (*Asellus Aquaticus*), que nous voyons fréquemment courir sur les feuilles mortes des mares et des ravines, et après l'avoir placé dans un environnement obscur, il obtint une série de créatures plus ou moins adaptées à l'obscurité. La série graduelle ainsi réalisée rencontra finalement une autre série graduelle d'une autre espèce, l'habitant des cavités *Asellus caraticus*, lequel ayant été croisé à la lumière, endura des modifications en sens contraire et commença à acquérir petit à petit les caractères de l'*Asellus* qui vit au grand jour dans nos mares et nos ravines. On constate de cette manière que les deux formes extrêmes, considérées jusqu'à présent comme deux espèces distinctes, l'une vivant à l'air libre et l'autre habitant sous terre, ne seraient probablement que de simples adaptations de la même forme à des milieux distincts.

- 27 Une autre expérience de ce type fut encore plus instructive. Lorsque la crevette commune des fleuves, *Gammarus fluviales*, fut placée dans un bassin de l'observatoire souterrain elle perdit largement sa couleur dans une période de six mois. Sa couleur grise se mit à disparaître par plaques et disparut en définitive complètement. Durant cette même période les yeux résistèrent à l'influence de l'obscurité, s'étant maintenus pratiquement à l'état normal après la moitié d'une année de vie souterraine ; cependant, les organes du toucher et de l'odorat, après seulement quelques mois d'enfermement des crevettes dans l'obscurité présentèrent un développement extraordinaire et leur longueur avait triplé.
- 28 En revanche, lorsque les habitants des cavités furent placés dans des bassins à l'air libre, on obtint les résultats contraires. Viré prit de nombreux crustacés ¹⁷ dans diverses enclaves : le fleuve souterrain

de Padirac, les *catacombes* de Paris, des grottes italiennes. Tous avaient pour caractéristique une perte totale des yeux, du nerf optique et du globe oculaire, mais, pourtant, ils étaient encore capables de percevoir les impressions lumineuses. On soumit également à la même expérience l'intéressant *Proteus* des grottes australiennes, qui a la forme d'une anguille et des couleurs vives comme les amphibiens. Comme nous le savons, il ressemble à un lézard mais il conserve deux plumets de branchies externes et ses petits yeux sont plutôt cachés sous la peau, ce qui ne l'empêche pas, cependant, de constamment se montrer très sensible à la lumière. Tous ces animaux furent placés dans des bassins à l'air libre. Après seulement quelques mois dans ces bassins, commencèrent à apparaître plusieurs taches noires sur les crustacés. Quant au *Proteus*, apparurent sur sa peau des plaques de pigmentation qui étaient au départ légères et diffuses. Elles devinrent de plus en plus obscures jusqu'à ce qu'elles se changent en un noir violet, pendant qu'ici ou là apparaissaient de petits points d'un léger jaune verdâtre, la partie inférieure de l'animal seule restant blanche. Malheureusement, tous ces animaux moururent bientôt dans leur milieu inhabituel, et je ne sais pas si Viré obtint davantage de succès avec les expériences qu'il essaya de réaliser dans des milieux plus naturels.

- 29 De toute manière, on obtint grâce à ces expériences beaucoup d'explications très importantes. Les changements dans la structure des yeux et dans les organes du toucher et de l'odorat, de même que dans la pigmentation, furent provoqués par l'action directe du milieu dans les deux sens. On fit en sorte que les habitants des cavités ressemblent à ceux qui vivent à l'air libre et l'on parvint à ce que les habitants des mares et des ravines adoptent certains des caractères des cavernicoles. De sorte que l'objection habituellement adressée à ce genre d'expériences – « la régression à un type ancestral » – n'est pas

applicable dans ce cas. Ainsi, l'évolution des organes chargés du toucher et de l'odorat chez les habitants des cavités, dont on pensait qu'elle requérait une longue série de générations de sélection naturelle au sein d'une âpre lutte pour l'existence, fut obtenue avec la rapidité surprenante de quelques mois de la vie de l'individu. Et *vice versa*, les habitants des cavités perdirent rapidement leurs caractères distinctifs dès qu'ils furent maintenus à l'air libre. Dans les deux cas, les formes animales – héritées, et non pas acquises –, qui étaient considérées comme le produit de siècles d'évolution et dont on supposait pour cette raison qu'elles possédaient un haut degré de stabilité, furent modifiées sous l'action directe d'un nouveau milieu avec une étonnante versatilité. Bien entendu, il aurait été d'une importance cruciale de continuer avec ces expériences et d'observer pendant combien de temps les changements acquis dans le laboratoire sont hérités, particulièrement lorsque tous les processus ontogénétiques – le développement complet de l'individu –, à commencer par l'embryon, ont lieu sous de nouvelles conditions. Et il aurait été également important de comparer le degré de stabilité des caractères acquis en laboratoire avec le degré de stabilité des caractères qu'ils présentent dans leur vie sauvage, aussi bien pour les habitants des cavités que pour ceux qui évoluent à la lumière du jour. Toutefois, il faut se rappeler que ce sont des recherches très difficiles à mener à bien, qui requièrent une grande habileté et de l'expérience, et qui ont contre elles le préjugé anti-lamarckien qui s'est élevé pendant longtemps et s'élève encore sur la route de toutes ces recherches.

III

- 30 Examinons maintenant quelques-unes des expériences qui ont été menées sur un ordre de vertébrés classés bien plus haut, afin de voir

comment leurs formes et leurs structures pourraient être modifiées selon l'action directe de nouvelles circonstances ambiantes. Plusieurs expériences de ce type ont été conduites avec succès sur des amphibiens, parmi lesquels il existe, comme on le sait, une certaine variabilité dans les manières de vivre, aquatique et terrestre, et également dans les modes de reproduction – qui s'accompagnent tous deux de changements notables dans la structure et les formes de ces animaux.

- 31 L'axolotl du Mexique, ou siredon, mérite tout particulièrement l'attention à cet égard. On sait que cet habitant des lacs du Mexique est une créature qui ressemble à un triton, entre 8 à 10 pouces de long, d'une couleur gris noir, avec des taches noires, tout en conservant, y compris à l'âge adulte, trois paires de branchies externes – un trait qui a conduit Cuvier ^{ix} à supposer que l'axolotl ne représente rien d'autre qu'un stade embryonnaire d'une salamandre. Mais, comme il pond des œufs et se reproduit même à ce stade imparfait, et comme les explorateurs disaient qu'au Mexique on ne l'avait jamais vu subir de métamorphoses, les zoologistes le décrivaient comme un genre particulier de lézard. Ce n'est qu'en 1865 qu'A. Duméril ^x vit au Jardin des Plantes à Paris quelques jeunes spécimens, nés de ses axolotls, perdre leurs branchies externes, la fissure des branchies se refermant, les nageoires le long de la queue et du dos disparaissant, et la forme entière de l'animal étant changée. Leur tête était devenue plus large, la queue plus épaisse et presque cylindrique à sa base, et la couleur des animaux avait changé : des taches jaunes les recouvraient. En bref, ils s'étaient mués en une salamandre bien connue, l'amblystome terrestre ¹⁸. Cuvier avait raison : l'axolotl ne représente rien d'autre que le stade embryonnaire – la métamorphose incomplète de l'amblystome ; mais, comme plusieurs autres animaux, il est capable de se reproduire avant d'avoir accompli sa métamorphose. Il est également apparu que

dans les œufs pondus par l'axolotl, certains se développeraient comme des axolotls et d'autres comme des amblystomes ; tandis qu'à partir des œufs pondus par ces derniers certains donneraient des axolotls et d'autres des amblystomes, en fonction des circonstances ambiantes dans lesquelles on les maintiendrait.

- 32 Tant que l'on pensait qu'au Mexique les axolotls ne se métamorphosent jamais en amblystomes, diverses hypothèses furent élaborées (entre autres par Weismann) afin d'expliquer comment les axolotls avaient bien pu évoluer, pendant l'époque diluvienne, en tant que « forme régressive » de l'amblystome. Mais l'on sait désormais largement, depuis le travail de José Velasco ^{xi} en 1882, que les Mexicains sont tout à fait habitués aux deux formes, l'axolotl et l'amblystome, et que chaque année, lorsque le lac de Santa Isabel s'assèche, les axolotls qu'il contient subissent une métamorphose en salamandre. La même chose se produit y compris dans des lacs qui ne s'assèchent pas entièrement, où les axolotls auraient pu trouver toutes les conditions (une eau pure, de la nourriture en abondance) pour bien se développer ¹⁹. Il apparaît ainsi probable que c'est l'influence du milieu qui entrave la transformation et produit ce que les biologistes appellent la néoténie – *i.e* le fait que la reproduction sexuelle ait lieu avant que l'état pleinement adulte n'ait été atteint.
- 33 Constatant que lors de la métamorphose de l'axolotl en amblystome le principal consiste en la transformation des organes respiratoires, qui de branchies externes deviennent des poumons internes, et dans le passage de la vie aquatique à la vie terrestre, A. Duméril essaya de provoquer cette métamorphose en sectionnant les branchies ; mais il n'obtint rien de concluant. Weismann, qui tenta de contraindre les axolotls à vivre sur terre, obtint des résultats négatifs. Toutefois, Mlle de Chauvin, ^{xii} qui poursuivit ces expériences, réussit – peut-être parce qu'elle commença par donner à ses animaux de la nourriture en

abondance. Tous les axolotls sur lesquels elle fit des expériences se mirent à vivre une vie terrestre et se transformèrent en amblystomes.

20

- 34 Le D^r R. W. Shufeldt ^{xiii} poursuivit ces expériences au Nouveau Mexique ²¹, et découvrit que les axolotls accomplissent leur métamorphose encore plus facilement si on les maintient dans une eau imparfaitement aérée ; et également lorsqu'ils sont jeunes et nourris avec des aliments adéquats en abondance. Lorsqu'on les nourrissait bien, avec de la viande, les amblystomes « n'étaient pas seulement plus larges, mais également d'une couleur noire terreuse très profonde, dépourvue de taches, tandis que les autres étaient tachetés de jaune brillant et de marron pâle » (p. 268). Plus l'eau est profonde, plus lente est la métamorphose – ce qui est une conséquence probable des moindres opportunités de se servir de leurs poumons, alors qu'un accroissement modéré de température semble hâter la transformation.
- 35 Pour finir, nous disposons des expériences récentes de M. P. Wintrebret [sic]. ^{xiv} Après avoir réalisé des expériences sur des axolotls pendant plusieurs années, il finit par obtenir des créatures à moitié métamorphosées qui se trouvaient à mi-chemin des axolotls et des amblystomes. Il plaça des larves d'axolotl dans une atmosphère humide, et découvrit qu'elles pouvaient y vivre et finissaient par endurer les changements habituels – c'est-à-dire une atrophie des organes larvaires dont elles ne se servaient plus, à savoir les branchies, les nageoires caudales, et la palmure ²². Elles devinrent ainsi semblables à des amblystomes. Par la suite M. Wintrebret plaça ces jeunes axolotls à demi métamorphosés dans l'eau, et dans ce milieu les filaments de leurs branchies réapparurent petit à petit, et les animaux prirent la coloration plus sombre de l'axolotl ; mais dans le même temps ils conservaient les autres caractéristiques de

l'amblystome. La peau et les organes respiratoires s'avérèrent ainsi plus facilement affectés par un changement du milieu que le squelette. Nous voyons ici encore un changement de structure considérable, que l'on attribuait auparavant à un processus de sélection naturelle extrêmement lent, qui devait trier entre des variations accidentellement produites, mais qui se trouve désormais produit, expérimentalement, en un temps très court sous l'effet de l'action directe du milieu.

- 36 L'influence du milieu sur le processus de transformation et sur la reproduction sexuelle de la salamandre est également éloquente. Il existe en Europe deux espèces de salamandres – la salamandre tachetée, ou salamandre de feu (*S. maculosa*), que l'on trouve partout en Europe centrale et dans le Nord de l'Afrique, et la salamandre noire (*S. atra* ou *S. Nigra*), que l'on rencontre dans les hautes montagnes d'Europe centrale, et qui diffère totalement de la dernière par son mode de reproduction. L'espèce tachetée pond toujours ses œufs dans l'eau, et donne naissance à un nombre de têtards compris entre quinze et vingt (cela va parfois jusqu'à soixante-dix), qui possèdent des branchies externes et des nageoires caudales. Dès qu'ils ont brisé la coquille de leur œuf ils commencent à nager. Pendant plusieurs mois, ils vivent une vie aquatique ; par la suite ils perdent petit à petit leurs branchies et les nageoires le long de la queue, et deviennent des salamandres terrestres ordinaires, respirant avec leurs poumons et dotées d'une queue presque cylindrique. En ce qui concerne la salamandre noire, ou salamandre des montagnes, elle donne habituellement naissance à deux jeunes créatures, qui présentent un stade de métamorphose bien plus avancé : elles ne possèdent ni branchies ni nageoires, respirent avec leurs poumons dès leur naissance, et ressemblent sous tous les aspects à des salamandres noires adultes. Elles passent également par une certaine

métamorphose, mais elles l'accomplissent dans le corps de leur mère – ce sont deux individus qui vivent de la substance des autres œufs. ²³

37 Dans une zone d'altitudes intermédiaires, entre 800 et 1200 mètres, on peut rencontrer une série de formes intermédiaires de reproduction. Ainsi, Kammerer a découvert à basse altitude des salamandres noires donnant naissance à deux rejetons supplémentaires, quelque peu avant terme, mais pour autant déjà capables de vivre sur la terre. Et il découvrit à haute altitude la salamandre tachetée donner naissance à quelques larves hautement développées, qui s'étaient nourries avant leur naissance du contenu des autres œufs.

38 Il était par conséquent naturel d'essayer de modifier le mode de reproduction de ces deux espèces de salamandres en modifiant leurs conditions d'existence, et c'est ce à quoi le Professeur P. Kammerer, ^{xv} qui travaille avec le Dr Przibram ^{xvi} au Laboratoire de biologie expérimentale de Vienne, s'est efforcé de parvenir. De telles expériences étaient d'autant plus nécessaires que Weismann, après des expériences sur les puces d'eau (*Daphnias*), en était arrivé à la conclusion que les conditions extérieures n'ont que peu, voire pas d'influence du tout sur le type de reproduction ; alors même qu'Issakowitsch, travaillant sous la direction de R. Hertwig ^{xvii}, *était arrivé, également à propos des Daphnias*, à un résultat tout à fait opposé.

²⁴

39 Il n'était pas facile de conduire la salamandre de feu à se reproduire dans des conditions d'isolement ; mais on y parvint finalement en la maintenant à une température basse et dans un milieu au sein duquel ne se trouvait aucun bassin d'eau – la privant ainsi de la possibilité de pondre ses œufs dans l'eau. La plupart des embryons dégénérèrent, mais finalement, après que la femelle de la salamandre de feu eut pris l'habitude de pondre tardivement, elle donna naissance à deux individus pleinement développés, de couleur sombre, à l'instar de la

salamandre noire. On obtint le résultat inverse en réalisant des expériences sur la salamandre noire. Lorsque l'on maintint cette dernière à une température élevée, près d'un bassin d'eau, elle donna naissance à plus de deux rejetons, et ceux-ci vivaient dans l'eau et avaient tous les caractères de la salamandre tachetée, ou de feu. ²⁵

- 40 Ces résultats possèdent déjà une très grande valeur, mais Kammerer augmenta encore leur valeur en prouvant qu'une fois que le mode de reproduction de la salamandre noire avait été changé et qu'elle eût adopté le mode de reproduction caractéristique de sa congénère tachetée, après avoir été maintenue pendant quelque temps dans un environnement inhabituel, ses descendants continuaient de donner naissance à leur progéniture de la même façon, même après qu'on les ait ramenés à leurs conditions normales d'existence.
- 41 En 1904, le D^r Kammerer concluait son travail en se demandant si, après avoir habitué la salamandre de feu au mode de reproduction de l'espèce noire, et *vice versa*, les nouvelles habitudes reproductrices pourraient être transmises à la descendance ? En poursuivant dans la lignée de ses expériences ²⁶, il essaya d'habituer l'espèce noire à déposer ses rejetons dans l'eau, sous la forme de larves, à la manière de sa congénère la salamandre de feu. Cela s'avéra très difficile. Néanmoins, partant de l'idée que la salamandre noire, ou alpine, doit avoir acquis son habitude de donner naissance à des salamandres terrestres pleinement développées parce qu'elle ne pouvait trouver en haute montagne ni l'eau calme, sans courant, dont elle a besoin, ni une eau suffisamment chaude, le D^r Kammerer, dans sa seconde série d'expériences, plaça ses salamandres noires dans un milieu dépourvu de sol sec. Et une fois qu'elles eurent pondu leurs rejetons dans un tel milieu il les maintint simplement dans un terrarium, sur un sol humide et à côté d'un bassin d'eau. Il habitua ensuite ces animaux à vivre à une température plus élevée, de 77° à 86°, et sous ces

conditions les femelles salamandres noires prirent l'habitude de donner prématurément naissance à une progéniture imparfaite de larves, comme la salamandre de feu.

- 42 En ce qui concerne cette dernière, il a suffi d'éloigner le bassin d'eau du terrarium, et de conserver les femelles dans un cellier à *basse* température (de 35° à 39°) pendant l'hiver, et dans un réservoir d'eau vide durant l'été (à 54°), pour retarder la naissance de trois à quatre mois. Néanmoins, la température basse avait également retardé le développement des embryons, et tout ce que Kammerer obtint fut des larves quelque peu *davantage* développées que dans les conditions normales. Ces larves, obtenues sous l'effet d'une température *plus basse*, se trouvaient à peu près au même stade de développement que les larves de la salamandre alpine, obtenues sous l'effet d'une température *plus haute*. (xxv. 20)
- 43 Il vaut la peine de noter qu'une fois que les salamandres de feu et les salamandres alpines eurent été conduites à contracter les habitudes mentionnées ci-dessus, la sévérité des expériences qui avaient provoqué ces changements « put être atténuée sans que les changements dans le mode de reproduction mentionnés plus haut ne soient perdus, ou seulement réduits, lors des périodes de reproduction suivantes ».
- 44 En ce qui concerne les expériences sur l'hérédité des caractères acquis, elles donnèrent des résultats complexes, de sorte qu'il convient de consulter le mémoire original du D^r Kammerer. Le résumé suivant, dans les propres termes de l'auteur, donnera néanmoins une idée des principaux résultats :
- (a) Une hérédité des changements artificiellement produits dans la reproduction eut lieu dans chaque cas ; (b) lorsque la seconde génération fut ramenée à ses conditions de vie originales, le changement fut conservé, mais à un degré atténué – d'autant plus atténué qu'il y avait eu de temps entre le retour au milieu originel et la ponte ; et (c) si l'on maintenait les conditions de vie modifiées, le changement

dans la reproduction se conservait à la seconde génération, soit au même degré soit plus fortement. (p. 48-49)

- 45 Comme on aurait pu s'y attendre, l'objection habituelle selon laquelle les changements produits et hérités chez les salamandres pourraient n'avoir été que de simples retours ataviques à d'anciens instincts, fut bien évidemment adressée – à savoir par le D^r Plate ²⁷. Mais, comme Kammerer l'avait déjà mentionné, ce reproche ne pouvait s'appliquer qu'à une seule des deux séries d'expériences, celle dans laquelle le mode de reproduction hautement différencié de la salamandre noire se trouvait changé en celui, plus grossier, de la salamandre tachetée. Par conséquent, afin d'expliquer chez cette dernière l'hérédité du mode de reproduction modifié, Plate dut faire des suppositions à propos de la distribution géographique de l'espèce qui ne semblent guère probables, et auxquelles Kammerer a pu aisément répondre (p. 524 du même volume des *Archiv*).
- 46 Dans un travail récent Kammerer donne les résultats de ses expériences ultérieures sur la transformation des habitudes de reproduction – cette fois-ci chez la bien connue *Alytes obstetricans*. Cette petite grenouille grise et tachetée, qui se tient entre les grenouilles et les crapauds en raison de sa forme et des verrues qui couvrent son corps, vit ordinairement en colonies sur la terre ferme, dans de longs terriers. Elle est très commune en France, est connue pour sa voix puissante et l'espèce d'harmonie qui se crée lorsque de nombreux spécimens d'âges différents chantent la nuit, chacun faisant résonner sa propre note. La femelle pond ses œufs en longs chapelets, de 2 et 2 ½ pieds de long et le mâle assiste la femelle afin qu'elle se débarrasse de ses œufs. Par la suite, c'est le mâle seul qui prend soin des œufs. Il s'en va dans son terrier, mais en sort chaque soir pour trouver sa nourriture, et porte avec lui les œufs, attachés à ses cuisses, apparemment sans qu'ils ne l'entravent dans ses mouvements. ²⁸ Lorsque les œufs sont parvenus à maturité, le mâle entre dans une

mare quelconque ; les œufs éclatent alors, et les têtards commencent immédiatement à nager à la recherche de nourriture. Telles sont les habitudes reproductives que Kammerer entreprit de modifier.

- 47 Dans l'isolement la femelle *Alytes* maintint ses habitudes – aussi longtemps, du moins, que la température ne dépassait pas 62,5° F ; mais dès qu'elle dépassa cette limite, d'importants changements eurent lieu dans le mode de reproduction, le principal d'entre eux étant que la femelle pondait ses œufs dans l'eau, et qu'ils y étaient laissés à eux-mêmes. Le soin habituellement prodigué par le mâle, qui a donné sa dénomination spécifique à l'*Alytes obstetricans*, disparut.
- 48 La progéniture issue de ces œufs ne présentait pas de déviations par rapport aux individus normaux. Mais si la reproduction sans soin des petits devenait *habituelle*, alors les deux sexes préféraient se rencontrer dans l'eau. En ce qui concerne les rejetons nés sans soin parental, ils pondaient toujours leurs propres œufs dans l'eau, si les conditions de l'expérience (une température élevée, etc.) étaient maintenues. Plusieurs autres détails importants furent notés, mais je dois ici renvoyer le lecteur au mémoire originel de Kammerer. Je ne donne que sa conclusion principale – à savoir, que « l'hérédité du changement imposé dans le mode de reproduction et de développement s'est produite : (a) à chaque fois que les parents avaient acquis une variation permanente (*immanente*) de l'instinct ; et (b) lorsque les influences modificatrices étaient susceptibles d'agir sur le plasma germinatif durant sa période de maturation. » 29
- 49 Nous possédons ainsi une nouvelle preuve de l'influence considérable des conditions extérieures sur le mode de reproduction, influence qui a été contestée par Weismann et son école. Par ailleurs, nous possédons également avec le travail du Dr Kammerer la confirmation d'un nouveau principe qui, je le crois, est de plus en plus mis en avant par la recherche moderne – à savoir que l'une des conditions pour la

transmission héréditaire d'un caractère acquis consiste en ce que l'influence modificatrice à laquelle est dû ce caractère agisse sur l'individu lorsqu'il se trouve *au stade d'embryon*. Bien entendu, jusqu'à présent il ne s'agit que d'une hypothèse, qui possède un certain degré de probabilité, mais doit encore être soumise à un test expérimental à grande échelle. Mais j'aurai l'occasion d'en dire davantage à ce propos une prochaine fois, lorsque je discuterai de l'hérédité.

IV

- 50 Parmi les nombreuses recherches expérimentales menées au laboratoire de Vienne dans le but d'éclairer quelque peu les questions en débat à propos de la théorie de l'évolution, celles du Dr. Przibram méritent une mention spéciale. Elles ont été réalisées sur le bien connu crabe ermite, qui trouve demeure, comme on le sait, dans les coquilles de divers mollusques. Si l'on enlève soigneusement la coquille dans laquelle le crabe a logé sa partie postérieure, on constate que l'abdomen du crabe présente le caractère d'un sac gonflé à l'apparence brillante, totalement dénué de protection, seulement couvert d'une très fine peau, à travers laquelle on peut voir les viscères, et sur laquelle on ne peut détecter aucune segmentation à moins d'utiliser une loupe. Et pourtant, les expériences du Dr Przibram montrent qu'il a suffi de laisser les crabes sans leur coquille protectrice pendant un mois dans l'eau, pour voir l'abdomen devenir plus court et plus plat, sa peau adopter une structure plus épaisse et dure, et la segmentation de la peau apparaître tout à fait. L'aspect entier de l'animal s'en trouve ainsi changé. Avec les crabes *Eupagnus*, que les individus sur lesquels on mène l'expérience soient tenus en pleine lumière ou dans le noir, des taches de pigment noir se

développent rapidement sur la peau dure qui commence à recouvrir l'abdomen.

- 51 Ces résultats, remarque le D^r Przibram, ont une importance théorique considérable. En réalité, le crabe ermite a sans cesse été représenté comme une illustration frappante des effets de la sélection naturelle. Weismann, tout spécialement, en a beaucoup parlé. Évoquant en 1892, dans l'un de ses *Essais sur l'hérédité* ³⁰, l'atrophie des organes qui ne présentent plus d'utilité pour les animaux, il maintenait avec une grande assurance que ce n'était que sur la base de l'hypothèse de la sélection naturelle, soutenue par son hypothèse de l'« hybridation universelle » ou « panmixie », qu'il était possible d'expliquer le processus de dégénération d'organes comme les téguments durs chez le crabe ermite, chez les larves aquatiques des phryganes, et chez les larves de certains papillons de nuit protégées par leurs fourreaux. Cependant, les expériences du D^r Przibram sur le crabe ermite jettent un doute considérable sur ces thèses. Dans l'ensemble, nous avons appris dernièrement, et quelques exemples en sont donnés dans les pages qui précèdent, que les changements autrefois attribués à l'action extrêmement lente de la sélection naturelle sont aisément produits sous l'influence d'un milieu changeant, qu'ils s'agisse de conditions naturelles ou de conditions expérimentales imitant les conditions naturelles, *en l'espace de la courte vie d'un individu*, et tout cela renverse sans aucun doute les spéculations faites si hardiment il y a vingt ans.

Le retour rapide [écrit Przibram] du tégument abdominal du crustacé à sa condition initiale témoigne assez fortement du fait que chez le crabe ermite normal il ne s'agit que du ralentissement d'une capacité de développement qui demeure, et non de la perte de cette capacité consécutivement à la sélection naturelle. Lorsque Weismann tente d'expliquer la régression par la « panmixie » et la « sélection germinale », il a contre lui le fait que la réaction dont il parle se produit *immédiatement*, jusqu'à un certain point chez le même individu. ³¹

- 52 Malheureusement, continue le D^r Przibram, la question de savoir « si une transmission héréditaire de tels changements dans le tégument de l'abdomen du crabe est possible, n'a pas encore trouvé de réponse », parce que les chercheurs ne sont pas encore parvenus à faire se reproduire des crabes ermites en laboratoire ; « mais », ajoute-t-il, « après que la transmission héréditaire de caractères acquis a été prouvée dans d'autres classes d'animaux, il ne semble pas improbable que dès la première génération nous obtenions des changements considérables, qui seraient dus dans ce cas précis aux modifications des échanges de matière (*Stoffwechsel veränderungen*) dans l'organisme. » 32

V

- 53 Le fait que des changements dans les conditions de vie produisent de profondes modifications non seulement dans l'apparence des animaux, mais encore dans la composition de leur sang, et que ces modifications doivent nécessairement influencer la rapidité et la substance même de tous les processus vitaux, est maintenant prouvé par l'observation directe de lapins déplacés à de hautes altitudes. Un certain nombre de lapins sauvages furent conduits en août 1883 par M. Muntz xviii à l'observatoire construit au sommet du Pic du Midi, à une altitude de 9500 pieds au-dessus du niveau de la mer, où la pression atmosphérique moyenne ne dépasse que légèrement 21 pouces. Les lapins supportèrent très bien le changement ; ils se nourrissaient superbement et se reproduisaient de la même manière qu'ils le faisaient dans les basses plaines. Sept ans plus tard, en 1890, on les examina soigneusement, et il apparut que ceux qui étaient nés dans la station à haute altitude différaient déjà grandement de ceux qui étaient restés sur la plaine. Ils étaient plus petits, avaient des

oreilles moins développées, et leur fourrure était déjà d'une couleur plus claire, et très épaisse. Leur sang, également, avait subi un changement considérable. Il était devenu plus dense, contenait davantage de fer, et avait un plus grand pouvoir d'absorption de l'oxygène. Ainsi, le sang présentait une densité moyenne de 1060 chez les lapins du Pic du Midi, et seulement de 1046 chez les habitants des plaines ; il contenait en moyenne 70,2 milligrammes de fer pour 100 grammes chez les habitants des montagnes, et seulement 40,3 milligrammes en plaine ; et son pouvoir d'absorption de l'oxygène était de 17,3 centimètres cubes pour 100 grammes, contre 9,6 centimètres cubes chez les lapins des terres basses. ³³ On trouva une augmentation similaire lorsque des moutons, nés dans la vallée, furent conduits à une altitude de 8200 pieds, et M. Viault, qui analysa leur sang, prouva que le changement était dû à un accroissement du nombre de globules rouges. La vie à une haute altitude possède ainsi un effet semblable à celui que l'on obtient en augmentant la quantité de nourriture.

- 54 Les résultats obtenus dans ce cas et le précédent devaient à l'évidence leur origine à plusieurs causes au-delà de l'air de la montagne, telles que la quantité et la qualité de la nourriture absorbée ; et aucune discrimination ne pouvait être faite entre les effets de ces différentes causes. Mais le plus important pour nous dans ce cas est de montrer que les changements extérieurs produits par un changement du milieu sont dus à une cause profonde de ce type, comme le sont les changements dans la composition physique, chimique et physiologique du sang. De tels changements ne peuvent manquer d'exercer leur effet sur l'organisme dans son entier, y compris sur ses processus reproductifs et son plasma germinatif.
- 55 Je suis contraint de passer sous silence beaucoup d'autres travaux intéressants qui vont dans le même sens. Mais il est nécessaire de

mentionner, ne serait-ce qu'en quelques mots, quelques recherches modernes moins connues d'E. Babak, W. Roux, et E. Schepelmann ^{xix} sur l'influence de divers types de nourriture sur le tube digestif et les autres organes des animaux. Ces recherches extrêmement complexes n'ont pas encore trouvé leur conclusion ; mais, étant conduites dans des laboratoires de physiologie par des physiologistes expérimentés, elles promettent de présenter des données de la plus grande valeur pour la connaissance des variations dues à l'emploi et au manque d'emploi des différents organes et celle des conditions sous lesquelles de telles variations peuvent être héritées. ³⁴

- 56 On savait déjà, d'après les expériences de Weiss et de Houssay ³⁵, que des changements considérables ont été produits dans le tube digestif des poulets après qu'ils eurent été nourris pendant quatre mois avec de la viande de cheval, ^{xx} lorsqu'E. Babak commença une série d'expériences semblables sur les têtards. Toutes ces investigations présentent de grandes difficultés dans l'interprétation de leurs résultats, dans la mesure où il semble d'après le travail de Pavlov ^{xxi} que diverses sortes de nourriture ne produisent pas seulement des changements notables dans la concentration du suc gastrique sécrété après l'absorption d'un aliment donné, mais qu'elles entraînent également des sécrétions différentes dans des glandes différentes, de sorte que leurs effets sur le tube digestif ne sont pas seulement physiques mais aussi chimiques, ou plutôt physiologiques. Néanmoins, les expériences d'E. Babak ont établi avec certitude ³⁶ que le fait de soumettre les têtards à une alimentation exclusivement végétale qui ne pouvait être rapidement digérée, imposant ainsi davantage de travail au tube digestif, conduisait à un accroissement de sa *surface* relativement à son volume interne. ³⁷ Et Babak considère cet accroissement, en conformité certaine avec ce qu'il est, comme la preuve d'une « adaptation *directe* de l'organisme à une certaine

fonction, produite par l'accomplissement de cette fonction ». Il s'agit ainsi de l'un de ces cas dont nous avons vu plusieurs exemples lorsque nous avons examiné les changements produits chez les plantes lorsqu'on les place dans des conditions nouvelles. Il s'agit d'un cas « d'adaptation fonctionnelle », qui ne suppose pas que la sélection naturelle trie les variations les plus avantageuses parmi des milliers de variations indiscriminées : elle se produit *dans l'individu*, dans le bref intervalle de quelques mois, sous l'influence de l'action *directe* du nouveau « milieu » (une alimentation modifiée). C'est ce que Herbert Spencer a si parfaitement décrit comme « l'adaptation directe », par opposition à « l'adaptation indirecte » par l'intermédiaire de la sélection naturelle, et ce que W. Roux s'efforce d'expliquer à travers la « lutte entre les parties de l'organisme ».

- 57 Il serait impossible de résumer dans ces pages les travaux de Roux ³⁸ et Schepelmann ³⁹ sur les effets des différentes sortes de nourriture sur le tube digestif et les autres organes des oies. Leurs résultats sont trop complexes. Il suffira ici de dire que non seulement le tube digestif subit des changements substantiels (élongation, et ainsi de suite), mais une série conséquente de modifications ont lieu dans l'accommodation de différentes portions de l'appareil digestif à différents types de nourriture. Cet important organe est ainsi doté d'une étonnante variabilité. Néanmoins, on a découvert que deux périodes différentes doivent être distinguées dans le développement de tous les organes : la première, lorsque l'auto-différenciation de l'organe a lieu en vertu de ses propriétés inhérentes, et l'autre lorsque la fonction qu'il accomplit lui confère son caractère défini. Par ailleurs, on a trouvé que des changements notables se produisaient dans la quantité et la composition du sang ; de sorte que, si l'on prend tout cela en considération, de nouvelles perspectives sont désormais ouvertes sur cette question de l'emploi ou du manque d'emploi, et sur

la façon dont ses différents effets peuvent, ou non, être transmis par hérédité.

VI

- 58 Afin de donner un aperçu complet de la réponse des animaux aux circonstances ambiantes, il me faut également analyser les recherches conduites à propos des modifications qu'un milieu changeant produit sur les couleurs et les taches des animaux. Il apparaît, néanmoins, qu'une recension même rapide du long sujet que j'ai écrit pour cet essai doublerait sa taille ; de telle sorte que je dois abandonner pour le moment l'analyse des variations de couleurs, et renvoyer le lecteur aux excellentes recensions de l'ensemble de cette question par le professeur Delage et M. Goldsmith, le professeur T. H. Morgan, et le Dr Plate dans leurs ouvrages mentionnés au-dessus, et tout spécialement par Miss Newbigin ^{xxii} dans un travail spécifique dédié à la couleur dans la nature. ⁴⁰
- 59 Dès lors, face à ces recherches traitant des variations expérimentales de forme et de structure chez les plantes et les animaux, et dont quelques exemples ont été donnés dans cet article et celui concernant les plantes ⁴¹, l'on doit avouer avec certitude que bien que la plupart d'entre elles aient été conduites avec une habileté admirable, elles ne représentent néanmoins que les premiers pas en direction de la fondation d'une nouvelle branche scientifique – la morphologie *physiologique* expérimentale. C'est tout particulièrement vrai des travaux zoologiques. Beaucoup des premières recherches en ce domaine ont en réalité le caractère d'une simple reconnaissance du terrain à explorer ; et ce sont seulement les derniers chercheurs qui, en portant une attention spéciale aux faits qui éclairent les causes internes des variations, physiologiques et anatomiques, préparent les

matériaux pour résoudre la question suivante : ces changements ne sont-ils pas trop superficiels pour être hérités ?

- 60 Pourtant, dans leur ensemble, les recherches expérimentales sur la variation ont déjà donné deux résultats importants.
- 61 Tout d'abord, elles ont contribué à maintenir, ainsi qu'à établir plus fermement encore, la biologie sur ses propres fondements – l'observation et l'expérience. Pendant les vingt dernières années nous avons eu trop de discussions à propos de la théorie de l'hérédité – trop tirées par le cheveux, selon l'opinion d'éminents anatomistes, pour les bases anatomiques modestes sur lesquelles elles étaient construites ; et le résultat fut que la pure dialectique en vint trop souvent à prendre la place de la généralisation scientifique et de la recherche empirique, et l'on rencontre aujourd'hui chez un certain nombre de biologistes, y compris dans la patrie de Bacon ^{xxiii} et Darwin, un mépris désagréable de l'étude expérimentale en ce domaine.
- 62 Pourtant, ceux qui poursuivent l'étude expérimentale de la variation ne font que prolonger les recherches que Darwin commença lorsqu'il passa plusieurs années sur son grand ouvrage *La variation chez les animaux et les plantes à l'état domestique*, qui devait avoir pour suite *La variation dans la nature*. Ils recherchent, comme le fit Darwin, de quelle manière les différents facteurs naturels – température, humidité, lumière, nourriture, surpopulation, et ainsi de suite – affectent, chacun séparément et tous ensemble, les formes, les couleurs, les organes et les tissus des différents organismes. Comme Darwin lui-même, ils ne sont pas effrayés par le mot « lamarckisme » lorsque leurs recherches confirment les idées de Lamarck ; ils ne le récusent pour aucune raison théorique ou sociale, pas plus qu'ils ne plaident sa cause. Ils maintiennent que le dernier mot en ce qui concerne les causes de la variabilité et l'hérédité des caractères acquis appartiendra non pas aux théories sur l'hérédité, aussi intelligentes qu'elles

puissent être, mais à l'expérience, à la recherche empirique des causes de la variation. Et en poursuivant leur œuvre laborieuse ils se montrent des « darwiniens » bien plus authentiques que ceux qui, ayant jadis emprunté à Darwin sa conception de la lutte pour la vie et de la sélection naturelle, délaissent aujourd'hui les recherches expérimentales sur la variation qu'il n'acheva pas uniquement en raison de sa santé déclinante.

- 63 Les biologistes qui poursuivent l'étude expérimentale de la variation, de concert avec l'étude de la variation dans la nature ⁴², ont déjà établi un fait important. Ils ont prouvé qu'à côté d'une variation accidentelle, « indéfinie » et « indifférenciée », dont nous ne connaissons pas les causes, mais que nous pouvons principalement ramener, avec quelque probabilité, aux caprices de l'hérédité, et qui reste dans l'ensemble tenue dans d'étroites limites – il existe une variation *définie, différenciée*, plus puissante dans ses effets, et *adaptative* à un très haut degré. C'est par exemple cette variation que nous avons vu développer les organes du toucher et de l'odorat chez les animaux sortis d'un étang à l'air libre et placés dans l'environnement sombre des *catacombes* de Paris ; c'est elle qui modifie le mode de reproduction d'individus placés dans des conditions inhabituelles, conformément aux exigences du milieu ; ou qui altère les tissus, la forme extérieure et les pouvoirs d'assimilation d'une plante, de manière à la rendre mieux adaptée que ne l'était la plante-mère à un milieu alpin, maritime ou désertique. Cet aspect-là de la variation est un *fait physiologique*. Il possède ses lois propres, et ce sont ces lois et leurs conséquences que les biologistes modernes s'efforcent de démêler par l'expérience.
- 64 Pour ce qui est de l'objection soulevée actuellement par un nombre considérable de biologistes – spécifiquement des zoologistes –, à savoir que ces variations, provoquées par l'action du milieu, ne peuvent pas

être héritées, qu'elles ne pourraient l'être qu'à condition d'avoir été provoquées par une cause inconnue en des temps passés, et qu'après être restées latentes depuis ce temps-là sous forme de potentialité dans le plasma germinatif, elles se seraient manifestées accidentellement par hérédité – nous examinerons cette objection, qui prend souvent l'aspect d'un simple doute, lors d'une prochaine occasion.

NOTES

1. *The Nineteenth Century and After*, January and July 1910.
2. Dans l'essai précédent, sont mentionnés quelques travaux récents qui traitent de manière approfondie cette question. Je rappellerai seulement au lecteur les travaux de Cope, *The Primary Factor of Evolution*, 1896 ; W. H. Conn, *The Method of Evolution*, 1900 ; D^r H. M. Vernon, *Variation in Plants and Animals*, 1903 ; T. H. Morgan, *Experimental Zoology*, 1907 ; W. L Kellog, *Darwinism to Day*, 1907 ; D^r L. Plate, *Darwinisches Selektionsprinzip*, 3^a édition, 1908 ; et Y. Delage et M. Goldsmith, *Les théories de l'évolution*, 1910.
3. Actes de la Société linéenne de Bordeaux, vol. LIII, p. 1-9.
4. *Strongylocentrorus lividus*.
5. D^r H. M. Vernon, *Variation in Animals and Plants*, Londres, 1903, p. 192 (International Science series).
6. *The Nineteenth Century and After*, January 1910.
7. *Limnea staagnalis* (*Die natürlichen Existenzbedingungen der Thiere*, Leipzig, 1880, p. 195 et suiv. ; voir dessins p. 199).

8. *Archives des sciences physiques et naturelles*, 3^a serie, t. XIV, 1885, p. 502-522.

9. *American Naturalist*, vol. XIV, p. 51 ; note de A. Hyatt.

10. Il serait à peine nécessaire d'évoquer, dans cette rapide mise au point, les premières recherches, menées par Schmankewitsch, qui démontra les profondes différences structurelles qui se produisent chez certains crustacés lorsqu'ils se développent dans une eau dont la salinité est modifiée. On cite ces recherches dans beaucoup de travaux à caractère général. Comme on le sait, autour de ces recherches naquit une vive discussion, de sorte qu'il vaut ici la peine de mentionner l'opinion du professeur V. L. Kellogg, qui a mené à bien des expériences similaires avec une autre espèce d'*Artemisia*. Il reconnaît qu'« en dépit de la manière erronée dont cet expérimentateur a pu interpréter ses résultats comme des exemples d'une modification réelle des espèces », il nous a montré un nombre important de différences ontogénétiques résultant de la densité variable d'eau salée chez les individus d'une espèce unique d'*Artemisia* (*Darwinism to-Day*, p. 383-384).

11. *Comptes rendus*, t. CXXXVIII, 1904, p. 706 et 826 ; t. CXXXIX, 1904, p. 993.

12. Les quelques lignes suivantes, que je me permets de citer de mon propre article antérieur, donneront une idée plus concrète des traits différenciés des animaux cavernicoles : « il y a quelques années que Viré et Raymond ont découvert dans les Cévennes deux crustacés que Dollfus a décrits comme étant des espèces nouvelles (*Sphoeromides raymondi* et *Stenasellus virei*). Aucun de ces deux crustacés ne présentait d'yeux, mais les organes du tact (des poils fins et mobiles) et l'organe de l'odorat (le *Riechzapfen* de Leydig) s'étaient développés considérablement. Ces derniers étaient particulièrement grands en comparaison avec ceux de l'*Asellus* commun, qui vit dans de petits ruisseaux à l'air libre de Paris. On trouva également qu'alors que

l'*Asellus* commun des ruisseaux présente des yeux bien développés de couleur noire, ceux du même *Asellus* vivant sous la terre sont plus pâles, ne présentant qu'un point rouge lorsqu'il vit dans les catacombes, pour finir par ne présenter aucune trace d'yeux chez le *Stenasellus* des Cévennes » (*The Nineteenth Century and after*, September 1901, p. 432).

