L'évolution selon l'âge

Autor(en): **Grandjean, François**

Objekttyp: **Article**

Zeitschrift: **Archives des sciences [1948-1980]**

Band (Jahr): **10 (1957)**

Heft 4

PDF erstellt am: **29.05.2024**

Persistenter Link: https://doi.org/10.5169/seals-738714

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.
Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.
Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Ein Dienst der *ETH-Bibliothek*
ETH Zürich, Rämistrasse 101, 8092 Zürich, Schweiz, www.library.ethz.ch

http://www.e-periodica.ch

L'ÉVOLUTION SELON L'ÂGE

PAR

François GRANDJEAN

I. INTRODUCTION

Des Arthropodes à métamorphoses complètes, des Insectes en particulier, nous apprennent sur l'évolution quelque chose d'essentiel qui a certainement été remarqué, mais qui ne paraît pas avoir été pleinement compris; c'est qu'un animal n'a pas *une* évolution, mais *plusieurs*. Si un Lépidoptère, par exemple, se présente à nous sous la forme d'une chenille, puis d'une chrysalide, puis d'un papillon, c'est évidemment parce qu'il a subi trois évolutions différentes. Au lieu de nous poser des questions sur les causes de ce phénomène, faisons une remarque très banale: ces évolutions, l'Insecte les a subies à des âges différents, à des époques différentes de sa formation à partir de l'œuf [1]. A l'âge qui est maintenant celui de la chrysalide les ancêtres de l'Insecte n'avaient rien (si l'on remonte par la pensée à des temps très anciens) qui les distingue franchement de ce qu'ils étaient à leurs autres âges. Ils avaient alors à tous leurs âges des pattes et une bouche qui fonctionnaient. Nous constatons aujourd'hui que la bouche, les pattes et bien d'autres choses ont disparu à l'âge de la chrysalide. L'animal a donc subi à cet âge, et à cet âge seulement, une évolution extrêmement régressive. Un peu plus vieux il a subi une évolution très différente, progressive, car il est devenu un papillon. Un peu plus jeune il est devenu une chenille. A aucun de ses âges, aux temps très anciens dont nous parlons, l'animal ne ressemblait à un papillon, ni à une chrysalide, ni à une chenille.

[1] Le mot âge se rapporte toujours, dans le présent travail, à la vie individuelle, personnelle et à l'ontogenèse.

Ainsi, dans le cas du Lépidoptère, l'évolution dépend de l'âge. Des métamorphoses le prouvent. Mais d'autres animaux ont des métamorphoses aussi étonnantes que celles des Lépidoptères et même plus étonnantes, encore plus instructives. Les grandes métamorphoses, d'autre part, ne sont séparées par aucun fossé des petites métamorphoses ni des changements précis, quoique faibles, qu'on ne peut plus appeler des métamorphoses. Ceux-ci passent eux-mêmes, par degrés insensibles, à des changements plus faibles encore que nous appelons continus.

Si l'évolution dépend de l'âge pour certains animaux, pourquoi n'en dépendrait-elle pas pour tous et même pour tous les êtres vivants ? Faisons l'hypothèse qu'elle en dépend dans tous les cas, même si aucun effet particulier de cette dépendance n'est observable au cours des ontogenèses.

Dire que l'évolution dépend de l'âge n'est pas une affirmation nouvelle puisqu'on parle depuis longtemps, en biologie évolutive, de pædomorphose et de gérontomorphose. Il ne suffit pourtant pas de distinguer les jeunes des vieux. Il faut appliquer la notion de dépendance à un âge quelconque, ou du moins à de nombreux âges, tout au long de l'ontogenèse. En outre, il faut élever cette notion au rang de principe fondamental et lui ajouter d'autres notions très simples, d'autres principes qui s'en déduisent ou qui le complètent.

J'énonce d'abord ces principes, car il me semble qu'il faut partir d'eux comme on part, en mathématique, de postulatums. Je montre ensuite que les principes sont justifiés par leurs conséquences. Ils mettent un peu de clarté dans le grand et très ancien sujet, très controversé et très confus, qui est celui des rapports entre les ontogenèses et les évolutions.