13. *Origin of Species*, 6^a ed., p. 111.

14. *Origin of Species*, 6^a edition, p. 111. Cette phrase se situe entre les deux citées auparavant.

15. « Retrogressive development in nature », dans *Essays upon Heredity*, vol. II, Oxford, 1892, p. 16.

16. À propos d'une des premières études de la question, voir le paragraphe « The blindness of cave animals » dans le chapitre instructif traitant de la « Physiogenèse » dans E. C. Cope, *The Primary Factor of Evolution*, 1896, p. 227 ss.

17. *Nirphagus plateani*, *Vireia burgunda*, Dollfus, et *Vireia berica*, Fabían. Viré et Raymond, avant de mener à bien ces expériences, avaient réalisé des études exhaustives sur la faune cavernicole de France et avaient découvert beaucoup d'espèces et de genres nouveaux.

18. *Amblystoma tigrinum*.

19. *La Naturaleza*, t. v. 1880-1881. Je suis le résumé de ces recherches par le professeur Blanchard.

20. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*, Bd. XLI, p. 365-389. Il s'agit d'un travail vraiment remarquable, au cours duquel M^{lle} De Chauvin avait déjà transformé à volonté des axolotls en amblystomes, et provoqué un début de retour de la nouvelle à l'ancienne forme.

21. *Lettre à Science*, vol. VI. 1885, II. p. 263-264.

22. « L'adaptation au milieu », dans *Comptes rendus de la Société de biologie*, novembre 1908, t. LXIII, p. 521. Les résultats ressemblent

beaucoup à ceux obtenus par M^{lle} Chauvin.

23. P. Kammerer, dans *Archiv für die Entwicklungsmechanik*, vol. xxv. p. 8-9.

24. Pour la discussion de cette dernière question, voir le chapitre xxi de *Experimental Zoology* par le Professeur T. H. Morgan. Et également le chapitre xix.

25. *Archiv für die Entwicklungsmechanik*, vol. xvii, 1904, p. 165-264.

26. « Vererbung erzwungenen Fortpflanzungsanpassungen », dans Roux's *Archiv*, t. xxv, p. 7-51, avec des planches.

27. Roux's *Archiv*, xxviii, p. 524.

28. F. Lataste, cité par E. Sauvage.

29. « Vererbung erzwungener Fortpflanzungsanpassungen », III, dans Roux's *Archiv*, t. xxviii, p. 447-546.

30. Vol. II, p. 16.

31. Roux's *Archiv*, t. xxiii, 1907, p. 584 et suiv.

32. *Loc. cit.* p. 593.

33. *Comptes rendus*, t. cxii, 1891.

34. Roux's *Archiv für die Entwicklungsmechanik*, vol. xxi, 1906, et xxiii, 1907.

35. *Comptes rendus*, t. cxxxv. 1902, p. 1357, et cxxxvii, 1903, p. 934.

36. Roux's *Archiv*, vol. xxi, p. 611 et suiv.

37. Prenant 1000 spécimens, provenant de six mères différentes, et les conservant dans six compartiments de son aquarium sous différents types d'alimentation, M. Babak découvrit que les longueurs des tubes digestifs étaient de 6,6 fois la longueur du corps en ce qui concerne les têtards nourris de viande de vertébrés, 5,9 lorsque la nourriture était composée de mollusques, 7,6 lorsqu'il s'agissait de homards, et 8,3 lorsque la nourriture était exclusivement composée d'albumine

végétale (*Beiträge der chemischen Physiologie und Pathologie*, 1905, Bd. VII ; résumé dans *Naturwissenschaftliche Rundschau*, 1906, Bd. XXI).

38. W. Roux, « Ueber die funktionelle Anpassung des Muskelmagens des Gans » dans *Archiv für die Entwicklungsmechanik*, 1906, t. XXI, p. 461 et suiv.

39. E. Schepelmann, « Ueber die gestaltende Wirkung verschiedener Ernährung auf die Organe des Gans » ; même *Archiv*, t. XXI, 1906, p. 500 et suiv., et t. XXIII, 1907, p. 183.

40. *Colour in Nature : A Study in Biology*, London, 1898 (John Murray). En 1901, j'ai rédigé une brève esquisse introductive sur cette question dans un des articles « Recent science » (*The Nineteenth Century and After*, septembre 1901).

41. *The Nineteenth Century and After*, July 1910.

42. Je fais référence à des travaux comme ceux de Cope, Osborn, Hyatt, Willeston, Kellogg, Kölliker, et ainsi de suite, sur les animaux ; et ceux de Grisebach, Sachs, Henslow, Maheu, les stations d'agriculture expérimentale, sur les plantes.

NOTES DE FIN

i. Jules Kunstler (?-?) : biologiste français, membre de la Société linnéenne de Bordeaux.

ii. Horace Middleton Vernon (1870-1951) : scientifique et médecin britannique. Ayant étudié la chimie et la physiologie, il pratique d'abord la recherche biologique à Naples. Il obtient son doctorat en médecine en 1896. Lecturer à Oxford en physiologie chimique entre

1898 et 1920. S'intéresse de plus en plus à la santé dans les conditions de travail industrielles, jusqu'à être invité en tant que chercheur par le Industrial Fatigue Research Board (1918). Développe des considérations sur la santé au travail, la limitation du temps de travail, l'influence du milieu sur l'efficacité des ouvriers. Il est ainsi un pionnier de la médecine industrielle.

iii. Henry de Varigny (1855-1934) : naturaliste et journaliste français. Il fut un grand propagandiste, militant, du darwinisme en France.

iv. Robert Parr Whitfield (1828-1910) : paléontologue américain. Très habile pour dessiner différentes espèces de fossiles, Whitfield collabora de nombreuses années avec James Hall (1811-1898), une des plus grandes figures de la paléontologie aux États-Unis. N'ayant pas été crédité pour un rapport dont il avait fourni la majeure partie des dessins, il cessa sa collaboration et devint curateur du Muséum d'Albany, dans l'État de New York, en charge des collections géologiques et paléontologiques. En 1877, il s'installa au Muséum américain d'histoire naturelle, dont il devint curateur au département de géologie.

v. Le généticien britannique Ernest Warren a été le premier, en 1900, à mener des expériences toxicologiques sur la *Daphnia*. Il en résulta une attention au principe toxicologique mais aussi aux conditions écologiques d'exposition à une substance toxique.

vi. Armand Viré (1869-1951) : hygrogéologue, archéologue, spéléologue et biospéléologue français. Il réalise en 1889 une thèse sur la faune obscuricole de France. Il entre en 1894 au Muséum d'histoire naturelle, où il se consacrera à la faune et à la flore souterraine. En 1896 est créé le premier laboratoire souterrain, dans les carrières du Jardin des plantes. En 1899, il dirige la société du gouffre de Padirac et accomplira l'année suivante les premières expéditions spéléologiques dans les départements du Tarn, du Lot et de l'Hérault. Il est également

connu (nul n'est parfait) dans le champ des pseudo-sciences pour avoir promu la radiesthésie, ou l'art des sourciers !

Paul Raymond (1859-1944) : médecin et préhistorien français. Fondateur de la *Société préhistorique française* en 1904, il fit de nombreuses recherches dans son département d'origine, le Gard.

vii. Benjamin Silliman Jr (1779-1864) : chimiste, biologiste et minéralogiste américain. Précepteur de l'université de Yale, il tenta en 1851 de résumer le savoir disponible à l'époque sur les créatures cavernicoles, et en particulier une espèce de rat, le *Néotoma*. Darwin s'appuya sur ce rapport et le discuta dans *L'origine des espèces*. Il entretint également une correspondance avec Silliman.

viii. Alphonse Milne-Edwards (1835-1900) : naturaliste français, fils du zoologiste Henri Milne-Edwards (1800-1885). Professeur au Muséum, on lui doit *Recherches anatomiques et paléontologiques pour servir à l'histoire des oiseaux fossiles de France* (1867-1872). Il s'est également occupé des faunes abyssales (explorations sous-marines du *Travailleur* et du *Talisman*, 1880-1883). Membre de l'Académie des sciences, 1879. Maître de Viré, ce dernier le convaincra de lui installer le premier laboratoire souterrain.

ix. Georges Cuvier (1769-1832) : naturaliste français. L'un des plus grands scientifiques du début du XIX^e siècle, il fit toute sa carrière, entamée en 1795, au Muséum d'histoire naturelle. Il a établi les bases de la paléontologie des vertébrés à partir de ses recherches d'anatomie comparée. Son explication fixiste et catastrophiste de la distribution des espèces (les extinctions d'espèces étant le fruit de catastrophes brusques venant rompre la stabilité de l'ordre naturel) le plaça au centre de vives controverses face aux partisans du transformisme. Parallèlement à son œuvre scientifique, il occupa des postes politiques sous l'Empire et la Restauration : notamment conseiller d'État, chancelier de l'Instruction publique, puis pair de

France en 1831. Membre de toutes les académies savantes du monde, il était en France à la fois membre de l'Académie des sciences, de l'Académie française et de celle des inscriptions.

x. Auguste Duméril (1812-1870) : zoologiste français. Assistant au Muséum, il se spécialise en herpétologie (étude des reptiles et amphibiens). Son travail majeur dans ce domaine concerne les métamorphoses de l'axolotl. Ouvrages : *Création d'une race blanche d'axolotls à la ménagerie des reptiles du Muséum d'histoire naturelle et remarques sur la transformation de ces batraciens* (1870) ; *Histoire naturelle des poissons ou ichtyologie générale*, 2 volumes. (1865 et 1870).

xi. José María Velasco (1840-1912) : naturaliste mexicain. Peintre paysagiste, il avait pris connaissance des études de A. Duméril sur l'axolotl, qui est un animal à forte résonance mythique au Mexique (Xólotl est un dieu des temps ancestraux, et l'axolotl en serait sa transfiguration). Il essaya de démontrer pendant plus de douze années, par l'observation de lacs mexicains, que ce qu'avait observé Duméril n'était pas réservé qu'à la France. Il publia ses observations en 1879 dans le journal scientifique mexicain *La Naturaleza*. Elles sont partie prenante d'une abondante littérature sur l'axolotl, parfois contradictoire, qui inclut Duméril, Weismann ou encore l'assistante de ce dernier, parfois citée par Kropotkine, M^{lle} de Chauvin.

xii. Marie von Chauvin (?- ?) : zoologiste allemande. Assistante de Weismann, elle mena dans le dernier tiers du XIX^e siècle des expériences réputées sur l'axolotl. Ses expériences visaient à provoquer la métamorphose de l'axolotl en amblystome par une expérience de suffocation et la modification d'autres facteurs environnementaux. *Über die Verwandlungsfähigkeit des mexikanischen Axolotl* (1884).

xiii. Robert Wilson Shufeldt (1850-1934) : physiologue, ostéologue, ethnographe et spécialiste d'anatomie comparée américain. Curateur

de l'*Army Medical Museum* en 1882, puis de la *Smithsonian Institution*. Il publia de nombreux ouvrages d'histoire naturelle, notamment sur l'anatomie comparée chez les oiseaux. Il est un des pionniers de la paléornithologie aux États-Unis.

xiv. Paul Wintrebert (1867-1966) : biologiste français. Spécialisé en embryologie, il fut un théoricien de la biologie du développement, fortement marqué par le lamarckisme. Il est un des grands noms de l'épigénétique. Son testament intellectuel, dans les années 1960 : *Le vivant créateur de son évolution* (1962) ; *Le développement du vivant par lui-même* (1963) ; *L'existence délivrée de l'existentialisme* (1965).

xv. Paul Kammerer (1880-1926) : biologiste et zoologiste autrichien. Collaborateur de Hans Przibram à l'Institut de biologie expérimentale de Vienne, il développera nombre de travaux s'inscrivant dans le cadre du renouveau lamarckien entre le ^{xix}^e et le ^{xx}^e siècle. Ses recherches les plus décisives ont été effectuées sur les amphibiens et la métamorphose des salamandres. Avec une dextérité expérimentale inégalée, il devient le meilleur représentant de la thèse de l'hérédité des caractères acquis. Au début des années 1920, Kammerer atteint une renommée mondiale, et parcourt le monde pour des conférences. Mais dans le même temps, se fédère un bloc de savants faisant pression sur lui. Socialiste lui-même, il sera alors invité à Moscou pour y installer un laboratoire de biologie expérimentale. Il meurt en 1926, par suicide selon toute vraisemblance, dans des circonstances troubles. Des soupçons d'expériences faussées sur un crapaud pèsent sur lui, et l'on ne parvient pas tout à fait à séparer la manipulation frauduleuse de sa part, dans le but de valider la thèse de l'hérédité des caractères acquis, et une cabale scientifique l'ayant acculé dans l'impasse, ce qui expliquerait qu'il ne soit jamais devenu professeur à l'université de Vienne. Arthur Koestler reviendra sur ses recherches dans son livre *L'étreinte du crapaud* (1971). Kammerer sera fêté en

Union soviétique dans un film de propagande intitulé *La salamandre*. Dans cette histoire, le héros – calqué sur son personnage – renie la science bourgeoise – à savoir le darwinisme weismannien – pour embrasser les principes émancipateurs du matérialisme dialectique. Il n'est sauvé in extremis de la répression bourgeoise que par Anatoli Lounatcharski (1875-1933), le commissaire à l'Instruction, jouant son propre rôle – M^{me} Lounatcharski jouant quant à elle M^{me} Kammerer ! Dès 1934, lorsque Lyssenko (1898-1976) entrera sur le devant de la scène idéologique, le nom de Kammerer se remettra à circuler, Lyssenko citant même ses travaux en référence lors de la session de juillet 1948 de l'Académie Lénine des sciences agricoles.

xvi. Hans Leo Przibram (1874-1944) : zoologiste autrichien. Il a fondé le premier laboratoire de biologie expérimentale au vivarium du Prater à Vienne. Il fut le maître de P. Kammerer. On lui doit un traité de biologie expérimentale en sept volumes. Il meurt dans le camp de concentration de Theresienstadt.

xvii. Richard von Hertwig (1850-1937) : zoologiste allemand. Élève de Hæckel, il enseigna à l'université de Iéna, puis fut professeur de zoologie à l'université de Königsberg, à Bonn et finalement Munich. Directeur de l'Institut zoologique de Bavière, et membre de l'Académie des sciences de Bavière. Spécialisé en cytologie, à l'instar de son grand frère Oscar, il fut un des premiers à décrire la formation de la cellule zygote, à partir de recherches sur l'oursin. Les travaux d'A. Issakowitch, qu'il dirigea, parurent en 1908 dans les *Annales de biologie lacustre*.

xviii. Achille Charles Müntz (1846-1917) : agronome et chimiste français. Chef des travaux chimiques à l'INA. Kropotkine se réfère ici à son *Rapport sur les observations faites au Pic du Midi*, paru en 1883 dans le Bulletin du ministère de l'agriculture.

xix. Edward Babák (1873-1926) : physiologiste tchèque. Professeur à la faculté de médecine (1919-1926). Recteur de l'université Masaryk.

Emil Schepelmann (?- ?) : zoologiste allemand. Expériences sur les variations organiques chez les oies sous l'influence du régime alimentaire. Compte rendu des expériences dans la Revue suisse de zoologie (1908).

Wilhelm Roux (1850-1924) : zoologiste allemand. Un des fondateurs de l'embryologie expérimentale. Élève du biologiste Ernst Haeckel, Roux étudia les sciences à Iéna, à Berlin et à Strasbourg. Assistant à l'Institut d'hygiène de Leipzig (1879-1886) et professeur à l'université de Breslau (1886-1889). Professeur d'anatomie à l'université d'Innsbruck en 1889 puis à l'université de Halle (1895-1921). Pensant que la division cellulaire mitotique de l'œuf fécondé représente le mécanisme par lequel les parties futures d'un organisme en développement sont correctement agencées, Roux entreprit, dans les années 1880, un programme expérimental utilisant les œufs de grenouille. Suivant sa théorie de l'adaptation fonctionnelle, chaque organe (et de même chaque cellule) possède une structure préétablie capable de se modifier pour être en conformité avec sa fonction propre.

À partir de ces résultats, il conclut que la détermination des futures parties et fonctions était déjà réalisée dans le stade à deux cellules et que chacun des deux blastomères avait déjà reçu les déterminants nécessaires pour former chacune des moitiés de l'embryon. En 1894, Roux fonda les *Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen* (« Archives pour le mécanisme de développement des organismes »), le premier journal d'embryologie expérimentale. Le devenir des théories cellulaires de Roux est aussi intéressant pour l'histoire des idées philosophiques, puisqu'il fut lu avec intérêt par Nietzsche (1844-1900), qui trouva dans son ouvrage *Der Kampf der Teile im Organismus*

(1881) [*La lutte des parties dans l'organisme*] une incitation à élargir son concept de « volonté de puissance » pour lui assurer une base physiologique.

xx. Frédéric Houssay (1860-1920) : zoologiste français. Agrégé de sciences naturelles, préparateur à l'École normale supérieure. Sa thèse porte sur les gastéropodes. Il continuera une carrière universitaire à la faculté des sciences de Lyon, à l'École normale supérieure. Il devient professeur de zoologie à la faculté des sciences de Paris (1909) et doyen en 1919.

xxi. Ivan Petrovitch Pavlov (1849-1936) : physiologiste russe. Par sa découverte des réflexes conditionnels qui l'a rendu célèbre, il eut une influence très grande sur le développement de la physiologie et sur la psychologie scientifique. Kropotkine se réfère sans nul doute ici à ses *Conférences sur l'activité principale des glandes digestives* (1897).

xxii. Yves Delage (1854-1920) : zoologiste et biologiste français. Il fut le directeur de thèse de Marie Goldsmith, collaboratrice et amie de Kropotkine. Professeur d'anatomie comparée à la Faculté des sciences de Paris à partir de 1886, directeur du laboratoire de biologie marine à Roscoff. *Traité de zoologie concrète*, en collaboration avec E. Hérouard, 5 volumes. (1896-1903) ; *La structure du protoplasma, les théories sur l'hérédité et les grands problèmes de la biologie générale* (1895). Kropotkine utilise les ouvrages qu'il a co-écrits avec Marie Goldsmith : *Les théories de l'évolution* (1909), ainsi que *La parthénogenèse naturelle et expérimentale* (Paris, 1913).

Marie Goldsmith (1873- 1933) : biologiste d'origine russe. Née à Saint-Petersbourg, elle étudie à la Faculté des sciences de l'université de Paris tout en fréquentant le groupe des Étudiants socialistes révolutionnaires internationalistes, de tendance anarchiste. Elle connaît Kropotkine en 1896 lors d'une visite de ce dernier à Paris. Ils entameront une correspondance fournie à partir de 1897 jusqu'en

1917. Spécialisée dans l'étude des réactions physiologiques et psychiques des poissons, elle travailla sous la direction d'Yves Delage, et fut secrétaire de la revue *L'Année biologique*, dirigée par le même Delage. Elle poursuivit en parallèle de son activité scientifique son engagement anarchiste, entrant en relation avec Sébastien Faure (1858-1942), Jean Grave (1854-1939) ou Charles Malato (1857-1938). Elle collabora aux périodiques anarchistes les plus en vue, comme le kropotkinien *Les Temps Nouveaux*, souvent sous le pseudonyme « M. Corn ». Elle a préfacé *L'éthique*, dernier grand ouvrage de Kropotkine.

Thomas Hunt Morgan (1866-1945) : biologiste américain. Prix Nobel de médecine en 1933 pour sa découverte des principes fondamentaux de la génétique, dans la lignée de Weismann. Travaux d'embryologie expérimentale, sur la fertilisation et l'auto-stérilisation. Ouvrages : *Experimental Zoology, Evolution and Adaptation* (1907) ; *The Physical Bases of Heredity* (1919) ; *Embryology and Genetics* (1933). Président de l'Académie nationale des sciences des États-Unis.

Marion Isabel Newbigin (1869-1934) : biologiste et géographe écossaise. Membre de la *Royal Geographical Society* (1916), présidente de la section géographique de la *British Association for the Advancement of Science*. Ouvrages : *Outlines of Zoology* (avec J. Arthur Thomson), 1895 ; *Color in Nature. A Study in Biology*, 1898 ; *Animal Geography*, 1913.

xxiii. Francis Bacon (1561-1626) : père de la méthode inductive, Bacon est une référence fondatrice pour Kropotkine. À ses yeux, les principes développés notamment dans le *Novum Organum* ouvrent la voie sûre des sciences naturelles, face à toutes les résurgences d'explication de la nature par le recours à des entités métaphysiques. « En face de la scolastique et de la métaphysique qui régnaient jusqu'alors, il démontra que la découverte et l'invention progresseraient seulement lorsque l'esprit humain serait habitué à comprendre que *l'observation* et la libre et méthodique recherche *expérimentale* offraient le seul

moyen de découvrir les lois naturelles, de comprendre les causes réelles des phénomènes et de pouvoir prédire ceux-ci. » (*La science moderne et l'anarchie*, note biographique de l'édition 1913). Revenir à Bacon, c'est ainsi lutter sur plusieurs fronts à la fois. Dans *La science moderne et l'anarchie* par exemple, cette référence assoit l'opposition à la métaphysique en général, mais aussi à la conception dialectique de la nature et de l'histoire, héritée de Hegel, chez Marx et Engels. Dans le cadre des articles ici présentés, la référence à Bacon joue à nouveau un double rôle : elle nourrit l'opposition à la thèse weismannienne de l'éternité du plasma germinatif, thèse récusée comme purement métaphysique ; mais elle permet aussi de rejeter la téléologie néo-lamarckienne assimilant l'évolution au déploiement d'une « âme vitale ».

L'hérédité des caractères acquis. Difficultés théoriques

Inheritance of acquired characters: theoretical difficulties

NOTE DE L'ÉDITEUR

Publication originale : Pierre Kropotkine. « Inheritance of acquired characters: theoretical difficulties », March 1912, *The Nineteenth Century and After*, vol. LXXI, n° CCCCXXII, p. 511-531

I

- ¹ Un grand nombre d'observations et d'expériences ont démontré dernièrement la facilité avec laquelle les animaux et les plantes varient sous l'influence de circonstances ambiantes modifiées, à la fois en ce qui concerne leurs caractéristiques spécifiques et leurs caractéristiques secondaires. Les formes des animaux, leur couleur, leur peau, leur squelette, tous leurs organes, et leurs habitudes se modifient aisément dès que la nourriture de l'animal et les conditions générales de son existence et de son entourage biologique subissent une altération. La même chose est vraie en ce qui concerne les plantes, à un degré qui est même encore plus grand. On a accumulé récemment en ce sens tant de faits frappants que l'intérêt principal de recherches de ce type consiste désormais à étudier les modifications

physiologiques et anatomiques internes qui ont lieu dans les tissus sous l'influence de circonstances changeantes. Ce qui intéresse désormais principalement le biologiste, c'est d'expliquer pourquoi les modifications répondent dans la plupart des cas si bien aux nouvelles exigences qu'elles constituent des adaptations. L'étude de la variation et de l'évolution tend ainsi à devenir de plus en plus un problème physiologique. J'ai traité de ces questions dans mes articles précédents concernant « l'action directe du milieu sur les plantes et les animaux ». ¹

- 2 Et cependant, une importante question peut être soulevée en rapport avec l'ensemble des recherches similaires. Les modifications des individus sont-elles transmises, entièrement ou partiellement, à leur descendance ? Même si nous constatons qu'une modification produite chez certains individus réapparaît chez leurs descendants, sommes-nous certains qu'elle ne recommence pas à se produire dans chaque nouvelle génération ? Et, à supposer qu'elle soit héritée, continuera-t-elle d'apparaître pendant un certain temps, quand bien même les rejetons auraient été ramenés à leur ancien environnement ?
- 3 Prenons, par exemple, les modifications que Viré a obtenues chez certains crustacés après les avoir transportés depuis des rivières et des mares en plein air jusque dans un laboratoire situé dans l'obscurité des catacombes de Paris. ² Après quelques mois de maintien dans l'obscurité les yeux de ces petits animaux, n'étant plus utilisés, s'atrophiaient, alors que les organes du toucher et de l'odorat, principalement utilisés dans ce milieu obscur, se développaient rapidement. Une adaptation importante aux nouvelles conditions de vie, que l'on expliquait auparavant par l'action de la sélection naturelle sur des variations congénitales accidentelles, fut ainsi réalisée par les circonstances ambiantes elles-mêmes, pendant la vie de l'individu. Néanmoins, avant de reconnaître dans l'action directe

du milieu un facteur puissant de l'évolution de nouvelles espèces, il s'agit de savoir si les adaptations mentionnées à l'instant, ou tout au moins une disposition croissante à les acquérir, sont transmises à la génération suivante de crustacés nés dans les catacombes. Et c'est cela que nous n'avons pas encore appris des expériences directes.

- 4 On doit poser la même question à propos des plantes provenant des plaines de l'Europe centrale et transplantées dans des environnements alpins, maritimes ou désertiques. Elles acquièrent rapidement dans leur nouveau milieu la structure anatomique et les formes caractéristiques de plantes alpines, maritimes ou désertiques. ³ Mais ces nouvelles formes et ces nouvelles structures sont-elles héritées ? Et, si oui, combien de temps les caractères nouvellement acquis perdureront-ils après que la plante aura été ramenée dans son ancien milieu ?
- 5 Malheureusement, les réponses que l'on a obtenues jusqu'ici pour ces questions ne sont pas très claires. Et pourtant ces questions sont de la plus haute importance. Car, si les caractères acquis par les individus sous l'influence d'un nouveau milieu et de nouvelles habitudes sont héréditaires, alors le problème entier de l'évolution se trouve amplement simplifié. La variation devient le point de départ de l'évolution, et la fonction de la sélection naturelle est tout à fait compréhensible. Le rôle de la sélection n'est pas *d'accroître*, ou *d'accentuer* une variation ; elle se contente d'éliminer les individus qui ne sont pas capables de varier assez rapidement en fonction des nouvelles exigences. Les crustacés dont les organes de l'odorat et du toucher ne se développent pas avec la rapidité suffisante dans une rivière souterraine, les plantes dont les tissus n'augmentent pas assez rapidement leurs capacités d'assimilation sous un climat alpin, périssent, tandis que ceux qui varient dans la direction convenable

avec une rapidité suffisante survivent. Ainsi, on n'attend rien de la sélection naturelle que cette dernière ne pourrait accomplir.

- 6 Darwin et ses contemporains – Herbert Spencer, Haeckel, Moritz Wagner, Huxley, et un très grand nombre de biologistes de terrain – ne doutaient pas de l'hérédité des caractères acquis chaque fois que ces derniers influaient substantiellement sur la structure interne d'une plante ou d'un animal. ⁴ C'est seulement après la mort de Darwin, dans les années 1883-1887, que des doutes naquirent sur cette question, particulièrement chez le professeur d'entomologie de Fribourg, August Weismann. ⁱ
- 7 Un naturaliste habitué à s'appuyer sur la méthode expérimentale serait disposé à penser que des expériences décisives prouvant la non-transmission des caractères acquis ont été réalisées à cette époque. Mais il n'y eut rien de tel, et jusqu'à présent nous attendons en vain de telles expériences ⁵. Il est vrai que Weismann avait annoncé en 1888 qu'il avait coupé les queues de quelques douze à quinze souris blanches sur cinq générations, mais il n'avait obtenu aucune souris dépourvue de queue ; et il n'avait noté aucune tendance vers leur raccourcissement ⁶. Il étendit plus tard l'expérience à vingt-deux générations, et obtint le même résultat négatif. ⁷ Cope et Rosenthal ⁱⁱ expérimentant sur des souris, et Ritzema ⁱⁱⁱ sur des souris et des rats, en vinrent à la même conclusion ⁸. Nous pouvons ainsi considérer comme acquis qu'une mutilation superficielle, telle que le fait de couper les queues des souris (que l'on a laissées se reproduire quelques semaines après leur naissance) n'est pas héritée.
- 8 Mais cela était connu depuis longtemps. Darwin, qui avait étudié avec son attention habituelle l'expérience des éleveurs à propos du sectionnement de la queue chez certaines races de moutons, et des oreilles chez certains chiens, en était venu il y a longtemps à la conclusion qu'une « partie d'un organe peut être ôtée durant plusieurs

générations successives, et si l'opération n'est pas suivie d'une maladie, la partie perdue réapparaît chez la descendance ». ⁹ Mais, bien entendu, il ne considérait pas l'absence d'hérédité de mutilations superficielles comme un argument s'opposant à la transmission héréditaire de caractères acquis. En réalité, il y a beaucoup de raisons qui expliquent pourquoi *l'absence* d'une queue ou d'un doigt a peu de chances d'être transmise ; l'une d'elles étant, comme l'a suggéré le Professeur Nusbaum ^{iv}, que « le jeune embryon régénèrerait rapidement la partie qui lui manque ». ¹⁰

- 9 D'un autre côté, conformément aux idées de Darwin mentionnées à l'instant, lorsque le Professeur Brown-Séquard ^v étudia les effets physiologiques de lésions plus profondes, il découvrit que ces effets *étaient* transmis ; et ses expériences furent confirmées plus tard par Romanes. Chez les cochons d'Inde, une lésion de la moelle épinière ou du nerf sciatique provoqua de l'épilepsie, ou du moins une tendance à l'épilepsie ; et dans de nombreux cas cette tendance fut transmise à la descendance. Hormis de cette manière, l'épilepsie n'apparut jamais chez les cochons d'Inde élevés en grand nombre par Brown-Séquard – même pas parmi les individus qu'il avait soumis à une opération d'un endroit différent. La possibilité d'expliquer une disposition héritée à l'épilepsie en termes d'infection bactérienne, s'étant produite durant l'opération, est ainsi exclue. Plusieurs autres résultats, causés par d'autres lésions, furent également hérités. Dans l'ensemble, ces expériences furent conduites si prudemment, pendant une longue suite d'années, que l'opinion qui a prévalu parmi les spécialistes est qu'elles apportent une preuve réelle de la transmission héréditaire de certains états anormaux de divers organes, provoqués par certaines lésions. ¹¹

- 10 Si la contribution expérimentale de Weismann à la question de l'hérédité des caractères acquis était dénuée de valeur, son étude critique du sujet dans son ensemble était, au contraire, de grande valeur. ¹² Du reste, Weismann a conféré un nouvel intérêt au sujet du débat en présentant une ingénieuse hypothèse sur l'hérédité, pour la défense de laquelle il a écrit un grand nombre d'essais et de livres, sous une forme toujours plaisante et à la fois accessible à un vaste cercle de lecteurs.
- 11 Il est évident qu'une discussion portant sur le rôle joué par le milieu dans l'évolution des êtres organiques n'aurait jamais dû être conçue en s'appuyant sur nos préférences pour telle ou telle hypothèse à propos de l'hérédité. C'est l'hypothèse à propos de l'hérédité qui doit être conçue de manière à expliquer les faits que notre connaissance de l'évolution a établis ; et c'est ce que fit Darwin lorsqu'il mit au point son hypothèse de la pangenèse. Mais si nous possédions une hypothèse à propos de l'hérédité qui explique si bien tous les faits d'hérédité qu'elle nous permettrait de les prédire, elle aurait quelque poids en tant qu'argument dans la discussion, parce que l'évolution et l'hérédité sont sans nul doute deux parties du même processus. Néanmoins, on ne peut pas en dire autant de la série d'hypothèses mises au point par Weismann afin de répondre aux objections de ses critiques ; mais puisqu'elles jouissent d'une certaine faveur chez un grand nombre de biologistes, nous nous devons de les examiner, et de considérer quel rapport elles peuvent avoir avec ce que nous pensons de l'hérédité des caractères acquis.
- 12 Tout ce que nous sommes actuellement en droit d'attendre d'une hypothèse à propos de l'hérédité est qu'elle nous fournisse une explication physiologique plausible de deux ensembles de faits ; la reproduction chez la descendance de caractères qui appartiennent à l'espèce – c'est-à-dire, le maintien du type ancestral – et l'apparition de

nouvelles caractéristiques, sans lesquelles aucune évolution ne se produirait. Toutes les hypothèses qui ont été présentées au cours des cinquante dernières années visaient ce double but ; mais il y en a seulement deux – l’hypothèse de la pangenèse par Darwin, et celle du plasma germinatif chez Weismann – qui se partagent aujourd’hui les suffrages des biologistes.

- 13 Tout le monde connaît plus ou moins l’hypothèse de la pangenèse. En suivant l’idée avancée par Spencer des « unités physiologiques », Darwin suggéra que l’ensemble des cellules du corps d’une plante ou d’un animal diffusaient durant leur vie des particules vivantes extrêmement petites qui sont capables, comme des cellules ou des spores, de se multiplier par subdivision, et ainsi de reproduire leurs cellules-mères. Darwin leur donna le nom de *gemmules*. Étant extrêmement petites, les gemmules circulent à travers tout le corps, traversent les membranes des cellules, et se rassemblent finalement dans les cellules reproductrices de l’individu, qui contiennent en conséquence des représentants de toutes les cellules et de tous les groupes cellulaires de l’organisme dans son entier. Chaque organe, chaque tissu, chaque os, muscle, nerf, vaisseau sanguin, et ainsi de suite, possède ses gemmules qui le représentent dans les cellules reproductrices. Et lorsque vient le moment pour ces cellules de reproduire un nouvel être, elles lui transmettent les gemmules capables de reproduire tous les traits de la race, ainsi que, jusqu’à un certain point, les modifications dont les parents ont pu être affectés au cours de leur propre existence.
- 14 Disons ainsi que les cellules germinatives d’un cheval d’attelage contiendraient des gemmules capables de reproduire tous les organes typiques et les caractères d’un cheval d’attelage d’une certaine race, et elles porteraient également des traces des changements que le cheval,

en tant qu'individu, aurait subis durant sa vie en conséquence d'une bonne ou d'une mauvaise alimentation, de trop d'exercice, etc.

- 15 L'hérédité des caractères « acquis » de la race comme de l'individu devient ainsi plus ou moins compréhensible. Mais compte tenu de notre ignorance actuelle de la vie interne des tissus organiques, la difficulté consiste à concevoir comment les gemmules sont transportées de l'endroit où elles se forment jusqu'aux cellules reproductrices. Comment peuvent-elles y avoir accès dans des proportions appropriées et pourquoi, plus tard, lorsque le germe entame son développement embryonnaire, entrent-elles en action selon une stricte succession, chaque groupe au moment qui convient ? Il est certain que ces difficultés sont importantes ; et cependant, malgré tout cela, l'hypothèse de la pangenèse explique si bien divers aspects de l'hérédité que le Professeur Delage, auteur d'un ouvrage fouillé sur le sujet, a tout à fait raison de dire que toutes les hypothèses ultérieures qui ont conservé l'idée d'« unités représentatives » n'ont rien ajouté de substantiel à l'explication proposée par Darwin. ¹³ Pourtant, le fait est que l'hypothèse de la pangenèse, y compris avec la tentative d'amélioration apportée par Brooks ^{vi}, n'a pas encore trouvé un grand soutien et, au moins pendant quelque temps, l'hypothèse de Weismann – avant qu'il ne soit contraint d'y introduire l'hypothèse de la sélection germinative, rassembla la majorité des suffrages. ¹⁴

III

- 16 Weismann partait de l'idée que l'hérédité des caractères acquis par les individus sous l'action directe des circonstances ambiantes n'est pas nécessaire pour expliquer l'évolution. La variation n'est pas quelque chose qui provient de l'extérieur : elle provient de l'intérieur – des

organismes eux-mêmes, et elle est régulée par la sélection naturelle qui, étant donné les variations spontanées du plasma germinatif, suffit pour expliquer l'ensemble des adaptations des organismes à leurs conditions d'existence. Néanmoins cette hypothèse va tellement à contre-courant des tendances de la science empirique moderne, que je me suis reporté aux premiers écrits du professeur de Fribourg afin d'y trouver quelques indices sur son origine. Si je ne me trompe pas, un essai écrit en 1876, dans l'idée de concilier les thèses de Darwin avec une conception téléologique de l'évolution, contient un tel indice. ¹⁵

- 17 Karl Von Baer ^{vii}, dans sa critique de l'hypothèse darwinienne de la sélection naturelle, avait fait remarquer que ceux qui suivent cette hypothèse étant conduits à nier de plus en plus « tout but » dans l'évolution – et que l'on ne pourrait accorder de reconnaissance scientifique à cette hypothèse à moins qu'elle n'admette une tendance universelle en direction d'un certain but. ¹⁶ Ce à quoi Weismann, après avoir cité ces lignes avec approbation, tout comme celles de Hartmann ^{viii} qui considérait l'évolution comme un « chaos insensé de forces stupides et capricieuses », ajouta qu'il était en réalité nécessaire de « combiner, au sein d'une théorie de l'évolution, le principe téléologique avec une conception mécanique ». Auparavant, il pensait que c'était impossible. Il allait désormais prouver que c'était *inévitabile*.

- 18 Baer (écrivait-il) a raison car « on ne peut vraiment pas envisager les phénomènes de la nature organique et inorganique comme le fruit d'un accident. On ne peut les concevoir qu'à la manière d'un processus dirigé en accord avec un certain plan général » (p. 315). Et il en venait à cette conclusion : « nous ne devons pas hésiter à reconnaître l'existence d'une force agissant selon un but (*einer zweckt tätigen Kraft*) ; nous ne devons simplement pas nous la représenter en train d'intervenir directement dans le mécanisme de l'univers, nous devons

plutôt la considérer *derrière* le mécanisme, comme une cause finale. »

17

- 19 La causalité et la finalité – écrivait-il plus loin – ne sont en rien exclusives l’une de l’autre ; nous les voyons combinées dans une montre, par l’action de l’horloger ; et elles sont combinées de manière analogue dans l’univers par « le Mécanicien de l’univers ». « La contradiction apparente entre la téléologie et le mécanisme peut être conciliée », et il concluait avec ces termes éloquents qui donnent la clé de ses conceptions ultérieures de l’hérédité : « Pourquoi ne devrions-nous pas revenir à l’idée d’une “matière dotée d’âme” ? » 18
- 20 Cette matière dotée d’une âme immortelle – cette conciliation du déterminisme et de la téléologie – trouva, suis-je porté à penser, son expression dans le « plasma germinatif » immortel de Weismann. Il s’agissait à l’évidence du « mécanisme téléologique » par lequel on pouvait éviter dans la nature le « chaos insensé de forces capricieuses », mis en avant par Bacon et Darwin.
- 21 Afin d’éviter le reproche adressé par Hartmann, Weismann élimina de son hypothèse de l’hérédité la possibilité même du facteur de l’évolution présenté par Buffon et Lamarck – l’action directe du *monde ambiant*, et les effets de l’emploi ou du manque d’emploi. Nier que ces effets s’exercent sur les *individus* était impossible, ils sont évidents ; mais leur transmission héréditaire, maintenait-il, était *inconcevable, impossible*. C’est sur ce postulat, emprunté à sa conception de l’évolution, qu’il bâtit son hypothèse de l’hérédité. Les cellules germinatives qui permettent la reproduction de l’individu ne sont pas issues, soutient-il, des cellules et des tissus du corps de l’individu, à l’instar des gemmules chez Darwin. Elles représentent une particule de matière « immortelle », transmise aux nouveaux êtres vivants – immuable quant aux caractéristiques essentielles de sa structure chimique et moléculaire – depuis leurs plus lointains ancêtres

unicellulaires. Chaque individu la reçoit de ses parents, et la conserve tout à fait indépendamment de ses organes, tissus et des cellules du corps (les cellules « somatiques »), de manière à la transmettre, inchangée, à sa descendance. Telles étaient, à tout le moins, les idées de Weismann lorsqu'il présenta son hypothèse dans les années 1883-1885. 19

- 22 En ce qui concerne la structure du plasma germinatif, l'hypothèse de Weismann diffère également de l'hypothèse de la pangenèse chez Darwin sur un point essentiel. Le plasma des germes n'est pas composé de gemmules capables de reproduire par subdivision les cellules d'où ils proviennent. Ils contiennent également des *Anlagen*, i.e des « prédispositions », des « tendances » de nature moléculaire ou chimique, à produire tel ou tel cellule, tissu et organe. Lorsque le germe commence à se transformer en embryon, ses unités physiologiques *déterminent* uniquement la production de cellules, tissus et organes d'un caractère défini ; c'est pourquoi Weismann leur a donné le nom de *déterminants*. Il existe un groupe de déterminants pour chaque nouvelle ligne de croissance dans l'embryon tirant son origine de chaque nouvelle subdivision de ses cellules : pour la surface de la peau et les membranes internes – pour chaque partie du corps, y compris des singularités locales et très petites, telles que, par exemple, une touffe de cheveux gris héritée au sein d'une famille. Par ailleurs, il existe une forte hiérarchisation des déterminants chez Weismann. Il existe des déterminants de chaque bras, qui commandent le développement du bras dans l'embryon, et il existe des déterminants subordonnés qui contrôlent le développement de chaque doigt, chaque ongle, chaque muscle, etc., du bras et de la main. Le développement de l'embryon rappelle ainsi la mobilisation d'une armée, dont les déterminants sont les officiers et les sous-officiers, qui organisent ses différentes parties.

IV

- 23 La plupart des processus de l'hérédité se déroulent malheureusement dans un domaine qui demeure encore invisible pour nos meilleurs microscopes. Nous nous trouvons par conséquent réduits à construire des représentations mentales purement hypothétiques, plus ou moins probables, de ces processus, et compte tenu de l'impossibilité de vérifier laquelle de nos images mentales s'approche le plus de la réalité, cela n'aurait pas valu la peine d'en débattre depuis des années. Néanmoins, même des représentations de ce type peuvent avoir une valeur scientifique. Il importe peu que nous nous représentions l'hérédité comme la transmission de « gemmules » auto-répliquantes, ou de « prédispositions » et de « déterminants ». Mais si l'on prouvait, ou que l'on rende seulement très probable, que les cellules germinatives *ne peuvent pas recevoir*, de la part des cellules corporelles, des impressions capables de les affecter dans le même sens que les cellules du corps sont affectées par le milieu, alors un argument important aurait été présenté contre la transmission héréditaire des caractères acquis. C'est la *raison d'être* de l'intérêt que nos meilleurs biologistes développent pour l'hypothèse de l'hérédité défendue par Weismann. Á la base de cet intérêt, il y a le désir de savoir : la physiologie moderne avait-elle raison lorsqu'elle soutenait (pour parler à la manière de Cuvier) que « tous les organes d'un animal représentent un système unifié, dont toutes les parties agissent et réagissent les unes sur les autres, de sorte qu'aucune modification ne peut avoir lieu dans l'une sans produire des modifications *analogues* chez tous les autres ? » Ou alors, comme Houssay l'exprime dans *La forme et la vie* : Darwin et Lamarck avaient-ils raison lorsqu'ils pensaient que l'hérédité chez l'individu est une résultante de *l'ensemble* des forces extérieures qui ont agi sur ses ancêtres – de

l'ensemble des variations, anciennes et modernes, qu'ils ont subies ? Dans un prochain essai, nous verrons ce que les informations issues des expériences directes effectuées durant les vingt-cinq dernières années ont mis en notre possession afin de résoudre le problème. Voyons pour le moment dans un premier temps comment se présente la question d'un point de vue théorique : qu'est-ce que notre connaissance actuelle des processus de l'hérédité – au point où elle en est arrivée – a à nous dire sur cette question ? Nous jetterons par la suite un regard sur les différents points remportés lors des discussions menées dans le cadre complexe des hypothèses de Weismann.

- 24 Pour commencer, il a été prouvé qu'il était faux d'opposer les *cellules corporelles* aux *cellules germinatives*, ou cellules reproductives. ²⁰ Le plasma germinatif ne se limite pas seulement aux cellules germinatives. Au contraire, il est contenu, dans un état de différenciation plus ou moins avancé, dans les noyaux de toutes les cellules. Par conséquent, l'idée d'une sorte de sanctuaire occupé par les cellules germinatives, inaccessible aux influences qui modifient les cellules du corps, est apparue hautement improbable.
- 25 Un autre pas dans la même direction fut réalisé lorsque Maupas, Oscar Hertwig et Max Verworn ^{ix} démontrèrent combien le protoplasme du noyau de chaque cellule reproductrice (le nucléo-plasme) était intimement relié au protoplasme qui l'entoure (le plasma cellulaire, ou cytoplasme). Loin d'accréditer l'idée que la transmission d'influences matérielles depuis le cytoplasme jusqu'au noyau devrait être impossible, les observations de ces éminents microbiologistes ont prouvé – comme Hertwig l'exprime – que le plasma cellulaire joue un rôle central dans tout le processus consistant à produire l'évolution, à tous ses stades.
- 26 Dans l'ensemble, mieux nous connaissons les processus qui suivent la fécondation, plus nous sommes convaincus du rapport intime qui

existe entre le plasma nucléaire et le plasma cellulaire qui l'entoure. Nous avons également appris que la membrane qui entoure le noyau n'est pas un obstacle pour ce rapport, et qu'un échange constant de substances élaborées dans chacun des plasmas se déroule dans les deux sens lors du processus de développement de l'embryon. ²¹ Plus encore. Chaque cellule étant un monde à elle-même, composé d'une variété d'unités physiologiques séparées ²², toutes les parties composant la cellule sont requises – nous dit-on – à un degré équivalent. ²³

- 27 Par ailleurs, Maupas a prouvé que chez les organismes unicellulaires (que l'on peut considérer analogues aux cellules germinatives des êtres multicellulaires) des modifications dans le plasma cellulaire, en raison d'influences extérieures, sont continuellement héritées ; ce qui prouve qu'elles sont transmises au plasma nucléaire – très probablement par l'intermédiaire de constituants cellulaires extrêmement fins passant à travers la membrane qui entoure le noyau. Tout compte fait, loin d'accréditer l'idée selon laquelle il est « inconcevable » que le plasma germinatif puisse refléter les changements qui se déroulent dans les cellules du corps, c'est le contraire que la recherche moderne rend de plus en plus probable.

V

- 28 Il y a vingt-cinq ans, lorsque notre connaissance de l'hérédité en était à ses balbutiements, il était possible de focaliser notre attention sur les merveilleux processus qui ont lieu dans un ovule fécondé (les processus de « caryocinèse »), que le microscope venait tout juste de révéler. Mais désormais nous devons adopter une vision plus globale du sujet. Voici un chêne imposant qui porte des centaines de milliers de glands, et chacun de ses glands contient une parcelle de plasma

germinatif capable de reproduire non seulement un certain type de chêne, mais cette espèce particulière qui a évolué depuis la période post-glaciaire dans une région géographique donnée, dans certaines conditions topographiques définies. Ou bien voici un pin qui, à une certaine époque de l'année, verse une véritable pluie de pollen dont chaque grain, aussi minuscule soit-il, est également porteur du plasma germinatif susceptible de transmettre à la descendance les aspects et les propriétés d'une variété locale donnée de pin. Plus encore, chaque bourgeon du chêne, chaque centimètre du tissu cambial d'un saule pleureur, chaque feuille d'un *Bégonia*, sont capables de reproduire à la fois l'espèce et la variété dont ils proviennent. C'est également vrai de l'animal, car lorsque vient le moment de l'éveil sexuel, la particule microscopique de plasma germinatif héritée des parents se multiplie à un degré tel qu'elle produit des millions de particules semblables, avant que l'une d'entre elles ne devienne le commencement d'un nouvel être vivant. Il suffit de penser à la masse prodigieuse d'aliments apportée chaque année au plasma germinatif afin de rendre possible une telle prolifération ; il faut se rendre compte que ses matériaux structurels sont collectés à partir de la totalité du chêne, du pin, de l'animal, qu'ils sont élaborés dans toutes ses parties et dès ce moment on verra avec évidence combien il est intenable pour un naturaliste d'affirmer que les changements qui se produisent chaque année dans la vie des cellules du corps n'ont aucun effet sur le plasma germinatif qui provient dans des quantités aussi énormes de ces mêmes cellules.

- 29 Mieux encore. Comme le Professeur Houssay le souligne dans son ouvrage complexe et intéressant *La forme et la vie*, la communication des unités physiologiques vivantes, au moins dans un sens – des cellules germinatives aux cellules du corps – est déjà un fait établi : la suppression des glandes reproductrices engendre une série d'effets

bien connus dans la structure du corps, et ces effets trouvent une explication dans ce que nous savons des glandes thyroïdiennes et des capsules surrénales. Bien que ces glandes et capsules ne disposent d'aucun canal excrétoire, les substances produites par leur activité cellulaire se répandent néanmoins à travers l'ensemble des cellules de l'organisme, soit par osmose ou d'une autre façon encore inconnue. Elles sont même si importantes pour la vie de l'organisme qu'une amputation complète de l'un de ces deux organes chez le chien conduit à une dégradation générale de sa santé, et à sa mort, alors que la guérison est amenée par une injection des produits de leur activité pris chez un autre chien. En ce qui concerne l'action réciproque, dans certains cas, des cellules du corps sur les cellules reproductrices, si elle n'est pas encore *prouvée*, elle est devenue très probable en raison d'un grand nombre de recherches modernes. ²⁴ Et nous en apprendrons certainement davantage sur ce sujet, désormais que la variation commence à être étudiée sous ses aspects *physiologiques* et *biochimiques*. Considérée sous ces deux aspects – les seuls véritables – toutes les discussions à propos de l' « impossibilité » pour une variation interne d'atteindre les porteurs matériels de l'hérédité dans les cellules reproductrices paraît complètement invraisemblable.

- 30 Nous savons déjà qu'il existe chez les plantes une relation entre les protoplasmes de l'ensemble de leurs cellules. Les membranes des cellules ne sont pas imperméables, et des filaments de particules de protoplasme extrêmement fines passent à travers les membranes cellulaires, d'une cellule à l'autre. Elles ont été bien saisies et décrites par de nombreux microbiologistes. ²⁵ Par ailleurs, les botanistes savent qu'une plante – y compris le plasma germinatif de ses cellules reproductrices – peut être reproduite par un bourgeon, une racine tubéreuse, une partie de sa tige souterraine, une partie de son tissu cambial, ou même par une feuille (chez le *Bégonia* et plusieurs autres

plantes). Par conséquent, chez les plantes, le plasma germinatif, *susceptible de reproduire un individu complet* (et non simplement la partie correspondante de celui-ci) est contenu *dans les cellules corporelles* de la tige, des branches, des feuilles. Et dire qu'il y mène une existence semblable à la Belle au bois dormant, en dehors des influences qui agissent sur les cellules du corps parmi lesquelles et grâce auxquelles il vit, se nourrit, se développe et se multiplie, est apparu comme une assertion si extravagante aux yeux de la plupart des botanistes (Nägeli, de Vries, Vines, ^x et ainsi de suite), qu'ils l'ont récusée immédiatement. Chez les plantes, à tout le moins, la minuscule particule de matière qui porte l'hérédité ne peut rien être d'autre que ce que Darwin en pensait : le résultat de toutes les influences qui ont agi auparavant pour produire la famille, le genre, l'espèce, et qui désormais se sont mises à agir pour produire l'individu doté de ses propres traits caractéristiques.

- 31 On pourrait avancer, évidemment, que si l'inaltérabilité du plasma germinatif est hautement improbable chez les plantes, elle est peut-être un fait en ce qui concerne les animaux. Dans ce cas, il se *pourrait* que les cellules reproductrices possèdent leur sanctuaire inaccessible. Néanmoins, la recherche moderne sur les processus de *régénération* chez les animaux a poussé de nombreux zoologistes à reconnaître également l'impossibilité d'un tel isolement du plasma reproductif.

26

- 32 Nous venons de remarquer que chez les plantes on observe que des filaments extrêmement fins de protoplasme relient les cellules entre elles. Mais les expériences que Siegfried Garten ^{xi} a conduites sur son propre bras ont prouvé l'existence de connections semblables entre les cellules épithéliales de l'homme ; et Heidenhain ^{xii} et Schuberg ²⁷ ont établi l'existence de ponts intercellulaires entre les cellules épithéliales et de nombreuses autres cellules des muscles et du tissu

conjonctif. Il se pourrait, bien entendu, que ces « ponts intercellulaires », ne soient que les moyens de transmission d'influx nerveux, mais il semble bien plus probable que de minuscules particules de matière vivante circulent parmi eux, comme elles le font chez les plantes. ²⁸ Bien entendu, nous n'en savons encore que peu à propos des communications intercellulaires chez les animaux, mais le peu dont nous disposons montre à tout le moins combien l'on doit se montrer prudent lorsqu'on affirme l'« impossibilité » de la communication entre les cellules du corps et les cellules germinatives.

- 33 On peut désormais considérer comme hautement probable le fait qu'une communication *existe* entre elles. En ce qui concerne le genre d'effets qu'une modification produite dans les cellules du corps peut occasionner sur le plasma germinatif des cellules reproductrices, nous allons les évoquer maintenant, après avoir passé en revue les faits qui nous ont été enseignés par une autre large série d'enquêtes sur la régénération, à propos de la dissémination du plasma germinatif dans tout le corps.

VI

- 34 Le fait principal que ces recherches ont établi est qu'alors que chez les plantes comme chez les animaux le plasma germinatif est disséminé dans le corps tout entier, ce même plasma germinatif est capable de reproduire non seulement les cellules dans lesquelles il est contenu, mais également des cellules de parties de l'organisme tout à fait différentes. L'extraordinaire pouvoir de régénération, non seulement de parties de tissus et de membres amputés, mais également, dans quelques branches du règne animal, de l'animal entier à partir d'une petite partie de celui-ci, modifie beaucoup de nos conceptions antérieures concernant l'hérédité. Il est bien connu qu'un élément

d'une taille de quelques millimètres carrés régénérera véritablement une hydre entière. Et lorsqu'on divisa une planaire en neuf morceaux, sept d'entre eux régénérèrent l'animal entier. ²⁹ On a coupé un ver, le *Lumbriculus*, qui vit dans la boue des petits lacs et des étangs, en vingt-sept morceaux de deux millimètres de long, et chaque morceau reproduisit la créature entière. Même les tritons, dont l'organisation est bien plus complexe, possèdent un étonnant pouvoir de régénération : c'est une chose connue depuis que Spallanzani ^{xiii} a vu l'un d'entre eux régénérer une patte amputée six fois d'affilée.

- 35 Le fait de régénération le plus frappant que l'on ait récemment découvert est qu'un organe peut être régénéré par des tissus totalement différents de ceux dont il tire son origine dans l'embryon.

³⁰ Par ailleurs, dans la plupart des cas le pouvoir de régénération ne provient pas de la surface d'amputation : il provient de cellules se situant loin de celle-ci, situées plus en profondeur dans le corps, et d'un caractère très différent. Nous constatons cela très bien chez la planaire, qui régénère sa tête, avec tous ses organes, après que l'ensemble de la partie antérieure de son corps a été sectionnée.

- 36 Il n'y a que deux explications possibles de ces faits : soit la totalité du plasma germinatif disséminée dans les cellules corporelles est capable de fournir les éléments nécessaires à la régénération de toutes les parties du corps, comme c'est le cas chez les plantes ; soit les particules de plasma germinatif, capables de régénérer une partie aussi importante que la tête, avec le cerveau, les yeux, la bouche, etc., sont disséminées dans certaines parties du corps, loin des cellules germinatives, et elles se portent à l'endroit nécessaire chaque fois que leur intervention est requise. Il s'ensuit dans les deux cas que le plasma germinatif, capable de reproduire d'autres parties que celles dans lesquelles il se trouve contenu, est en relation continue avec tout ce qui se produit dans le corps ; et quelle que soit l'hypothèse sur

l'hérédité que nous adoptons – l'hypothèse d'unités représentatives élémentaires (les « gemmules » de Darwin, les « stirpes » de Galton, les « micelles » de Nägeli, les « pangènes » de De Vries, les « déterminants » de Weismann), ou l'hypothèse d'un corps directeur central (les hypothèses « épigénétiques » de Hertwig, Delage et de nombreux autres), elle doit expliquer les faits que nous venons de mentionner.

- 37 Á cet égard, les recherches récentes de Josef Nusbaum et Mieczyslaw Oxner sur la régénération chez les Némertiens présentent un intérêt particulier, en ce qu'elles semblent ouvrir un nouveau champ de recherches. Les expériences ont été conduites sur un petit Némertien, le *Lineus ruber*, qui a été coupé en deux parties en des points différemment éloignés de sa face antérieure, et le processus de régénération a été étudié au microscope sur des spécimens vivants. Lorsque l'animal était sectionné en deux parties juste derrière le ganglion cérébral et au-dessus du début du tube digestif, de manière à ne plus laisser la moindre part de ce dernier organe sur sa face antérieure, la face postérieure se trouvait néanmoins régénérée en entier, y compris l'ensemble du tube digestif. La régénération intégrale d'un organe si important était ainsi accomplie par un autre organe, duquel le premier est tout à fait indépendant, à la fois sur le plan anatomique et génétique. Le nouvel organe s'était développé « en conséquence d'une re-différenciation des éléments d'un organe voisin et tout à fait différent ». 31
- 38 Les mêmes expériences ont établi un autre fait encore plus intéressant pour toutes les théories de l'hérédité. Il s'agit de la part prise dans la régénération par les prétendues « cellules errantes ». Dès que le processus de régénération avait débuté, ces cellules s'activaient, et agissaient comme des phagocytes ; elles absorbaient des particules de matériaux de réserve logés dans les tissus, ainsi que les grains du

pigment, puis se trouvaient elles-mêmes absorbées par les cellules des parties régénérées, et aidaient ainsi la croissance de cette dernière.

- 39 À partir des quelques faits que nous venons de mentionner, il est déjà évident que les recherches concernant la régénération n'apportent aucun soutien aux hypothèses sur l'hérédité qui n'accordent aucune place à l'hérédité des modifications acquises par les cellules du corps. En réalité, lorsque Weismann bâtit son hypothèse dans les années 1883-1885, il prêta très peu attention à la régénération. Mais à la suite des travaux de Götze et de Fraisse ^{xiv} il dut la prendre en compte, ce qu'il fit dans *Germ-Plasm*, publié en 1892. Götze montrait que lorsque la patte amputée d'un triton est régénérée, toutes les parties de sa patte – ses os, ses muscles, le tissu conjonctif, les glandes muqueuses, les nerfs et les vaisseaux sanguins – se trouvent régénérées dans leur entier. Ce qui donnait lieu à la question suivante : d'où peuvent provenir les déterminants qui « organisent » la régénération ?
- 40 Weismann répondit à cette question en ajoutant une nouvelle hypothèse à celles qu'il avait déjà établies. Les cellules qui sont capables de produire la régénération – écrivit-il dans *Germ-Plasm* – doivent contenir, en plus de l'idioplasme principal (*Haupt-Idioplasm*), un idioplasme additionnel (*Neben-Idioplasm*), constitué des déterminants des parties qu'il lui faudrait régénérer. « Ainsi toutes les cellules de l'os de la patte [antérieure] amputée doivent contenir, outre le déterminant n° 2, également les déterminants 3 à 35 de l'idioplasme additionnel, dans la mesure où il leur faut reconstituer toute la succession des os dans la patte antérieure ». ³² Par ailleurs, il existe un nombre suffisant de « lieutenants » ou de « déterminants de réserve » (*Ersatz-Determinanten*) situés le long de « circuits germinaux » se déployant des cellules reproductives jusqu'aux différentes parties du corps. Il existe même deux ensembles de déterminants de réserve différents dans les parties centrales du

Lumbriculus :l'un destiné à régénérer, en cas de besoin, la partie antérieure de l'animal, et l'autre destiné à régénérer sa partie postérieure. ³³

- 41 L'on pourrait être tenté de traiter toutes ces suggestions comme une simple œuvre d'imagination ; mais n'oublions pas ce que Tyndall ^{xv} disait dans l'une de ses brillantes conférences à propos de l'imagination en tant que guide de la recherche scientifique. Supposons que ce que l'on imagine corresponde jusqu'à un certain point à la réalité. Quel en serait le résultat ? Et bien l'« impossibilité » pour le plasma germinatif d'être exactement influencé par les modifications des cellules du corps – l'« inconcevabilité » de ce processus serait irrémédiablement éliminée !
- 42 Une nouvelle fois nous nous trouvons contraints de reconnaître l'existence d'un rapport étroit entre les cellules germinatives et les cellules du corps. Ce fait est établi de plus en plus fermement. Il ne reste plus qu'à voir de quel type de rapport il peut s'agir. Les cellules germinatives ne sont-elles pas influencées par les changements qui ont lieu dans les cellules corporelles dans le même sens que ces dernières, de manière à pouvoir reproduire les changements chez la descendance ?

VII

- 43 L'un des principaux résultats du débat qui eut lieu dans les années 1880-1893, et dans lequel Herbert Spencer joua un rôle de premier plan ³⁴, fut la définition plus précise du rôle exact de la sélection naturelle dans l'évolution de nouvelles espèces. ^{xvi} On a pu montrer que la sélection naturelle ne peut être à l'origine de ce que l'on appelle la variation « déterminée » ou « cumulative », à moins qu'une cause affectant de nombreux individus dans le même temps, dans la même

direction et durant une succession de générations, ne soit à l'œuvre. Un grand nombre de biologistes ont par conséquent cherché l'origine de la variation – comme Darwin l'avait fait – dans l'action directe du milieu ambiant ; tandis que ceux pour qui l'essentiel était de répudier le détestable « facteur lamarckien » ont suivi leur porte-parole, Weismann, qui maintenait à cette époque la *Allmacht* – la « suffisance » de la sélection naturelle.

- 44 Weismann, néanmoins, abandonna bientôt cette position, car il pensait avoir trouvé l'origine véritable de la variation dans la reproduction sexuelle, *i.e* dans le mélange des plasmas germinatifs des deux parents durant le processus de fertilisation, auquel il donna le nom approprié de *panmixie*.
- 45 Des recherches au niveau microscopique avaient montré, quelques années auparavant, que lors de la reproduction sexuelle un réel mélange des plasmas des deux parents se produit dans l'œuf fertilisé, après quoi une moitié des deux plasmas coalescents se trouve rejetée – la moitié restante servant seule au développement de l'embryon. Pour prendre un exemple familial, les choses se passent comme si deux jeux de cartes, l'un représentant les caractères hérités du père, l'autre les caractères hérités de la mère, étaient brouillés ; après quoi le jeu double se trouve divisé en deux parts égales, dont l'une est écartée tandis que l'autre est conservée. Le nombre de déterminants correspondant à l'immense variété des caractères de chaque parent étant extrêmement grand, les combinaisons possibles entre eux sont innombrables, et c'est la raison pour laquelle deux enfants des mêmes parents, ou même deux chiots issus de la même portée, ne sont jamais tout à fait semblables.
- 46 Il s'agissait de l'idée développée par Weismann en 1886 et 1891. ³⁵ Il était tellement emporté par elle qu'il voyait dans la panmixie la véritable cause de toute variation individuelle héritable – « la clé de

voûte de toute la structure » de la théorie de l'hérédité. ³⁶ Il rejetait par conséquent avec encore plus d'insistance la possibilité que le plasma germinatif fût influencé par des éléments extérieurs « dans la même direction que celle qu'empruntent des changements somatiques procédant de la même cause ». ³⁷ La seule source d'où pouvaient provenir des différences individuelles héréditaires était la reproduction sexuelle – la panmixie. « C'est *uniquement* de cette façon que des différences héréditaires individuelles *pourraient se produire et persister* » ³⁸ – uniquement de cette façon que de nouvelles espèces pourraient être engendrées avec l'aide de la sélection naturelle.

- 47 Il est inutile de préciser qu'une telle position ne pouvait être maintenue. On montra à ceux qui croyaient en l'entière suffisance de la panmixie en tant que cause de la variation que si on limitait la variation à la reproduction de caractères déjà existants, aucune évolution progressive n'aurait été possible, et Weismann lui-même dut reconnaître la force de cette remarque, de sorte qu'en 1904 il abandonna l'hypothèse de la panmixie dans son *Vorträge über die Descendenztheorie* (traduit dans la version anglaise sous le titre *The Evolution Theory*) :

Je considère encore à l'heure actuelle [écrit-il dans cet ouvrage] la panmixie comme le processus par lequel se produisent de nouvelles *re-combinaisons de variations* – un processus sans lequel la construction d'un monde organique infiniment riche dans ses formes et incroyablement complexe n'aurait pu avoir lieu. Mais je ne la considère *pas* comme la racine véritable des variations elles-mêmes, parce que ces dernières ne peuvent vraisemblablement pas dépendre d'un simple *échange* (*Austausch*) d'ids ; elles doivent plutôt dépendre d'une *modification* des ids [...] La panmixie, *i.e* la coalescence de deux plasmas, ne modifie certainement pas les déterminants : elle produit seulement autant de nouvelles combinaisons d'ids (les plasmas ancestraux). Si l'apparition des variations était limitée à cette cause, la transmutation des espèces et des genres n'aurait été possible qu'à l'intérieur d'un champ très limité. ³⁹

- 48 Mais abandonner ainsi l'hypothèse de la panmixie n'était pas suffisant. Toute hypothèse sur l'hérédité est vouée à indiquer la source de variations « définies » ou « cumulatives » qui accumulent de

génération en génération certains changements dans une direction déterminée. Selon la terminologie de Weismann, elle devait indiquer la cause possible d'une *modification continue des déterminants* du plasma germinatif dans une direction donnée.

- 49 Prenons, à titre d'illustration, l'exemple classique, dont l'explication a été donnée par le Professeur Marsh^{xvii}, de l'évolution du sabot du cheval à partir du doigt du milieu. Il se trouve dans ce cas que nous disposons de la lignée quasi complète des ancêtres du cheval actuel depuis l'Éocène ; et nous constatons comment, ces ancêtres ayant vécu dans des régions au sol dur, où une rapidité de déplacement accrue était un avantage, le doigt du milieu, qui finissait par devenir l'appui principal du pied, se développa graduellement de plus en plus, jusqu'à ce que son ongle devienne un sabot ; tandis que les autres doigts de pied, n'étant plus en contact avec le sol, cessèrent d'être utilisés et s'atrophiaient, de sorte qu'ils ne sont plus désormais que des phalanges. C'est cela que l'hypothèse des « déterminants » devait expliquer, sans admettre l'hérédité des caractères acquis, qu'elle rejetait.
- 50 Weismann s'y essaya au moyen d'une nouvelle hypothèse – celle de la « sélection germinale », ou de la lutte entre déterminants dans le plasma germinatif. À cette époque, Wilhelm Roux venait de publier un travail remarquable dans lequel il décrivait les besoins parfois contradictoires des différents organes par rapport au stock d'éléments nutritifs dans l'organisme en termes de lutte entre eux. Weismann appliqua la même conception aux déterminants à l'intérieur du plasma germinatif, et décrivit les effets de cette compétition en termes de « sélection germinale ».
- 51 Néanmoins, la nouvelle hypothèse ne contribua pas à résoudre les difficultés. Nous pouvons certainement utiliser le terme « lutte » comme une expression métaphorique décrivant des processus en

réalité bien plus complexes qu'une compétition pour des éléments nutritifs ; mais nous ne devons pas oublier les faits physiologiques qu'englobe notre expression vague – ces faits que Roux et ses collaborateurs étudient précisément à l'heure actuelle dans le laboratoire pour l'étude de la « mécanique de l'évolution », et dont l'*Archiv für Entwicklungsmechanik* est l'organe. Ainsi, si l'on en revient aux causes qui peuvent assurer au doigt médian sa « victoire » sur les autres doigts de pied, on constate qu'elles sont de nature physiologique ; à savoir, un usage accru du doigt de pied, qui conduit à une *stimulation* de ses tissus, et par conséquent à une *nutrition* accrue de ce doigt de pied. Mais de quelle manière ces changements de nutrition des différents doigts de pied affectent-ils les déterminants de ces doigts de pied, que contient le plasma germinatif ? Les affectent-ils, tout simplement ? Et si oui, y a-t-il un parallélisme entre les changements de nutrition des doigts de pied et la nutrition des déterminants respectifs ? Jadis, Weismann soutenait le plus absolument qu'il n'existe en rien une telle corrélation : même pas sous la forme d'une esquisse :

Je dois ainsi affirmer aujourd'hui, avec encore plus de fermeté que je ne l'ai fait auparavant (Weismann écrivit *Germ-Plasm* en 1892) que toutes les modifications durables, *i.e* héritables, du corps ont leur origine dans des modifications primaires des prédispositions des germes (*Keimesanlagen*), et que ni les mutilations, ni l'hypertrophie ou l'atrophie fonctionnelles, ni des changements qui se sont produits dans le corps en tant qu'effets de la température, ou de la nourriture, ou de tout autre influence du milieu, ne sont transmis aux cellules germinales, de sorte qu'ils puissent dès lors devenir héritables. 40

- 52 La transmission de différences de nutrition depuis les doigts de pied du cheval jusqu'aux déterminants de ces mêmes doigts, capable de provoquer une nutrition accrue des déterminants du doigt du milieu, ainsi qu'une réduction de l'alimentation des autres doigts, se trouvait ainsi absolument exclue. La sélection germinale n'ayant aucun rapport que ce soit avec la « lutte » opposant les doigts de pied, elle pouvait même aller dans la direction opposée et favoriser le développement de

tous les doigts à l'exception de celui du milieu, contrebalançant ainsi l'augmentation cumulative de ce dernier.

- 53 Ce n'est qu'en 1904, lorsque Weismann publia ses *Lectures on the Theory of Descent*, qu'il sembla faire une concession ; il reconnaissait que les effets de variations de nutrition peuvent contribuer à nourrir mieux et à développer certains déterminants plus que d'autres, auquel cas les organes qu'ils déterminaient augmenteraient également ; mais il ne se prononçait pas quant à la possibilité ou l'impossibilité de l'effet contraire : il ne disait pas que le développement d'un organe (du doigt du milieu, dans notre cas) devait produire un développement de force correspondant des déterminants de ce doigt, que le plasma germinatif contenait : il se contentait de ne pas le nier. ⁴¹
- 54 Ce n'est que dans un seul passage, où il évoquait les variations saisonnières de couleur chez les papillons, que Weismann reconnut que le changement à la fois dans le plasma germinatif et dans les ailes des papillons, se produit en fonction de la même cause – la température. Ce changement est hérité ; mais il ne s'agit, maintient Weismann, que d'une hérédité « apparente » d'un caractère acquis. Les changements dans le corps et dans le plasma germinatif ont simplement lieu en même temps.
- 55 Cette affirmation, totalement dénuée de preuves et impossible à prouver, rend évidemment absolument inutile toute poursuite d'une discussion sur l'hérédité des caractères acquis d'un point de vue théorique – tant que nous ne sommes pas capables d'étudier à la lumière du microscope les « déterminants », et les « biophores » encore plus minuscules dont ils sont composés, leurs « luttes » et leur « sélection ». Pour continuer avec notre exemple – s'il était établi qu'une nutrition accrue des déterminants de l'orteil médian d'un cheval est une question purement accidentelle : qu'elle peut se produire chez certains individus alors que chez d'autres chevaux ce

sont les déterminants des autres doigts de pied qui recevront un excès de nourriture – alors il n'existe pas de variation déterminée ; tout est à nouveau laissé à l'accomplissement de la sélection naturelle, et toute la discussion revient à son point de départ. Or, on admet le fait que les déterminants de l'orteil médian reçoivent un excès de nourriture, dès que cet orteil médian est mieux nourri à la suite d'un usage accru ; et dès lors il faut abandonner l'« impossibilité » pour le plasma germinatif d'être influencé dans un sens identique par les causes qui affectent les cellules du corps, affirmation qui devrait dans ce cas être reconnue clairement. Bien entendu, on peut résoudre la difficulté d'une troisième manière : quelque nouvelle suggestion hypothétique, encore plus difficile à vérifier, pourrait être avancée ; mais alors nous pénétrerions dans le domaine de la pure dialectique.

- 56 De toute manière, nous devons affirmer que la tentative de prouver l'« impossibilité » de la transmission héréditaire des caractères acquis et, comme le Professeur Osborne [sic] ^{xviii} le remarque, la tentative d'expliquer l'évolution sans reconnaître la transmission dont nous parlons, ont échoué. Nous pouvons donc désormais nous retirer du domaine de la spéculation en direction du domaine véritable de la science – l'étude expérimentale de la question. Nous disposons ici d'une telle masse de faits s'accumulant rapidement qu'il me faut réserver pour un autre article l'analyse des preuves expérimentales de la transmission des caractères acquis.

NOTES

1. *The Nineteenth Century and After*, July, November and December 1910.

2. Voir *Nineteenth Century and After*, November 1910, p. 861.
3. Voir *Nineteenth Century and After*, July 1910.
4. Voir par exemple les citations, tirées des travaux de Darwin, que Herbert Spencer présente sur cette question dans *Nature*, II, 414.
5. « La charge de la preuve appartient aux lamarckiens, qui croient en la transmission » – nous disent parfois les anti-lamarckiens anglais. Mais cette attitude, qui n'est pas rare dans les cours de justice, n'est certainement pas appropriée à des hommes de science. Si Darwin était encore parmi nous il aurait certainement entrepris depuis longtemps une série d'expériences bien planifiées afin de tester une proposition si fondamentale pour la théorie de l'évolution.
6. « The supposed transmission of mutilations », dans *Essays upon Heredity and Kindred Biological Problems* (Oxford, 1891, 2nd edition), I, p. 444-445.
7. *Vorträge über die Descendenztheorie* (2nd edition : Jena, 1904), II, 56.
8. Pour un examen de tous les cas en question, voir l'ouvrage capital du professeur J. Arthur Thomson, *Heredity* (London, 1898), p. 224-225. Des expériences contradictoires ont été jadis mentionnées dans un rapport américain, mais on n'en a plus entendu davantage à leur propos.
9. *The Variation of Animals and Plants under Domestication* (2nd édition, 1899), II, 391.
10. *Die Vererbung erworbener Eigenschaften*, 1903, cité par le Professeur T. H. Morgan dans son ouvrage majeur, *Experimental Zoology* (New York, 1907), p. 57. L'hérédité continue dans le temps d'une partie qui a été enlevée durant de nombreuses générations n'est même pas un argument contre l'hypothèse de la pangénèse, « car les gemmules provenant anciennement de la partie en question sont multipliés et transmise de génération en génération » (Darwin, *Variation*, II, 392).

11. Le Professeur T. H. Morgan, qui dans son ouvrage plus ancien, *Evolution and Adaptation* (1903) avait émis des restrictions concernant la valeur de ces expériences, a écrit la chose suivante dans son dernier ouvrage, *Experimental Zoology* (New York, 1907), p. 54 : « J'ai présenté de manière à peu près exhaustive les remarquables résultats de Brown-Séquard dans la mesure où ces expériences semblent avoir été menées à bien avec tant de soin, et les résultats sont présentés dans un tel détail, qu'il semble devoir être acceptés comme fondant l'hérédité des caractères acquis. » – La réponse de Weismann (*Vortrage über die Dscendenztheorie*, 2nd edition, II. 57, 58) consiste à répéter que « probablement » une infection microbienne a eu lieu. Il dit en outre qu'à partir du moment où la lésion elle-même n'était pas héritée, les expériences ne prouvent en rien l'hérédité d'un « caractère acquis ». Mais la raison pour laquelle l'hérédité d'une modification anatomique de parties de nerfs opérés, produisant chez la descendance les mêmes phénomènes morbides que ceux qui ont été provoqués chez les parents, ne devrait pas être considérée comme la transmission d'un caractère acquis, demeure inexpiquée.

12. On trouvera une excellente étude de la contribution critique de Weismann dans ce champ de recherches dans l'ouvrage de J. Arthur Thomson, *Heredity*.

13. Y. Delage et M. Goldsmith, *Les théories de l'hérédité* (Paris, 1909), p. 113-115. Le principal ouvrage de Delage s'intitule *L'hérédité et les grands problèmes de la biologie générale* (2^e édition ; Paris, 1903).

14. Au-delà de Spencer et de Darwin, la même idée de particules représentatives auto-répliquantes fut également développée par Francis Galton, par les botanistes Nägeli et De Vries, par l'anatomiste Kölliker, et par Oscar Hertwig. Mais je suis contraint de laisser de côté ces hypothèses extrêmement intéressantes. Le lecteur intéressé en trouvera l'analyse dans *Heredity*, du Prof. J. Arthur Thomson (London,

1908) et dans *Les théories de l'évolution* (Paris, 1909) de Delage et Goldsmith. Pour une excellente analyse critique du weismannisme, voir *An Examination of Weismannism* (London, 1893) par S. R. Romanes, *The Method of Evolution* (New York, 1900) par H. W. Conn et *Selectionsprinzip und Probleme der Artbildung* (Leipzig, 1908) par le Dr Plate.

15. A. Weismann, « Ueber die letzten Ursachen der Transmutationen », second essai de *Studien zur Descendenztheorie* (Leipzig, 1876), chapitre « Mechanismus und Teleologie », p. 314 et suiv.

16. « Soll der Darwinischen Hypothese wissenschaftliche Berechtigung zuerkannt werden, so wird sie sich dieser allgemeinen Zielstrebigkeit fügen lassen. Kann sie das nicht, so wird man ihr die Geltung zu versagen haben » (p. 315).

17. P. 324.

18. P. 327.

19. « Le fondement tout entier » de l'hypothèse de la pangenèse doit être abandonné : « il est impossible que la cellule germinative soit, comme elle est censée l'être, un exemplaire du corps tout entier » (*Essays on Heredity*, 2nd edition, 1891, I. 169). L'hérédité consiste dans le transfert d'une génération à l'autre d'une part de son plasma germinatif, contenant exactement les mêmes "prédispositions formatives" que celles qui étaient contenues dans le plasma germinatif des parents. « Il est possible de différencier les cellules germinatives du reste du corps ; [...] comme leur développement le montre, une opposition marquée existe entre la substance de cellules reproductives immortelles et celle de cellules corporelles périssables » (*Essays*, I. 73-74). Il n'existe aucun « moyen concevable » par lequel des modifications produites dans les cellules du corps par des facteurs extérieurs, ou par

l'emploi ou le manque d'emploi, pourraient être transmises aux cellules du plasma germinatif. (i. 172). Weismann n'affirmait pas que le plasma germinatif reste totalement hors de l'influence des forces qui résident dans l'organisme. [...] « L'alimentation et la croissance de l'individu doivent exercer une certaine influence sur ses cellules germinatives » ; mais il était enclin à penser que « l'influence de l'alimentation sur les cellules germinatives doit être très légère, et qu'il est *fort probable* qu'elle laisse la structure moléculaire du plasma germinatif *absolument intacte* ». « En fait », ajoutait-il, « jusqu'à maintenant, on n'a *jamais prouvé que des changements dans l'alimentation générale puissent modifier la structure moléculaire du plasma germinatif* » (Essays, i. 172-173)

20. Weismann dut le reconnaître en 1885 (Essays, i. 209-211)

21. Pour les idées de O. Hertwig, Max Verworn, C. Rabl et Fick sur ce point, voir les citations données par Hertwig, *Der Kampf um Kernfragen der Entwicklungs- und Vererbungslehre* (Jena, 1909), p. 44-45 et 107-108.

22. On trouvera des informations supplémentaires sur cette dernière question dans l'un de mes articles « Recent science » (*Nineteenth Century*, May 1892, p. 756 et suiv.).

23. Voir l'ouvrage suggestif de Rabl, *Ueber Organ-bildende Substanzen und ihre Bedeutung für die Vererbung* (Leipzig, 1906). Voir également E. Godlewski, jun., dans *Archiv für Entwicklungsmechanik*, xxviii, 278-378.

24. Houssay en mentionne quelques-unes dans *La forme et la vie* (Paris, 1900), p. 834 et suiv.

25. Voir, de O. Hertwig, *Die Zelle und die Gewebe*, qui est paru dans sa seconde édition entièrement remaniée sous le titre *Allgemeine Biologie* (Jena, 1906). Sur les échanges continuels de matière vivante entre les diverses parties des plantes, voir Prof. Jumelle, dans *Revue générale de botanique*, 1891, xiii. 332. *Physiology of Plants*, par W. Pfeffer (traduction

anglaise par A. J. Ewart, Oxford, 1903) contient également les informations les plus utiles dans ce sens. Ce sont ces ponts cellulaires qui donnèrent à Nägeli l'idée pour son hypothèse de micelles errant partout dans le corps de la plante, et se rassemblant finalement dans ses cellules reproductrices.

26. Les recherches sur la régénération promettent de nous fournir un réel aperçu des processus de l'hérédité. Mais elles sont déjà si nombreuses que tout ce m'est ici permis est de mentionner simplement un ou deux points en rapport direct avec la question des modifications héritées, et de renvoyer à des travaux tels que *Regeneration*, 1907, du Prof. T. H. Morgan (complété et remanié en collaboration avec le traducteur allemand, Max Moszkowski, 2nd edition, Leipzig, 1908) ainsi qu'aux mémoires originaux figurant en grand nombre dans l'*Archiv* de Roux, le *Zoologischer Anzeiger*, dans les publications de différents laboratoires zoologiques, et ainsi de suite.

27. S. Garten, dans *Archiv für Anatomie und Physiologie* (1895), p. 407-409 ; Heidenhain, dans *Anatomischer Anzeiger*, VIII. (1893), 404-410 ; Schuberg, dans *Sitzungsberichte* de la Würzburg Physico-medical Society ; ces auteurs sont cités par Eugenio Rignano, dans *La transmissibilité des caractères acquis* (Paris, 1908, p. 34-41)

28. La transmission des irritations le long de ces « ponts » – remarque O. Hertwig – est plus lente que celle d'un influx nerveux.

29. Voir, pour un large éventail de faits, *Regeneration* par T. Morgan.

30. C'est ainsi que O. Hertwig, dans son introduction à *Handbuch der Vergleichenden und Experimentalen Entwicklungslehre der Wirbelthiere*, Bd. I (1905), parle de l'étonnement causé dans les cercles d'anatomistes par la découverte de Colucci et Wolff, confirmée par Erik Müller et d'autres, qui montrait qu'après l'extraction complète du cristallin de l'œil d'un triton, un nouveau cristallin d'aspect tout à fait normal

s'était développé de nouveau – non à partir des cellules-souches originelles, mais à partir de l'épithélium du bord supérieur de l'iris, qui n'est en rien relié au cristallin lors de son développement embryonnaire.

31. Josef Nusbaum et Mieczyslaw Oxner, « Studien über die Regeneration der Nemertinen », i, dans Roux's *Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen*, Bd. xxx (Festband), t. 1, 1910, p. 115. Ces recherches – remarquent les auteurs – constituent un développement d'observations réalisées en 1909 par le Prof. Davydoff, et un processus similaire a été également décrit par

MM. Salonsky et Lebedinsky en 1897.

32. *Das Keimplasma*, p. 137.

33. *Das Keimplasma*, p. 169.

34. *Contemporary Review*, February to May 1893. Les articles de Spencer ont été réimprimés séparément sous la forme d'un pamphlet intitulé *The Inadequacy of Natural Selection* (Williams & Norgate, 1893). Le Professeur Marcus Hartog écrivit également un article important pour la même revue, « The Spencer-Weismann controversy », July 1893.

35. « The significance of the sexual reproduction in the theory of natural selection » dans *Essays*, i. 257-342 et « Amphimixis ; or, the essential meaning of conjugation and sexual reproduction », dans *Essays*, ii. 99-222.

36. *Essays*, ii. 101.

37. *Essays*, ii. 190.

38. *Essays*, i. 296.

39. *Vortrage* (2nd edition), II. 163.

40. *Das Keimplasma : eine Theorie der Vererbung* (Jena, 1892), p. 518.

41. « Bien entendu (écrivait-il) nous ne savons rien de certain et rien d'exact sur les unités qui composent le plasma germinatif, nous n'avons pas de représentation définie des relations qui existent entre les changements qui ont lieu dans le déterminant et ceux qui ont lieu dans la partie qu'il détermine » ; nous ne sommes qu'en droit de supposer « qu'à un développement plus fort de l'un (le déterminant) correspond un développement plus fort de l'autre, et que l'inverse ne peut être vrai en même temps. Si le déterminant X disparaissait du germe, le déterminé X, disparaîtrait également du *soma*. Ainsi nous sommes également en droit de conclure, à partir du degré de développement d'un organe, sur la force (*Stärke*) de ses déterminants, et de considérer les variations *positives* et les variations *négatives* de l'organe et de ses déterminants comme des quantités correspondantes (*entsprechende Grössen*) » (Vorträge, II. 129).