Beaucoup d'opinions ont été émises sur ces rapports, les unes justes et les autres fausses, ou même dangereuses, capables de nous fourvoyer. Je ne les rappelle pas ici parce que ce serait trop long et sans utilité véritable. Elles sont d'ailleurs bien connues. Je me borne à dire en quoi mon opinion [1] diffère de celle de la plupart des autres auteurs:

[1] Cette opinion a été exprimée déjà, sous des formes un peu différentes, à partir de 1947, dans des publications dont je donne la liste à la fin du présent travail.

Elle en diffère principalement parce que je ne crois pas qu'un animal soit plus important, au point de vue de l'évolution, à l'âge adulte qu'à un quelconque de ses autres âges; parce que je pense qu'il y a une phylogenèse par âge et non pas une phylogenèse unique, appelée celle de l'animal, de sorte qu'il faut employer le mot phylogenèse au pluriel, à moins qu'on ne dise à quel âge on rapporte cette phylogenèse; parce que je traite le temps biologique comme s'il avait deux dimensions indépendantes l'une de l'autre, une pour servir dans les ontogenèses et l'autre pour servir dans les phylogenèses; parce que je crois fausse, radicalement, la loi dite biogénétique fondamentale; enfin parce que j'accorde la primauté, pour expliquer et décrire les ontogenèses, aux évolutions, étant admis que celles-ci sont dirigées à certains âges.

J'attribue aux calyptostases une très grande importance et j'insiste longuement sur ce qu'elles signifient pour l'évolution. Les calyptostases (des chrysalides par exemple) sont des états régressifs inertes, ou presque inertes, d'un animal. Ces états régressifs sont des stases, au sens que je donne plus loin à ce mot. Ce ne sont pas des états intercalés, supplémentaires, ajoutés à dessein pour permettre des métamorphoses ou faciliter des adaptations.

Mes exemples sont tirés principalement d'un groupe d'animaux peu connus, les Acariens. Il est rare qu'un biologiste, à propos d'évolution, cite une calyptostase, mais il est encore plus rare qu'il cite un Acarien. Je cite les Acariens parce que j'ai fait de ces animaux le principal objet de mes études. Je les cite aussi parce qu'ils nous apportent, en devenant des calyptostases à des âges très variés de leur ontogenèse, des arguments favorables aux principes et de très grande valeur.

Le mot Acarien, dans le présent travail, ne signifie pas un Acarien quelconque. Il s'applique aux Acariens que j'ai étudiés moi-même directement, c'est-à-dire aux *Oribates*, aux *Endeostigmata*, aux *Prostigmata* et aux *Acaridiés*, qui sont des groupes majeurs parmi les Acariens actinochitineux. Ces groupes ne représentent peut-être pas même à eux tous, malgré leur extrême diversité et abondance, la moitié des Acariens qui

vivent aujourd'hui. Je ne dis rien des autres groupes, faute de les connaître suffisamment.

II. PRINCIPES ET RAPPEL DE QUELQUES VÉRITÉS FONDAMENTALES

1. La naissance d'un être vivant n'est pas une vraie naissance. Quand cet être vivant commence à se développer dans l'œuf, ou autrement, il est déjà vieux de plusieurs dizaines ou centaines de millions d'années. Un animal a derrière lui une *vie ancestrale* très longue dont il n'a pas conscience, mais sans laquelle il n'existerait pas. Il a devant lui une *vie personnelle* très courte dont il a conscience.

2. Des changements ont lieu dans ces deux sortes de vies. Ceux de la vie ancestrale constituent l'*évolution*. Ceux de la vie personnelle constituent l'*ontogenèse*, qu'on appelle aussi le *développement*. Les seuls changements à considérer sont ceux qui ont une probabilité non nulle de se transmettre d'une génération à l'autre.

3. L'évolution dépend de l'âge. Elle n'est définie, pour un animal donné, que si l'on dit à quel âge de cet animal elle se rapporte. Pour la connaître, on compare l'animal à cet âge avec ses ancêtres lorsque ceux-ci avaient le même âge. La suite des changements subis est une *phylogenèse*. Une phylogenèse est l'évolution à un âge. L'animal ayant successivement plusieurs âges a plusieurs phylogenèses. La phylogenèse de l'adulte n'est pas plus importante que les autres.