NOTES DE FIN

i. C'est tout particulièrement dans cet article que prend forme la tournure « anti-weismannienne » des articles pour *Nineteenth Century*. August Weismann (1834-1914) s'étant d'abord orienté vers la médecine, il se tournera vite vers les sciences naturelles, intégrant en 1863 l'Institut zoologique de Fribourg. Il y passera sa carrière, en devenant le directeur. L'ouvrage *Der Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung*, publié en 1892, expose sa théorie de la continuité du plasma germinatif, source de la majeure partie des critiques adressées par Kropotkine au long des différents articles. À plusieurs reprises dans cet article et les deux suivants, Kropotkine énoncera que Weismann

avait dû revenir sur certains de ses anciens principes, et reconnaître une forme possible de connexion entre les cellules germinales et les cellules somatiques. Pourtant, rétrospectivement, l'histoire scientifique a retenu en Weismann le défenseur d'un darwinisme épuré de toute intrusion des facteurs lamarckiens.

ii. Isidor Rosenthal (1835-1915) : physiologiste allemand. Professeur à l'université de Erlangen. Recherches sur la respiration et la régulation de la chaleur chez les animaux à sang chaud. Éditeur du journal scientifique *Biologisches Zentralblatt*, qu'utilise souvent Kropotkine.

iii. Jan Ritzema-Bos (1850-1928) : botaniste et physiologiste hollandais. Directeur de l'Institut de phytopathologie à Wageningen. Expériences réalisées parallèlement, en 1894, sur les rats. Elles furent effectuées en même temps que celles de Weismann, dont on se sert souvent pour résumer son opposition à la thèse de l'hérédité des caractères acquis.

iv. Józef Nusbaum-Hilarowicz (1859-1917) : zoologiste polonais. Propagateur du darwinisme. Spécialiste d'anatomie comparée. Travaux en commun avec Mieczeslaw Oxner (1879-1944), zoologiste polonais qui avait la particularité de travailler en France, dans la baie de Villefranche (Alpes maritimes), pour des recherches sur la faune aquatique.

v. Charles-Édouard Brown-Séquard (1817-1894) : physiologiste et neurologue français (île Maurice). Docteur en médecine, professeur de physiologie et pathologie à Harvard (1864-1868), il succéda à Claude Bernard au Collège de France en 1878. Pionnier de l'endocrinologie et de la neurophysiologie, il étudia la physiologie de la moelle épinière. Il découvrit le rôle des glandes surrénales. Sa série d'expériences menées entre 1869 et 1891 sur des cochons d'Inde auxquels il avait sectionné le nerf sciatique et la moelle épinière, afin de déterminer si les descendants héritaient de l'anomalie, entre dans le cadre des

expériences « néo-lamarckiennes » autour de l'hypothèse d'une hérédité des caractères acquis.

vi. William Keith Brooks (1848-1908) : zoologiste américain. Directeur du département de biologie de la John Hopkins University, spécialiste d'anatomie et d'embryologie des animaux marins. Il a considérablement œuvré au développement de la cytologie, formé de nombreux spécialistes d'embryologie et proposé, dans les débats darwiniens sur l'hérédité postérieurs à la *Variation*, un approfondissement de l'hypothèse de la pangenèse (*The Law of Heredity*, 1883). Son ouvrage principal, *The Foundation of Zoology* (1899), est un recueil de conférences traitant de zoologie, mais encore de science et de philosophie en général.

vii. Karl Ernst von Baer (1792-1876) : naturaliste russe, d'origine allemande. Professeur d'anatomie à l'université de Königsberg en 1819, il entreprend des recherches sur l'œuf des mammifères. Renouvelant les théories épigénétiques, il postule une loi de ressemblance embryonnaire entre les vertébrés. Il poursuit ses recherches qui le conduiront à fonder l'embryologie. Il énoncera en 1828 plusieurs lois de développement : les caractères généraux apparaissent avant les caractères particuliers ; les structures les moins générales proviennent des plus générales ; au cours de leur développement, les animaux d'une espèce s'écartent de plus en plus de ceux des autres espèces. Il prend en 1834 la chaire de zoologie de Pétersbourg. Expédition en 1837 dans les régions arctiques. Ouvrage : *Histoire du développement des animaux* (1828-1837). Un des plus grands scientifiques de son époque, dont la loi de développement servit de fondement à Spencer pour établir la « loi d'évolution » qui soutient son système de philosophie synthétique.

viii. Karl Robert Eduard von Hartmann (1842-1906) : philosophe allemand. Disciple de Hegel, Schopenhauer et Schelling, il a laissé un

maître-ouvrage, *Philosophie de l'inconscient* (*Die Philosophie des Unbewussten*), paru en 1869. Il réagit fortement au matérialisme scientifique (celui-là même dont se réclamait Kropotkine) en vogue à l'époque.

ix. Émile Maupas (1842-1916) : zoologiste français. Il débute en 1878 des recherches sur les infusoires au Laboratoire de biologie marine de Roscoff (Bretagne). Au cours des années 1880, il se fait particulièrement remarquer pour des travaux sur les unicellulaires. Il a ainsi mis en évidence le processus de conjugaison : une forme de sexualité propre aux protozoaires ciliés, des unicellulaires eucaryotes munis de cils vibratiles moteurs. Correspondant de l'Académie des sciences pour l'anatomie et la zoologie en 1901.

Oskar Hertwig (1849-1922) : embryologiste et cytologiste allemand. Élève de Hæckel, professeur à l'université d'Iéna puis à celle de Berlin. Lors d'expériences menées sur l'oursin, il mit en évidence la réunion des gamètes lors de la fécondation, la première cellule d'un nouvel individu étant produite à partir de l'assemblage d'un gamète mâle et d'un gamète femelle. Il développa également l'embryologie comparée.

Max Verworn (1863-1921) : physiologiste allemand. Docteur en médecine pour des travaux sur les protozoaires. Professeur extraordinaire à l'université d'Iéna, puis à Bonn. Récompensé par de nombreuses distinctions académiques. Il est l'initiateur d'une physiologie générale, allant de la physiologie cellulaire à la physiologie neuronale. Auteur d'une *Allgemeine Physiologie* (1895). Il fonda la Revue de physiologie générale, à partir de 1902.

x. Carl Wilhelm von Nägeli (1817-1891) : botaniste et cytologiste allemand. Chaire de botanique à Fribourg en 1852, puis à Munich. Auteur d'une correspondance avec Gregor Mendel entre 1866-1873, Nägeli a ouvert la voie aux thèses de Weismann sur l'isolement du plasma germinatif en posant en 1884 l'existence d'un « idioplasme »,

autrement dit une partie du protoplasme représentant le substrat matériel de l'hérédité (l'autre partie, ou « trophoplasme », lui servant de substance nourricière). Weismann localisera cependant le plasma germinatif dans le noyau des cellules, alors que Nägeli concevait l'idioplasme comme un réseau parcourant tout le corps.

Sydney Howard Vines (1849-1934) : botaniste britannique. Enseignant à Oxford, membre de la *Royal Society* en 1885. Dirige la Société linnéenne de Londres de 1900 à 1904. Ouvrage : *Lectures on the Physiology of Plants* (1886) et plusieurs manuels de botanique.

xi. Siegfried Garten (1871-1923) : physiologiste allemand. Recherches de physiologie expérimentale à l'Institut Carl Ludwig de Leipzig.

xii. Rudolf Peter Heinrich Heidenhain (1834-1897): physiologiste allemand. Professeur à Breslau. Spécialiste de neurophysiologie, son travail a influencé fortement Pavlov.

August Schuberg (1865- ?) : zoologiste allemand. Travaux sur les protozoaires, et plus précisément les parasites des ruminants.

xiii. Lazzaro Spallanzani (1729-1799) : biologiste italien. Ayant reçu au séminaire une éducation jésuite, il se tourna vers le droit puis vers les sciences naturelles. Il deviendra l'un des plus grands scientifiques italiens, et obtint le poste de Directeur du musée de Pavie. Après des travaux sur la circulation sanguine, il s'intéresse majoritairement à la reproduction animale, notamment chez les grenouilles, les crapauds et les salamandres. Adversaire de la théorie de la génération spontanée (défendue notamment par Needham et Buffon), il soutenait les thèses de la préformation.

xiv. Paul Hermann Fraisse (1851- 1909) : zoologiste à l'université de Würzburg. Il travailla ensuite en tant que membre extraordinaire à l'Institut Leuckart de Leipzig, entre 1881 et 1896. A laissé de nombreux travaux en biologie du développement, réalisés à la fin des années

1870 et dans les années 1880 sur les capacités régénératives du triton ou encore sur les cirripèdes.

Alexander Wilhelm von Götte (1840-1922) : zoologiste allemand. Professeur associé à l'Institut de zoologie de Strasbourg à partir de 1877. Directeur du département de zoologie du Muséum de la ville à partir de 1880. Après un passage à l'université de Rostock, il finira sa carrière en enseignant à Strasbourg. Il fournit dans la même période que Fraisse de nombreuses expériences concernant les amphibiens. *Die Entwicklungsgeschichte der Unke* (Bombinator igneus), en 1875 ; *Ueber Entwicklung und Regeneration des Gliedmassenskelets der Molche* (1879).

xv. John Tyndall (1820-1893) : physicien irlandais. Grand physicien ayant travaillé particulièrement sur la diffusion de la lumière. A laissé son nom à l'« effet Tyndall », phénomène de dispersion de la lumière incidente dans un milieu trouble (contenant des particules de matière).

xvi. Cette épisode, tout à fait saillant, des controverses entre weismanniens et lamarckiens, a ainsi mis aux prises Weismann et Spencer. Dans ses *Principes de biologie* (1864), dans lesquels il avait forgé l'expression de « survie des plus aptes », Spencer maintenait, à côté des processus évolutionnaires d'équilibration *indirecte* – la sélection selon Darwin – l'influence de l'équilibration *directe* lamarckienne. Cette dernière permettait de rendre compte de tout un ensemble de phénomènes morphologiques, pensés comme des résultats de modifications fonctionnellement acquises, puis transmises et développées. Pour Spencer, des phénomènes de ce genre ne pouvaient être expliqués par la seule sélection naturelle. En ce sens, pour Spencer – comme pour Kropotkine – le mécanisme sélectionniste ressemble à un cas particulier de lois générales d'équilibration. En pleine controverse sur la question de l'hérédité, Spencer rédige en 1893 un article dans le n° 63 de *Contemporary Review*, intitulé « The

inadequacy of natural selection ». Ce à quoi Weismann répondra dans le numéro suivant par un article au titre définitif : « The all-sufficiency of natural selection. A reply to Herbert Spencer », orientant le darwinisme vers sa branche « dure », au-delà de tout compromis lamarcko-darwinien.

xvii. Kropotkine fait référence ici à une figure dessinée par le paléontologue de Yale Othniel C. Marsh (1831-1899), retraçant la phylogenèse du cheval. En 1876, à l'occasion d'une visite de T. H. Huxley aux États-Unis, devant se terminer par une conférence à la fondation John Hopkins, Marsh l'invita à réviser ses interprétations sur l'évolution des Équidés, à la lumière de sa collection de fossiles de l'Ouest américain. Contraint de modifier le contenu de son allocution en un temps restreint, Huxley demanda à son interlocuteur un diagramme figurant de manière condensée les nouvelles données disponibles. Marsh s'exécuta, et reproduisit plus tard le diagramme dans un article paru en 1879 pour l'*American Journal of Science*.

xviii. Henry Fairfield Osborn (1857-1935) : paléontologue américain, et président de l'American Museum of Natural History (en 1908). Concerné par les processus de l'évolution, ses travaux portent essentiellement sur les fossiles des vertébrés : *Evolution of Mammalian Molar Teeth* (1907) ; *The Age of Mammals* (1910) ; *Origin and Evolution of Life* (1917).

La variation héritée chez les plantes

Inherited variation in plants

NOTE DE L'ÉDITEUR

Publication originale : Pierre Kropotkine. « Inherited variation in plants », October 1914, *The Nineteenth Century and After*, vol. LXXV, n° CCCCLII, p. 816-836

- 1 Dans une série d'articles publiés dans cette revue, j'ai entrepris de résumer notre connaissance actuelle en ce qui concerne l'action directe des circonstances ambiantes, considérée comme un facteur de l'évolution de nouvelles espèces. Après avoir esquissé, dans un premier article ¹, le développement des idées de Darwin sur la question, j'ai ensuite analysé les recherches expérimentales sur les effets de conditions de vie modifiées chez les plantes et les animaux, menées au cours des vingt dernières années. ² Darwin ne vécut que le temps de saluer les premiers pas effectués dans cette direction. Mais, depuis lors, on a prouvé par les expériences les plus diverses que les changements dont nous croyions auparavant qu'ils requéraient des milliers d'années pour se produire par une sélection naturelle de variations accidentelles, sont obtenus en l'espace de la vie d'un

individu, par un simple changement du milieu, dans le champ d'expérience ou le laboratoire.

- 2 De nombreux biologistes pensaient que grâce à ces recherches la théorie de l'évolution allait reposer sur une base expérimentale solide. Néanmoins, à partir de 1888, Weismann et ses disciples commencèrent à récuser le fait que de tels changements puissent être hérités, et soient susceptibles de conduire à l'apparition d'une nouvelle espèce. C'est pourquoi j'ai discuté, dans un quatrième article ³, les hypothèses de Weismann. J'ai mis en évidence que l'origine de ses hypothèses était « anti-darwinienne ». Elles étaient nées, comme il le reconnut lui-même en 1876, de son désir de « combiner à l'intérieur d'une théorie de l'évolution un principe téléologique et un principe mécanique » – c'est-à-dire, la causalité et la finalité ⁴ –, ce désir le conduisant à admettre l'existence d'une « matière dotée d'âme », représentée par un plasma germinatif immortel. En ce qui concerne les modifications que Weismann dut incorporer à son hypothèse du plasma germinatif de manière à ce qu'elle concorde avec les faits établis, elles sont telles que désormais la différence entre lui et ceux qui admettent la transmission héréditaire de caractères acquis ne porte que sur les *moyens de transmission* (comme Delage l'a montré) – directs ou indirects – des influences extérieures aux cellules reproductrices. Le biologiste peut ainsi revenir une fois de plus à la recherche empirique, pour assurer par l'expérience jusqu'à quel point la transmission des caractères acquis se déroule effectivement.
- 3 Ce sont ces expériences qu'il nous faut désormais analyser, en limitant nos remarques aux plantes, et en réservant les recherches similaires sur les animaux pour une étude ultérieure. Il est vrai que les résultats de toutes ces recherches ont été obscurcis par de nombreux problèmes secondaires introduits dans les débats, de sorte qu'il n'est pas aisé de les résumer pour le lecteur ordinaire. Mais la récente parution de

plusieurs ouvrages généraux par Karl Goebel, Kammerer, Przibram, Semon ⁱ et L. Plate ⁵, chez qui ces questions sont discutées à fond, ainsi que l'intérêt fondamental de la question principale, me faciliteront, je l'espère, la tâche.

I

- 4 Il est bien connu que des arbres dont les feuilles tombent chaque automne dans notre zone tempérée tendent à devenir sempervirents lorsqu'ils poussent sous un climat humide et tropical. Une certaine modification de structure se produit dans ce cas, et permet à l'arbre de croître, de fleurir et porter des fruits sans que soit nécessaire une période de repos. Le fait est bien connu ; mais il était important de savoir si cette modification est transmise à leur descendance par les arbres ainsi modifiés, et si elle perdure lorsque cette dernière est cultivée sous un climat tempéré. On savait fort bien que de telles variations sont transmises par des greffes et des boutures. Mais l'on doutait qu'elles puissent être transmises par des graines. Or le Professeur E. Bordage ⁱⁱ, qui a passé douze ans à la Réunion, une île française de l'océan Indien, à l'est de Madagascar, donne aux deux questions ci-dessus mentionnées une réponse affirmative. Les pêchers obtenus à la Réunion à partir de graines d'arbres européens conservent totalement l'habitude de perdre leurs feuilles lorsqu'ils sont cultivés sous un climat plus frais à l'intérieur de l'île. Au contraire, si on les cultive sous le climat chaud et humide de la région côtière, ils ne la conservent que pendant un certain nombre d'années, et la période au cours de laquelle ils restent sans feuilles devient de plus en plus courte. En règle générale, au bout de dix ans ils restent encore sans feuilles durant six semaines chaque hiver ; et la plupart d'entre eux ont besoin de vingt années complètes à pousser

dans la ceinture littorale chaude et humide pour devenir presque sempervirents. Mais lorsque l'on plante, à la Réunion, des graines des arbres modifiés, elles produisent des individus ayant hérité du caractère verdoyant au même degré que l'avait acquis la plante-mère. Et ce caractère perdure dans la seconde génération, même lorsque l'arbre est cultivé dans la partie la plus fraîche de l'île, à une altitude de 3300 pieds, là où les pêchers dont les plantes-mères n'ont pas été préalablement modifiées par le climat tropical continuent à perdre leurs feuilles chaque automne. ⁶

- ⁵ Évoquant cette observation du Professeur Bordage, R. Semon remarque les pêchers de la Réunion ayant obtenu ce nouveau caractère en l'espace d'une génération, leurs descendants reviendraient probablement à l'habitude de perdre leurs feuilles s'ils étaient cultivés en Europe. ⁷ Ceci est très probable – mais à la condition que les plantes-mères n'aient conservé la structure acquise que pendant un petit nombre d'années. Un équilibre de forces qui s'établit rapidement peut être renversé avec la même rapidité, alors qu'un équilibre de longue durée nécessite une longue durée pour être renversé : on peut considérer ceci comme une loi générale de la nature. De toute manière, nous disposons ici d'une nouvelle habitude déterminée – qui est à l'évidence le résultat d'une structure modifiée – acquise dans un nouveau milieu, héritée au même degré, et conservée par la progéniture des individus modifiés, même lorsque cette progéniture est cultivée sous des conditions s'approchant de celles sous lesquelles l'étaient les grands-parents avant que les modifications n'aient lieu.
- ⁶ J'ai déjà parlé dans de précédents articles d'un autre exemple d'hérédité cumulative d'un caractère acquis, observé par Lesage. ⁸ En ce qui concerne la variation héritée des tiges et des racines, due à des changements de nutrition, nous en avons de nombreux exemples chez

nos plantes cultivées. Darwin les connaissait et les mentionnait en des termes que les biologistes modernes feraient bien de se remémorer : « mais pratiquement aucune modification », écrivait-il, « ne semble aussi aisément acquise qu'un élargissement succulent de la tige ou de la racine – c'est-à-dire, une réserve de nutriments confectionnée pour l'usage futur de la plante elle-même ». Et il mentionnait, à titre d'exemples de ce phénomène, nos radis cultivés, la betterave, le céleri-rave, la variété italienne du fenouil, ainsi que les expériences de M. Buckmann, ⁱⁱⁱ qui a démontré « à quelle vitesse les racines du panais peuvent être élargies, comme l'avait démontré Vilmorin dans le cas de la carotte. » ⁹

- 7 Dans tous ces cas, des variétés bien établies, *qui se propagent désormais par des graines*, ont été obtenues par la combinaison d'une variation héritée, cumulative et déterminée, due à un nouveau milieu, et de la sélection. La variation fut provoquée par le développement des descendants de plantes sauvages sous des conditions particulièrement favorables (sol riche, arrosage adéquat) ; les caractères acquis sous ces conditions furent hérités, et la variation continua à se développer jusqu'à un certain point ; alors une sélection s'opéra en favorisant la propagation des graines des individus qui présentaient la variation désirée, et en rejetant ceux qui ne la présentaient pas.
- 8 Je sais, bien entendu, qu'il existe aujourd'hui des biologistes qui considèrent comme « non scientifiques » les faits de variations héritées que Darwin avait empruntés aux horticulteurs et aux cultivateurs. Mais il n'est pas possible de relire l'ouvrage de Darwin sur *La variation*, où il analysait, passait au crible et discutait ces faits, sans reconnaître, tout à l'inverse, la pleine valeur scientifique des affirmations de Darwin. On comprend également en même temps pourquoi Darwin, à mesure qu'il avançait dans ses études sur la variation, attribua de plus en plus d'importance à l'action directe des

circonstances ambiantes pour la production des changements utiles sans lesquels la sélection naturelle n'aurait aucun matériau à trier. Je me permettrai même de dire qu'un grand nombre d'arguments avancés dans les débats des dernières années n'auraient jamais été imprimés si leurs auteurs avaient été aussi familiers avec *La variation* qu'ils le sont avec *L'origine des espèces*.

II

- 9 J'ai déjà mentionné dans un article précédent la remarquable série d'expériences menées par Gaston Bonnier, de l'Académie française des sciences, à propos des adaptations des plantes aux climats alpin et méditerranéen.¹⁰ Néanmoins, puisque dans la littérature des partisans de Weismann on ne mentionne pas du tout ces expériences, ou alors seulement leur partie initiale, il me faut une fois de plus revenir vers la partie alpine de ces expériences, et analyser leur portée pour la question de l'hérédité des « caractères acquis ».¹¹
- 10 L'essentiel de ces expériences peut être présenté en quelques mots. Disposant d'une grande variété de plantes provenant des plaines, le Professeur Bonnier les divisa chacune en deux parties, puis planta les deux parties dans des environnements différents : l'une en plaine, à basse altitude, et l'autre dans les Alpes, ou dans les Pyrénées, à différentes altitudes, jusqu'à 6600 pieds. Après un an ou deux, puis à nouveau quatre, six et huit ans après, les changements de forme générale et de structure anatomique qui s'étaient produits chez les plantes cultivées à haute altitude furent soigneusement décrits et illustrés par des photographies et des gravures. Dans plusieurs cas, Bonnier étudia également les modifications obtenues en cultivant des spécimens des mêmes plantes dans des congélateurs, dans un milieu obscur, et ainsi de suite, et les compara aux modifications obtenues

par un changement de climat. En définitive – et il s’agit d’une partie importante des expériences –, après que les plantes de basse altitude eurent poussé pendant une, deux, quatre et six années à une altitude alpine, certaines d’entre elles furent ramenées à basse altitude, et l’on y prit des notes sur la vitesse à laquelle les changements dans la direction opposée se déroulaient.

- 11 Il n’est presque pas nécessaire de souligner que les changements produits dans les aspects généraux, les caractères séparés, et la structure anatomique d’à peu près la totalité des plantes, après qu’elles eurent poussé sous un climat alpin, furent exactement ceux qui caractérisent les espèces alpines du même genre. Par ailleurs, ces changements étaient identiques à ceux qui se produisaient chez les plantes de basse altitude lorsqu’elles étaient cultivées dans des conditions imitant artificiellement celles du milieu alpin. Dans l’ensemble, Bonnier mena des expériences sur 105 espèces différentes appartenant à 34 familles différentes, et dans presque tous les cas les résultats furent identiques. Presque toutes les plantes plantées à haute altitude prirent, plus ou moins, les caractères des espèces alpines respectives ¹² : non seulement en ce qui concerne leurs aspects généraux, mais également dans leurs tissus et leurs cellules, où se produisirent des changements physiques profonds résultant des nouvelles fonctions accomplies par les cellules et les tissus. Par ailleurs, ces changements furent – pour utiliser l’expression de Darwin – « cumulatifs ». Ils augmentèrent d’année en année ; et ils acquirent de plus en plus de stabilité.

- 12 Les plantes alpines, comme tout le monde le sait, sont principalement pérennes. Leurs graines ne peuvent pas mûrir pendant le court été alpin, et elles se propagent par des bourgeons de leurs rhizomes, des « couronnes » (muguet de mai) ou des « marcottes » (fraises). Leur mode de propagation est donc *végétatif*. Les arbustes se propagent en

produisant de nouvelles tiges à partir de leurs racines, tandis que les herbes pérennes meurent à la fin de l'été, et que de nouvelles tiges – des plantes complètement nouvelles – se développent chaque année à partir des bourgeons des rhizomes, prenant chaque année un caractère de plus en plus clairement alpin. Par ailleurs, la structure interne du rhizome lui-même se modifie petit à petit. Ainsi, la plante dans son entier revêt un nouveau caractère alpin à un point tel que le biologiste ne peut faire autrement que la classer en tant qu'espèce alpine distincte. Plus encore. Si, à la suite de deux années passées dans les Alpes, une partie du rhizome de la plante modifiée est ramenée vers la plaine, elle produit pendant deux années des plantes dotées d'un caractère alpin. Mais qu'on laisse la plante sous un climat alpin pendant quatre ou six ans, et qu'alors seulement une partie de son rhizome soit portée à basse altitude pour se propager, ses bourgeons continueront de donner naissance à des plantes alpines dans les basses plaines durant quatre, cinq ou six ans. Malheureusement, ces expériences n'ont pas été poursuivies sur une période plus longue.

- 13 Ces faits observés par Bonnier, quelle lumière jettent-ils sur le rôle que joue l'action directe du milieu dans la production de nouvelles variétés et espèces ? Si nous posons cette question à un weismannien, il nous dira qu'ils ne jettent aucune lumière parce que les « habitudes alpines acquises sont restées entièrement personnelles ». C'est ce que le Professeur danois Wilhelm Johannsen ^{iv} affirme dans un très important ouvrage sur les éléments de l'hérédité. ¹³ Aucune propagation ne s'étant déroulée par des *graines*, une plante qui a poussé à partir des bourgeons d'un rhizome, ou d'un stolon d'une plante pérenne, demeure pour un weismannien le *même individu* ; peu importe l'ampleur de sa différence par rapport à ses ancêtres. Il n'y a pas de variation *héritée* : nous n'avons qu'une variation *individuelle*, dont personne – ajoute-t-on – ne conteste la possibilité, puisque nous

savons très bien que les individus varient lorsqu'ils sont placés dans de nouvelles conditions. Une propagation par bourgeons, comme celle qui se déroule par rhizomes, stolons, boutures, greffes, tubercules, etc., n'est à leurs yeux rien d'autre qu'une « subdivision du même individu ».

- 14 Pour ceux qui savent que nous devons des milliers de nouvelles variétés et espèces de plantes cultivées à la propagation végétative par boutures, tubercules, bulbes, greffes, etc., cette affirmation doit paraître assez étrange. Nos jardins et nos vergers regorgent de nouvelles variétés d'arbres fruitiers, de légumes, d'arbustes ornementaux, et de fleurs obtenues de cette manière ; et alors que la plupart d'entre elles se propagent encore par bourgeons, il existe beaucoup d'autres variétés, tels que les radis comestibles, les carottes, de temps à autre les tulipes, et ainsi de suite, qui se propagent également par graines, et « restent authentiques » cependant – c'est-à-dire qu'elles reproduisent la variété obtenue initialement par une propagation par bourgeon. Et nous nous demandons : pouvons-nous vraiment considérer les millions d'arbres fruitiers, de palmiers, de rosiers, de légumes, de dahlias, etc., que nos horticulteurs ont propagés pendant des années par boutures, greffes, tubercules et bulbes, comme des « subdivisions » des quelques individus qui étaient à l'origine de la nouvelle variété ? N'est-ce pas payer un trop lourd tribut à la dialectique biologique ? D'autant plus que, comme nous le savons, ou devrions le savoir aujourd'hui, la propagation par bourgeons n'est *pas* une simple subdivision des cellules corporelles d'une plante, comme l'avait décrit Weismann en 1888. Même en fonction de l'hypothèse du plasma germinatif de Weismann, chaque bourgeon d'un arbre, d'un rhizome ou d'un tubercule, s'il est capable de reproduire l'individu entier avec son plasma corporel et son plasma germinatif, contient le *même plasma germinatif* que celui qui est

contenu dans un ovule ou un grain de pollen. Par conséquent, ne ferions-nous pas mieux d'accepter la thèse de Darwin sur la question, lorsqu'il écrivait que « la différence entre la reproduction séminale et celle par bourgeons n'est pas aussi grande qu'à première vue ; car chaque bourgeon est dans un sens un individu distinct » ¹⁴ ? Chaque bourgeon contient, de toute manière, à l'instar de l'ovule, *le germe d'un nouvel individu complet*.

- ¹⁵ L'origine de la conception qui refuse de voir dans la propagation végétative l'apparition de nouveaux individus réside dans une des premières théories de Weismann. Lorsqu'il redonna vie, sous le nom de panmixie, à l'hypothèse du Professeur Brook (déjà réfutée par Darwin), selon laquelle *toute variation* est due à la *reproduction sexuelle*, il fut évidemment contraint de refuser le nom de variation héritée à la variation propagée de manière végétative. Mais l'hypothèse de la panmixie ne pouvait tenir ; elle fut bientôt abandonnée, y compris par son auteur ; et cet abandon fut également accompagné de celui de la différence fondamentale que Weismann avait essayé d'établir entre la propagation « séminale » et la propagation « végétative ».
- ¹⁶ En réalité, en 1888, au début de son travail sur l'hérédité, Weismann alla même jusqu'à nier toute transmission du plasma germinatif lorsqu'un bourgeon est transplanté grâce à une greffe ¹⁵ ; et ses continuateurs acceptèrent cette affirmation, et décrivirent donc les expériences de Bonnier comme une illustration d'une variation purement « individuelle ».
- ¹⁷ Ai-je besoin d'ajouter que Darwin, qui avait étudié la « variation par bourgeon » (c'est-à-dire la variation héritée grâce à la propagation par bourgeon) avec infiniment plus de précautions que Weismann en 1888, soutenait une thèse très différente ?

Nous avons constaté [écrivait-il] que les variétés produites par graines et par bourgeons se ressemblent si intimement quant à leur apparence générale qu'on ne peut les distinguer...La loi des variations analogues se vérifie avec les variétés

produites par bourgeons aussi bien qu'avec celles produites par graines. Les lois de l'hérédité semblent presque similaires entre les variétés séminales et les variétés issues de bourgeons. En définitive, les faits relatés dans ce chapitre prouvent combien étroitement et de manière remarquable une graine fertilisée et la petite masse cellulaire formant un bourgeon se ressemblent dans leurs fonctions. (*Variation*, chap. xi, vol. 1, p. 526-527 et 529 de l'édition 1905).

- 18 La même chose est vraie de Julius Sachs ^v, dont l'autorité dans le domaine de la physiologie des plantes sera difficilement contestée par les continuateurs de Weismann. Pour lui, dès que la connexion de la plante-fille avec ses parents a été détruite par la mort et la décomposition de la part la plus ancienne du stolon ou du rhizome, nous disposons d'une « nouvelle plante indépendante ». Dans de tels cas, Sachs évoque le fait que les « propriétés de la plante parente » sont ordinairement transmises à ses « descendants ». ¹⁶
- 19 En ce qui concerne Weismann lui-même, il fut bien entendu vite contraint de modifier ses thèses sur la propagation végétative ; et dans son ouvrage principal, *Das Keimplasma*, il ne déboucha pas seulement sur les mêmes conclusions que Darwin : il les exprima quasiment dans les mêmes termes. Évoquant les variétés obtenues chez les plantes cultivées, il reconnut que ceux qui voyaient dans « l'influence de facteurs extérieurs modifiés les causes de la modification » ¹⁷ avaient raison, et il admit, tout comme Darwin, l'*effet cumulatif* d'un milieu modifié.

Bien entendu, je n'entends pas par là [écrivait-il] qu'il n'existe pas des influences des circonstances ambiantes et de la nourriture qui, à la suite d'une action prolongée, ne seraient pas capables de modifier la plupart des déterminants d'une certaine partie du corps, pour produire ainsi des variétés purement climatiques, dans l'apparition desquelles la sélection naturelle n'a pris aucune part. ¹⁸

- 20 Et après avoir reconnu que lorsqu'il écrivit la première fois il n'avait pas « suffisamment mesuré à cette époque la *variation du plasma germinatif lui-même face à des facteurs directement agissants* », il ajouta ces mots, que je me permets de souligner :

La cause ultime des variations par bourgeons doit être la même que celle des variations par graines – à savoir, des différences dans l'alimentation du plasma germinatif, le mot

« alimenter » étant entendu dans son sens le plus général, incluant ainsi les variations de température, etc.

- 21 Dans un ouvrage encore plus tardif, Weismann revint une nouvelle fois à la propagation par bourgeons, et il abandonna alors définitivement ses anciennes idées sur les « greffes considérées comme des parties du soma » – c'est-à-dire, des cellules du corps seulement. Il finit par reconnaître le fait, bien connu de tout botaniste, selon quoi :

Un nombre énorme de cellules se trouve répandu sur le corps de la plante, dont chacune peut devenir, sous certaines circonstances, l'origine d'un bourgeon – c'est-à-dire qu'elle contient le plasma germinatif complet à l'état latent (*in einem gebundenen Zustande*), tel qu'il est nécessaire pour produire une plante complète.

- 22 Il évoque par conséquent « l'apparition d'un *nouvel individu* par le bourgeonnement ». 19
- 23 Tout cela paraît si élémentaire que je ne me serais pas attardé sur cette question s'il ne se trouvait pas de fervents weismanniens qui continuent de répéter l'erreur que Weismann fit lorsqu'il n'était, à l'évidence, pas suffisamment familier du sujet de la variation par bourgeons.
- 24 Il est certainement regrettable que depuis 1895 personne n'ait entrepris l'expérience de transplanter des plantes pérennes nées dans les Alpes à une altitude où leurs graines puissent mûrir, puis de les planter. Une continuation des expériences de Bonnier est hautement désirable. Mais les rejeter, telles qu'elles sont, en disant qu'elles ne traitent que de « variations individuelles », c'est une mécompréhension totale de la variation par bourgeons. Au contraire, lorsque nous nous souvenons que presque toutes les plantes alpines et arctiques qui se propagent par bourgeons et non par graines sont pérennes, et lorsque nous pensons à l'immense nombre de pérennes qui jonchent les bois, les plaines et les steppes de la terre, nous voyons quel très grand nombre de variétés et d'espèces ont dû être produites

précisément par la propagation par bourgeons, particulièrement pour la première flore post-glaciaire.

III

- 25 Nous devons au Professeur Georg Klebs une importante série d'expériences, soigneusement menées pendant plusieurs années afin d'étudier les modifications, ou « métamorphoses » comme il les appelle, obtenues chez les plantes sous l'influence d'un milieu modifié.
- 20 Ses premières expériences, principalement menées sur la joubarbe (*Sempervivum*), dont il parla devant la Royal Society lors d'une Croonian Lecture en 1910, ont été déjà mentionnées dans cette revue ; 21 mais ses expériences suivantes, traitant particulièrement de l'hérédité des « métamorphoses », présentent un intérêt encore plus profond.
- 26 L'idée directrice de cette dernière série était de cultiver les plantes dans un sol riche, dans un entourage chaud, et de couper les branches principales portant les fleurs (les « inflorescences terminales ») après leur production ; surgissaient alors des « inflorescences parallèles » – c'est-à-dire des branches en fleur poussant sur les côtés de la tige –. Les fleurs que portaient ces inflorescences parallèles, décrites par le Professeur Klebs comme des fleurs « néogéniques », présentaient un grand nombre de variations dans la quantité de leurs pétales et de leurs étamines, conséquences de la métamorphose de ces mêmes étamines qui s'étaient transformées en pétales, et choses semblables.
- 27 Des expériences supplémentaires prouvèrent que ces modifications étaient héritées. Lorsque l'on planta les inflorescences parallèles sus-mentionnées dans le sol, ou lorsque leurs fleurs « néogéniques » modifiées s'auto-fécondèrent et que l'on planta leur graine, il s'avéra que quelques-unes des modifications réapparurent à la seconde

génération, même lorsque celle-ci fut cultivée sous les conditions ordinaires de la culture de jardin. Chez certains individus elles furent même renforcées. Dans le même temps, d'autres modifications ne furent *pas* héritées, et le Professeur Klebs a l'intention de poursuivre de nouvelles recherches afin de déterminer quelles sont les conditions qui favorisent l'hérédité.

- 28 Dans une autre série de recherches le Professeur Klebs se pencha sur une espèce de *Veronica* qui n'avait jamais été cultivée, et qui présente très peu d'anomalies à l'état sauvage. Il cultiva des boutures de ces plantes sous diverses conditions : quelques unes dans un sol de jardin, d'autres dans des solutions nutritives, d'autres encore sous verre, ou dans un espace sombre. Après avoir obtenu, sous ces conditions, un développement de feuilles, au lieu de fleurs, sur les branches florissantes, et après avoir ainsi transformé les organes reproductifs et organes végétatifs, il planta ces branches, et les cultiva, de façon à obtenir des fleurs « néogéniques » (modifiées). Il rassembla et planta leurs graines, et les résultats, soigneusement décrits et mis sous forme de tableau, furent très intéressants.
- 29 Tout d'abord, en trois ans une espèce relativement stable de *Veronica* produisit un grand nombre de modifications que l'on ne connaissait pas auparavant, et qui n'existaient probablement pas auparavant. En ce qui concerne l'hérédité de ces modifications, et leur persistance après que les plantes eurent été ramenées à leurs conditions normales de développement, les résultats varièrent, à la fois pour les différents caractères nouveaux et pour les descendants de différentes souches. De toute manière, une tendance à la production de feuilles en lieu et place de fleurs fut en un sens héritée : elle persista lorsque les descendants d'une plante modifiée (obtenue dans une cage de verre) furent cultivés sous des conditions plus normales, dans un parterre

humide. Par ailleurs, la tendance à une métamorphose de feuilles fut « indubitablement accrue ». ²²

- 30 Dans l'ensemble les conclusions du Professeur Klebs peuvent être résumées comme suit : (1) « Il est possible d'obtenir la plupart des anomalies [les prétendues “sports” et “mutations”] , à l'instar des variations individuelles, par l'action de circonstances ambiantes modifiées' ; et (2) « La plupart des anomalies, après être apparues accidentellement chez des individus séparés, peuvent se transmettre à leurs descendants ; au moyen d'un bon apport de nourriture et de la sélection il est possible de les transformer en caractères de race héréditaires ». ²³ Puisqu'elles dérivent d'une vaste série d'expériences bien pensées, ces conclusions méritent une grande attention.
- 31 Il me faut faire une remarque supplémentaire à propos de ces recherches. En évoquant les « métamorphoses » qu'il a obtenues par expérience, le Professeur Klebs montre à quel point fut grand le service que Goebel a rendu à la biologie en prouvant que tout changement de forme dans une plante implique une modification dans les fonctions de certains de ses organes. Ce fait rend hautement improbable que l'évolution de nouvelles formes résulte d'une succession de modifications accidentelles des éléments du plasma germinatif.
- 32 En même temps, le Professeur Klebs a été conduit par ses expériences de plusieurs années à rompre entièrement avec la conception de l'espèce immuable, qui sous-tend encore beaucoup des discussions actuelles :

Toutes les propriétés d'une espèce – écrit le Professeur Klebs – quelque définitivement héritées puissent-elles sembler, peuvent subir une modification dans certaines limites. En réalité, elles doivent toutes être susceptibles de changements, dans la mesure où elles sont les produits, d'un côté, de certaines possibilités spécifiques données (*Fähigkeiten*), et de l'autre côté du monde extérieur en changement perpétuel. ²⁴ On ne peut décider que par des expériences jusqu'où la variabilité peut aller, ainsi que déterminer les conditions qui la causent. ²⁵

- 33 C'est le langage de Lamarck. Malgré tout, le Professeur Klebs ne surestime pas l'importance de ses expériences. Il reconnaît pleinement qu'elles ne résolvent pas la question de savoir s'il est possible d'obtenir expérimentalement de nouvelles espèces. Mais le fait même que certains changements, produits chez la plante-mère sous des conditions exceptionnelles, réapparaissent chez les jeunes plants de la seconde génération, lorsqu'ils sont cultivés sous des conditions normales, ne doit pas être minimisé. Et ce fait n'est pas isolé. On commence à connaître de plus en plus de faits similaires. Et même si l'on découvrait plus tard que dans des conditions normales les caractères nouvellement acquis disparaissaient petit à petit, le fait d'une transmission héréditaire aux générations les plus proches conserverait son importance. ²⁶ Cela rend certainement très probable le fait que les modifications produites par des changements du milieu, si elles ont perduré durant un nombre considérable d'années, seront donc conservées pendant une période plus longue. Et nous avons déjà constaté que les observations de Bordage et de Bonnier fournissent des indications dans le même sens.
- 34 Évoquant plus loin les innombrables expériences conduites dernièrement afin de vérifier les règles mendéliennes relatives aux croisements, dans lesquelles certains auteurs ont vu une réfutation de l'hérédité des caractères acquis sous l'influence de l'action directe du milieu, le Professeur Klebs fait une remarque très vraie. Lorsque nous obtenons des bâtards en croisant une variété de plante aux fleurs bleues avec une variété aux fleurs blanches, et constatons que les hybrides suivent les règles mendéliennes, nous ne devons pas oublier que sous certaines conditions extérieures les individus aux fleurs bleues produiront également des fleurs blanches, indépendamment de tout croisement, et les individus aux fleurs blanches, sous certaines conditions, pourront produire des fleurs bleues. ²⁷ On a nettement

prouvé le fait que les causes qui produisent des fleurs bleues, blanches et panachées sont transmises par hérédité dans certaines proportions ; mais il reste encore à étudier jusqu'où peut aller la variabilité des plantes sous des influences extérieures, de manière à modifier leurs formes, structures et couleurs. 28

IV

- 35 Le Professeur Zederbauer ^{vi} a réalisé quelques expériences intéressantes sur la variation héritée chez notre Bourse-à-berger (*Capsella bursa pastoris*). Il remarqua pendant un voyage en Asie mineure que cette herbe change petit à petit d'aspect le long de la route que l'homme suit depuis les steppes, à presque 3300 pieds d'altitude, aux pâturages les plus hauts, ou *jailas*, atteignant une altitude de presque 7000 pieds. Aux altitudes les plus basses la bourse-à-berger a une tige de 12 à 16 pouces de haut, au pelage épais, des feuilles semblables à celles des pissenlits et des fleurs blanchâtres. Aux altitudes les plus hautes – où, en dépit d'une recherche attentive, on n'en trouva que près des lieux de campement des bergers, ce qui montre que l'herbe a suivi l'homme – la même plante rapetisse (comme la variété *pygmae*, Holmboes), possède de longues racines, des feuilles petites, sèches ou « xérophytiques », et des fleurs rouges. Elle détient ainsi les mêmes caractères qui pour A. von Kerner ^{vii} et Bonnier étaient caractéristiques des plantes poussant sous un climat alpin. 29
- 36 Il faut conclure que la bourse-à-berger doit avoir été produite par les plantes de basse altitude, non seulement à partir d'une étude de son extension le long des routes empruntées par l'homme, mais également à partir du fait que la même variété d'altitude fut obtenue par expérience. Lorsque l'on planta dans les grandes Alpes, à Bremerhütte,

des graines des plantes de basse altitude, elles produisirent des plantes semblables aux plantes de haute altitude en Asie mineure. Inversement, lorsque des graines ramassées en Asie mineure à une altitude de 6700 pieds environ furent plantées au Jardin botanique de Vienne, « les organes d'assimilation [les feuilles] changèrent brutalement sous les nouvelles conditions de vie » ; tandis que « les organes reproducteurs (les fleurs et les graines), ainsi que ceux qui sont en connexion étroite avec eux (les tiges porteuses de fleurs), manifestaient au contraire une grande régularité de caractère, changeant très peu, voire pas du tout ». ³⁰ Durant quatre générations successives, en 1903-1906, les tiges et les racines ne présentèrent pas de changements substantiels, la forme de vie des plantes restant alpine, seules les feuilles étant modifiées. ³¹

- 37 Les résultats de ces expériences sont si certains que le Professeur MacDougal ^{viii}, qui était auparavant sceptique à l'égard d'une transmission héréditaire de modifications somatiques (les modifications des cellules du corps) ³², et qui accomplit actuellement un excellent travail au laboratoire du désert d'Arizona dans le but d'approfondir ces questions, a pleinement reconnu en 1911 l'hérédité des traits caractéristiques de la forme alpine. Ils constituent – écrivait-il – « clairement des réactions somatiques directes ; et qu'ils se soient fixés et soient devenus totalement transmissibles est démontré par le fait que sur une série de générations cultivées à basse altitude les caractères de la tige, tout comme ceux des branches reproductrices et des organes floraux, conservèrent leurs caractères alpins, bien que les feuilles, comme on pouvait s'y attendre, revinssent à une forme mésophytique dotée de larges lamelles. » ³³
- 38 Les observations et les expériences du Professeur Zederbauer sont ainsi particulièrement importantes, en ce qu'elles nous donnent un exemple, issu de la nature sauvage, de cette variation déterminée et

cumulative sous l'action directe du milieu, que Darwin avait fini par considérer nécessaire pour l'évolution de nouvelles variétés et espèces, avec l'aide de la sélection naturelle.

V

- 39 Les expériences menées par Schübeler ^{ix} sur le blé sont un exemple de variation héritée chez les plantes souvent cité, et également souvent contesté dans la controverse actuelle. Ce botaniste norvégien bien connu a écrit sur l'influence du climat sur les céréales dans les années cinquante du dix-neuvième siècle. Plus tard, il réalisa lui-même des expériences, principalement sur une variété de blé estival qui prenait ordinairement, en Allemagne, 100 jours en moyenne pour mûrir. Semé en Norvège, où les jours d'été sont plus longs, les plantes étant ainsi exposées plus longtemps à la lumière du jour, le même blé mûrit en 75 jours. ³⁴ Et lorsqu'après avoir été cultivées pendant quelques années en Norvège, les graines de ce blé furent semées en Allemagne, elles produisirent un blé qui mûrit bien plus vite qu'auparavant – à savoir, en 80 jours. On en conclut, par conséquent, que ce blé avait acquis à haute altitude un caractère qui avait été transmis à sa progéniture.
- 40 D'autres variations similaires ont été mentionnées récemment – les plus typiques étant celles que Wettstein a observées sur le lin, et Cieslar ^x sur les arbres.
- 41 Le Professeur de Vienne R. von Wettstein a mené des expériences pendant six ans sur le lin, et il a découvert que :
- Si nous examinons la même sorte de lin dans des régions soumises à un climat différent, nous constatons qu'il présente diverses adaptations aux conditions locales, à la fois en ce qui concerne le temps qu'il met à mûrir et différentes particularités de forme. Plus courte est la période chaude dans un endroit donné, plus rapide est le développement de la variété de lin cultivée en cet endroit. Et si l'on plante les graines de cette variété à un autre endroit, les plantes qu'elles

produisent ne prennent pas d'un seul coup la structure appropriée aux nouvelles conditions ; elles conservent pendant quelque temps leur adaptation aux anciennes conditions de vie. 35

- 42 A. Cieslar fit une observation semblable. Des arbres poussant à des altitudes diverses diffèrent, comme le savent les forestiers, quant à la rapidité de leur croissance. Ces caractères sont hérités. Lorsque l'on cultiva dans les basses vallées des pins et des mélèzes provenant de graines alpines, ils conservèrent le caractère de croissance lente. 36
- 43 Plusieurs objections ont été adressées aux conclusions de Schübeler, et elles s'appliquent également à celles de Wettstein, Cieslar et plusieurs autres, 37 les principales étant celles du Professeur danois W. Johannsen, l'auteur d'un ouvrage complexe sur les éléments de la science de l'hérédité. Il fit remarquer que le blé cultivé par Schübeler n'était pas une « race pure unique ». Comme toutes nos plantes domestiques, il représentait « une population », un mélange de différentes races. Certaines de ces races mûrissaient plus tôt que d'autres, et lorsque ce mélange, importé d'Allemagne, fut semé en Norvège, les variétés mûrissant rapidement parvinrent à maturité durant le court été nordique, alors que les variétés plus lentes du mélange ne mûrirent pas du tout. Il n'y avait donc *pas* de variation ; aucun caractère nouveau n'avait été acquis – il se produisit simplement une sélection inconsciente. Et lorsque l'on ramena les graines en Allemagne, les variétés à maturation lente avaient été éliminées. 38
- 44 Il se *pourrait*, bien entendu, que la suggestion de Johannsen soit correcte ; mais rien n'a pour l'instant été avancé pour lui donner une quelconque *probabilité*. On aimerait savoir comment il s'est fait que les « lignées pure à maturation rapide » n'aient pas été éliminées pendant le grand nombre d'années où ce blé estival fut cultivé en Allemagne, avant que ses graines ne soient transportées en Norvège. Qu'est-ce qui a empêché les individus dont les graines mûrirent en 80 jours de les

laisser tomber au sol lors des 20 jours supplémentaires pendant lesquels le blé se trouvait dans le champ avant que la récolte ne débute ? Nous savons, en effet, que lorsque le blé est mûr, un délai de deux ou trois jours dans la moisson implique la perte de 10 pour cent ou plus de la récolte. Et alors ne serait-il pas nécessaire de prouver que lorsque le blé allemand fut moissonné en Norvège, 80 jours au lieu de 100 après qu'il fut semé, seule une partie de la « population mélangée » était à maturité, de sorte que la récolte fut réduite en proportion ? Tant que cela ne sera pas fait, les suggestions du Professeur Johannsen ne pourront guère être considérées comme une réfutation des conclusions de Schübeler, Wettstein, Cieslar et beaucoup d'autres.

- 45 Il faut également ajouter que le D^r Nilsson-Ehle ^{xi}, qui a certainement acquis, à la Station expérimentale des semences de Svälof, en Suède, une vaste expérience des races de céréales « mélangées » et « pures », nous avertit face aux conclusions hâtives en ce sens. Ses expériences l'ont également conduit, comme le Professeur H. Nilssen [sic] ^{xii}, à la conclusion que les races anciennes de céréales, considérées jusque-là comme pures, représentent en réalité des mélanges de peut-être vingt ou trente races différentes. Mais il souligne aussi combien il est difficile de distinguer entre une hérédité de race et une modification individuelle fluctuante, causée par des conditions extérieures toujours fluctuantes. Les « races » se chevauchent, et « un léger changement du caractère moyen peut facilement être produit par les conditions extérieures qui ne sont jamais les mêmes dans le champ expérimental ». ³⁹ En fait, bien que l'on fasse attention à cultiver tous les individus d'une culture de race sous des conditions identiques quant au sol, à l'engrais, à la température, à l'humidité, et au soleil, ces conditions, comme Nilsson-Ehle le rappelle à ses lecteurs, ne sont pas entièrement réalisées. Les conditions extérieures – écrit-il – ne sont

jamais identiques entre deux parterres contigus, et c'est encore moins le cas sur différentes années. Et même pas – dois-je l'ajouter ? – pour deux plantes du même parterre, voire deux cosses, ou deux épis de la même plante. Les cultivateurs de Jersey connaissent très bien cela, et par conséquent ils prennent soin séparément de chacune des demi-douzaines de pommes, de poires, ou de grappes de raisin qu'ils choisissent pour une exhibition, ou pour les vendre à des distributeurs qui approvisionnent les dîners de gala en fruits de choix. C'est la raison pour laquelle des caractères tels que la taille ou le poids des haricots individuels, la nuance de la coloration des grains de blé ou d'avoine, et les choses du même genre, ne peuvent pas être tenus pour de supposées « lignées pures ». Même s'ils sont hérités pendant deux ou trois générations en fonction des lois mendéliennes, cela relève bien souvent du fait que les effets d'une constitution particulièrement saine (ou non), due à des combinaisons accidentelles d'influences externes, se ressentent chez les deux ou trois générations suivantes.

40

- 46 Dans ces recherches, comme dans toutes les autres, nous en arrivons ainsi à la conclusion qu'il faut toujours prendre en compte les *deux* facteurs de variation : l'hérédité des caractères antérieurement établis, et la transmission, ne serait-ce que pour quelques générations, des nouvelles variations dues à l'action directe des circonstances ambiantes. C'est également la raison pour laquelle Nilsson-Ehle, même s'il considère problématique l'hérédité des caractères nouvellement acquis, ajoute néanmoins que

[...] la possibilité d'une réelle acclimatation d'une forme constante sous l'influence de l'action prolongée des circonstances ambiantes ne peut être récusée sans preuves supplémentaires. Il faudrait une longue suite d'expériences pour trancher définitivement la question. 41

- 47 Cette attitude de doute, ajouterai-je, est l'attitude qu'adoptent de plus en plus de botanistes, qui il y a encore quelques années en arrière

considéraient l'hérédité des caractères acquis comme absolument impossible. 42

VI

- 48 Les recherches passées en revue dans les pages qui précèdent représentent indubitablement un ajout substantiel à notre compréhension de l'évolution. En supplément de ce que la morphologie expérimentale nous avait déjà enseigné en ce qui concerne les variations dues à des conditions de vie modifiées, nous savons désormais qu'à chaque fois que des expériences ont été menées pour vérifier si de telles variations sont héritées, la réponse fut : « Oui, elles sont héritées – dans certaines limites – pourvu que les causes modificatrices aient agi pendant quelque temps et au bon moment. Des caractères différents sont hérités à différents degrés, et le nombre de générations qui conserveront la variation dépend du nombre de générations d'ancêtres influencées par les conditions modificatrices. »
- 49 Il est ainsi manifeste que la variabilité, que Darwin décrivait comme une « servante de la sélection naturelle », fournit à sa maîtresse une telle profusion de variations que les préférences de la maîtresse sont déterminées à l'avance. Tout ce qu'elle doit se contenter de faire est d'éliminer les individus, probablement maladifs, qui n'ont pas la plasticité suffisante et ne répondent pas assez rapidement aux exigences d'un milieu modifié, par des changements de structure correspondants.
- 50 Dès 1862, lorsque Darwin commença à préparer son ouvrage sur *La variation*, il décela l'importance que ce trait distinctif de la variabilité allait avoir pour la théorie de l'évolution, et il reconnut – non sans une once de regret tout à fait naturel – qu'elle diminuerait l'importance de la sélection naturelle. 43 Mais, en tant qu'honnête étudiant de la

nature, il n'affirma pas qu'il incombait à ses critiques de le prouver : il fut le premier à rassembler des données en faveur de cette thèse ; de sorte que dans *La variation* il réduisit lui-même substantiellement la partie consacrée, au début, à la sélection naturelle.

- 51 Depuis cette époque les preuves en faveur de l'action directe du milieu se sont rapidement accumulées, et désormais la transmission héréditaire de ses effets est acceptée chez un nombre croissant de continuateurs. Les biologistes commencent à saisir qu'au fondement des controverses actuelles réside encore la conception pré-darwinienne selon laquelle les facteurs qui ont œuvré pendant les siècles passés pour donner forme à une espèce, et dont les effets sont transmis héréditairement, sont si puissants qu'aucune action que ce soit d'un nouveau milieu ne peut les modifier ; et, au fur et à mesure qu'ils étudient mieux l'hérédité, ils abandonnent cette conception.
- 52 Bien entendu, un palmier reste un palmier, qu'il ait poussé à Tunis, dans la chaude région côtière de la Riviera, ou dans une serre à Ghent ; et un cactus d'Afrique du Sud conserve ses traits bizarres dans les jardins de Mortola – si jamais il y pousse. Mais il ne faut pas oublier que les plantes importées sont placées, autant que possible, dans des conditions semblables à celles de leurs pays d'origine – car autrement elles périssent – et pourtant elles endurent toutes certaines modifications. Lorsque nous voyons un bouton d'or ou une bourse-à-berger pousser à la fois dans les prairies du Sud de la Sibérie et du Sud du Canada, nous ne devons pas exagérer les différences de climat dans ces deux régions, et nous ne devons pas non plus oublier combien ce même bouton d'or varie dans nos propres plaines, selon qu'il pousse sur un sol sec, ou qu'il est à moitié immergé dans l'eau. Nous venons de voir à quel point une espèce aussi stable que la bourse-à-berger varie lorsqu'on la transporte de Fontainebleau jusqu'aux Alpes, ou depuis un haut plateau d'Asie mineure jusqu'à Vienne. Dans

l'ensemble, lorsque nous pensons à la variabilité de toutes nos plantes, ou au nombre de « génotypes » de blé ou d'avoine établis par nos semenciers, aux centaines de « petites espèces » de *Draba* produites par Jordan, et aux modifications de presque toutes les espèces obtenues dans les stations expérimentales alpines, maritimes et désertiques, nous comprenons pourquoi les botanistes commencent à considérer chaque race d'une espèce comme un simple équilibre temporaire entre deux facteurs : la résistance au changement qu'opposent les traits hérités, et les influences transformatrices des circonstances ambiantes. L'espèce se présente ainsi comme le cours d'un fleuve qui a été déterminé en premier lieu par le relief général du pays, et qui n'a ensuite jamais cessé d'être modifié par toutes sortes de processus physiographiques locaux.

- 53 On pourrait cependant s'interroger : « pourquoi les modifications produites chez les plantes par un nouvel entourage devraient-elles jamais s'avérer utiles ? Pourquoi devraient-elles représenter des adaptations à des conditions nouvelles ? » Pour prendre un exemple familier dans les jardins anglais, nous constatons que chez certains Rhododendrons résistants au gel, tels que l'espèce himalayenne, les feuilles tannées, couvertes d'une sorte de feutre sur la face interne, et ordinairement droites, s'affaissent dès qu'il commence à geler et s'enroulent en tubes. Lorsque le gel disparaît elles retrouvent leur position naturelle. Nous savons tous que des mouvements semblables sont accomplis par les feuilles d'un grand nombre de plantes dès que la température de l'air plonge après le coucher du soleil. Quelle est la cause de ces mouvements « adaptatifs » ?
- 54 Ils répondent si bien à un but qu'il y a des biologistes pour leur attribuer un « instinct » hérité. D'autres en donnent une explication comme résultats de la sélection naturelle, ce qui renvoie à la survie des plantes qui « par hasard », en fonction d'une cause inconnue, ont

commencé à accomplir ces mouvements. Mais aucune de ces deux « explications » ne réduit un fait complexe, dont l'origine est inconnue, à des faits élémentaires, plus simples, dont nous comprenons la cause. C'est pourquoi, à la suite des recherches expérimentales menées par Sachs, Goebel, Wiesner, Warming, Costantin, Kny, ⁴⁴ et tant d'autres ^{xiii}, les botanistes en viennent désormais à l'opinion selon laquelle, comme Johannsen l'a exprimé, « l'adaptation – la réaction d'auto-préservation – est une *conséquence nécessaire*, ou, pour le dire plus correctement, une expression du fait que les organismes sont des systèmes en équilibre ». ⁴⁵ Je suggérerais même qu'avec les « adaptations » se manifestent les effets de ce principe fondamental de la philosophie newtonienne – l'équivalence de l'*action* et de la *réaction*, d'où Mendéléiev ^{xiv} a dérivé toutes les lois des réactions chimiques. ⁴⁶

- 55 En définitive, la recherche moderne ayant montré que le *temps* est un élément important afin d'obtenir une variation héritable, il est intéressant de voir comment Weismann, le principal adversaire de l'hérédité des caractères acquis, a rendu compte de ce fait. Depuis qu'il a publié (en 1888) l'essai dans lequel il niait la possibilité d'une transmission héréditaire des caractères acquis chez les plantes, ⁴⁷ il a étudié de nouveau la question, et dans son ouvrage suivant, *The Germ-Plasm*, il a dû évidemment expliquer pourquoi, selon son hypothèse du plasma germinatif, les effets de l'influence modificatrice des circonstances ambiantes étaient transmis dans certains cas, particulièrement lorsque ces influences avaient agi pendant un certain temps. Son explication fut la suivante : lorsqu'on place une plante ou un animal dans de nouvelles conditions de vie, la nutrition des déterminants du plasma germinatif d'un organe donné peut être modifiée. Mais il y a énormément de déterminants pour chaque organe, et ils ne seront pas tous affectés ensemble d'un seul coup. Il

pourrait donc être nécessaire que de nombreuses générations soient soumises à l'influence modificatrice, avant que la majorité des déterminants de l'organe en question soient modifiés, de manière à produire un organe modifié chez la progéniture. Cette explication est assez probable, et l'on peut tout aussi bien l'accepter en fonction de l'hypothèse darwinienne de la pangenèse ou de tout autre hypothèse sur des germes hérités ou des « unités physiologiques ».

- 56 En conclusion, je ne peux qu'exprimer, en commun avec le Professeur D. T. MacDougal, l'espoir que l'on obtiendra bientôt des faits décisifs prouvant cette hérédité maintenant que l'on étudie empiriquement la question dans plusieurs stations expérimentales des États-Unis. 48 C'est également l'avis des botanistes qui ont récemment porté attention à la morphologie expérimentale en tant que branche de la physiologie des plantes. Les résultats des expériences des dernières années ont certainement fait pencher la balance en faveur de l'hérédité des caractères acquis, et ont prouvé l'importance de l'action directe du milieu pour l'évolution de nouvelles espèces.
- 57 Un changement de perspective identique prend forme à l'égard du monde animal. Mais il convient de traiter séparément ce vaste sujet.

NOTES

1. *The Nineteenth Century and After*, January 1910.

2. *Ibid.*, July, November and December 1910.

3. *Ibid.*, March 1912.

4. *Studien zur Descendenztheorie*, Leipzig, 1876 ; Traduction anglaise par R. Meldola.

5. Karl Goebel, *Einleitung in die Experimentelle Morphologie des Pflansen*, Jena, 1908 ; Paul Kammerer, *Die Abstammungslehre*, Jena, 1911 ; D^r Hans Przibram, *Phylogense, eine Zusammenfassung der durch Versuche ermittelten Gesetzmässigkeit tierischer Artbildung*, vol. III de son *Experimental zoologie*, Vienna, 1910, avec de nombreuses planches colorées ; Richard Semon, *Das Problem der Vererbung « Erworbenner Eigenschaften »*, Leipzig, 1912 ; D^r L. Plate, *Selektionsprinzip und Probleme der Artbildung*, quatrième édition augmentée, Leipzig, 1913. Je profite de cette occasion pour exprimer tous mes remerciements aux institutions suivantes, la Carnegie Institution, la station biologique russe à Villefranche, le Svalöf Seed-Institute, ainsi qu'aux nombreux auteurs qui m'ont fait la faveur de lettres ou de l'envoi de leurs publications spécifiques.

6. E. Bordage, « Á propos de l'hérédité des caractères acquis » dans *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique*, 7^e série, t. LIV, Paris, 1910. Dans le chapitre x de la *Variation* avait déjà mentionné des exemples d'un caractère semblable.

7. Richard Semon, *Das Problem*, etc., p. 64.

8. *The Nineteenth Century and After*, July and November 1910.

9. *Variation in Domestic Animals and Plants*, I. 402 et II. 403 de l'édition 1905.

10. *The Nineteenth Century and After*, July 1910.

11. Gaston Bonnier, « Recherches expérimentales sur l'adaptation des plantes au climat alpin », dans *Annales des sciences naturelles*, 7^e série, Botanique, t. xx., 1895, p. 217-360, avec 11 planches. Weismann, dans ses *Essays*, dans *Keimenplasma* et dans *Vorträge*, ainsi que le principal représentant de l'école weismannienne dans ce pays, le Prof. J. A.

Thomson, dans *Heredity* (1908), ne les mentionnent pas du tout. Dans un ouvrage complexe et richement illustré, du Professeur de Berlin Erwin Baur, *Einführung in die experimentelle Vererbungslehre*, Berlin, 1913, qui représente un excellent résumé du mendélisme, il n'est fait référence qu'à la première partie des expériences de Bonnier. Le Prof. Baur m'écrit, néanmoins, qu'il a déjà établi les additions nécessaires pour la seconde édition de son ouvrage, dont on aura, j'en suis certain, bientôt besoin.

12. Pour mentionner quelques exemples, notre familier Silène penché (*S. nutans*), après avoir crû pendant six ans dans les Alpes, prit tous les caractères et la structure interne des spécimens alpins de la même espèce, tel que les avait décrits A. Wagner. La même chose pour notre commune Potentille (*P. Tormentilla*) ; pour le Manteau de notre dame (*Alchemilla vulgaris*), qui devint rampante et acquit des feuilles plus épaisses ; pour l'ombellifère *Bupleurum furcatum*, L., qui, après avoir crû dix ans à haute altitude, se mit à ressembler de façon frappante aux espèces alpines du même genre, comme on peut s'en apercevoir sur les photographies données par Bonnier (p. 262). Les mêmes changements eurent lieu chez la Verge d'or (*Solidago Virga-aurea*, L.), qui prit tous les caractères de *S. alpestris*, Perr. Et Souq. ; chez la Gnaphale (*Gnaphalium sylvaticum*, L.), qui prit l'aspect de *Gn. Norvegicum*, Gunn. ; chez le chardon (*Carduus defloratus*, L.), qui, après plusieurs années de vie à haute altitude, prit de plus en plus d'aspects de *C. carlinaefolius*, L. ; le thym basilic (*Calamintha Acinos*, Clairv.), annuel en plaine, et devenu pérenne dans les Alpes, se rapprochant sous cet aspect de *C. alpina*, et ainsi de suite.

13. *Elemente der Exakten Erblichkeitslehre*, enlarged German edition, Jena, 1909, p. 350.

14. *Variation*, II. p. 468. Peut-être puis-je également donner ici l'opinion d'un botaniste contemporain, le Professeur de Genève R. Chodat, qui a

discuté sérieusement dans ses *Principes de botanique* (Genève, 1907) la question de la variation et de l'hérédité. « Certains ont essayé d'aller plus loin », écrit-il. « Ils ont affirmé que lors de la multiplication par greffes et boutures, tous les nouveaux individus produits par la fragmentation du premier, représentent exactement le même individu. Nous allons voir qu'une telle idée ne peut être défendue. Pour nous, l'individualité cesse là où il y a disjonction : l'individu est une totalité harmonique, dont les parties se trouvent par conséquent dans une dépendance harmonique » (p. 640). Plus loin, critiquant l'hypothèse des « déterminants » spécifiques de Weismann, il fait la remarque suivante, qui est correcte : « Par conséquent, si un fragment d'une racine, d'une fane, ou d'une feuille contient tout ce qui est nécessaire pour devenir le point de départ d'un individu complet, c'est parce qu'il est doté de tous les déterminants supposés » (p. 673). En d'autres termes, le bourgeon contient le même plasma germinatif que la graine.

15. « Les greffes », écrivait-il, « *font partie du soma* [les cellules corporelles] d'un arbre préalablement existant, et nous n'avons donc pas affaire, avec cette méthode de propagation, à une succession de générations, mais à une *distribution successive d'un seul et même individu* sur de nombreuses souches sauvages. Si, comme je le suppose, les Anglais de Ceylan ne se préoccupent pas de manger des cerises sauvages mais préfèrent les variétés cultivées, il s'ensuit que les branches [des cerisiers] qui portent les fruits sur cette île *ne se sont jamais développées*, depuis leur introduction, *à partir des cellules germinatives*, et que rien ne peut les empêcher de modifier petit à petit leurs caractères anatomiques et physiologiques en conséquence de l'action directe du climat » (« On the supposed botanical proofs of the transmission of acquired characters », dans *Essays Upon Heredity*, vol. 1, Oxford 1891, p. 420-421). Les italiques sont de moi. Se trouve-t-il

actuellement un biologiste qui soutiendrait que seules les cellules somatiques sont transmises par greffes, et qu'une plante ne devrait pas s'être développée à partir de cellules germinatives, pour reproduire une variation due à l'influence directe du climat ?

16.*Lectures on the Physiology of Plants*, lecture LXI, p. 721-723 de l'édition anglaise. Pour des illustrations qui confirment que dans l'immense majorité des cas la propagation végétative et la propagation par graine sont identiques dans leurs résultats, voir, parmi d'autres, *Einführung*, l.c., par Erwin Baur.

17.*Das Keimplasma, eine Theorie der Vererbung*, Jena, 1892, p. 573.

18.*Das Keimplasma*, p. 577. Voir également la *Variation* de Darwin, II. p. 300.

19.*Vorträge über Descendenztheorie*, 2nd revised edition, Jena, 1904, Bd. II, p. 29 et 1.

20.*Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen*, Jena, 1903 ; « Ueber Künstliche Metamorphosen », dans *Abhandlungen der Naturforschenden Gesellschaft zu Halle*, Bd. xxv., Stuttgart 1906, p. 133 et suiv. et en édition séparée ; « Ueber die Nachkommen künstlich veränderten Blüten von *Sempervivum* » dans *Sitzungsberichte der Heidelberg Akademie der Wissenschaften*, Jahrgang 1909 ; et *Proceedings of the Royal Society*, vol. 82, 1910, Croonian Lecture. Également « Ueber die Rhythmik in der Entwicklung der Pflanzen », dans la même *Sitzungsberichte* ; 1911 et 1913 (rééditions séparées).

21.*The Nineteenth Century and After*, July 1910, p. 67.

22.*Abhandlungen*, l.c. p. 285 (p. 163 de la réédition séparée). Les mêmes expériences furent conduites avec la betterave, l'herbe aux cuillères (*Cochlearia officinalis*), la bugle rampante (*Ajuga reptans*), la Lysimache (*L. thyrsifolia*), et l'Oseille commune (*Rumex acetosa*).

23. *Abhandlungen*, l.c. p. 255. Ailleurs (p. 286), le Professeur Klebs écrit : « De nouvelles races peuvent être produites comme résultat de changements dans le milieu. Ces changements provoquent des modifications internes chez les plantes, en conséquence de quoi, selon l'intensité de l'action [externe] et le temps qu'elle dure, les possibilités de la structure en devenir deviennent visibles sous la forme de nouveaux caractères ; ils se renforcent et se maintiennent à des degrés différents de transmission héréditaire » (*Potensen der vorauszusetzenden Struktur als neue Merkmale sichtbar werden sich steigern, und sich in verschiedenen Graden der Erblichkeit erhalten*).

24. Dans son travail « On the relations of the outer world to the evolution of plants » (*Sitzungsberichte*, 1913), il présente des faits frappants à l'appui de tous les caractères de l'espèce étant susceptible de changer sous l'influence de conditions modifiées. Et il propose une explication de ce fait sur la base de causes purement physico-chimiques, sans aucune incursion dans le domaine de la téléologie pour laquelle un grand nombre de « néo-lamarckiens » ont une prédilection résolue.

25. *Ueber künstliche Metamorphosen*, p. 206.

26. *Sitzungsberichte*, 1909, p. 27-29 de la réédition séparée.

27. *Abhandlungen*, 1906, p. 220-221.

28. Il serait impossible ici d'entrer dans la discussion de cette question. Je dois donc renvoyer le lecteur intéressé à la *Mutationslehre* de De Vries, Leipzig, 1901-1904, et *Arten und Varietäten*, Berlin, 1906 ; à *Ueber Vererbungsgesetze* de Corren, Berlin, 1905 ; E. Strasburger, *Die Stofflichen Grundlagen der Vererbung*, Jena, 1905 ; E. Ziegler, *Die Vererbungslehre in der Biologie*, Jena, 1905 ; J. P. Lotay, dans *Recueil de travaux botaniques néerlandais*, t. I, 1904 ; etc.

29. Zederbauer, *Botanische Zeitschrift*, Jahrgang LVIII, Vienna, 1908, p. 233.

30. Zederbauer, *loc.cit.*, p. 288.

31. *Loc.cit.*, p. 234-235.

32. Voir son « Address before the American Association for the Advancement of Science, Chicago, 1907-1908 » , dans *Science*, New Series, vol. XXVII, p. 123.

33. D. T. MacDougal, « Organic Response » dans *The American Naturalist*, vol. XIV, January 1911, p. 39, et réédition séparée. Après avoir cité les termes du Professeur MacDougal dans le même but (tirés de *Science*, N. S., vol. XXXIII, 1911), R. Semon exprime l'espoir, que tous ceux qui étudient cette question partageront avec lui, que les « expériences d'ensemble qui sont continuent actuellement dans plusieurs laboratoire d'acclimatation en Amérique contribueront à conférer un plus large fondement aux recherches très prometteuses de Bordage et Zederbauer » (*Das problem*, p. 65-66).

34. Le mûrissement rapide de l'orge dans la province de Yakutsk est bien connu. Le Professeur Beketoff l'a expliqué par une longue exposition à la lumière, à de hautes altitudes pendant les longues journées d'été.

35. Dr R. von Wettstein, *Der Neo-Lamarckismus und seine Beziehungen zum Darwinismus*, Jena 1903, p. 20-21.

36. A. Cieslar, in *Centralblatt für das gesammte Forstwesen*, 1890, 1896 et 1899, cite par Wettstein, *loc.cit.*, p. 21 ; « Die Bedeutung Klimatischer Varietäten », etc, in *Zentralblatt*, 1907. Les expériences conduites sur différents graminés par Weinzierl, qui obtint sous l'influence d'une plus grande intensité lumineuse dans les Alpes de nouvelles races d'acclimatation différentes sur le plan morphologique, appartiennent à la même catégorie. Je sais qu'elles sont mentionnées par Wiesner

dans *Der Lichtgenuss der Pflanzen*, Leipzig, 1908, mais je n'ai pas encore consulté cet ouvrage.

37. N. Wille, in *Biologische Centralblatt*, vol. xxv. 1905, particulièrement p. 564 et 569, a carrément essayé de discréditer le travail de Schübeler. Mais le Professeur R. Semon (*Das Problem*, p. 63) a déjà montré que « Wille n'a pas pris en considération les expériences menées par Schübeler lui-même : il a cru que cet auteur avait étayé ses conclusions exclusivement sur les rapports d'autres personnes et sur un vieil article suédois. » J'ajouterai que les données que fournit Wille à propos de la rapidité de croissance des céréales dans différents endroits de la Norvège, données qu'il oppose aux conclusions de Schübeler sur l'influence de la lumière, auraient pu avoir une grande valeur ; mais les altitudes des différents endroits et la quantité de lumière n'ayant pas été indiquées, elles sont inutilisables pour ce débat.

38. W. Johannsen, *Elemente der exakten Erblchkeitslehre*, édition allemande augmentée, Jena, 1909, p. 351 et suiv. Cet argument est fréquemment avancé du côté weismannien. Pour un bon résumé de la question, voir, de Erwin Baur, « Die Frage der Vererbung erworbener Eigenschaften im Lichte der neuen experimentalen Forschung mit Pflanzen », dans *Archiv für Soziale Hygiene*, Bd. VIII, 1913.

39. D^r H. Nilsson-Ehle, « Om lifstyper och individuell variation », dans *Botaniska Notiser*, 1907, p. 113-140 ; analysé par D^r O. Fruwirth in *Journal für Landwirthschaft*, Berlin, 1906, p. 296.

40. C'est ainsi que H. Tedin, l'un des chercheurs suédois sur le sujet, souligne que la quantité de protéine contenue dans différentes sortes d'orge ne dépend guère d'une « lignée pure », ou d'une « type ». C'est, tout d'abord, le résultat du sol, de l'engrais, du climat, du temps (Fruwirth, *loc.cit.* p. 311). Et nous savons comment un tel « caractère » influence tous les autres.

41. « Sammanstälning af hösthvete sorternas vinterhårdighet » ; analysé en allemand par Fruwith, *loc.cit.*, p. 293.

42. Il ne serait pas possible d'analyser ici l'immense quantité de travail accomplie dernièrement dans l'étude des « lignées pures », et particulièrement des règles mendéliennes d'hérédité lors des croisements. Je dois ici renvoyer le lecteur à l'ouvrage déjà mentionné de Johannsen et à deux ouvrages d'Erwin Baur – l'un dans *Archiv für Soziale Hygiene*, 1913, Bd. VIII, p. 117-144, et son dernier ouvrage, déjà mentionné.

43. *More Letters of Charles Darwin*, London, 1903, vol. I, p. 214. Voir également *Life and Letters*, II. 390. Comparer également avec *More Letters*, II, 235, 300.

44. *On Pressure Favouring Cell-Division, and Consequently Growth.*

45. *Loc.cit.*, p. 357.

46. Dans une conférence adressée en 1899 devant la *Royal Institution*, et publiée en appendice à ses *Principles of Chemistry*, London, 1891, vol. II.

47. *Essays upon Heredity*, Oxford, 1891, p. 397-430.

48. D. T. MacDougal, « Organic response », Allocution présidentielle adressée devant la Société des naturalistes américains, reprint de *American Naturalist*, vol. XLV, January 1911. Voir également Giesenhagen, « Erbllichkeit in Pflanzen », *Archiv für Entwicklungsmechanik*, xxx, p. 310 et suiv.

NOTES DE FIN

i. Karl Imanuel Eberhard Ritter von Goebel (1855-1932) : botaniste allemand. Spécialiste d'anatomie fonctionnelle, de physiologie et de morphologie des plantes. D'abord assistant de Julius Sachs, il enseigna notamment à l'université de Munich où il devint directeur du jardin botanique. Expéditions à Ceylan et dans les Andes. Membre de l'Académie des sciences de Bavière. Élu à la Royal Society en 1916, puis récompensé en 1931 par la médaille Linné de la Société Linéenne de Londres.

Richard Wolfgang Semon (1859-1918) : zoologue allemand, d'obédience lamarckienne. Un des auteurs de référence pour la tentative de synthèse lamarcko-darwinienne au tournant du xx^e siècle. On lui doit également une percée conceptuelle dans l'étude des traces biologiques de la mémoire, décrites comme des unités « engrammées » dans le cerveau qu'il s'agirait de décoder et de restaurer. Kropotkine correspondait avec Semon et avait obtenu de lui l'envoi de quelques manuscrits.

ii. Edmond Bordage (1863-1924) : biologiste français. Spécialiste de l'étude des insectes et des crustacés. Directeur du musée d'histoire naturelle de Saint-Denis, à la Réunion. En France, il réalisa à l'École des hautes études des recherches sur la métamorphose des insectes. Il laisse des contributions sur l'hérédité des caractères acquis, et un examen de la théorie de la mutation.

iii. James Buckman (1814-1884) : pharmacologue, botaniste, géologue et fermier britannique. Professeur au Royal Agricultural College entre 1848 et 1863. Membre de la Linnean Society en 1850. Plusieurs expériences en botanique autour de l'identité des espèces (elles seront reprises par Darwin dans *L'origine des espèces*). Il a créé une nouvelle variété de panais, le « student parsnip ».

Pierre-Louis de Vilmorin (1816-1860) : botaniste français et sélectionneur. Spécialiste de l'hérédité des plantes, il a été un des pionniers de l'industrie semencière : *Note sur la création d'une nouvelle race de betterave et considération sur l'hérédité chez les plantes*, en 1856. Son fils, Henry de Vilmorin (1843-1899), botaniste français et sélectionneur, fut membre de la Société botanique de France ainsi que de l'Académie d'agriculture de France. Il dirigea à partir de 1868 l'entreprise de production de semences Vilmorin-Andrieux. Il sera le premier à pratiquer l'hybridation du blé.

iv. Wilhelm Ludvig Johannsen (1857-1927) : généticien danois. Études de pharmacien, puis de chimiste dans un laboratoire de la brasserie Carlsberg à Copenhague, où il effectue des recherches sur l'orge. Devient, en 1905, Professeur de phytobiologie à l'université de Copenhague. Il est, avec W. Bateson, l'un des fondateurs de la génétique moderne. On lui doit l'introduction dans le vocabulaire biologique des termes « gène », « phénotype » et « génotype » (1909). Ses expériences sur l'hérédité chez les plantes ont permis d'étayer les hypothèses mutationnistes de De Vries.

v. Julius Sachs (1832-1897) : botaniste allemand, spécialiste de la physiologie des plantes. Professeur aux universités de Fribourg puis de Wurtzbourg. Étudia les phénomènes liés à la croissance et au mouvement des plantes ; à la circulation des éléments dans les tissus ; au rôle de la lumière dans la photosynthèse. Kropotkine cite souvent son *Handbuch der Experimental Physiologie der Pflanzen*, Leipzig, 1865.

vi. Emmerich Zederbauer (1877-1950) : botaniste autrichien. Professeur à Vienne, il connaîtra un destin particulier en étant envoyé, après l'annexion de l'Autriche, dans le camp de Dachau, où il sera chargé de superviser les activités d'un Institut de botanique créé dans le camp par les autorités nazi.

vii. Anton Joseph Kerner (1831-1898) : botaniste autrichien. Professeur à l'université d'Innsbrück, puis directeur du jardin botanique à l'université de Vienne. Darwinien, il correspondit avec Mendel et Darwin lui-même.

viii. Daniel Trembly MacDougal (1865-1958) : botaniste américain. Professeur à l'université du Minnesota de 1893 à 1899. Directeur des laboratoires puis directeur adjoint au New York Botanical Garden. Directeur de la Carnegie Institution jusqu'à sa retraite en 1933. Il a contribué à la fondation en 1905 du Plant Desert Laboratory à Tucson, Arizona. Expéditions à Mexico, puis dans le désert lybien. Membre de plusieurs organisations scientifiques à travers le monde, il fut élu en 1950 président d'honneur du Congrès botanique international de Stockholm. Pionnier de la recherche sur la chlorophylle, il est reconnu comme une sommité pour l'écologie désertique. Il est également l'inventeur du « dendrographe de MacDougal », un instrument servant à enregistrer les changements dans le volume des troncs d'arbre.

ix. Frederik Christian Schübelér (1815-1892) : botaniste norvégien. Curateur du Muséum botanique de Christiania à partir de 1852. Professeur de botanique en 1866, puis directeur du jardin botanique jusqu'à sa mort. Plusieurs publications sur les plantes norvégiennes, et une contribution pratique notable à l'horticulture.

x. Richard Wettstein (1863-1931) : botaniste autrichien. Assistant de Kerner à l'université de Vienne, puis Professeur. Président en 1901 de la Société zoologique et botanique de Vienne. Il a laissé un système de classification botanique, appelée la « classification Wettstein. »

Adolf Cieslar (1858-1934) : botaniste autrichien. Professeur à l'Institut agronomique de Vienne.

xi. Herman Nilsson-Ehle (1873-1949) : botaniste et généticien suédois, qui a mené notamment des recherches sur la génétique des blés. Il

s'est également intéressé à la sylviculture. Professeur à l'université de Lund, et directeur de la station expérimentale de Svalöf, fondée en 1886. Il fut le premier titulaire d'une chaire de génétique en Suède. Partisan du mendélisme (création à Lund de la Société Mendel, première société de génétique), il fut aussi un défenseur de l'eugénisme. En 1922, il siégera ainsi, après nomination par le gouvernement, au conseil d'administration de l'Institut de biologie raciale, qui fut le premier au monde.

xii. Nils-Heribert Nilsson (1883-1955) : généticien et botaniste suédois. Spécialiste de l'hybridation. Professeur à l'université de Lund. Membre de l'Académie royale des Sciences. Darwinien au départ, il en vint à douter de la théorie classique de l'évolution, faute selon lui d'un matériau fossile suffisant pour attester des formes transitionnelles. Dans un grand ouvrage en deux volumes, *Synthetische Artbildung* (1953), il proposa l'hypothèse de l'« émication » pour pallier ces difficultés : en différents moments de l'histoire des espèces, de violentes révolutions auraient détruit le biote terrestre, les êtres vivants se reconstituant par combinaison brusque de molécules formant les gamètes de formes vivantes complexes.

xiii. Julius von Wiesner (1838-1916) : botaniste allemand. Spécialiste de physiologie et d'anatomie végétale. En 1893, Professeur à l'université de Vienne et directeur de l'Institut de physiologie végétale. *Elemente der wissenschaftlichen Botanik* (1885).

Johannes Eugenius Bülow Warming (1841-1924) : botaniste danois. Professeur de botanique à l'Institut royal de technologie de Stockholm, puis Professeur à l'université de Copenhague et directeur du jardin botanique à partir de 1885. Son travail est pionnier dans le domaine de l'écologie des plantes. *Plantefund : Grundtræk af den økologiske Planetegeografi* (1895). Darwinien modéré, il était davantage un tenant de l'évolution lamarckienne. Il a cherché à adapter cette

conception à ses dispositions religieuses, pour proposer dans les premières décennies du xx^e siècle un évolutionnisme téléologique.

Carl Ignatz Leopold Kny (1841-1916) : botaniste allemand. Professeur associé à l'université de Berlin, directeur de l'Institut de physiologie des plantes. Spécialisé dans la recherche morphologique sur les champignons et les cryptogames. Il est connu pour son ouvrage *Botanische Wandtafeln*, série d'une centaine de diagrammes botaniques.

xiv. Dimitri Ivanovitch Mendéléiev (1834-1907) : chimiste russe. Professeur de chimie à l'université de Pétersbourg en 1867, il rédige entre 1868 et 1871 ses *Principes de chimie*. Il présenta en 1869, devant la Société chimique russe, la classification des éléments chimiques en fonction de l'ordre croissant des poids des éléments. Ce n'est toutefois que quelques années plus tard que cette invention lui assurera une renommée internationale.

La variation héritée chez les animaux

Inherited variation in animals

NOTE DE L'ÉDITEUR

Publication originale : « Inherited variation in animals », November 1915, *The Nineteenth Century and After*, vol. LXXVIII, p. 1124-1144

- 1 Une importante question à propos de l'évolution continue de diviser les biologistes. Ils ne parviennent pas encore à se mettre d'accord sur le rôle que l'action directe du milieu joue dans l'évolution de nouvelles espèces. La plupart des biologistes en sont déjà arrivés à la conclusion qu'une variabilité aléatoire, accidentelle et par conséquent indéfinie, qui implique que les modifications de taille, de couleurs, de formes, etc., chez une espèce de plantes ou d'animaux, se manifestent en nombre égal autour d'une certaine moyenne, est incapable de produire une nouvelle espèce. Elle n'aurait pas le pouvoir de le faire, même si elle était encouragée par la sélection naturelle au sein d'une lutte âpre pour l'existence, parce qu'au début les variations sont toujours petites, et ne possèdent pas dans un tel cas une valeur de survie dans la lutte pour l'existence ; tandis que les modifications considérables sont en règle générale peu nombreuses, et seraient éliminées par des croisements ; et tant qu'il ne se trouve pas une cause

extérieure, telle que le climat, la nourriture, etc., agissant pendant un grand nombre de générations pour produire des variations dans une certaine direction définie, il n'y a aucune raison que le changement prenne de l'ampleur.

- 2 Darwin vit dès 1868 qu'une telle conclusion rassemblait beaucoup d'éléments en sa faveur, et la recherche moderne l'a rendue incontournable. Si l'on prend n'importe quelle variation – qu'elle affecte la forme et de la taille de n'importe quel organe, ou les couleurs et les taches d'un insecte – elle se présente au départ comme une petite déviation par rapport à la taille, à la forme ou à la coloration normales ; et afin qu'elle puisse augmenter de générations en générations, il doit se trouver une cause qui pendant de nombreuses générations affecte la plupart des individus d'un groupe donné dans la même direction. La variation ne peut être une collection de changements aléatoires ; elle doit être *définie*. Et elle doit être *cumulative*, comme l'a dit Darwin, ce qui signifie qu'elle doit être héritée.
- 3 Supposons que nous prenions un groupe de petits crustacés emportés par une inondation dans les eaux souterraines d'une grotte sombre. Les organes de l'odorat et du toucher chez ces crustacés devraient très vite (et c'est le cas en réalité) se trouver tellement affectés par la vie dans l'obscurité qu'ils vont se développer bien plus et s'accroître, tandis que les organes de la vue vont se détériorer. Et si les crustacés ainsi modifiés en viennent à engendrer une nouvelle race, les modifications qu'ils ont acquises pendant leur vie souterraine devront être transmises pendant de nombreuses générations à leur descendance avant d'acquérir une certaine stabilité.
- 4 Or la transmission héréditaire des modifications acquises sous l'influence d'un nouveau milieu, c'est précisément ce que de nombreux biologistes refuseront d'admettre. Par conséquent, après

avoir étudié tout d'abord les considérations théoriques présentées par Weismann et ses disciples en faveur de l'argument de la non-hérédité ¹, j'ai par la suite rassemblé les preuves expérimentales que nous possédons en faveur de l'hérédité des variations produites chez les plantes par l'action directe d'un milieu changeant. ² Il s'est dégagé de cette analyse qu'il n'est plus possible de maintenir, comme l'ont fait quelques botanistes il y a quelques années, que des changements de ce type ne sont pas hérités. Ils sont transmis des parents à la descendance, et les doutes ne portent désormais que sur le *mode de transmission* des changements d'une génération à la suivante – ils ne portent pas sur le fait lui-même.