4. Une phylogenèse est principalement, ou exclusivement, de nature orthogénétique, c'est-à-dire dirigée. C'est à cause de cela qu'on peut, dans de nombreux cas, malgré l'absence de tout fossile, la connaître (partiellement) et la comparer aux autres phylogenèses dans un phylum.

5. Les phylogenèses d'un animal sont indépendantes les unes des autres, à condition que les vies individuelles qui leur correspondent soient possibles [1].

6. Deux phylogenèses quelconques d'un animal peuvent être *parallèles* (c'est-à-dire semblables, ou presque semblables), ou au contraire *divergentes* (c'est-à-dire peuvent différer franchement, en s'écartant l'une de l'autre). Il y a de faibles et de fortes divergences. Beaucoup sont énormes.

7. L'ontogenèse d'un animal, à une époque donnée, à la nôtre par exemple, est la suite des états dans lesquels cet animal a été mis par ses phylogenèses aux divers âges. Rien ne l'oblige a être une suite rationnelle de changements.

8. Un temps dans l'ontogenèse marque un âge. Un âge quelconque ayant été choisi, ce temps est fixé, mais il faut que du temps se soit écoulé et s'écoule dans l'avenir pour qu'ait lieu la phylogenèse de cet âge. Il y a donc deux sortes de temps. Appelons t la première: c'est le *temps ontogénétique.* Appelons T la seconde: c'est le *temps phylogénétique.* T est le temps mesuré par nos horloges. Pour mesurer t il faut supposer dans chaque animal une horloge particulière. Les horloges particulières ne sont pas réglées les unes sur les autres. L'espèce d'heure qu'elles indiquent n'est pas celle du temps T.

9. Si nous disons que la chenille deviendra un papillon nous exprimons une vérité dans le temps t, une erreur dans le temps T. Si nous disons qu'une chenille ne deviendra pas un papillon, nous exprimons une vérité dans le temps T, une erreur dans le temps t. Ces erreurs et ces vérités s'opposent absolument. Devenir et avoir été sont des mots qui n'acquièrent un sens, en biologie, que si l'on dit de quel temps on parle. Les deux sortes de temps sont irréductibles l'un à l'autre.

10. Pour dater un fait, en biologie, il faut donner les valeurs de deux temps, une valeur t_1 pour t et une valeur T_1 pour T. Il est commode et avantageux, pour comprendre les

[1] D'autres conditions doivent être remplies, vraisemblablement, mais elles ne sont pas évidentes et nous ne les connaissons pas.

relations des ontogenèses avec les phylogenèses, de considérer ces valeurs comme des coordonnées dans un plan et de les rapporter à deux axes différents. On portera T_1 en abcisse et t_1 en ordonnée. Un point M_1 de coordonnées T_1 et t_1 représente un temps défini à la fois dans une phylogenèse et dans une ontogenèse. Traçant le lieu du point M_1 pour tel changement, chez un animal et ses ancêtres, dans une lignée, on a un diagramme chronologique du changement. On traite ainsi le temps biologique comme s'il était une grandeur à deux dimensions.

11. Pour expliquer une ontogenèse il faut faire intervenir les phylogenèses. Cette nécessité est d'autant plus grande que les phylogenèses ont été plus divergentes. Les explications tirées de l'ontogenèse ne sont bonnes que si elles s'accordent aux phylogenèses. Il y a primauté, à cet égard, du temps T sur le temps t.

12. Si le même changement, exprimé d'abord dans le langage du temps t (c'est-à-dire en ne tenant pas compte des phylogenèses) puis dans le langage du temps T (en ne tenant compte que de celles-ci) se traduisent verbalement par des affirmations différentes, la première affirmation doit être tenue pour fausse et abandonnée au profit de la deuxième.

III. STASES, ÉLATTOSTASES ET CALYPTOSTASES

Les principes énoncés au chapitre précédent sont-ils vraiment applicables et par conséquent susceptibles d'être confrontés avec des faits ? On y parle d'évolution à un âge. Notre principale ressource, pour savoir quelque chose sur l'évolution d'un animal, presque toujours même notre seule ressource, est la comparaison des caractères chez tous les individus, à tous leurs âges, qui composent *actuellement* le groupe naturel auquel appartient l'animal. Cette comparaison révèle des tendances. On voit bien que les caractères n'ont pas varié au hasard. Chaque tendance correspond à une phylogenèse. Certains animaux du groupe l'ont subie, d'autres non. Chez

ceux qui l'ont subie les effets de la tendance ont été plus ou moins loin. On comprendra d'autant plus vite en quoi consiste la tendance qu'on aura fait la comparaison à des âges reconnus, bien définis, les mêmes pour tous les animaux du groupe, car on aura de cette manière des renseignements purs, c'est-à-dire purement phylogénétiques. Autrement, si nous comparons sans tenir compte des âges, nous mélangeons les effets de chacune des phylogenèses avec ceux des autres phylogenèses.

Mais comment savoir si deux animaux différents sont au même âge puisque l'âge appartient au temps *t* et que ce temps doit être mesuré, pour chaque animal, pour chaque individu, avec une horloge qui n'est pas réglée sur d'autres horloges ?

Cette question capitale est pour le moment sans réponse, ou du moins sans réponse utilisable, sauf dans un cas particulier, celui du développement par stases.

Animaux a stases. — J'ai proposé le mot *stase*, et aussi le mot *calyptostase*, en 1938 [1]. J'appelle stases les formes successives d'un animal lorsque ces formes sont séparées les unes des autres, dans l'ontogenèse, par des mues qui établissent entre elles des discontinuités. Un papillon, une chrysalide, une chenille, sont des stases de Lépidoptère. Dans cet exemple il y a d'énormes différences entre les stases. Entre celles-ci, dans d'autres exemples, les différences sont très faibles. Faibles ou non, ces différences doivent être de tout ou rien. Elles ne doivent pas se réduire à des différences de taille ou de proportions entre les parties.

Bien qu'ils représentent un cas particulier, les animaux à stases ne sont pas exceptionnels. Ils sont même les plus nombreux des Métazoaires terrestres. Ils contiennent les Insectes, les Arachnides et probablement tous les autres Arthropodes.

Convenons de ne parler, dans ce qui suit, sauf indication contraire, que des animaux à stases, et plus particulièrement des Arachnides et des Insectes. Convenons en outre, pour simplifier, de n'utiliser que les caractères extérieurs des stases. Ce sont des caractères portés par la cuticule. Ils ne changent pas au cours

[1] Sur l'ontogénie des Acariens (*Comptes rendus Ac. Sciences, Paris*, t. 206, pp. 146 à 150).

de la vie d'une stase, à des sécrétions près, mais ils changent d'une stase à l'autre. Par eux nous saurons distinguer les stases très commodément.

Niveaux. — Nous dirons aussi qu'ils changent parce qu'ils passent d'un *niveau* à un autre dans l'ontogenèse. Un niveau de l'ontogenèse est atteint au commencement de la vie d'une stase et l'animal reste à ce niveau jusqu'au moment où il commence à se transformer pour devenir une autre stase. Un Lépidoptère, par exemple, est successivement à des niveaux chenille, à un niveau chrysalide, puis à un niveau papillon. Il y a plusieurs niveaux chenille, car une chenille est obligée de muer pour grossir et des changements apparaissent avec les mues dans les petits caractères de surface.

La notion de niveau ne diffère pas de celle de stase. Une stase est l'animal à un certain niveau. On peut dire aussi que l'animal, à tel niveau, est à telle stase. Dans bien des phrases on peut sans inconvénient remplacer ces deux mots l'un par l'autre. « Niveau » a surtout l'avantage de faire penser à des gradins qui s'étagent dans un ordre régulier, et d'une ascension de l'animal par ces gradins. « Stase » évoque l'idée de stabilité, c'est-à-dire de stabilité entre deux mues. Du temps s'écoule pendant la vie d'une stase mais rien ne change apparemment pour l'animal, sauf sa taille.

Les niveaux sont des critères de l'âge. — Je suppose que l'on constate l'existence, pour tous les animaux du groupe [1] que l'on étudie, d'une succession uniforme de niveaux. Pour que cette condition soit satisfaite il faut d'abord que chaque niveau ait une définition, ou plusieurs, par laquelle ou lesquelles on puisse le distinguer des autres niveaux, quel que soit l'individu, dans le groupe. Il faut ensuite constater que les niveaux se succèdent régulièrement, ou du moins, s'il y a des lacunes, toujours dans le même ordre, dans toutes les ontogenèses du groupe.