- 5 Il nous faut désormais établir si l'on peut dire la même chose de la variation chez les animaux. Puisque nous avons déjà examiné dans un précédent article ³ quelques profonds changements produits chez les animaux lorsqu'ils se trouvent placés dans de nouvelles conditions de vie, il nous faut voir maintenant à quel point ces changements sont hérités. ⁴

|

- 6 Nous connaissons aujourd'hui de nombreux cas d'organismes inférieurs affectés de variations de structure héritées lorsqu'ils se trouvent exposés à de nouvelles conditions de vie. Néanmoins, il vaut mieux ne pas intégrer ces exemples à une discussion à propos de l'hérédité des caractères acquis. Lorsque nous traitons de populations entières d'amibes, de bactéries ou d'infusoires, il est difficile d'être certain que le changement ne soit pas dû à la survie des individus qui par accident – et non sous l'influence d'un milieu modifié – possèderaient des traits favorisant leur adaptation à de nouvelles circonstances ambiantes. Et l'on pourrait aussi bien avancer que

l'expérience a débuté avec une population déjà « mixte », dont le caractère général a changé dans de nouvelles circonstances parce qu'ont survécu les individus possédant des traits utiles dans leurs nouvelles conditions de vie. Il vaut donc mieux, pour le moment, ne pas intégrer de tels exemples à la discussion, d'autant plus que nous disposons d'expériences plus convaincantes à propos de divisions plus hautes du monde animal. ⁵ Je devrais, cependant, mentionner les expériences de M. Kaptereff sur la désintégration de l'œil chez certaines espèces de *Daphnia*, élevées dans l'obscurité, ⁱ qui représentent un prolongement important du travail de Viré, que nous avons déjà analysé dans cette revue. ⁶ Mais n'ayant assisté qu'à une communication préliminaire du biologiste de Moscou, je préfère laisser cela pour une discussion future. ⁷

- ⁷ À l'époque où Darwin écrivit son *Origine des espèces* les naturalistes butèrent sur la grande difficulté d'expliquer pourquoi les couleurs grise et blanche devaient prévaloir dans les régions arctiques, des colorations fauves et jaunes dans les déserts et les steppes, des couleurs sombres chez les insectes des côtes maritimes, une coloration magnifique chez les oiseaux des Tropiques, ainsi de suite. Darwin expliquait, comme on le sait, cette ressemblance entre le milieu et ses habitants par la sélection naturelle. Les individus – écrivait-il – qui ont eu les meilleures chances de survivre dans la lutte pour l'existence et de laisser une progéniture, furent ceux dont les couleurs, en harmonie avec celles du milieu, leur ont permis de se dissimuler aux ennemis, ou de s'avancer vers leur proie sans se faire remarquer. En ce qui concerne les causes de l'apparition initiale de couleurs protectrices, Darwin laissait la question sans réponse dans les premières éditions de *L'origine des espèces*. Il admettait que l'action directe du milieu ait pu constituer une cause de leur apparition ; mais il préférait décrire des

variations de ce type comme « accidentelles » – c'est-à-dire, dues à des causes inconnues, que l'on trouverait plus tard.

- 8 Depuis cette époque notre connaissance des couleurs et des marques dans la nature a fait des progrès considérables. On a prouvé qu'elles avaient une origine physiologique, et qu'elles sont facilement affectées par un changement du milieu. J'ai déjà résumé à deux reprises dans cette revue les principaux résultats de ces études, mais il faudrait un volume entier pour les discuter à fond. ⁸ Néanmoins, notre but spécifique étant maintenant de voir jusqu'à quel point les changements dans les couleurs et les marques produites par le milieu sont *hérités*, nous pouvons limiter nos remarques aux recherches qui traitent des changements de couleur chez certains papillons et phalènes, ainsi que certains amphibiens.
- 9 Le papillon « petite tortue », habitant ordinaire de nos jardins et de nos champs, s'est avéré un objet préférentiel pour des études de ce genre. On sait depuis longtemps qu'il se présente sous deux formes, que les entomologistes décrivent comme *Vanessa levana* et *Vanessa prorsa*, que l'on considérait autrefois comme deux espèces différentes ⁹. On découvrit plus tard que ces deux formes étaient simplement deux lignées différentes issues de la même espèce. La forme *levana*, brune orangée, avec des points bruns et noirâtres sur le dessus des ailes, traverse l'hiver sous la forme d'une chrysalide, pour voir le jour sous forme de papillon au printemps ; tandis que les œufs de la forme *prorsa*, qui est dotée d'ailes noires avec une bande transversale blanche, sont déposés au printemps, et qu'elle ne se développe sous forme de papillon que plus tard pendant l'été. Il était donc naturel de supposer que les différences dans les couleurs et les marques des deux lignées avaient quelque chose à voir avec la température sous laquelle leurs pupes avaient vécu ; et dès 1864 Dorfmeister ⁱⁱ prouva que ces deux formes de papillon « petite tortue » (ainsi qu'une forme

intermédiaire rencontrée de temps à autre) pouvaient être obtenues en élevant leurs pupes dans différentes conditions de température. ¹⁰

- ¹⁰ Une grande quantité d'expériences ayant été menées depuis que Dorfmeister ouvrit la voie, je ne mentionnerai que celles de M. F. Merrifield ⁱⁱⁱ et du Professeur Standfuss, qui ont tous les deux traité un grand nombre de spécimens.
- ¹¹ Les expériences de M. Merrifield ont été conduites sur le papillon cuivré commun ¹¹, qui se présente également sous deux formes différentes, l'une d'entre elles étant commune en Angleterre et en Allemagne, alors que l'on trouve l'autre dans le sud de l'Europe. Ces deux formes étaient également considérées comme deux races locales séparées. Néanmoins, M. Merrifield obtint des spécimens très semblables à la forme que l'on voit dans le sud en élevant les pupes de la forme du nord à une température plus haute qu'à l'ordinaire sous nos latitudes, et *vice versa*. ¹²
- ¹² M. Merrifield a entrepris une série d'expériences plus vastes encore sur le papillon « petite tortue », étudié par Dorfmeister, qui se présente également sous deux formes saisonnières, et sous la forme proche de l'*Araschnia*. Ces expériences ont été menées pendant de nombreuses années, avec beaucoup de minutie, et une attention particulière accordée aux effets d'une température anormale selon les différentes phases de la vie de l'insecte : les œufs, les larves, et les pupes. Les résultats de toutes ces expériences ont été résumés par M. Merrifield lui-même, et je les restitue donc ici dans ses propres termes :

« Sans douter aucunement », écrivait-il, « que d'autres influences que la température, telles que l'humidité, constituent, sous certaines circonstances et plus particulièrement dans les pays tropicaux et semi-tropicaux ¹³, la cause déterminante, je dois affirmer que chez les espèces sur lesquelles je me suis penché, et, comme j'en suis convaincu, chez de nombreuses autres espèces, la température appropriée, et rien d'autre, appliquée au stade de développement qui convient, suffit par elle-même à adapter l'insecte à n'importe quel stade, sous

toutes ses dimensions ; c'est-à-dire, autant en ce qui se rapporte à l'aspect, ce qui inclut la taille et par conséquent la masse, qu'aux habitudes de vie ; et elle est même suffisante pour orienter l'insecte dans une autre direction, après qu'il ait été conduit vers une étape donnée de développement. » Le tout premier état larvaire étant la période la mieux adaptée pour parvenir à produire même les plus difficiles transformations ¹⁴, « c'est au stade larvaire que les habitudes de vie et la masse des deux phases sont en règle générale définies, mais à la pupaison les traits peuvent être matériellement affectés, et même transformés. »

- 13 Une autre série d'expériences tout aussi concluantes à propos des changements de couleur chez les papillons a été réalisée sur une plus vaste échelle encore par le professeur de Zurich M. Standfuss, qui a lui-même rassemblé les résultats de ses vingt années de recherche, en 1905, pour un Congrès des naturalistes suisses. ¹⁵
- 14 Au départ, le professeur Standfuss conduisit, depuis 1873, les expériences les plus soigneuses sur 55 600 individus appartenant à trente espèces différentes, dans le but de voir s'il ne serait pas possible d'obtenir par croisement une race capable de se propager d'elle-même. Après un échec complet pour chaque cas, le Professeur Standfuss commença à se tourner vers d'autres moyens d'obtenir de nouvelles espèces – à savoir, vers la variation. Il étudia par conséquent les variations fluctuantes et indéterminées, aussi bien que les variations soudaines ou « sports » (ce que De Vries appelle les « mutations ») ; et après avoir obtenu un nombre intéressant de résultats, trop spécifiques pour que nous en discussions ici, il en vint à la conclusion que l'on ne peut considérer ni les variations fluctuantes ni les « sports » comme étant à l'origine de nouvelles espèces. Il ne restait ainsi qu'à étudier les races dites locales ou climatiques, et particulièrement la variation sous l'influence de différentes températures à des périodes différentes de la vie de l'individu.
- 15 Sur ce plan les résultats furent tout à fait satisfaisants. En élevant des pupes à basse température, le Professeur Standfuss obtint une forme de pupa adaptée à la saison froide à partir d'une forme de saison

chaude, et il parvint en partie à produire la modification contraire. Plus encore. Des races variées de différentes espèces furent obtenues, démontrant fréquemment une certaine ressemblance, et de temps à autres une similarité frappante, par rapport aux races locales que l'on trouve dans la nature. ¹⁶

- ¹⁶ Et finalement, en poussant plus loin une expérience qui avait fourni une forme aberrante du papillon « petite tortue » (*Vanessa urticae*, L.), et en élevant des individus extrêmement modifiés, il parvient à transmettre l'aspect modifié artificiellement à une partie de la descendance. ¹⁷ Dans ces cas-là – dit Standfuss – « nous assistons à un fait physiologique ; à savoir qu'une certaine action a été exercée sur le domaine sexuel, de manière à produire la capacité d'hériter de ces caractères nouvellement acquis ».
- ¹⁷ Il est impossible ici de rendre compte de tous les détails des expériences de Standfuss, ou d'analyser ses conclusions. On notera seulement qu'à son avis les facteurs climatiques, particulièrement la température, ont une importance non seulement quant à la modification des organismes, mais également en ce qui concerne la production d'une nouvelle espèce indépendante. Et quiconque étudiera le travail de Standfuss admettra que l'on observe précisément dans ce cas les variations « déterminées », dues à un milieu changeant, dont Darwin parlait – variations qui, si elles affectent un nombre considérable d'individus et continuent de se manifester pendant un nombre considérable de générations, offrent à la sélection naturelle les conditions dans lesquelles elle peut consolider une variété nouvelle, et en définitive une espèce nouvelle.

- 18 Beaucoup d'autres expériences ont été menées afin d'établir si les changements dans la coloration des papillons et des phalènes, causés par des conditions de vie modifiées, étaient hérités ; mais je ne mentionnerai ici que celles de E. Fischer ^{iv} sur la belle écaille martre rouge et brune (*Arctia* ou *Chelonia caja*), qui ont donné les résultats les plus positifs. Deux ensembles à peu près égaux de pupes de ce papillon, s'élevant à cinquante-quatre et quarante-huit éléments, furent pris en charge, et tandis que le premier ensemble fut élevé dans des conditions normales, le second fut soumis à un refroidissement intermittent, jusqu'à 18° F. Il en résulta qu'alors que le premier ensemble donna une descendance normale, le second ensemble donna naissance à des papillons plus sombres, qui tous témoignaient sur leurs ailes d'un plus ou moins grand élargissement des points noirs. Le professeur Fischer parvint par la suite à élever la progéniture d'un mâle très modifié et d'une femelle relativement modifiée. Il obtint d'eux 173 pupes, et ces pupes furent élevées à la température ordinaire d'une pièce (de 64° à 75° F). Les premiers papillons obtenus à partir de cette lignée étaient normaux, mais les soixante-dix derniers étaient modifiés, à la fois pour leurs couleurs et les formes de leurs pattes et de leurs ailes, de la même manière que les parents avaient été modifiés, et pour certains d'entre eux presque au même point. ¹⁸ La modification produite par un milieu modifié fut ainsi transmise à la génération suivante, même si cette génération avait été élevée sous les conditions de vie normales pour l'espèce.
- 19 De nouvelles expériences menées par le Professeur Fischer sur le papillon « petite tortue » donnèrent les mêmes résultats. La modification produite par une température anormale fut également transmise à la génération suivante. Et des résultats assez semblables furent obtenus en 1903 par Schröder, qui pratiqua des expériences sur un habitant ordinaire de nos jardins, la phalène mouchetée. ¹⁹ Les

individus dont la coloration était assombrie par les changements dans la température du milieu ambiant transmirent les caractères ainsi acquis, à un degré plus faible, à une partie de leur descendance.

- 20 Évoquant ces expériences, le professeur Plate fait une remarque tout à fait correcte. Nous disposons certainement ici d'exemples d'hérédité des caractères acquis ; mais le fait que la transmission n'ait été prouvée que pour une seule génération élevée dans des conditions normales peut s'expliquer de deux façons différentes. Il se pourrait que la modification des cellules du corps ait été transmise aux cellules germinatives ; mais il se pourrait aussi, comme l'avait suggéré Weismann, que nous assistions ici à un cas d'action *directe* d'une température anormale sur les cellules germinatives. Le fait de leur transmission demeure. Par ailleurs, il faut dire que la seconde suggestion demeure improbable tant que l'on n'a pas prouvé que les changements dans les cellules corporelles n'ont pas le moindre effet sur les cellules germinatives, quand bien même ces dernières reproduisaient à la génération suivante exactement les mêmes changements qui s'étaient produits dans les tissus et organes des parents. Mais on n'a jamais prouvé ni même essayé de prouver rien de la sorte.
- 21 Il convient de noter que l'humidité a le même effet que le froid. Une coloration générale ainsi que des marques plus sombres furent obtenues en élevant des pupes de phalène mouchetée dans une atmosphère humide. Et quand une chaleur extrême fut ajoutée (par Pictet) à une atmosphère humide, les ailes avant de la phalène devinrent très sombres : c'était donc comme si les pupes avaient été élevées dans une chambre froide. Ces changements furent également hérités, bien que leur descendance fût élevée à une température normale. 20

- 22 Dans l'ensemble, ces expériences tout comme celles de Mademoiselle de Linden et les dernières effectuées par Pictet ^v, ont entièrement prouvé que la totalité du processus de formation des différentes couleurs est un *processus physiologique* et, comme tel, se trouve nécessairement soumis à l'influence des conditions extérieures sous lesquelles le papillon ou la phalène vivent. Par conséquent, il ne subsiste guère de doute quant à l'origine véritable des formes saisonnières des différents papillons et phalènes, ainsi que des formes locales limitées à certaines vallées, décrites par Pictet. Elles doivent leur origine, non pas à l'immigration de nouvelles formes mais aux actions locales héritées de la température, de la lumière et de l'altitude. ²¹
- 23 On obtint en outre d'importantes modifications de taille et de coloration, qui réapparaissent également à la génération suivante, en nourrissant les chenilles de diverses phalènes avec des aliments qui n'étaient pas les aliments habituels de l'espèce. Ainsi, pour une phalène commune de nos haies, l'*Ocneria* (ou *Liparis*) *dispar*, dont les chenilles se nourrissent habituellement de feuilles de chêne, si elles étaient nourries avec des feuilles de noyer, les phalènes auxquels elles donnaient naissance étaient plus petits, leurs marques noires moins distinctes, et la coloration générale tendait au blanchissement (albinisme). Des signes indubitables d'une hérédité de ces changements furent observés chez la seconde génération, quand bien même les chenilles de cette dernière étaient nourries avec leur alimentation habituelle, constituée de feuilles de chênes. Il est intéressant de remarquer qu'après que les chenilles de la même phalène eurent été nourries avec du sainfoin (*Onobrychis sativa*), elles donnèrent naissance à une forme nouvelle ; et qu'après que les feuilles de noyer, de chêne et de sainfoin eurent été données à la suite à chacune des trois générations, la forme nouvelle ainsi produite portait

des traces distinctes des trois sortes de nourriture. ²² Ces changements, à leur tour, furent hérités jusqu'à un certain point.

- 24 Je mentionnerai également un ouvrage de M. Roswell H. Johnson, ^{vi} intitulé *Determinate Evolution in the Color-Pattern of the Lady Beetles*, ²³ dont les conclusions sont favorables à l'hérédité d'une *variation déterminée*, dépendant principalement des conditions climatiques prédominantes en divers endroits des États-Unis. Par « variation déterminée » l'auteur entend une variation dans une direction définie se déroulant dans le plasma germinatif, « soit accompagnée soit dépourvue d'influence extérieure », en fonction de plusieurs schémas de développement « qui sont mis en activité ici ou là selon que le milieu active l'un ou l'autre ». Ces expériences ayant donné lieu à des variations héritées tout autant qu'à des variations non-héritées, l'auteur explique ces dernières par l'hypothèse d'une « action parallèle » des facteurs de modification extérieurs sur le plasma germinatif et sur les cellules corporelles, permettant de reproduire chez la descendance les mêmes changements qui s'étaient produits dans les cellules corporelles des parents. Ici encore, on nous suggère deux interprétations possibles ; mais le *fait* de la transmission des changements acquis d'une génération à l'autre demeure.
- 25 Pour terminer, il faut mentionner ici les expériences intéressantes de MM. Lambert et Kamensky sur des formes aberrantes de vers à soie obtenus en nourrissant leurs chenilles avec différentes sortes de feuilles, en compagnie des expériences du Professeur Kellogg et de M^{me} Bell ²⁴, qui ont obtenu une race naine mais encore fertile de vers à soie lilliputiens, en nourrissant les vers à soie durant trois générations avec des rations progressivement diminuées de feuilles de mûrier.
- 26 Il serait impossible de mentionner ici tous les importants résultats obtenus par un grand nombre de biologistes qui ont étudié les effets

du soleil, de l'humidité, d'une alimentation anormale, de différents gaz, de ligatures empêchant une bonne circulation, et ainsi de suite, sur la taille, les formes ainsi que la coloration et les marques d'un très grand nombre d'insectes, ainsi que l'hérédité de nouveaux instincts acquis par des chenilles lorsqu'on leur donnait un nouveau type d'alimentation. Il me faut donc renvoyer le lecteur à l'excellent résumé de tous ces travaux par le Professeur Przibram dans sa *Phylogenese*, qui, espérons-le, finira par être traduite en anglais, tout comme les travaux de Kammerer, Plate, Göebel et Semon. ²⁵

III

- ²⁷ Que les modifications produites dans les couleurs et les marques des papillons, phalènes et coléoptères par des changements de température, d'humidité et d'alimentation soient héritées n'est donc plus un sujet de doute. Même si les facteurs de modification n'ont agi que pendant une seule génération, leurs effets réapparaîtront souvent à la génération suivante. Ce qui soulève la question : « Qu'est-ce qui est hérité en de tels cas ? »
- ²⁸ Nous savons désormais que les couleurs et les marques des animaux ne sont pas « accidentelles ». Elles sont déterminées par certaines *fonctions physiologiques*. Et nous en concluons que si un milieu modifié change les couleurs ou les marques, ces modifications sont consécutives à certains changements dans les fonctions de certains organes. ²⁶ Les expériences de Standfuss, Fischer et bien d'autres ²⁷ confirment pleinement cette idée. Elles montrent que l'on peut obtenir la même variation dans la coloration des papillons et des phalènes en élevant leurs pupes dans le froid, ou dans un milieu ambiant très chaud ; elles montrent également que le même facteur de modification, à des degrés différents d'intensité (une température

douce aussi bien qu'une très haute température), peut produire à la fois une variété plus sombre et une variété plus pâle. Ainsi chez les lézards, alors qu'une température modérément douce et l'humidité donnent lieu à une augmentation de pigment noir, les mêmes causes, lorsque leur intensité dépasse une certaine limite, conduisent à la destruction du pigment noir. 28

- 29 Pictet a en outre établi qu'hormis quelques exceptions, découvertes par Mademoiselle von Linden, les changements dans la coloration des ailes des papillons et des phalènes étaient essentiellement dus à une augmentation ou une diminution de la *quantité* de pigment déposée sous les écailles microscopiques dont sont couvertes les ailes des lépidoptères, à l'image des tuiles d'un toit – et non pas à un changement dans la composition chimique du pigment. 29 Par ailleurs, les écailles elles-mêmes, qui décomposent la lumière du jour en raison des stries microscopiques dont elles sont couvertes, peuvent voir leur nombre diminuer ; elles sont également susceptibles d'être raccourcies et déformées, et montrent d'autres signes d'un développement défectueux, si les pupes ont été soumises à une température excessive ou d'autres influences extérieures néfastes. 30
- 30 On peut donc avancer dans tous ces cas que les changements dans la coloration, les marques et la taille de la phalène, ainsi que dans la forme de certains de ses organes ont été des *changements dans sa vigueur en général*.
- 31 L'importance de cette conclusion est évidente. Elle ne signifie pas, bien entendu, que les différences dans la coloration générale et dans les marques, sur lesquelles les entomologistes fondent la division d'une espèce en sous-espèces ou variétés ne seraient que de simples différences de vigueur. Mais elles indiquent que les différences de vigueur générale ou locale qui ont été acquises peuvent affaiblir ou renforcer certaines fonctions physiologiques qui donnent lieu à leur

tour à d'importants changements dans la taille, les couleurs, la reproduction, et ainsi de suite. Elles modifient les fonctions des organes vitaux, et, par eux, les caractères qui ont une valeur spécifique sont modifiés. De tels changements ne peuvent être qu'hérités pendant un grand nombre de générations, de la même manière qu'une prédisposition à la tuberculose, ou une faiblesse cardiaque sont héritées. ³¹

- 32 De toute manière, nous ne pouvons pas nous permettre de dire que la façon dont certains changements dans les couleurs des ailes du papillon se transmettent au plasma germinatif est "incompréhensible". Il y a transmission ; et lorsque nous aurons étudié ce fait en détail, nous apprendrons ce qui est transmis, et de quelle façon. En outre, nous savons déjà que le plasma germinatif ne vit pas la vie isolée qu'il était supposé vivre selon l'hypothèse de Weismann et de ses disciples. Que le plasma germinatif des cellules reproductrices et celui du noyau des cellules du corps soient en rapport étroit n'est plus objet de doute pour ceux qui ont étudié l'hérédité. ³² On sait également assez bien aujourd'hui qu'il existe, chez les plantes comme chez les animaux, une connexion entre la plupart des cellules, par le biais de filaments ténus de protoplasme. De sorte qu'au lieu de parler de l'« isolement » d'un groupe de cellules dans l'organisme, nous devons désormais parler du rapport étroit qui existe entre tous les organes des êtres vivants, et nous devons les étudier, après avoir perdu tant de temps à discuter des conjectures accumulées par Weismann en faveur de son hypothèse d'une évolution prédéterminée.

IV

- 33 Avec les expériences sur la variation chez le doryphore, qui ont été réalisées par W. L. Tower ^{vii} à la station d'évolution expérimentale de l'université de Chicago, nous disposons d'une autre série de recherches traitant du même sujet de la coloration et des marques, et conduisant à quelques conclusions importantes. ³³ Les recherches de M. Tower ont duré plusieurs années ; elles mobilisèrent un matériau immense (plus de 200000 coléoptères) ; et les résultats prirent la forme d'un épais volume, riche en faits précieux. Malheureusement le chercheur américain écrivit son ouvrage sous la forte influence des hypothèses de Weismann, et par conséquent nous y trouvons, à côté d'un matériau expérimental important, des conclusions qui se justifient difficilement au regard des données mêmes du chercheur.
- 34 Tout d'abord, M. Tower confirma deux observations, déjà faites par Merrifield, Standfuss, Mademoiselle von Linden et beaucoup d'autres dans leurs expériences sur les papillons et les phalènes. Les modifications de couleur, obtenues par les effets du froid sur les pupes du doryphore, pouvaient également être obtenues par la chaleur excessive, l'humidité et une composition différente de l'air ambiant. À partir de ce fait M. Tower conclut qu'« il n'existe pas de réponse spécifique (variation) provenant d'un stimulus donné » ; « la réponse (variation) qui suit le stimulus est *entièrement* déterminée de l'intérieur de l'organisme. » ³⁴ Il semble cependant, au regard des expériences de Pictet que nous venons de mentionner – dont il faut dire qu'elles sont postérieures au travail de M. Tower – que ce fait puisse avoir un sens bien différent. Si à la fois le froid et la chaleur extrême peuvent produire une décoloration, la raison est que l'un comme l'autre diminuent la vitalité du coléoptère – ce qui se traduit dans les deux cas par la fabrication d'une moindre quantité de pigment noir. Beaucoup d'autres exemples d'effets physiologiques

similaires produits par des stimuli différents pourraient également être présentés. ³⁵

35 Une autre observation, qui a déjà été effectuée à propos de la variation héritée chez les papillons et les phalènes, est également confirmée par M. Tower avec davantage de précision en ce qui concerne le doryphore. Afin qu'une modification de couleur soit transmise à la descendance, le facteur de modification (froid, chaleur excessive, humidité, et ainsi de suite) doit agir à une certaine période de la vie du coléoptère ; à savoir, durant la période où croissent les cellules germinatives. C'est pendant cette courte période de quelques jours que la cause modificatrice sera capable de produire un effet qui sera hérité. ³⁶

36 Le fait que les cellules germinatives ne puissent subir l'influence des facteurs extérieurs que durant une brève période de quelques jours constitue certainement, comme le dit le professeur Semon, une donnée importante qui explique plusieurs aberrations dans l'hérédité des variations jusque-là inexpliquées. Mais la conclusion qu'en tire M. Tower est manifestement trop large ; et lorsqu'il ne cesse de répéter dans son ouvrage que les variations somatiques (les variations dans la structure du corps et dans les fonctions de ses organes) ne sont pas héritées ; que « chez ces coléoptères les seules variations qui durent sont germinatives » (et par « germinatives » il veut dire qu'elles sont produites directement dans le plasma germinatif, et non via les cellules du corps) ; et lorsqu'il conclut que « la seule possibilité d'évolution se fait par la variation germinative » (comprise en ce sens) ³⁷, il soutient quelque chose que ses expériences n'ont pas encore prouvé.

37 Il va de soi que pour être héritée toute variation doit d'une manière ou d'une autre affecter les cellules germinatives. Aucun biologiste n'a jamais cru qu'une hérédité quelconque pourrait se dérouler autrement

qu'à travers les cellules reproductrices. Mais si la sensibilité de ces cellules est différente à différents moments de leur développement, et si la modification à l'intérieur des cellules corporelles se déroule à un moment où le plasma germinatif n'est pas encore assez sensible pour recevoir l'impression des facteurs de modification ; ou si aucun stimulus ne provient des cellules du corps au moment où le plasma germinatif est particulièrement sensible – alors il ne peut y avoir d'hérédité. C'est précisément – pense le Professeur Semon – ce qui s'est produit dans les cas observés par M. Tower. Les facteurs extérieurs produisirent un dépôt de pigment dans les cuticules externes des pupes ; mais cette modification ne pouvait pas influencer le plasma germinatif, parce que la cuticule ne disposait d'aucune voie la reliant à ce dernier. ³⁸ En même temps il n'était pas exclu que d'autres stimuli externes (qui modifient la taille de l'insecte, ou la forme et les fonctions de ses organes) agissent sur le plasma germinatif. ³⁹

- ³⁸ Tout ce que l'on peut donc conclure des remarquables expériences de M. Tower, c'est, selon l'opinion du professeur Semon, qu'il existe des cas où les facteurs modificateurs extérieurs agissent seulement sur les cellules du corps, sans influencer le plasma germinatif ; mais jusqu'ici nous n'avons pas encore la certitude qu'il y ait des cas où de tels facteurs agissent *uniquement* sur le plasma germinatif sans produire aucune modification dans les tissus et les organes du corps.

V

- ³⁹ La réapparition chez la descendance de modifications produites chez les parents par des facteurs extérieurs, observée chez les phalènes, les papillons et les coléoptères, a été également établie pour certaines divisions des vertébrés. Dans un précédent article ⁴⁰ j'ai montré les

changements substantiels que l'on peut produire dans la coloration et les habitudes des amphibiens et des reptiles en les élevant dans des conditions de vie inaccoutumées. Nous pouvons désormais affirmer que ces variations sont héritées.

- 40 Un cas de ce type a été observé chez la créature des lacs mexicains qui ressemble au triton, et que l'on connaît sous le nom d'axolotl ou siredon, qui n'est rien d'autre qu'une salamandre terrestre bien connue, l'amblystome, dans sa phase larvaire encore non développée, lorsqu'elle n'a pas encore perdu ses branchies externes, ni acquis des poumons internes. On sait que l'amblystome non développée, ou axolotl, est cependant capable de se reproduire dans la phase larvaire, et c'est la raison pour laquelle elle a été pendant quelque temps considérée comme une espèce séparée, jusqu'à ce qu'il soit démontré que l'on peut transformer de jeunes axolotls en amblystomes en les élevant sur terre, avec une alimentation abondante, ou encore dans une eau imparfaitement aérée. ⁴¹ Des expériences supplémentaires concernant l'hérédité de ce caractère acquis ont été menées par M^{me} Marie de Chauvin, et il s'est avéré que les descendants des axolotls ainsi modifiés retenaient une tendance à accomplir leur métamorphose d'une façon précoce, même s'ils étaient élevés dans des conditions normales pour des axolotls. En ce qui concerne les descendants des axolotls qui pendant les vingt-cinq dernières années environ ont été maintenus dans des conditions les poussant à se reproduire lors de la phase larvaire, il devient de plus en plus difficile de provoquer chez eux la métamorphose de l'amblystome – beaucoup plus que cela ne l'était chez des individus tout juste arrivés des lacs mexicains, où, en raison du fréquent assèchement des lacs, les axolotls se reproduisaient dans un milieu ambiant perpétuellement changeant.

- 41 Je mentionnai également dans le même article les expériences de Kammerer sur cet amphibien à la forme d'anguille, couleur de chair et presque transparent, le *Proteus anginus* des grottes autrichiennes. Placé dans des bassins ouverts largement à la lumière du jour, il commençait à se couvrir de points marron et noir – l'expérience réussissant mieux avec de jeunes mâles bien nourris maintenus dans une eau chaude. La coloration plus sombre se perdait lorsque l'animal était ramené vers un milieu ambiant sombre, ou lorsqu'il était peu nourri ; mais elle réapparaissait sous des conditions favorables. Lors de ses premières expériences Kammerer échoua, cependant, à obtenir une progéniture à partir des individus modifiés. Mais il y parvint l'année suivante. 43 Les caractères ainsi acquis furent transmis à la génération suivante, chaque fois que du temps s'était écoulé entre le développement des taches noires chez les parents et la naissance de leurs descendants. En outre, la coloration noire apparut chez ces derniers, que les jeunes soient nés dans un milieu bien éclairé ou dans l'obscurité. Le même résultat fut obtenu si le père uniquement était doté de points noirs. Par conséquent – remarque à fort juste titre le professeur Semon – il ne s'agit pas d'un cas de transmission passive du pigment noir du parent vers l'ovule. Il s'agit d'un cas d'hérédité d'un caractère acquis. 44
- 42 Dans une autre série d'expériences le D^r Kammerer en vint à des conclusions encore plus décisives 45, et j'ai déjà analysé dans l'article ci-dessus mentionné les modifications héritables qu'il a obtenues sur le mode de reproduction de la salamandre tachetée, ou salamandre de feu. Des résultats similaires ont été obtenus ensuite sur la coloration de la même salamandre. Lorsqu'on la maintenait pendant plusieurs années dans de l'argile jaune, ses marques jaunes croissaient considérablement aux dépens de sa coloration noire fondamentale. Lorsque les rejetons des individus ainsi modifiés, dont la couleur était

jaune à un très haut degré, furent séparés en deux ensembles, l'un maintenu sur un sol jaune, et l'autre sur un sol noir, la coloration jaune anormale se maintint à un haut degré dans le second ensemble, et crût dans le premier. On produisit des effets contraires en élevant les salamandres sur un sol noir, et l'assombrissement acquis fut également retenu jusqu'à un certain point. 46

- 43 Des effets similaires, hérités d'une manière semblable, furent obtenus sur le triton d'eau, une espèce de grenouilles, et certains lézards. 47

VI

- 44 Nous constatons par conséquent que si l'on prend en considération les résultats obtenus dernièrement par la recherche expérimentale, nous ne pouvons plus soutenir que les modifications produites chez les plantes comme chez les animaux par l'action directe d'un milieu modifié ne sont pas héritées. Nous devons au contraire reconnaître qu'il y a deux preuves, à la fois inductive et expérimentale, que de telles modifications sont héritées. Même si les influences modificatrices ont agi pendant un nombre très limité de générations – et Lamarck comme Darwin mettaient en évidence l'importance d'une action prolongée – on a établi dans presque toutes les expériences menées avec soin que des traces des influences modificatrices auxquelles les parents avaient été soumis se retrouvaient chez leur descendance.
- 45 C'est un résultat important. Il est vrai que les disciples de Weismann disent actuellement que dans des cas d'hérédité tels que ceux qui sont mentionnés dans les pages précédentes il n'a pas été prouvé qu'il y ait eu une *réelle* hérédité des caractères acquis. On n'a pas prouvé, disent-ils, que les modifications produites dans le corps de la plante, ou de l'animal, aient amené dans les cellules germinatives des changements

tels qu'ils aient reproduits chez la descendance les modifications ayant eu lieu chez la souche parentale. Il se peut que les cellules germinatives aient été affectées directement. Il se peut qu'il y ait eu une *action parallèle* dans le corps des organismes modifiés et dans leurs cellules germinatives. Mais il n'y a aucune raison pour laquelle la deuxième hypothèse devrait être préférée à la première. L'argument principal de ceux qui se prononcent en faveur d'une « induction parallèle » dans les cellules germinatives est l'argument qu'évoque Spencer dans la seconde édition de ses *Principes de biologie*. Nous ne parvenons pas à imaginer, disent-ils, comment un changement qui a eu lieu dans un muscle ou un nerf peut engendrer un changement correspondant dans la partie du germe qui devra produire la partie correspondante chez la descendance. ⁴⁸ Mais il est évident que cet argument, comme le remarque le professeur de Milan, Eugenio Rignano ^{viii}, dans son ouvrage de très grande valeur sur la transmission des caractères acquis (après avoir reconnu avec candeur qu'il avait lui-même subi son influence pendant un moment) possède aussi peu de valeur logique que l'argument de ceux qui refusaient d'admettre la gravitation universelle parce qu'ils ne voyaient pas comment l'attraction du soleil pouvait se transmettre, à travers l'espace, jusqu'à une planète. ⁴⁹

- 46 Par ailleurs, plus nous progressons dans l'étude de l'hérédité, plus nous apprenons que le plasma germinatif ne vit pas la vie isolée qu'il était supposé mener lorsque Weismann conçut pour la première fois ses hypothèses du plasma germinatif et de la panmixie. Cette conception s'est révélée tout à fait fausse, et il y a plusieurs années Romanes a indiqué à quel point Weismann lui-même avait modifié ses opinions sur la question dans le second volume de ses *Essais*. Mais depuis cette époque sont apparues de plus en plus de recherches

montrant que les cellules du corps et les cellules germinatives sont en rapport étroit.

- 47 Pour s'en tenir à quelques exemples : les recherches de Sitowski ^{ix} démontrent que, si l'on nourrit les chenilles de la petite phalène *Tineola bisseliota* avec de la laine contenant la couleur aniline Soudan III, non seulement les corps de ces chenilles prennent la couleur rouge, mais également les cellules renfermant les œufs chez la phalène ainsi que les larves obtenues à partir de ces œufs témoignent d'une « teinte rouge caractéristique » ⁵⁰ ; des résultats semblables ont été obtenus avec d'autres insectes et d'autres couleurs anilines ; et beaucoup de cas d'infection des cellules germinatives par des bactéries développées dans les cellules du corps relèvent de cela. Bien entendu, il y a une grande différence entre l'infection des cellules germinatives par des grains de matière colorante ou par les spores d'un champignon, et une modification des cellules germinatives sous l'influence des cellules du corps. Mais ces faits montrent à quel point il était non scientifique d'affirmer, ou même de supposer, que les cellules germinatives *ne peuvent pas* être affectées par les changements qui se déroulent dans les cellules du corps parce qu'étant dans l'ignorance totale de tous ces processus, nous n'étions pas capables de voir *comment* cette action pouvait bien avoir lieu. Maintenant que nous savons comment les cellules du corps se trouvent étroitement connectées les unes aux autres par des filaments de protoplasme intercellulaire et des cellules errantes, nous devrions dire, à l'inverse, qu'il nous est impossible d'imaginer comment le plasma germinatif, qui croît dans des proportions immenses pendant certaines périodes et se trouve nourri par les cellules du corps, peut continuer à se soustraire à l'influence des processus qui se déroulent dans les organes du corps. L'hypothèse même de l'« induction parallèle », par laquelle Weismann a tenté d'expliquer les faits de la transmission des

modifications et des mutations à la descendance, est une reconnaissance de cette influence mutuelle. 51

- 48 Néanmoins, pourrait-on s'interroger, « si l'hérédité des variations dues à l'action du milieu est largement répandue dans la nature (comme ce doit être le cas si les influences extérieures jouent un rôle important dans l'évolution), comment se fait-il que nous ayons si peu d'exemples où la transmission des caractères acquis soit prouvée par expérience directe ? » Il s'agit assurément d'une question importante, et dans un prochain article je tenterai d'y répondre, tout en analysant également les conclusions générales que l'on peut tirer en ce qui concerne l'action directe du milieu et l'évolution.
-

NOTES

1. *The Nineteenth Century and After*, March 1912.

2. *Ibid*, October 1914.

3. *The Nineteenth Century and After*, November and December 1910.

4. La littérature sur ce vaste sujet est immense. Par chance, il existe quelques ouvrages excellents dans lesquels tous les cas d'hérédité de ce type et leur portée pour la théorie de l'évolution ont été examinés d'une manière critique par les meilleurs spécialistes. Il s'agit de : Dr Paul Kammerer, *Zuchtversuche zur Abstammungslehre*, dans *Die Abstammungslehre*, twelve lectures, Jena, 1911 ; Professor L. Plate, *Selektionsprinzip und Probleme der Artbildung : ein Handbuch des Darwinismus*, quatrième version largement augmentée de cet ouvrage de très grande valeur, authentiquement darwinien ; ainsi que *Vererbungslehre*, qui sont les volumes I et II du *Handbücher der*

Abstammungslehre, Leipzig, 1913 ; Dr H. Przibram, *Phylognese : eine Zusammensetzung der durch Versuche ermittelten Gesetz-mässigkeiten tierischer Artbildung*, vol. III de *Experimental Zoologie* ; Vienna, 1913 ; et Professor Richard Semon, *Das Problem der Vererbung, « Erworbenener Eigenschaften »*, Leipzig, 1912.

5. Je me permettrai seulement de mentionner les expériences très minutieuses effectuée avec des infusoires communs, l'animalcule « pantoufle » (*Paramæcium*), par le professeur américain H. S. Jennings ; celles du professeur Woltereck de Leipzig sur la petite puce d'eau de nos étangs, la *Daphnia* ; et également celles de M. E. Agar sur le *Sinocephalus vetustus* (communiquées à la Royal Society le 23 Janvier 1913), expériences qui doivent néanmoins être prolongées jusqu'à ce que l'on parvienne à des conclusions définitives.

6. *The Nineteenth Century and After*, November 1910, p. 864.

7. « Recherches expérimentales sur l'influence de l'obscurité sur les organes des sens chez la *Daphnia* », communication préliminaire par Paul Kaptereiff, dans *Biologisches Centralblatt*, vol. xxx., 1910, p. 239-256, avec des planches.

8. « Recent science », dans *Nineteenth Century*, September 1901, p. 433-437, et April 1893, p. 683-689.

9. On les connaît mieux à présent sous les noms *Araschnia levana* et *A. prorsa*.

10. Ces expériences, répétées par de nombreux chercheurs, sont citées dans tous les travaux récents sur l'évolution, souvent accompagnées de planches (entre autres dans *Phylognese* de Przibram, avec des planches colorées). Weismann, réitérant les expériences de Dorfmeister, les a confirmées, mais tenta de les expliquer par un retour à la forme ancestrale. Comme il n'existe aucun fait en faveur de

cette supposition, alors que l'on connaît désormais des milliers de faits similaires illustrant l'action directe du milieu, on a dû l'abandonner.

11. Polyomatus phloëas (« The effects of temperature in the pupal stage on the colouring of *Pieris napi*, *Vanessa Atalanta*, *Chrysophanus phloëas*, and *Ephyra punctaria* », dans *Transactions of the Entomological Society of London*, 1893, Pt. 1, p. 55-73, accompagné de planches colorées. Voir également « The colouring of Chr. Phloëas as affected by temperature », dans *Entomologist*, December 1893.

12. Même communications, p. 65. Les effets les plus nets furent obtenus pendant les débuts de la partie active de la pupaison – la grande chaleur engendrant un brunissement, et un froid modéré engendrant des couleurs vives dans les parties cuivrées et sombres, la petitesse des points et un élargissement considérable de la bande cuivrée sur les ailes de derrière. Après avoir répété les mêmes expériences et obtenu des résultats similaires, quoique pas aussi prononcés que ceux de M. Merrifield, et après avoir découvert plus tard, sur la côte de Ligurie, une zone dans laquelle la même espèce avait deux formes saisonnières, Weismann vit dans ce dernier fait une contradiction à la conclusion qu'il devait tirer de ses propres expériences – à savoir, que la variation dans la couleur devait avoir été, dans ce cas, « cumulative » et héritée (*Das Keimplasma*, 1892, p. 525-531). Néanmoins, l'hypothèse qu'il défendit lui-même plus tard – à savoir que tous les « déterminants » hérités de la couleur *ne peuvent être modifiés d'un seul coup* – explique pleinement à la fois la présence de deux formes saisonnières et le succès partiel de ses expériences.