[1] Le mot groupe, que j'emploie souvent ici, signifie toujours un groupe naturel, c'est-à-dire un groupe d'espèces, de genres, de familles, etc., évidemment apparentés, distinct d'autres groupes. Sa dimension et sa place, dans la Systématique, sont quelconques. Au lieu de groupe on peut dire phylum.

Exprimons cela en nous servant d'un vocable déjà employé, celui d'idionymie. Les niveaux doivent être idionymiques. Cela veut dire que nous devons pouvoir donner un nom spécial à chacun d'eux et que deux niveaux de même nom doivent être homologues dans le groupe considéré. Les stases sont idionymiques, naturellement, en même temps que les niveaux. On donne à chaque stase le même nom qu'à son niveau [1].

Ceci posé nous dirons, quand la condition précitée est remplie, que deux animaux du groupe sont au même âge [2] quand ils sont au même niveau, ou à la même stase.

Remarquons l'importance de l'idionymie. Définir des stases chez un animal est intéressant mais ne nous apprendrait rien sur l'évolution si les mêmes stases ne se retrouvaient pas chez d'autres animaux apparentés au premier. Plus la variété des animaux qui passent par les mêmes stases est grande, plus sûres et plus instructives sont les comparaisons à ces stases.

La succession uniforme des niveaux n'est parfaite que si le nombre de ceux-ci est toujours le même. Il en est ainsi dans de nombreux cas. Chez beaucoup d'Acariens, par exemple, il y a 6 niveaux, 6 stases. Je donne leurs noms car j'aurai à citer plusieurs fois des Acariens comme exemples. Au premier niveau (au sortir de l'œuf), l'animal est une *prélarve*. Au deuxième, c'est une *larve*. Aux troisième, quatrième et cinquième niveaux on a successivement la première, la deuxième et la troisième nymphe *(protonymphe*, *deutonymphe*, *tritonymphe)*. Au sixième niveau l'animal est adulte.

Chez d'autres Acariens, très nombreux aussi, le nombre des stases est inférieur à six. Si l'on parvient à savoir, par des

[1] Deux niveaux de même nom, ou deux stases de même nom, ne sont pas homologues en général d'un groupe à l'autre. Les mots larve et nymphe, par exemple, n'ont pas du tout les mêmes significations chez les Acariens et chez les Insectes. C'est un grave inconvénient. L'éviter n'est guère possible car nous ne disposons pas de beaucoup de mots et nous ne pouvons compliquer ces mots (par adjonction de préfixes, suffixes, numéros, etc.) que jusqu'à une certaine limite, qui est vite atteinte. Créer des mots entièrement neufs, à raison d'un jeu complet par groupe, serait aussi très incommode.

[2] Par là nous donnons au mot âge une définition. Pendant toute la durée de la vie d'une stase l'animal reste au même âge. L'âge ne change qu'au cours des mues.

comparaisons, quelle est ou quelles sont les stases qui manquent, on pourra employer la même terminologie que s'il y avait six stases.

Chez les Insectes et d'autres Arthropodes on est gêné aux bas niveaux par le grand nombre des mues et par l'inconstance de ce nombre. Toutes les chenilles, par exemple, ne muent pas le même nombre de fois et nous ne savons pas à quels caractères on reconnaît que deux chenilles quelconques sont au même âge. Cela provient peut-être de ce que personne, jusqu'ici, n'a cherché à le savoir.

Aux deux niveaux les plus élevés des Insectes holométaboles, ou hétéromorphes [1], tout est simplifié. Les stases de ces niveaux sont très différentes l'une de l'autre et très différentes des stases précédentes. Deux chrysalides quelconques sont au même âge. Deux papillons aussi, naturellement.