13. En Afrique du Sud, par exemple, comme le montrent les expériences conduites par M. Guy Marshall.

14. F. Merrifield, « Experimental entomology : Factors in seasonal dimorphism », dans *Premier Congrès international d'entomologie*, Bruxelles, 1911, p. 435-436. Par ailleurs, M. Merrifield rejette

entièrement l'idée qu'au moins chez les deux espèces sur lesquelles il a conduit des expériences (*Araschnia levana* et *Selenia bilunaria*) la cause des différences entre les deux lignées soit congénitale, ou que le dimorphisme saisonnier soit un exemple de générations alternées (*id.*, p. 436).

15. « Die Resultate dreissigjähriger Experimente mit Bezug auf Artbildung und Umgestaltung der Tierwelt », dans *Verhandlungen der Schweizerischen Naturforscher Gessellschaft an der Jahresversammlung in Luzern*, 1905 (impression séparée).

16. Á partir de *Araschnia levana*, L., il est possible d'obtenir l'*A. prorsa* ; à partir de *Polygonia c. album*, la génération estivale de *P. hutchinsoni*, Robs ; à partir de *Chrysophanus amphidamas*, Esp., la génération estivale de *Chr. Obscura*, Rühl ; et ainsi de suite. Même les formes aberrantes, différant étrangement du type normal, que l'on rencontre de temps à autres dans la nature, et dont l'origine a été très discutée, ont été obtenues par l'effet d'une température anormale du milieu.

17. *Denkschriften der Allg. Schweizerischen Gesellschaft für die gesammnte Naturwissenschaft*, xxxvi., 1898, p. 1-40, avec des tableaux; voir aussi *Insektenbörse*, xvi, 1899, et Przibram, *l.c.*, tab. xviii. En prenant une paire des papillons déjà nommés, fortement modifiés après que leurs pupes eurent été soumises à une haute temperature, il obtint de cette paire, sous des conditions normales, quarante-trois papillons, dont quatre présentaient par rapport à la forme normale pratiquement au même degré que la forme parentale, alors que « même parmi des milliers de papillons normalement engendrés et élevés sous des conditions tout à fait normales, des individus modifiés de cette façon n'apparaissent jamais. » (*l.c.*, p. 22)

18. Les recherches de Fischer datent de 1895. Les expériences ici mentionnées ont été décrites dans *Allgemeine Zeitschrift für Entomologie*, Bd. vi, 1901, accompagné d'une planche. Elles ont été résumées depuis

dans tous les travaux récents sur l'hérédité (dans *Phylogenese* de Przibram, p. 175, avec une planche colorée ; dans *Mneme* de Semon, 1908, p. 83 et dans *Problem*, p. 72 ; chez Plate, etc.).

19. *Abraxas Grossulariata*. Cité par Przibram, *l.c.*, p. 60 et 184, planche XVIII ; voir aussi *Problem* par R. Semon, p. 73.

20. Lorsque les pupes obtenues à partir des individus ainsi modifiés furent élevées sous des conditions normales, la moitié des soixante-dix-huit phalènes auxquelles elles donnèrent naissance héritèrent de marques sombres à un degré moins prononcé. Et lorsqu'un mâle rendu plus sombre par un milieu chaud fut croisé avec une femelle normale, il donna dix phalènes plus sombres sur une génération de quarante-trois.

21. Arnold Pictet, « Influence de l'alimentation et de l'humidité sur la variation des papillons », dans *Mémoires de la société de physique et d'histoire naturelle de Genève*, vol. XXXV, 1905, Introduction. Pictet mentionne dans cette introduction les excellents résumés de la question par la comtesse Marie von Linden (*Biologisches Centralblatt*, XXIV, 1904), G. Agassiz (*Étude sur la coloration des papillons*, Lausanne, 1903), et les leçons de F. Henneqy (*Les insectes*, Paris, 1904).

22. Arnold Pictet, *l.c.*, et « Des variations des papillons provenant des changements d'alimentation de leurs chenilles et de l'humidité », dans *Comptes rendus du VI^e congrès international de zoologie, Session de Berne*, 1904, p. 499 et suiv., où plusieurs autres faits intéressants sont mentionnés.

23. Carnegie Publications, n° 122, Washington, 1910.

24. O. L. Kellogg and K. G. Bell [*sic*], « Variations induced in Larval, Pupal and Imaginal Stages of *Bombyx mori* », dans *Science*, N. S, vol. XVIII, 1904. Résumé en annexe à « Inheritance in Silkworms, L. (Stanford

University, 1908, p. 79-80). Et également dans *Phylogeneses* de Przibram, p. 181-182.

25. On pourrait également mentionner deux cas intéressants d'instinct hérité modifié, observés par Arnold Pictet. Voir « Quelques exemples de l'hérédité des caractères acquis », dans *Archives des Sciences physiques et naturelles*, t. XXVIII., 1910, p. 504 et suiv. ; et « Un nouvel exemple de l'hérédité des caractères acquis », dans les mêmes *Archives*, t. XXXI, p. 561 et suiv.

26. C'est également la conclusion à laquelle Arnold Pictet a été amené par ses recherches.

27. Ruhmer, F. Urech, Mademoiselle von Linden, Federley, Pictet à propos des lépidoptères ; Tower à propos du doryphore ; etc.

28. P. Kammerer, « Künstlicher Melanismus bei Eidechsen », dans *Centralblatt für Physiologie*, xx, 1905, p. 261-263 ; « Die Wirkung äusserer Lebensbedingungen auf die Organische Variation », dans Roux's *Archiv*, xxx., I, p. 381-383, 388-390.

29. Pictet, *Recherches sur le mécanisme*, etc., p. 8

30. Ainsi il n'existe pas de pigment bleu destiné à produire les « yeux » bleus sur les ailes de Vanessa Io. Cette couleur est causée par les écailles blanches placées sur les noires qui jouent le rôle d'écran. Lorsque les points bleus, modifiés par la température, deviennent verts, cela est dû au fait que les écailles blanches (bleues à nos yeux) se trouvent placées sur des écailles jaunes. Et ainsi de suite (*Recherches sur le rôle des écailles*, p. 11-12)

31. Je connais une famille au sein de laquelle une certaine forme, caractéristique de chaque ongle de la main, est héritée. Cela ne signifie pas nécessairement qu'un « pangène » ou un « déterminant » spécifiquement modifié pour chaque ongle soit hérité. Les ongles de cette famille étant dotés de cette forme aplatie qui, comme le savent

les médecins, est parfois caractéristique d'une faiblesse cardiaque, c'est selon toute probabilité le défaut d'un organe aussi important que le cœur qui est hérité et qui détermine la forme des ongles.

32. Le Professeur Plate, dans son monumental *Selektionsprinzip* (4^e édition, p. 451-453), ajoute, après avoir montré que nous devons admettre un rapport continu entre les cellules germinatives et les cellules du corps : « La question qui concerne la nature de ces voies de communication doit pour le moment demeurer sans réponse. La plupart des cellules étant connectées entre elles par des ponts plasmatiques inter-cellulaires, et l'ensemble des organes des animaux et des plantes se trouvant dans une dépendance corrélative mutuelle, je ne considère pas l'existence de filaments d'inter-communication dans le plasma germinatif comme une théorie auxiliaire inimaginable ».

33. *An Investigation of Evolution in Chrysomelid Beetles of the Genus Leptinotarsa*, Washington, 1906 (Carnegie Publications).

34. *Loc. cit.*, p. 302

35. Dans le chapitre VIII, « *Erworbener Eigenschaften* » de *Das Problem der Vererbung*, par Semon, le lecteur trouvera une excellente discussion des conclusions de M. Tower.

36. « D'une importance considérable », écrit M. Tower, est « la preuve solide qui conduit à la conclusion générale que ces variations permanentes se produisent durant les périodes de croissance des cellules germinatives, et ne se manifestent ni avant ni après cette période. Ce que cela signifie exactement pour le moment est difficile à déterminer, des expériences supplémentaires et des études cytologiques étant nécessaires avant d'arriver à une compréhension plus complète de tout ceci. » (*l.c.*, p. 295)

37. Les variations sont héritées, dit M. Tower ; « toutes les variations hérissables se comportent de la même façon ; et il n'y a dans aucun cas la moindre preuve montrant qu'il existe une différence fondamentale entre des "mutants" et tout autre variation hérissable. » (p. 308). Mais « il n'existe pas pour le moment le moindre fait qui indiquerait l'hérédité des variations somatiques acquises ou leur incorporation dans le plasma germinatif » (p. 310) ; les variations héritées « sont des réponses directes aux stimuli dans la constitution modifiée du plasma germinatif » (p. 312). Comme l'a déjà montré le professeur Semon, dans *Problem der Vererbung* « *Erworbener Eigenschaften* », p. 108-115, ces affirmations ne sont pas prouvées par les expériences de M. Tower.

38. « Précisément, dans les cas observés par Tower toute possibilité qu'un stimulus ait été occasionné par une modification de couleur est exclue. Cela parce que ces modifications consistent en dépôts de pigment sur la cuticule externe, qui ne dispose pas de canaux poreux, et par conséquent sa partie la plus profonde, où les dépôts de pigment se situent, ne présente aucune sorte de connexion pouvant orienter un stimulus, avec la substance irritable de l'organisme et ses cellules germinatives. » (R. Semon, *Das Problem*, p. 111)

39. *Das Problem*, p. 113.

40. *The Nineteenth Century and After*, December 1910.

41. Il s'agit des expériences de M^{me} Marie de Chauvin, Shufeldt et Winterbret. Voir *Nineteenth Century and After*, December 1910, p. 1047-1049.

42. P. Kammerer et P. Winterbret, cités par Przibram, *Phylogeneses*, p. 188. Par ailleurs, on a découvert que le cannibalisme produisait chez les mâles un accroissement de la taille de la tête et des dents.

43. P. Kammerer, « Experimente über die Fortpflanzung, Farbe, Augen und Körper-Reduction bei *Proteus anginus*, Laur », dans *Archiv für*

Entwickelungsmechanik, Bd. XXXIII, 1912, p. 349-425.

44. R. Semon, *Das Problem*, etc., p. 76. Á propos de Kammerer il résume comme suit cette partie de ses expériences : « On peut absolument remarquer une hérédité des caractères acquis dans son sens très général, et *c'est ce qui importe le plus pour l'explication des processus phylogénétiques*. Que l'on puisse décrire ce caractère acquis dans le strict sens weismannien de *Somatogene* reste indécis. » La transparence du corps du *Proteus* offre, bien entendu, des conditions favorables pour qu'apparaissent de nouveaux caractères dans le plasma germinatif sous l'effet de l'action directe de la lumière sur ce dernier. Mais il ne s'agit encore que de se demander *comment* le caractère acquis par le corps réapparaît chez la progéniture, et cela ne compromet pas le fait qu'il réapparaît, ce qui est le principal pour expliquer l'évolution de *nouvelles formes possédant précisément les caractères qui ont été produits par un nouveau milieu*.

45. Roux's *Archiv für die Entwicklungsmechanik*, vol. XVII, XXV, et XXVIII.

46. Kammerer, *Zuchtversuche zur Abstammungslehre*, dans un ensemble d'articles de différents auteurs publié à Jena, 1911, sous le titre *Die Abstammungslehre*, p. 107, 110 et suiv. Pour les expériences de Kammerer sur l'élevage des salamandres sur un papier jaune et noir (afin d'éviter l'influence de l'humidité) voir sa communication au Congrès des zoologistes de Graz, analysée par Przibram (*Phylogenese*, p. 193), et sa contribution à la *Zeitschrift für induktive Abstammungs und Vererbungslehre*, Bd. IV, 1911, mentionnées par Semon (*Das Problem*, p. 75). Dans cette série d'expériences les caractères acquis furent également hérités.

47. *Rana agilis* et *Triton cristatus*. En ce qui concerne les expériences avec le lézard des prés (*Lacerta serpa*) et le *Lacerta fiumana*, les changements de coloration, produits en une génération par des circonstances ambiantes anormales, ont été transmis à la suivante ;

mais ils n'ont été retenus qu'au même degré qu'il en était allé pour la première génération, lorsqu'elle avait été transférée depuis des conditions anormales vers des conditions normales.

48. Dans la seconde édition, revue, des *Principes de biologie*, Herbert Spencer a reproduit quelques lignes de la lettre d'un professeur de Cambridge, qui écrivit ceci : « Beaucoup de zoologistes, la plupart d'entre nous ici à Cambridge, sont farouchement opposés à la doctrine de l'hérédité des variations acquises. Même en supposant que le pouvoir de développement d'un germe est déterminé par sa structure moléculaire (et je voudrais une bonne fois poser cette question), nous échouons toujours à concevoir un quelconque moyen par lequel, par exemple, un changement dans le développement d'un muscle ou d'un nerf peut engendrer un changement correspondant dans la partie du germe qui est destinée à produire la partie correspondante chez la descendance. » En reproduisant ces lignes le Professeur J. T. Cunningham, dans son ouvrage *Sexual Dimorphism in The Animal Kingdom* (London, 1900), a ajouté la remarque tout à fait juste selon quoi il s'agissait d'une « attitude extrêmement non scientifique. »

49. *La transmissibilité des caractères acquis*, Paris, Alcan, 1908, p. 2.

50. Sitowski, dans *Bulletin international de l'Académie des sciences de Cracovie*, 1905, et *Science*, septembre 1909, analysé par A. Drz. dans *Revue scientifique*, 1909, II, p. 660. Voir également Weismann, *Studien über die Descendenztheorie*, second edition, II. 59.

51. Sur cette question importante voir le second volume, intitulé *Regeneration*, de *Experimental Zoologie*, 1909, par Przibram. Analysé dans *Roux's Archiv.*, XXVII. 4, p. 666.

NOTES DE FIN

i. Pavel Nikolaevich Kapterev (1889-1955) : géologue russe. Professeur spécialisé dans l'étude du pergélisol (« permafrost »). Kropotkine s'appuie ici sur un article paru dans *Geography*, vol. 1-2, en 1913 : « Some caves of the Perm and Kazan provinces ». Il développera dès 1914 une théorie téléologique de l'évolution, cherchant à réconcilier la téléologie transcendantale kantienne et une perspective lamarckienne sur la cause des changements organiques. Il sera arrêté deux fois par la police soviétique, et envoyé à partir de 1934 mener des recherches dans la région de Chita, à la station expérimentale de Skorovodino.

ii. Georg Dorfmeister (1810-1881) : entomologiste autrichien. Professeur à Graz, spécialiste des lépidoptères. Il fut le premier savant à décrire et représenter la chenille et la chrysalide. Il réalisa également des expériences de variation de température sur les pupes des papillons.

iii. Frederick Merrifield (1831-1924) : entomologiste britannique. Président de la *Royal Entomologist Society* (1905-1906). Spécialiste des lépidoptères, il a mené des recherches sur les variations de coloration et de motifs chez les papillons en fonction de la température, et cela à tous les stades de développement.

iv. Emil Fischer (1868-1954) : entomologiste suisse. Spécialiste des lépidoptères.

v. Arnold Pictet (1869-1948) : entomologiste suisse. Professeur à l'université de Genève. Pendant plus de vingt ans, il a recherché l'influence de la nutrition et de la température sur les stades larvaires, sur la morphologie alaire et la biologie des papillons adultes. Son

travail s'inscrit dans la réflexion sur l'hérédité des caractères acquis, et préfigure certains aspects de la réflexion actuelle sur la plasticité phénotypique.

Maria Gräfin von Linden-Aspermont (1869-1936) : zoologiste allemande, qui a effectué également des recherches en entomologie. Première étudiante femme à l'université de Tübingen, en 1892, elle fut ensuite assistante à l'Institut zoologique. Puis seconde assistant de recherche à l'Institut de zoologie et d'anatomie comparée de Bonn. Orientant progressivement ses recherches biologiques vers la médecine et la pathologie, elle atteignit en 1910 le grade de Professeur à l'université de Bonn. Elle mena des recherches physiologiques sur le métabolisme des chrysalides et des chenilles.

vi. Roswell Hill Johnson (1877-1967) : zoologiste et géologue américain. Étudiant à Harvard, il fut assistant professeur d'anatomie des vertébrés à l'université du Wisconsin. Chercheur à la Carnegie Institution, il s'investit dans l'industrie pétrolière, devenant consultant à Pittsburgh. En 1934, il fut nommé Professeur au Département d'hygiène sociale de l'université d'Hawaï. Fervent défenseur de l'eugénisme (*Applied Eugenics*, avec Paul Popenoe, en 1918), il fut notamment membre de l'American Association for the Advancement of Science, de l'American Genetic Association et de l'Eugenic Research Association.

vii. William Lawrence Tower (1872- ?) : zoologiste et généticien américain. Généticien au département de zoologie de l'université de Chicago. Entre 1905 et 1912 il développa des travaux sur le doryphore de la pomme de terre, *Leptinotarsa*, qui lui gagnèrent une grande renommée parmi les défenseurs de l'hérédité des caractères acquis. Il s'avéra que les modifications chez les individus soumis à l'expérience avaient été manipulées. Tower se retira en 1915 et disparut du milieu scientifique.

viii. Eugenio Rignano (1870-1930) : philosophe italien. D'abord ingénieur, il se tourna vers la philosophie des sciences, la sociologie, et la psychologie du raisonnement humain. Privatdozent à l'université de Pavie. Il sera directeur, en 1915, de la revue *Scientia*, dont le rayonnement fut important. Il s'intéressa notamment à la philosophie de la biologie, sur des thématiques proches de celles de Kropotkine (*Sur la transmissibilité des caractères acquis : hypothèse d'une centro-épigénèse*, Paris, Alcan, 1909). Il travailla, en philosophie politique, sur le socialisme.

ix. Ludwik Sitowski (1880-1928) : zoologue polonais. Professeur et recteur, en 1925-1926, de l'université Adam Mickiewicz de Poznan.

L'action directe du milieu et l'évolution

The direct action of environment and evolution

NOTE DE L'ÉDITEUR

Publication originale : Pierre Kropotkine. « The direct action of environment and evolution », January 1919, *The Nineteenth Century and After*, vol. LXXXXV, n° DIII, p. 70-89

Il ne fait pas de doute que les espèces puissent être grandement modifiées par l'action directe du milieu. J'ai quelque excuse pour n'avoir pas insisté plus fortement sur ce point dans mon *Origine des espèces*, dans la mesure où la plupart des faits les plus pertinents ont été observés depuis sa publication. (Darwin, *Life and Letters*, iii. 232)

- 1 Lorsque nous jetons un regard général sur le travail accompli pendant le dernier demi-siècle en rapport avec la théorie de l'évolution, nous constatons que la question qui sous-tend la plupart des discussions théoriques, et qui a inspiré la plus grande partie de l'étude de la nature et de la recherche expérimentale, fut la question fondamentale du rôle joué par l'action directe du milieu dans l'évolution des espèces. Cette question fut l'une des idées sur lesquelles Darwin se concentra

dans les dernières années de sa vie, et l'une des préoccupations majeures parmi ses successeurs.

- 2 Un très grand nombre de recherches ayant été faites dans cette direction, je les ai analysées dans une série d'articles publiés dans cette revue durant les sept dernières années. Débutant par l'évolution des conceptions de Darwin lui-même et de la plupart des évolutionnistes à propos de la sélection naturelle ¹, j'ai donné par la suite une idée des observations et des expériences par lesquelles les capacités modificatrices d'un milieu physique changeant étaient établies sans doute aucun ². J'ai alors discuté la tentative de Weismann, consistant à prouver que ces changements ne pouvaient être hérités, et l'échec de cette tentative ³. Et j'ai examiné pour finir les expériences qui ont été faites pour établir jusqu'à quel point les changements produits par un milieu modifié sont hérités ⁴. Nous devons désormais prendre en considération les conclusions que l'on peut tirer de l'ensemble de ces recherches et discussions.

|

- 3 Lorsque Darwin quitta l'Angleterre pour une croisière à bord du *Beagle*, un de ses amis l'avertit qu'il ne devait pas se laisser influencer par ce qu'il pourrait voir dans la nature en faveur de la variabilité des espèces. « Ne t'occupe pas de ces théories françaises », lui dit-on (je cite de mémoire), ce qui signifiait : « ne prête attention en rien aux idées de Buffon, Lamarck et Geoffroy Saint-Hilaire, selon qui l'action directe des conditions de vie constamment changeantes produit la variété infinie des formes végétales et animales peuplant le globe ».
- 4 Darwin observa la nature avec attention, étudia la vie naturelle, et fut attiré par les « idées françaises ». Ainsi en 1842, lorsqu'il rédigea une première esquisse de ses conceptions à propos de l'évolution ⁵,

comme en 1859, lorsqu'il publia *L'origine des espèces*, où il insistait sur le rôle dominant joué par la sélection naturelle dans l'évolution de formes nouvelles, il indiqua en même temps le rôle que joue le facteur Buffon-Lamarck – l'action directe du milieu. Lyell lui reprocha même le « lamarckisme » de *L'origine des espèces*. Néanmoins, à cette époque, Darwin repoussa la discussion complète de cette question dans un travail sur la variation, pour lequel il était en train de collecter des données. Ce n'est que neuf années plus tard qu'il publia la première partie de ce travail ; mais entre-temps, dès la troisième édition de *L'origine des espèces*, il se sentit dans l'obligation d'introduire d'importants matériaux traitant de l'action directe du milieu. Dans son grand ouvrage sur *La variation*, tout comme dans la sixième édition de *L'origine des espèces*, il reconnaissait franchement l'importance du facteur lié au milieu ambiant dans l'évolution d'espèces nouvelles. Il n'hésitait pas à admettre que dans certains cas une variation « définie » et « cumulative », causée par l'influence du milieu, pouvait engendrer de nouvelles variétés et espèces adaptées à leur nouveau milieu avec tant d'efficacité que le rôle de la sélection naturelle serait tout à fait secondaire dans ces cas-là.

- 5 Darwin a reconnu lui-même les raisons d'un tel changement d'opinion. Dans les années cinquante, il n'existait pas de travaux traitant sur une base scientifique de la variation dans la nature ; alors que la morphologie expérimentale, bien qu'elle ait été déjà souhaitée par Bacon ⁶, ne vit le jour qu'après la publication du travail de Darwin. Pour autant, les nouvelles données rapidement accumulées dans ces deux branches de recherche après 1859, finirent par convaincre Darwin de l'importance de l'action directe du milieu, et il la reconnut franchement.
- 6 Bien entendu il n'abandonna pas la conception fondamentale de son *Origine des espèces*. Il continua d'affirmer qu'une variation purement

individuelle et accidentelle pouvait fournir à la sélection naturelle les matériaux nécessaires à l'évolution de nouvelles espèces. Mais il avait également beaucoup réfléchi à la question suivante, que son premier grand travail soulevait : étant donné tout ce que l'on a dit sur l'importance de la lutte pour l'existence – *la sélection naturelle serait-elle capable de développer, ou simplement d'accentuer, un nouveau trait utile d'une génération à l'autre, si ce trait apparaissait accidentellement, chez quelques individus seulement, se trouvant ainsi soumis à la loi de tous les changements accidentels ?* N'est-il pas nécessaire, afin d'obtenir le développement graduel d'un nouveau caractère, qu'une cause extérieure agisse dans une direction définie, pendant plusieurs générations, sur la majorité des individus d'un groupe donné, et que ses effets soient transmis plus ou moins d'une génération à l'autre ?

- 7 La réponse que Darwin donna à cette question en 1868 dans la sixième édition revue de *L'origine des espèces* était assez nettement affirmative. Il écrivait :

Il ne faudrait cependant pas perdre de vue que certaines variations plutôt fortement marquées, que personne ne classerait au rang de simples variations individuelles, reviennent fréquemment, à cause d'une organisation semblable influencée de manière semblable – un fait dont on peut donner de nombreux exemples avec nos productions domestiques... Il n'y a aucun doute non plus que *la tendance à varier de la même manière a souvent été si forte que tous les individus de la même espèce ont subi des modifications de manière similaire sans l'aide d'une forme quelconque de sélection.* 7

- 8 Par ailleurs, quiconque prendra la peine (ou plutôt s'accordera le plaisir) de relire *La variation* constatera qu'une chose telle qu'une variation indéfinie et contingente, même avec l'aide de la sélection naturelle, n'avait presque aucune importance pour le grand fondateur de la théorie de l'évolution à l'époque où il écrivit ce dernier ouvrage 8. Il y répétait inlassablement que la variabilité dépendait entièrement des conditions de la vie ; de sorte que si ces dernières demeuraient inchangées pendant plusieurs générations, « il n'y aurait pas de variabilité, et par conséquent aucun terrain pour le travail de la

sélection naturelle. » Et, d'un autre côté, là où la même variation fait continuellement retour, sous l'effet de « l'action d'une cause fortement déterminante », *l'apparition de nouvelles variétés est rendue possible, indépendamment de la sélection naturelle*. Dans le chapitre XXIII, il présentait les faits qu'il avait pu rassembler avant 1868, « qui rendaient probable le fait que le climat, la nourriture, etc., ont influé si clairement et avec tant de puissance sur nos productions domestiques que de nouvelles sous-variétés ou races se sont ainsi formées sans intervention de la sélection, qu'elle provienne de l'homme ou de la nature ». Il est également évident que si Darwin avait eu à sa disposition les données que nous possédons maintenant il n'aurait pas limité ses conclusions aux plantes et animaux domestiques. Il aurait été en mesure de les étendre à la variation dans la nature sauvage.

II

- 9 Pendant les vingt ou trente premières années après la publication de *L'origine des espèces* la recherche était principalement orientée vers l'étude de l'action directe du milieu telle qu'elle se déploie dans la nature sauvage et telle que nous la faisons fonctionner dans nos expériences. Le principal résultat de ces recherches fut de prouver, dans un premier temps, qu'il n'existe pas de caractères spécifiques, chez les plantes ou chez les animaux, tels qu'ils ne puissent être modifiés en transformant leurs conditions de vie ; et, dans un second temps, que les variations obtenues expérimentalement sous certaines conditions de chaleur ou de froideur, de sécheresse ou d'humidité, de nourriture riche ou pauvre, et ainsi de suite, correspondaient exactement à celles qui caractérisent les animaux et les plantes des zones arctique et tropicale, sous un climat sec et sous un climat

humide, dans des prairies fertiles et dans des déserts. Il était ainsi prouvé que si une espèce de plantes ou d'animaux migrait d'une région chaude vers une région froide, ou de la côte vers l'arrière-pays, ou encore des prairies vers un désert, *la variation elle-même, à l'intérieur des nouveaux immigrants, tendrait à créer une nouvelle variété représentant une adaptation aux conditions nouvelles, sans intervention de la sélection naturelle.* La même chose se passerait si le climat d'une localité donnée subissait un changement pour des raisons explicables par la physiographie. Dans les deux cas la sélection ne jouerait alors qu'un rôle tout à fait secondaire – celle d'une « servante de la variation », selon le mot de Hooker dans une de ses lettres à Darwin. Elle ne devrait qu'éliminer les moins adaptés – c'est-à-dire ceux qui ne possèderaient pas la plasticité nécessaire pour endurer les modifications nécessaires de leurs tissus, de leurs organes, et (en ce qui concerne les animaux) de leurs habitudes.

- 10 Les recherches menées dans ces années-là ayant montré comment la flore et la faune des terres désertiques de l'Arctique, des sommets alpins, des marais africains, du bord de mer, des déserts et des steppes s'adaptaient pour supporter le climat et les conditions générales de la vie dans chacun de ces différents environnements, les premiers pas furent également accomplis, particulièrement par les botanistes, afin de prouver que la plupart de ces merveilleuses adaptations pourraient être reproduites *dans un temps très court, à l'intérieur de nos expériences.* Il suffisait, à cette fin, d'élever les plantes et les animaux dans les conditions de température, humidité, lumière, nourriture, etc., qui prédominent dans les différentes régions de la terre. Dès lors, rien qu'en s'en tenant là – spécifiquement pour ceux qui étaient familiers de la nature elle-même, il semblait tout à fait improbable que les adaptations des plantes et des animaux que nous constatons dans la

nature soient les résultats de *variations simplement accidentelles et fortuites*.

- 11 Prenons un des exemples les plus simples – nous avons appris de nos expériences que lorsqu’une plante était élevée sous une cloche de verre, dans un très air sec, ses feuilles cessaient bientôt de développer leurs lobes, et les tiges des feuilles se changeaient en épines ou en piquants. Et lorsque nous vîmes que les plantes à épines étaient caractéristiques de la végétation des régions sèches, nous ne pouvions nous laisser persuader que l’inévitable transformation des feuilles en piquants et en épines chez toutes les plantes ayant subi une migration vers un désert, ou croissant dans une région de plus en plus sèche, ne devait compter pour rien dans l’évolution des espèces à épines. Nous ne pouvions pas croire que l’évolution entière des structures dites « adaptatives » des déserts, des zones côtières, des régions alpines, et ainsi de suite, qui s’effectue dans la nature sur une échelle immense *en tant que résultat physiologique des conditions elles-mêmes*, ne devrait laisser aucune trace dans l’évolution des espèces peuplant les déserts, les zones côtières et les Alpes. Nous ne pouvions croire que les ajustements qui *chez l’individu sont une conséquence directe de l’action physico-chimique du milieu sur la matière vivante*, ne puissent avoir, dans l’évolution d’une espèce, qu’une origine simplement accidentelle.
- 12 Dès cette époque de nombreux biologistes embrassèrent le point de vue lamarckien ; et très vite Darwin lui-même, après qu’il fut parvenu à ce qu’il considérait comme le point principal de sa théorie – la variabilité des espèces ⁹, franchit le pas. Il reconnut la puissance de l’action directe du milieu dans l’évolution de nouvelles variétés, et finalement de nouvelles espèces. Dans ce cas, le rôle de sélection consistait à éliminer les individus lents à acquérir les nouveaux traits adaptatifs, et à conserver un certain équilibre dans l’évolution de nouveaux caractères. Sa fonction consistait donc à donner une

certaine stabilité à la nouvelle variété. Bien entendu, cette stabilité ne signifiait pas l'immuabilité. *Puisqu'il n'existait pas d'espèces immuables*, cela signifiait seulement que les traits nouveaux seraient conservés pendant un certain nombre de générations, même si la nouvelle variété se trouvait placée une fois de plus dans un nouveau milieu, ou devait être replacée dans des milieux anciens.

III

- 13 Que les changements produits dans les plantes et les animaux par l'action directe d'un milieu changeant soient hérités, cela n'était pas douteux pour Darwin. Il avait patiemment étudié et passé au crible l'expérience des éleveurs et des cultivateurs, et il y trouva de larges preuves d'une telle hérédité. Il était conscient, bien entendu, que les mutilations ne sont pas, et ne peuvent pas être héritées *telles quelles* (on connaissait cela, en réalité, depuis le XVIII^e siècle) ; mais il savait également que les caractères développés dans un nouveau milieu *étaient effectivement* transmis à la descendance – si la cause modificatrice avait agi sur un certain nombre de générations. Cette dernière concession était bien connue à la fois de Lamarck et de Darwin, et ils la notèrent à de nombreuses reprises.
- 14 Puisque j'ai déjà discuté dans un précédent article les théories de Weismann qui s'opposaient à cette idée, je renverrai le lecteur à cet article ¹⁰, et n'en mentionnerai ici, pour les développer plus avant, qu'un ou deux points.
- 15 En revenant vers un travail de jeunesse de Weismann, généralement peu connu, *Upon the Final Causes of Transmutations* ¹¹, j'ai trouvé que l'origine de ses théories n'était pas expérimentale : elle était théologique. En 1876, Weismann était encore un darwiniste. Ses propres expériences concernant le dimorphisme saisonnier avaient

confirmé les faits découverts par Dorfmeister à propos des effets de la température sur la production de deux races différentes de papillons ; alors que les expériences que Weismann fit par la suite sur les souris afin de prouver la non-transmission d'une mutilation (la queue coupée) n'ajoutèrent absolument rien à notre connaissance antérieure. Si Weismann avait pris la peine de consulter *La variation* de Darwin avant d'écrire son huitième essai, il aurait constaté que les queues coupées ne sont pas héritées, et il aurait appris *pourquoi* de telles mutilations ont peu de chances d'être héritées (à cause de la régénération embryonnaire), et pourquoi le fait qu'elles ne se transmettent pas n'affectait pas les idées de Darwin sur l'hérédité des variations.

- 16 C'est sous l'influence des critiques de la substance philosophique du darwinisme effectuées par Schopenhauer, Hartmann et Karl Baer, que Weismann accepta l'idée de Baer selon laquelle une évolution dépourvue d'une direction téléologique supérieure était une conception non scientifique. Il en vint ainsi à la conclusion que, bien que l'évolution soit un processus mécanique, elle doit avoir été prédéterminée par un pouvoir suprême, en fonction d'un certain plan. Et dans le but de réconcilier la téléologie et le mécanisme, il emprunta à Nägeli et en partie à Nussbaum l'idée d'une « continuité » du plasma germinatif ; et il en vint ainsi à une conception hégélienne d'un « plasma germinatif immortel » – « de la matière dotée d'une âme immortelle ». Son hypothèse était ainsi motivée par les mêmes considérations, tombant hors du domaine de la science, contre lesquelles Darwin avait eu à combattre.
- 17 Dans ses *Essais sur l'hérédité*, écrits entre 1881 et 1887, Weismann présentait son hypothèse du plasma germinatif comme la résultante de remarquables découvertes microscopiques effectuées dans ces années-là par de nombreux anatomistes bien connus, à propos des

processus qui ont lieu pendant et immédiatement après la fertilisation de l'œuf. Mais dès 1897 le professeur Hartog ¹ remarqua tout à fait justement que le défaut cardinal de la théorie de Weismann était son « manque de fondement objectif ».

Elle prétend [écrivait-il] être fondée sur l'étude microscopique des changements dans le noyau lors de la division cellulaire, mais nous n'y trouvons rien qui justifie la supposition de deux modes de division du noyau dans l'embryon – le premier séparant les déterminants, et l'autre les distribuant seulement parmi les cellules filles. ¹²

- 18 Plus tard, deux des plus grands praticiens du microscope qui avaient pris part aux découvertes mentionnées ci-dessus, loin d'accorder leur soutien à l'affirmation de Weismann selon laquelle aucune influence matérielle ne peut se transmettre du protoplasme d'une cellule vers le plasma germinatif de son noyau, la contredirent clairement. ¹³
- 19 Plus encore. Le point fondamental de toutes les hypothèses présentées par Weismann était l'isolement du plasma germinatif et l'impossibilité qu'il puisse être influencé par des changements ayant lieu dans le corps sous l'influence de facteurs extérieurs. Mais plus nous avons avancé dans l'étude de l'hérédité et plus nous avons été amenés à comprendre l'interdépendance de tous les organes et tissus des êtres vivants – les plantes comme les animaux – et l'impossibilité que l'un de leurs organes soit affecté sans que cela ne produise un déséquilibre dans toutes les parties de l'organisme. ¹⁴ Nous avons appris des meilleurs embryologistes que la substance vivante qui est porteuse de l'hérédité n'est pas localisée dans le noyau des cellules germinales ; et qu'une liaison de substances entre le noyau et le plasma cellulaire doit être considérée comme prouvée. ¹⁵ En fin de compte, nous disposons désormais d'expériences qui tendent à prouver que même des lésions superficielles du corps pourraient être suivies d'importantes modifications dans les cellules reproductrices. ¹⁶

20 J'ai discuté, dans mon article sus-mentionné, les difficultés auxquelles a dû faire face l'hypothèse trop rapidement élaborée par Weismann lorsqu'elle fut confrontée à l'observation scientifique de la nature, ainsi que les nouvelles hypothèses qu'il a mises en avant afin de rendre compte des faits contradictoires rapidement accumulés. Il suffira de dire ici qu'après avoir, au tout début, nié avec emphase que le plasma germinatif « immortel » puisse être influencé par des facteurs extérieurs « de la même manière que celle qui affecte les changements somatogéniques [dans le corps] qui procèdent des mêmes causes » ¹⁷ ; et après avoir maintenu que le mélange de deux plasmas germinatifs [c'est-à-dire la panmixie] constituait « l'unique façon » dont les influences héréditaires puissent « naître et persister » ¹⁸, Weismann dut vite abandonner son hypothèse de la panmixie (déjà récusée bien avant depuis Darwin). Il en vint graduellement aux hypothèses de la « sélection germinale », ou la lutte pour l'alimentation entre les déterminants du plasma germinatif, en tant que cause probable de modifications héritées, et de « l'induction parallèle ». Il reconnut ainsi avec ces deux hypothèses que les cellules germinales *sont bien* modifiées par des causes extérieures, de manière à reproduire chez la descendance les changements somatiques ou corporels produits chez les parents par le milieu. Ce n'est que dans sa seconde hypothèse qu'il suggéra que les cellules germinales sont affectées *directement* par les facteurs extérieurs – et non par l'intermédiaire des modifications produites par le milieu dans les organes et les tissus du corps. Il n'est guère besoin de préciser que la plupart des biologistes reçurent cette dernière proposition non pas comme une nouvelle hypothèse opératoire, mais comme une concession violée de Weismann à l'égard de ses adversaires. En réalité, l'hypothèse n'était *pas* une généralisation issue de l'étude des changements se déroulant dans les cellules germinales sous l'effet des

facteurs extérieurs : elle était défendue simplement en tant qu'explication hypothétique des faits qui entraient en contradiction avec les hypothèses précédentes de Weismann. Mais jusqu'à présent – nous disent les spécialistes qui ont étudié le sujet – il a été impossible d'assurer par un seul cas concret d'hérédité la manière dont la modification était produite dans les cellules germinales : par l'entremise des cellules du corps, ou indépendamment d'elles ¹⁹.

- 21 Quelques biologistes ont vu dans « l'induction parallèle » une nouvelle voie de recherche intéressante, et ils l'ont empruntée. Mais Darwin, qui connaissait déjà cette hypothèse bien avant que Weismann y recoure, souligna à très juste titre, dans *La variation*, que même si une modification simultanée dans une direction définie des cellules du corps et des cellules germinales a lieu dans certains cas spécifiques, il ne peut s'agir d'une cause générale de la transmission héréditaire de variations. Comme la panmixie, cette hypothèse ne rend pas compte des variations héritées *adaptatives*, dont Darwin avait déjà vu la nécessité pour l'évolution de nouvelles espèces en 1868, et que nous voyons encore mieux maintenant.
- 22 En bref, la tentative de Weismann de combiner la conception pré-darwinienne de variations innées prédéterminées avec le principe darwinien de la sélection naturelle, a échoué ; et un lecteur attentif de son dernier ouvrage, *Vorträge zur Descendenztheorie* (spécialement les pages 258-315 du second volume), constatera de lui-même ce qu'il y reste de cette tentative. Par ses critiques de certains faits qui étaient autrefois cités en tant que preuves de l'hérédité des caractères acquis, il a certainement incité les biologistes à approfondir le sujet de l'hérédité. Mais c'est tout. Il a échoué dans ses tentatives d'un travail constructif. Il ne possédait pas le pouvoir de généralisation inductive qui conduit la science moderne à ses grandes découvertes. Ses hypothèses étaient des *suggestions* brillamment et intelligemment

développées ; mais elles n'étaient pas de brillantes généralisations inductives. Elles manquaient même d'originalité.

IV

- 23 On pourrait néanmoins demander : « Pourquoi ne connaissons-nous pas davantage de cas où la transmission héréditaire des caractères acquis a été prouvée expérimentalement ? » Pourquoi n'avons-nous pas encore de preuves de caractères acquis qui seraient conservés pendant plusieurs générations, même si la descendance se trouvait ramenée à son ancien milieu ? Ces deux questions méritent un examen attentif.
- 24 Les raisons sont nombreuses. Pour commencer, il est extrêmement difficile d'élever des plantes, et plus encore des animaux développés, dans des circonstances ambiantes suffisamment différentes de la normale pour modifier les caractères distinctifs de l'espèce. En particulier, il est difficile de faire se reproduire les animaux eux-mêmes dans de telles conditions. Lors des expériences les mieux conduites il est arrivé de manière répétée que la seconde génération, lorsqu'elle était élevée dans un milieu inhabituel, pérît entièrement ; dans le meilleur des cas seuls un ou deux individus survivaient.
- 25 Par ailleurs, ce n'est que graduellement que les expérimentateurs apprirent que pour obtenir une variation héritable, la cause modificatrice doit agir à une certaine période de la vie de l'individu, lorsque ses cellules reproductrices sont particulièrement sensibles aux nouvelles impressions ²⁰. Et les expériences demandent du temps. Alors qu'il est très difficile d'élever plusieurs générations à la suite dans des conditions inhabituelles, ce sont précisément plusieurs, ou même de très nombreuses, générations qui doivent subir l'influence d'une cause modificatrice, afin que soit produite une variation plus ou

moins stable. Lamarck, en établissant ses deux lois de la variation, prit soin d'indiquer que les changements doivent être lents, et doivent avoir lieu pendant une succession de générations, afin d'être hérités et conservés plus tard pendant quelque temps. Darwin insista de manière répétée sur ce point. Mais ce n'est que maintenant que l'on commence à mettre en œuvre les conditions sous lesquelles de telles expériences doivent être conduites, dans des stations climatiques et des laboratoires spéciaux. Jusqu'à tout dernièrement, de telles expériences n'étaient pas à la portée de la plupart des universités d'Europe de l'Ouest.

- 26 En fin de compte, pendant les premières décennies qui ont suivi la publication de *L'origine des espèces*, la recherche fut principalement consacrée, comme nous l'avons vu, à prouver le fait même de la grande variabilité des espèces, y compris dans leurs caractères typiques spécifiques – ce point étant alors nié par un grand nombre de zoologistes et de botanistes. Et plus tard, on dut faire un grand nombre d'expériences afin de prouver que si les plantes et les animaux étaient placés dans des conditions de température, humidité, lumière, et ainsi de suite, telles qu'elles se présentent dans diverses régions de la Terre, ils développeraient exactement les variations qui caractérisent la flore et la faune de ces régions, sans l'entremise aucune de la sélection, naturelle ou artificielle. Par ailleurs, il était important de prouver, et il a été prouvé, que ces variations, représentant dans la plupart des cas des adaptations à de nouvelles conditions d'existence, pouvaient être produites par les nouvelles conditions elles-mêmes, qui stimulent certaines fonctions physiologiques (nutrition, évaporation, élaboration de graisse, et ainsi de suite) et modifient par elles les différents organes ²¹.
- 27 Ce n'est qu'après que ce travail a été accompli – et cela a pris plus de quarante ans – que les biologistes ont commencé à rechercher jusqu'à

quel point une telle variation est capable de donner naissance à de nouvelles races, et combien de générations doivent être soumises aux influences modificatrices afin de produire une variété plus ou moins stable ²².

- 28 Il convient aussi de noter qu'au départ les expériences sur l'hérédité étaient essentiellement conduites sur les couleurs et les dessins des insectes, et qu'elles ne s'orientent que maintenant vers l'étude bien plus importante des variations des fonctions physiologiques, qui sont (comme l'ont indiqué depuis longtemps G. Lewes et Dohrn ⁱⁱ, et dernièrement Plate) les agents principaux de l'évolution de nouvelles races.
- 29 Telles sont les causes qui expliquent pourquoi l'hérédité des variations dues au milieu n'a pas encore été prouvée par davantage d'expériences. Cependant, il ne faut pas oublier que nous connaissons déjà deux groupes importants de variations, tous les deux dus au milieu, *qui sont héritées*, et dont l'hérédité n'est pas contestée. L'un d'eux comprend l'hérédité des variations au moyen de la reproduction par bourgeon, et l'autre inclut les prétendus « types anormaux », décrits par De Vries comme des « mutations ».
- 30 En ce qui concerne ces dernières, nous avons déjà mentionné dans un article précédent ²³ que Darwin, qui *avait* étudié le sujet, avait montré qu'il n'y a pas moyen de trouver une distinction substantielle quelconque entre la reproduction par bourgeons, boutures, souches, et autres choses du même genre, et la reproduction par graine. Les lois qui président aux deux sont les mêmes, et dans les deux cas la reproduction a lieu au moyen des cellules germinales, capables de reproduire la plante entière avec ses organes sexuels et par une reproduction sexuelle, que le plasma germinatif soit contenu dans une racine ou un bourgeon, dans la feuille d'un bégonia ou dans le tissu cambial d'un saule. Et j'ai également montré que si Weismann,

écrivait en 1888 sous la fascination de son hypothèse de la panmixie, fit la grave erreur de penser qu'il n'y a pas de transmission du plasma germinatif dans la reproduction des végétaux, et décrivit par conséquent la « variation par bourgeonnement » comme une « variation individuelle », il se rendit à tout le moins compte de son erreur plus tard. Il reconnut en 1904 ²⁴ , *en se servant quasiment des mêmes termes que Darwin utilisait dans « La Variation », qu'une plante obtenue par bourgeonnement est tout autant un nouvel individu que si elle avait été produite par une graine.* ²⁵

- 31 Mais il faut se rappeler que dans le monde végétal la reproduction par bourgeons (souches, stolons, et choses semblables) est beaucoup plus importante que la reproduction par graine. En fait, il semble tout à fait probable que l'immense majorité des plantes qui couvrent la partie nord de l'hémisphère nord se sont reproduites depuis la période glaciaire principalement par bourgeons, stolons, souches et autres, tout comme les plantes arctiques et beaucoup de plantes alpines se reproduisent encore elles-mêmes. Et comme elles ont transmis à leur descendance, durant cette longue période d'une reproduction végétale, les caractères qu'elles avaient acquis dans les nouvelles circonstances ambiantes, en suivant la fonte de la calotte glaciaire, nous sommes déjà en mesure de dire qu'un très grand nombre de variétés et d'espèces des zones sub-arctiques et tempérées doivent leur origine aux effets hérités de l'action directe d'un milieu changeant.
- 32 Il est très joli de dire dans un langage poétique que les steppes de la Russie méridionale sont maintenant recouvertes des mêmes spécimens de graminée qui dépérissaient sous les sabots des chevaux pendant la migration des Ougriens depuis la région méridionale de l'Oural jusqu'en Hongrie ; mais un botaniste qui sait que le bourgeon sur la souche d'une graminée contient le même plasma germinatif que

la graine sur son épi ne confond pas ces jolies images avec une induction scientifique.

V

- 33 Il faut dire largement la même chose de ce que l'on appelle les « types anormaux », ces variations héritées qui semblent émerger tout d'un coup et ont souvent donné aux éleveurs et cultivateurs la possibilité de faire croître de nouvelles variétés ou sous-espèces. Darwin leur consacra pas mal d'attention ; et en 1900, quand le botaniste hollandais bien connu De Vries décrivit les « types anormaux » par le terme de « mutations », et vit en elles la clé véritable de l'origine des espèces, l'intérêt à l'égard de ces variations « soudaines ou « discontinues » fut renouvelé.
- 34 Déjà à l'époque de Darwin on avait suggéré que les « types anormaux » pouvaient représenter un facteur important dans l'évolution de nouvelles espèces, et Darwin avait montré pourquoi cela ne pouvait pas être le cas (nous le mentionnerons plus loin). Cependant, développée comme elle l'était par De Vries dans un travail bien écrit, riche en observations originales, la « théorie des mutations » obtint un certain succès pendant un temps. La principale objection contre le fait de considérer la sélection naturelle comme le moyen utilisé par la nature pour faire évoluer de nouvelles espèces étant l'insignifiance des changements initiaux pour provoquer une variation « continue », et leur faible valeur dans la lutte pour l'existence, certains biologistes virent dans les variations soudaines, ou « mutations », le moyen de se débarrasser de cette objection, sans recourir à la détestable action directe du milieu.
- 35 De Vries fondait principalement sa théorie sur les types anormaux d'une plante d'intérieur bien connue, la primevère du soir, ou

Oenothera lamarckiana, qui croissait à l'état sauvage dans un champ situé à Hilversum, près d'Amsterdam. Elle y développait un grand nombre de « types anormaux », et en les cultivant De Vries obtint un bon nombre d'« espèces »²⁶ nouvelles. Ces observations le conduisirent à bâtir une nouvelle théorie de la descendance. Selon cette dernière, les variations que Darwin décrivait comme « continues » ou « fluctuantes », n'ont aucune valeur en ce qui concerne l'apparition de nouvelles espèces – non seulement parce qu'elles sont trop petites pour avoir une valeur vitale dans la lutte pour l'existence, mais également parce qu'elles ne sont pas héritées, et par conséquent ne peuvent être « cumulatives ». On sait, au contraire, que les soudaines variations « discontinues » (les « types anormaux » de Darwin) sont héritées, et elles présentent souvent des différences suffisantes par rapport au type normal pour avoir une valeur relativement à la sélection naturelle. Dans la sélection artificielle, elles ont été les moyens d'obtenir de nouvelles variétés régulières.

- 36 Dans ses premières recherches, De Vries, qui avait étudié pendant quinze ans des « monstruosité » héritées telles que le trèfle à cinq feuilles ou le coquelicot à plusieurs têtes, en était arrivé, en accord avec le professeur J. MacLeod^{III}, à la conclusion qu'une alimentation riche au sens large du terme (avec un engrais gras, en maintenant les jeunes plants bien à l'écart les uns des autres, etc.) était la première condition pour obtenir de telles variations héréditaires.²⁷ Mais plus tard, acceptant les théories de Weismann, il sépara les « variations par nutrition » - qui, maintenant-il, n'étaient pas héréditaires - des « mutations ». Ces dernières étaient héritées, parce qu'elles étaient produites par des variations « congénitales », apparaissant soudain dans le plasma germinatif, en raison de causes inconnues, à certaines périodes de la vie des espèces. Chaque espèce, disait-il, passe par une

telle période, durant laquelle elle est capable de produire de nouvelles espèces.

- 37 Néanmoins, la plupart des botanistes reconnurent vite que la valeur des types anormaux de l'*Oenothera* pour une théorie de la descendance avait été sur-estimée. Selon des recherches précises menées aux États-Unis, à Harlem, et dans les environs de Liverpool, il apparut que l'espèce appelée *Oenothera lamarckiana* avait une longue histoire : elle avait été cultivée en Europe dès le milieu du XVIII^e siècle ; et elle pouvait tout à fait se révéler un croisement entre deux autres espèces de primevère du soir. D'où sa grande variabilité. ²⁸ En outre – et il s'agit d'un point essentiel, déjà remarqué par Darwin – on décrit souvent une variation comme « soudaine » simplement parce que les changements imperceptibles qui ont conduit à son apparition n'ont pas été remarqués. En réalité, en laissant de côté ces différences individuelles mineures qui n'affectent que faiblement certains organes, Darwin ne trouvait pas de différence substantielle entre les types anormaux et les variations fluctuantes héritables dues au milieu ²⁹. En ce qui concerne l'idée que les types anormaux pourraient expliquer l'apparition de nouvelles espèces, Darwin remarquait avec beaucoup de sagesse que des anomalies purement accidentelles ne pouvaient pas avoir joué un tel rôle pour l'évolution de nouvelles espèces, *parce qu'elles ne présentaient pas cette accommodation au milieu que seule peut fournir une variation définie et accumulée sous l'effet de nouvelles circonstances ambiantes* – cette variation étant soutenue par la sélection naturelle.
- 38 De toute manière, ceux qui ont sérieusement étudié dans son ensemble la question de l'évolution et de l'hérédité, comme Yves Delage, Johannsen, Plate et beaucoup d'autres, n'attribuent plus désormais aux « mutations » l'importance qu'on leur attribuait il y a quelques années ³⁰. Le Professeur E. Bordage, qui a dernièrement

publié une étude spécifique de la question de la mutation dans son ensemble, en est venu également à une conclusion similaire. ³¹

- 39 Pour commencer, Bordage souligne que l'*Oenothera lamarckiana* est, selon l'opinion de différentes autorités en botanique, un hybride, résultant du croisement soit de l'*Oe.grandiflora* et de l'*Oe.biennis*, toutes deux importées d'Europe au XVIII^e siècle (la dernière était connue à Harlem depuis 1756), soit de différentes variétés de l'*Oe.biennis*, qui est une espèce très sujette à varier ³². Mais même s'il ne s'agissait pas d'un hybride, la primevère du soir a subi tant de changements dans les conditions de sa culture pendant les cent ou cent cinquante dernières années, que sa variabilité actuelle considérable pourrait être une conséquence de ces changements.
- 40 Tout bien considéré, le Professeur Bordage en vient à l'opinion que la mutation n'est pas quelque chose de substantiellement différent d'une variation ordinaire. Elle n'est qu'une :
- 41 [...] soudaine expression externe de processus internes, accomplis graduellement et sans interruption [...] Entre les variations soudaines et les variations lentes, il n'y a pas de différences absolues. Les deux peuvent être considérées comme les effets de la même loi, se manifestant plus ou moins rapidement.

VI

- 42 Les « mutations », venons-nous de voir, ont été décrites comme des « variations congénitales ». Mais toute variation de forme et de structure, dès qu'elle est héritée, implique une « variation congénitale » : des changements doivent avoir eu lieu dans les cellules germinatives, quelle que puisse être l'origine de la variation ou la position des cellules germinatives dans l'organisme. Nous savons, il est vrai, à partir des expériences de MacDougal et de Tower que certains

changements héritables peuvent être obtenus par l'action directe de facteurs extérieurs (température, etc.) sur les cellules germinatives. Bien entendu, c'est *possible*. Mais personne n'a encore démontré que les changements produits dans les cellules du corps ne *peuvent* affecter les cellules germinatives ; alors même que la recherche moderne tend plutôt à prouver le contraire.

- 43 Par conséquent, nous ne sommes pas étonnés d'apprendre que De Vries, en reconnaissant dans son dernier ouvrage, *Gruppenweise Artbildung*, que toute mutation doit avoir « non seulement une cause interne, mais également une cause externe », et que la grande variabilité des *Oenotheras* doit être « à un certain degré la conséquence de conditions spécifiques du sol » ³³, a porté un dur coup à l'idée d'une distinction fondamentale entre les « mutations » et les variations ordinaires. Les deux sont héritées, leur différence n'étant que de degré par rapport à la cause modificatrice.
- 44 On pourrait ajouter qu'Erwin Baur ^{IV}, qui a également étudié le sujet avec attention, conclut de la même manière dans son « Introduction à la théorie expérimentale de l'hérédité ». En général (écrit-il) les mutations sont rares (une pour mille individus, ou moins) ; « et dans la plupart des cas nous ne connaissons pas leurs causes ». Ce n'est que récemment que des expériences ont montré que les mutations, c'est-à-dire les variations héritées, peuvent être provoquées par des influences extérieures, dépendant de notre volonté. Telles sont les expériences sur le coléoptère du Colorado menées par Tower, qui a utilisé de hautes températures, la sécheresse de l'air et une basse pression atmosphérique, celles de Blaringhem ^V qui provoqua des variations héritées par mutilations de plantes, et celles de MacDougal qui agit directement sur les cellules reproductives. ³⁴
- 45 En définitive nous savons par un autre expérimentateur extrêmement attentif et doué, le professeur Klebs, que les caractères d'une plante

qui font partie des plus constants sous des conditions ordinaires de culture peuvent devenir les plus variables sous des conditions adéquatement choisies ; et que ce qu'on appelle les variations continues comme les variations discontinues (les mutations) peuvent être obtenues chez le même individu, selon les conditions extérieures dans lesquelles on le place. ³⁵

- 46 Le consensus s'établit ainsi contre le fait d'attribuer aux mutations une origine complètement différente de l'origine des variations par habitude. Mais dès lors, nous trouvons avec les prétendues « mutations » une autre large catégorie de caractères « acquis » sous l'influence d'une alimentation modifiée dans un nouveau milieu, *et transmis par hérédité* ³⁶. Et ces deux grandes catégories réduisent immensément le rôle que la sélection naturelle a pu jouer dans l'évolution des espèces. Avec cette fonction réduite, il devient assez compréhensible.

VII

- 47 La tendance dominante de la recherche moderne consiste ainsi en une synthèse des deux facteurs principaux de l'évolution : le facteur Buffon-Lamarck, qui inclut les variations provoquées par un milieu changeant, et le facteur Darwin-Wallace de la sélection naturelle. Darwin, comme nous l'avons vu, reconnu honnêtement ce fait.
- 48 Herbert Spencer en était déjà arrivé à cette conclusion, à ceci près qu'il donnait une importance encore plus grande au premier facteur :

Les chapitres qui vont suivre – écrivait-il dans la seconde édition augmentée de ses *Principes de biologie* – impliquent qu'aucun extrême (*i.e* la sélection naturelle seule, ou l'action directe du milieu sans l'entremise de la sélection naturelle) ne sera ici adopté. D'accord avec M. Darwin sur l'idée que les deux facteurs ont été opérants, je soutiens que l'hérédité d'altérations fonctionnellement causées a joué un plus grand rôle qu'il ne l'a admis, même à la fin de sa vie ; et que, plus évidente à mesure que l'évolution a progressé, elle a joué le rôle principal dans la production des types les plus élevés.

- 49 Il est extrêmement intéressant de noter que Weismann, bien que son point de départ ait été tout à fait différent de celui de Darwin et de Spencer, se rangea, en définitive, aux mêmes idées. Il commença par déclarer « l'entière suffisance du principe de la sélection naturelle » en ce qui concerne l'origine de nouvelles espèces, et rejetait la nécessité de changements adaptatifs héréditaires rendus possibles par le milieu. Mais nous avons vu comment il en vint petit à petit à de nouvelles hypothèses qui reconnaissaient le rôle joué dans l'évolution de nouvelles espèces par la variation héritée.
- 50 On pourrait noircir des pages pour montrer comment les biologistes pris dans le travail expérimental finirent, après quelque hésitation, par reconnaître l'influence modificatrice du milieu. Mais quelques citations suffiront pour indiquer la tendance générale de la recherche moderne.
- 51 Standfuss a résumé les résultats de ses vingt-huit années d'expériences dans une conférence aux termes choisis. Il voit dans la prédominance d'un type plus ancien sur une variation nouvellement apparue la clé de la difficulté de la transmission des caractères acquis à la descendance. La puissance de l'ancienne lignée – de ce qui s'est établi fortement pendant une succession de générations – ne peut pas, dit Standfuss, être facilement renversée par la nouvelle (une idée, au passage, déjà exprimée par Bacon). Et après avoir prouvé par ses expériences que parfois la nouvelle est héritée, Standfuss concluait sa conférence en ces termes :
- L'interaction mutuelle entre les facteurs du monde extérieur et les organismes donne naissance à de nouvelles formes fluctuantes (*schwankenden*) ; elles sont plus ou moins héritées, puis sont passées au tamis de la Sélection, qui les conserve à l'intérieur de lignées définies de développement. ³⁷
- 52 Wettstein, qui a mené pendant des années des expériences sur la modification des plantes par des éléments extérieurs, accepte

ouvertement la transmission héréditaire des caractères acquis dans son « Handbook of systematical botany ». Il écrit :

Dans l'immense majorité des cas, les caractères adaptatifs sont produits par ce que l'on appelle « l'adaptation directe » ; en d'autres termes, nous devons reconnaître chez la plante la faculté de s'adapter elle-même directement aux conditions prédominantes de l'existence, et de transmettre par hérédité ces caractères adaptatifs acquis. ³⁸

- 53 J. P. Lotsy, ^{VI} l'auteur d'un ouvrage complexe bien connu sur les théories de la descendance, conclut que :

[...] à moins d'accepter une Vis vitalis [une Force vitale] qui, après tout, n'expliquerait rien, il est impossible de trouver une autre raison de l'origine des variations que l'influence des conditions extérieures sur la substance du protoplasme ; et sans un héritage de la variation ou du caractère acquis, il n'y aucune raison pour qu'il se fixe. Si l'on nie absolument la possibilité que des biométamorphoses (variations dues au milieu) soient héritées, cela signifie que l'on nie l'évolution elle-même. ³⁹

- 54 D. T. MacDougal, après avoir analysé le travail de Buchanan, Gages [sic] ^{VII}, Klebs, Zederbaum, et De Vries, estime que ces découvertes, ajoutées aux siennes et au travail des autres botanistes au Desert Botanical Laboratory aux États-Unis et ailleurs, nous poussent à conclure que les changements structurels et les accommodations fonctionnelles impliquées sont sans nul doute des réponses somatiques directes, qui se sont fixées de manière permanente en conséquence de leur répétition périodique à travers les siècles. ⁴⁰ W. Johannsen, dont l'ouvrage principal *Elements of the Exact Science of Heredity* ⁴¹ est tenu en haute estime par les biologistes de toutes les écoles, en vient dans un de ses derniers écrits à la conclusion que sans des variations héritées « la sélection n'aurait aucune influence héréditaire », ⁴² et ainsi de suite.

VIII

- 55 L'idée de la sélection naturelle n'est apparemment pas venue à l'esprit de Lamarck, bien que plusieurs passages dans ses travaux suggèrent

qu'il avait remarqué la lutte pour l'existence. En ce qui concerne les lamarckiens modernes, alors que pratiquement tous indiquent les limites de la sélection naturelle, ils n'excluent pas son action des schèmes de l'évolution. Ils contestent seulement le rôle exagéré que lui attribuent ceux dont les conceptions de la descendance sont influencées par des considérations sociologiques ou surnaturelles ; et ils comprennent que la sélection naturelle donne certainement de la stabilité aux effets de l'action directe du milieu. La plupart d'entre eux reconnaissent également qu'à côté de ces deux principaux facteurs de l'évolution il convient de prendre en compte les deux aspects – individuel et social – de la lutte pour l'existence, le développement des instincts de protection chez les animaux supérieurs, ainsi que les effets de l'usage et du non-usage des organes, les croisements, et l'apparition occasionnelle de variations plus ou moins soudaines – toutes ces causes ayant leur rôle dans l'évolution d'une variété inconcevable de formes organiques.

- 56 Parmi les biologistes modernes, le Professeur Plate a peut-être le mieux compris la nécessité d'une théorie synthétique des facteurs de l'évolution, qu'il a développée dans son ouvrage détaillé, connu désormais sous le titre de *Selektionsprinzip*. Il a examiné d'abord en détail l'étendue et les possibilités de la sélection naturelle sous les différentes formes de la lutte pour l'existence ; et après avoir montré que la sélection naturelle entre en jeu là où l'action directe lamarckienne échoue, et qu'à elle seule elle ne serait pas suffisante pour résoudre le problème de l'origine des espèces, le Professeur Plate résume ses opinions dans les lignes suivantes, qui, selon l'auteur du présent article, sont une juste expression de la question :

La seule vraie difficulté pour le darwinisme [écrit-il] est que les variations doivent atteindre une certaine amplitude avant d'être « digne d'être sélectionnées » – c'est-à-dire, avant de donner à la sélection l'opportunité d'entrer en jeu. Des différences individuelles minimales ne peuvent provoquer aucune sélection. Cependant, j'ai déjà longuement démontré (p. 109-179) qu'après une étude attentive du problème cette

difficulté s'avère illusoire, parce que, d'une part, il est impossible de nier qu'il y a des variations dignes d'être sélectionnées ⁴³, et d'autre part il existe dans la nature différentes façons d'accroître les différences minimales, de sorte qu'elles deviennent véritablement dignes d'être sélectionnées. Parmi ces différentes façons, la modification des fonctions, les changements dans les conditions d'existence, l'usage et le non-usage, ainsi que l'orthogénèse entrent dans la catégorie des facteurs indiqués par Lamarck, et par conséquent la théorie de la sélection ne peut refuser le concours des facteurs lamarckiens. Le darwinisme et le lamarckisme ⁴⁴, pris ensemble, fournissent une explication satisfaisante du développement des espèces, y compris de l'origine des adaptations, alors qu'aucune de ces deux théories, prise séparément, n'y parvient. (*Selektionsprinzip*, p. 602-603)

- 57 Permettez-moi seulement d'ajouter, afin d'éviter les malentendus, que le lamarckisme dont j'ai parlé dans ces pages, et que Plate a en tête dans la citation sus-mentionnée, correspond aux théories de Lamarck telles qu'elles se présentent dans sa *Philosophie zoologique*, son remarquable *Discours d'ouverture de l'an X et de l'an XI*, devant l'Académie des sciences de Paris, et son *Système analytique des connaissances positives de l'homme* – les deux dernières œuvres étant entièrement inconnues dans ce pays, et la première fréquemment citée de manière erronée. Ces théories indiquent que Lamarck n'avait pas le moindre penchant vers une *Natur-Philosophie* métaphysique, et elles n'ont rien à voir avec le vitalisme et les autres théories des néo-lamarckiens allemands, dont Francé (un botaniste remarquable) et le Dr Adolph Wagner ^{VIII} sont des représentants majeurs. ⁴⁵
- 58 Une synthèse entre les idées de Darwin et de Lamarck, ou plutôt entre la sélection naturelle et l'action directe du milieu, décrites par Spencer comme adaptation directe et indirecte, était donc le nécessaire résultat des recherches en biologie qui ont été conduites depuis les trente ou quarante dernières années. Si des considérations extérieures au domaine véritable de la biologie, telles que celles qui inspirent les néo-lamarckiens et qui ont inspiré Weismann, cessaient d'interférer, une théorie synthétique de l'évolution (dans laquelle la sélection naturelle sera comprise comme une lutte pour l'existence

menée à la fois selon son aspect individuel et son aspect social, encore plus important) ralliera probablement la plupart des biologistes. Et si cela arrive véritablement, alors il nous sera facile de nous libérer du reproche que l'on a adressé à la science du dix-neuvième siècle : le reproche selon lequel si elle a aidé les hommes à se libérer des superstitions, elle a méconnu les aspects de la nature qui auraient dû être, dans une conception naturaliste de l'univers, les fondements même de l'éthique humaine, dont Bacon et Darwin avaient déjà eu l'intuition.

- 59 Malheureusement les vulgarisateurs des théories de Darwin, parlant au nom de la science, sont parvenus à éliminer cette idée philosophique profonde de la conception naturaliste de l'univers élaborée pendant le *XIX^e* siècle. Ils sont parvenus à persuader les hommes que le dernier mot de la science est une lutte sans merci pour l'existence. Mais la prédominance que l'on commence désormais à accorder à l'action directe du milieu pour l'évolution des espèces, en éliminant l'idée malthusienne de la nécessité d'une compétition au couteau entre tous les individus d'une espèce donnée afin qu'une nouvelle espèce évolue, ouvre la voie à une compréhension totalement différente de la lutte pour l'existence, et de la nature dans son ensemble. IX
-

NOTES

1. *The Nineteenth Century and After*, January 1910

2. « The direct action of environment on plants », July 1910 et « The response of animals to their environment », November et December

1910.

3. « Inheritance of acquired characters : Theoretical difficulties », March 1912.

4. « Inherited variations in plants », October 1914, « Inherited variations in animals », November 1915.

5. *The Foundations of the Origin of Species*, a sketch written in 1842, edited by his son Francis Darwin, Cambridge, 1909.

6. Dans *Sylva Sylvarum* (Works, Londres 1824, sec. 526) le grand fondateur de la science inductive écrivait : « Par conséquent, vous devez en premier lieu vous rendre compte que si vous voulez avoir une plante qui se transforme en une autre, vous devrez aller contre l'alimentation [la disposition héritée] [...] Vous veillerez, par conséquent, à prendre des herbes des marais et à les planter en haut de collines et de vastes plaines ; et de telles plantes ont besoin de tant d'humidité, sur des sols sablonneux et très secs... C'est la première règle pour la transmutation des plantes

7. *Origin of Species*, 6th edition, p. 72 ; les italiques sont de moi.

8. Voir *Variation in Domesticated Animals and Plants*, vol. II. p. 289, 291, 300, 321, 322, 347, etc, dans l'édition populaire de 1905, par M. Murray.

9. Voir sa *Correspondance*.

10. *The Nineteenth Century and After*, March 1912.

11. « Ueber die letzten Ursachen der Transmutationen », dans *Studien zur Descendenztheorie*, Leipzig, 1876, chapitre « Mécanisme et téléologie ». Je ne sais pas s'il existe une traduction anglaise de ce chapitre.

12. « The fundamental principles of heredity », dans *Natural Science*, XL, October and November 1897. Reproduit dans l'ouvrage du Professeur Marcus Hartog, *Problems of Life and Reproduction*, London, 1913.

13. Oscar Hertwig, *Der Kampf um Kerntragen der Entwicklungs und Vererbungslehre*, Iena, 1909, p. 44-45 and 107-108. Voir également *Nineteenth Century*, March 1912, p. 520.

14. Lors d'une étude de cette question telle qu'elle est abordée dans son ouvrage capital *Heredity* (London, 1908, p. 64), le Professeur J. Arthur Thomson ajouta les remarques suivantes : « En nous rattachant fermement à l'idée que nous avons exprimée ailleurs, selon laquelle la vie est fonction d'inter-relations, nous avouons notre hésitation à accepter sans rétractation possible toute tentative pour considérer telle ou telle partie de la matière germinale comme le véhicule exclusif des qualités héritées. »

15. Rahl, *Ueber Organ-bildende Substanzen und ihre Bedeutung für die Vererbung*, E. Godlewski jun., dans Roux's *Archiv*, vol. XXVIII., 1908, p. 278-378. La connexion entre toutes les cellules des plantes a été prouvée par l'observation, et commence maintenant à être prouvée pour les animaux. La liaison dynamique entre les cellules du corps de l'animal, effectuée par des cellules qui se déplacent, qui a été observée pendant les processus de régénération, ne semble pas limitée à ces processus. Les recherches de His, Kupffer, Loeb, Roux et Herbst tendent à prouver que les mêmes cellules prennent également part aux processus ontogénétiques. (Voir les articles de Herbst dans *Biologisches Centralblatt*, vol. XIV et XV). En ce qui concerne Nussbaum, dont le travail a inspiré à Weismann la « continuité » du plasma germinatif, son idée est que les cellules germinales sont exposées aux mêmes facteurs modificateurs que les cellules du corps (*Archiv für mikroskopische Anatomie*, XVIII, 1908, cité par le Professeur Rignano dans *La transmissibilité des caractères acquis*, p. 169). Beaucoup d'autres biologistes en arrivent à la même conclusion.

16. Expériences de Iguaz Schiller sur les Cyclopes et les têtards ; rapport préliminaire dans Roux's *Archiv*, XXXIV., pt. 3, p. 469-470.

17. *Essays*, II, 190.

18. *Essays*, I, 196.

19. Voir L. Plate, *Selektionsprinzip*, 4th edition, 1913, p. 441-442. La même idée, semblable à celle soulignée par le Professeur Hartog, est soutenue par E. B. Wilson, auteur d'un travail de référence sur la cellule : « que les variations [écrit-il] adviennent d'abord dans l'idio-plasme [le plasma germinatif] des cellules germinales, ou qu'elles puissent advenir dans les cellules du corps, pour ensuite venir se refléter dans l'idio-plasme, est une question à laquelle l'étude de la cellule n'a jusqu'ici donné aucune réponse. » (*The Cell in Development and Inheritance*, 2nd edition, 1900, p. 433, cité par Marcus Hartog dans son ouvrage *Problems of Life and Reproduction*, London, Murray, 1913, p. 198, chapitre sur l'hérédité des caractères acquis).

20. Darwin savait cela et le mentionne en plusieurs endroits de la *Variation* ; mais lorsque le fait fut établi par les expériences de Merrifield, Standfuss, etc., il fut reçu comme une nouvelle découverte.

21. Tout ceci a été prouvé par expérience, et c'est pourquoi un livre épais serait nécessaire pour compiler les résultats obtenus dernièrement par la morphologie expérimentale. Voir T. H. Morgan's *Experimental Morphology*, New York, 1907 ; Przibram's *Experimental Zoologie*, Vienna, 1910 ; Y. Delage et M. Goldsmith, *Les théories de l'évolution*, Paris, 1909 ; etc.

22. Le fait que le temps était un élément important du problème fut établi fortement par Lamarck et Darwin, et même par Bacon. Mais certains weismanniens négligèrent ce facteur. On reprocha ainsi à Lamarck d'avoir énoncé deux propositions contradictoires dans sa première et sa seconde loi. Mais l'on ne pouvait adresser un tel reproche qu'en négligeant le temps qui est nécessaire à la production des changements. Pour reprendre les termes mêmes de Lamarck, le temps

est nécessaire « à la fois pour fortifier graduellement, développer et augmenter un organe actif, et pour défaire cet effet en affaiblissant imperceptiblement, en détériorant et en diminuant les facultés de l'organe qui n'accomplit aucun travail. » (première loi ; les italiques sont de moi). Tout ce que dit la seconde loi est que ce qui a été acquis ou perdu de cette manière se transmet à de nouveaux individus nés d'un premier individu ; mais elle ne dit pas un mot à propos de la durée pendant laquelle le nouveau caractère sera conservé, si les nouveaux-nés sont placés à nouveau dans de nouvelles conditions ou reviennent aux conditions anciennes. Ces individus tombent évidemment, dans de tels cas, sous l'action des changements lents mentionnés dans la première loi.

23. *The Nineteenth Century and After*, October 1914, p. 821-825.

24. *Vorträge*, 2nd edition, vol II, p. 1 et 29.

25. Weismann n'est ainsi plus responsable de ceux qui continuent de répéter ses opinions de 1888, lorsqu'il croyait qu'avec la reproduction des végétaux nous n'avons que la subdivision du même individu, et ajoutait : « Mais personne ne doutera que le même individu peut être graduellement modifié durant le cours de son existence, par l'action directe des influences extérieures. » (*Essays*, I. 420)

26. Darwin les aurait probablement décrites comme des « rudiments d'espèces ». Le Professeur Plate les considère comme des modifications dues à l'*habitude*. Elles diffèrent, dit-il, de la plante mère selon plusieurs organes, mais pour chacun d'eux à un degré infime.

27. Voir *Die Mutationstheorie*, vol. I, Leipzig, 1901, p. 93, 97-100, et en fait tout le quatrième chapitre. Voir aussi ses premiers articles « L'unité dans la variation » et « Alimentation et sélection », résumés dans *Mutationstheorie*.

28. On trouvera beaucoup de données importantes concernant la variation des *Oenotheras* dans la monographie de messieurs D. T.

MacDougal, A. M. Vail, et G. H. Shull, *Mutation, Variation and Relationships of Oenotheras*, Washington (Carnegie Publications) 1907.

29. « Les monstruosités évoluent si insensiblement jusqu'à devenir de simples variations qu'il est impossible de les distinguer » (*Variation*, II. 297-298). Il considérait que « la variabilité de toute sorte est directement ou indirectement causée par les conditions d'existence modifiées. » (p. 300) ; et que « de toutes les causes qui induisent la variabilité, l'excès d'alimentation, qu'il soit ou non modifié dans la nature, est probablement la plus puissante » (p. 302).

30. Ainsi, reconnaissant pleinement que « De Vries a établi dans le domaine de l'hérédité un grand nombre de faits, dont la valeur théorique reste encore à certains égards à être démontrée par des recherches supplémentaires », le Professeur Plate, analysant la théorie de la mutation dans son monumental ouvrage critique (*Selektionsprinzip*, p. 384-435), écrivait : « la théorie de la mutation obtint un apparent succès provisoire parce qu'elle introduisait de nouveaux termes pour des faits et conceptions bien connus, et suscita ainsi l'idée que l'on avait acquis une nouvelle connaissance. Il est évident qu'en ce qui concerne la théorie de la descendance aucun réel progrès au-delà de Darwin n'a été réalisé dans cette direction. » Dans un autre ouvrage très fouillé, *Vererbungslehre* (vol. II de son *Handbücher der Abstammungslehre*, Leipzig, 1913, p. 430-475), Plate revint encore une fois sur ce sujet, et après un examen attentif de l'ensemble de la question (incluant le mendélisme), il tourna sa conclusion finale de cette façon : « Les idées qui sont correctes là-dedans [la théorie de la mutation] ne sont pas nouvelles, et ce qu'elle comporte de nouveau n'est pas acceptable » (p. 473).

31. « Les nouveaux problèmes de l'hérédité : la théorie de la mutation » dans *Biologica*, II. 1912.

32. C'est ici l'opinion de M. Boulenger, une autorité sur le sujet. La première idée est celle de Davy et de nombreux autres botanistes.

33. De Vries, *Gruppenweise Artbildung*, p. 342-343 ; et aussi *Species and Varieties : Their Origin by Mutations*, Lectures before the University of California, edited by D. T. MacDougal, Chicago, 1906, p. 451.

34. Erwin Baur, *Einführung in die experimentelle Vererbungslehre*, Berlin, 1911, p. 202-204. Dans un ouvrage récent publié par R. Ruggles Gates, *The Mutation Factor in Evolution, with particular reference to Oenothera* (London 1915), nous trouvons une contribution importante à ce sujet. Son principal intérêt consiste dans les recherches faites par l'auteur pour découvrir les changements qui ont lieu dans les cellules germinales lorsqu'une variation héritée prend place au sein du complexe extrêmement variable d'espèces et de variétés représenté par les *Oenothera*. Ces recherches n'ont pas encore conduit l'auteur à une conclusion définitive en ce qui concerne les causes des mutations (p. 321) ; mais elles ouvrent une voie de recherche intéressante sur la grande question de l'hérédité.

35. « Studien über Variation », dans Roux's *Archiv*, vol. XXIV, p. 29-113 ; recension dans l'*Année biologique*, XIV, p. 357.

36. Avec tout le respect que j'ai pour le travail toujours très précis du Professeur J. Arthur Thomson, je dois avouer que, quelles que puissent être ses autres arguments en faveur de la variation discontinue, les faits qu'il mentionne dans *Heredity* (London, 1908, p. 86-89), prouvent difficilement que « la variation s'effectue par sauts et bonds ». Les termes mêmes par lesquels le Professeur Thomson accompagne, avec son habituelle honnêteté, chacun des exemples qu'il cite, suggèrent qu'il n'y a aucune raison d'affirmer, et quelque raison de douter, que les nouveaux caractères soient apparus soudainement. À propos du cheval merveilleux doté d'une crinière extrêmement longue, il nous dit que « les parents et les grand-parents avaient un pelage

inhabituellement long » ; à propos du « coquelicot Shirley », il dit que les « variations discontinues uniques » à partir desquelles il a été obtenu « ont pu se produire à maintes reprises avant que M. Wilks ne les préserve de l'élimination », mais il ne donne aucune raison suggérant qu'il s'agissait d'une variation « soudaine » ; la même chose est applicable à la primevère étoile, au papillon *Amphidasys* et à la méduse *Pseudoclitia pentata*, dont on dit qu'elle est « remarquablement variable ».

37. M. Standfuss, « Zur Frage der Gestaltung und Vererbung », conférence devant la Société des naturalistes de Zurich, Janvier 1902. Zurich 1905 (ré-impression séparée).

38. *Handback der systematischen Botanik*, Vienna, 1901 et suiv. Je cite à partir d'Adolph Wagner, *Geschichte des Lamarckismus*, Stuttgart, 1909, p. 215.

39. *Vorlesungen über Descendenztheorien*, vol II, Jena, 1908.

40. « The inheritance of habitat effect in plants », dans *Plant World*, XIV, 1911 ; analysé dans *Botanisches Centralblatt*, Bd. CXXII, 1913, p. 134.

41. *Elemente der Exakten Erblchkeitslehre*, Jena, 1909, p. 308, 449, etc.

42. « The genotype conception of heredity » dans *American Naturalist*, XIV, 1911, cité par Semon in *Verhandlungen des Naturforschers-Verein in Brünn*, vol. LXIX.

43. L'on doit néanmoins se demander si des variations si soudaines apparaissent en nombre suffisant (P. K.).

44. « Je n'entends, bien entendu [ajoute-t-il dans une note] que la partie causale et mécanique du lamarckisme, et non ses idées auto-génétiques et psychologiques. » Voir p. 501, 504.

45. Voir R. H Francé, *Der heutige Stand der Darwinsichen Fragen*, Leibzig, 1907 ; et Dr Adolph Wagner, *Geschichte des Lamarckismus*, Stuttgart, 1909.

NOTES DE FIN

I. Marcus Hartog (1851-1924) : professeur d'histoire naturelle et éducateur d'origine britannique, ayant exercé à Cork, en Irlande. Voyage à Ceylan en tant qu'assistant du directeur du jardin botanique royal, puis lecteur en histoire naturelle à l'Owens College de Manchester. Il continua sa carrière à Cork, où il obtint en 1909 la chaire de zoologie.

ii. George Henry Lewes (1817-1878) : philosophe et critique littéraire britannique. Parallèlement à sa philosophie très marquée par le positivisme, cet émule de Comte, ayant entretenu des relations avec John Stuart Mill et reçu avec approbation les travaux de Darwin, a également développé un intérêt en biologie. Il a ainsi fait œuvre de physiologiste, développant des considérations pionnières sur l'indifférence fonctionnelle des nerfs. Il est également connu pour avoir été l'époux de la romancière George Eliot (1819-1880).

Anton Dohrn (1840-1909) : zoologiste allemand. Élève de Hæckel à Iéna, il devient un fervent darwinien. Spécialiste d'embryologie, il travaille d'abord dans des laboratoires maritimes, notamment à Helgoland (archipel allemand de la mer du Nord) avec Haeckel. Il est principalement reconnu pour avoir fondé la Station biologique marine de Naples, premier laboratoire permanent dédié à l'étude des organismes marins.

III. Julius MacLeod (1857-1919) : botaniste belge. Professeur à l'université de Gand. Directeur du jardin botanique. Travaux sur les stratégies de multiplication chez les végétaux.

IV. Erwin Baur (1875-1933) : généticien et botaniste allemand. Il a travaillé principalement sur la génétique des plantes. Son principal travail concerne l'hérédité des plantes. Élu en 1932 membre étranger de la Société linnéenne, il fut également le co-auteur, avec Eugen Fischer et Fritz Lenz, d'un manuel sur l'« hérédité humaine et l'hygiène raciale », qui, une fois annexé par Hitler, devint le soutien théorique de l'eugénisme nazi.

V. Louis Blaringhem (1878-1958) : botaniste français. Enseignant à la faculté des sciences de Paris, au Conservatoire national des arts et métiers, puis directeur de l'arboretum d'Angers. Membre de l'Académie des sciences. Spécialiste de génétique végétale, il a appliqué ses recherches aux sciences agronomiques.

VI. Johannes Paulus Lottsy (1867-1931) : botaniste néerlandais. Professeur à l'université de Leyde. Spécialiste des questions d'hérédité. Il a largement œuvré, en théorie et en pratique, au développement de l'hybridation des plantes. Ouvrage : *L'origine des espèces par croisement* (1916).

VII. Andrew Thomas Gage (1871-1945) : botaniste et médecin écossais. Chirurgien à l'Indian Medical Service. Nombreux ouvrages sur la végétation indienne.

Robert Earle Buchanan (1883-1973) : microbiologiste américain. Directeur du département de bactériologie au Iowa State College en 1910, il publie entre 1916 et 1918 plusieurs articles sur la nomenclature et la classification des bactéries. Ouvrage : *Agricultural and Industrial Bacteriology* (1921).

VIII. Raoul Heinrich Francé (1874-1943) : botaniste, microbiologiste et philosophe de la nature austro-hongrois. Son néo-lamarckisme se rattache à une *naturphilosophie* que l'on pourrait faire remonter à

Schelling. Ouvrage majeur : *Der Heutige Stand der Darwinschen Fragen* (1907).

Adolf Wagner (1869-1940) : biologiste allemand. Avec R. H. Francé, il fut un des promoteurs du néo-lamarckisme dans la première décennie du xx^e siècle. Ouvrage : *Geschichte des Lamarckismus : als Einführung in die psycho-biologische Bewegung der Gegenwart* (1908).

IX. Ces deux paragraphes conclusifs sont particulièrement représentatifs de la cohérence du parcours de Kropotkine, depuis son article inaugural de 1890 sur l'entraide parmi les animaux. D'une manière ou d'une autre, c'est encore et toujours le « levain malthusien » de la théorie de l'évolution par sélection naturelle qui est au cœur de la critique. La continuité postulée par Kropotkine entre sciences naturelles et sciences sociales implique l'idée que la science ne peut jamais véritablement être neutre. La vision malthusienne de la nature, autrement dit celle que les social-darwinistes avaient transposée telle quelle dans l'ordre social, ne peut manquer de justifier l'individualisme concurrentiel, tout comme son contrepoids dans un arsenal législatif étatique. Sur le plan moral, c'est bien l'axiomatique de l'intérêt qui doit prévaloir, y compris sous l'aspect contraignant d'une morale de la récompense et du châtement. Ainsi se répète le schéma dualiste d'un Hobbes ou d'un T. H. Huxley : la nature amoralise recommande la puissance implacable des institutions humaines capables de la juguler par la force.

Avec la vision de la nature proposée par cette série d'articles, on s'oriente au contraire vers un tout autre type de morale, assez proche de la morale « sans obligation ni sanction » de Jean-Marie Guyau (1854-1888). Sans être nécessairement un modèle – Kropotkine échappe à tout « rousseauisme » – la nature nous a légué des potentialités morales, sous la forme d'instincts sociaux. *L'entraide* avait montré comment ces instincts avaient pu favoriser la survie et le

développement des groupes pratiquant l'aide mutuelle, en postulant le nécessaire élargissement, de plus en plus conscient, de cette aide mutuelle au-delà du groupe d'appartenance. La série d'articles pour *Nineteenth Century* va plus loin encore en suggérant qu'une éthique solide devra prendre en compte ce que l'on pourrait appeler l'*écologie* des comportements moraux, autrement dit le contexte social et institutionnel qui permet aux gens de mener la vie la plus riche et la plus variée en les incitant à mieux comprendre les autres et leur milieu de vie. En ce sens, l'éthique ne sera pas séparable d'une réflexion sur l'habiter, sur l'éducation intégrale (intellectuelle *et* manuelle) ou encore sur l'accès à l'art, ces thèmes que développait *Champs, usines et ateliers* (1899). Finalement, la série d'articles ouvre sur le dernier travail de Kropotkine, qu'il rédigeait à la même époque et dont il n'a été publié qu'un premier tome inachevé : *L'éthique*.