Etablir qu'il y a fondamentalement, dans un groupe naturel, tel nombre de stases et savoir reconnaître chacune des stases à ses caractères propres, sans avoir à s'occuper des autres stases, exige beaucoup de travail. Il faut explorer tout le groupe et définir chacune des stases par plusieurs caractères. On trouve des caractères généraux, mais aucun, si le groupe est riche et varié, n'est parfait, c'est-à-dire capable de suffire à lui seul dans tous les cas. C'est pourquoi j'ai dit plus haut qu'un niveau devait avoir dans un groupe une définition, ou plusieurs. Une nymphe qui a trois paires de papilles génitales, par exemple, est une tritonymphe chez les Acariens. Il y a cependant des exceptions. Si la nymphe a seulement deux paires de papilles génitales, c'est une deutonymphe habituellement, mais c'est une tritonymphe dans de nombreux cas.

Des caractères propres, même accompagnés par de nombreux autres qui soient susceptibles de les remplacer, ne suffisent pas toujours. Il peut arriver que le seul caractère d'une stase soit d'être comprise entre deux autres dans l'ontogenèse. Ce dernier cas est fréquent car c'est celui des stases à grande régression.

[1] Ce sont les Insectes à métamorphoses complètes (Coléoptères, Hyménoptères, Lépidoptères, Diptères).

Occupons-nous maintenant de ces régressions. Nous avons jusqu'ici parlé des stases en général. Il faut distinguer les *stases normales*, les *élattostases* et les *calyptostases*.

STASES NORMALES. — Une stase normale est une stase qui mange, qui grossit, qui se déplace.

ELATTOSTASES. — Une élattostase[1] est une stase dont les organes buccaux sont régressifs au point qu'elle ne peut manger, mais qui a des pattes et qui se meut.

La régression élattostasique est fréquente et très diverse dans ses effets. Elle peut n'être pas apparente. Si l'animal ne mange pas, bien que ses organes buccaux soient constitués exactement comme ceux d'autres qui mangent, elle est aussi faible que possible et l'on doit dire, à ce stade, que l'animal n'est pas encore vraiment une élattostase, mais le tube digestif est probablement touché déjà. Dans d'autres cas, où les organes buccaux et la bouche ont conservé leur aspect normal, il suffit d'étudier ces organes de près pour s'apercevoir qu'ils ne peuvent plus fonctionner. Dans d'autres encore, la régression est assez forte pour être évidente. Les mandibules et les palpes ont disparu. La bouche est fermée, ou ne conduit qu'à un vestige de pharynx.

Qu'il en soit ainsi n'a rien d'étonnant s'il s'agit d'une stase adulte. Nous savons bien que des adultes à courte vie, chez des Arthropodes, copulent et pondent, puis meurent. Ils n'ont que faire de manger. Mais s'il s'agit d'une stase qui n'est pas adulte, qui n'est pas de plus haut niveau, et dont la fonction primitive était avant tout de grossir, n'est-il pas singulier qu'elle ait perdu son appétit et les moyens de le satisfaire ?

On trouve ou on ne trouve pas d'explication. Voici deux exemples:

Chez les Tyroglyphes[2] l'animal est atteint au quatrième niveau par une puissante régression élattostasique. A ce niveau, c'est-à-dire quand il est deutonymphal, le Tyroglyphe devient

[1] ἐλάττωσις amoindrissement, et στασις. Elattostase est un mot nouveau. Dans mes publications précédentes j'ai appelé les élattostases des calyptostases incomplètes.

[2] J'appelle ici Tyroglyphes les Acaridiés en général.

habituellement un *hypope*. Un hypope ne ressemble pas du tout à la nymphe du troisième niveau, ni à celle du cinquième. Son capitulum est minuscule, sans bouche et sans appendices. Ses pattes sont au contraire restées fortes et elles ont gardé tous les organes sensitifs dont elles sont pourvues aux stases normales. Il n'y a pas eu régression pour elles. Certains caractères, d'autre part, ont progressé, c'est-à-dire se sont spécialisés. Des procédés de fixation qui sont particuliers aux hypopes ont remplacé des structures banales. Un hypope, en effet, a une fonction. Il doit grimper sur un animal plus gros que lui, qui le transporte. Il est adapté à cette fonction. C'est une stase migratrice, ou de phorésie.

La phorésie, si elle est pure et parfaite, exige que l'animal transporté ne mange pas. En cela réside l'explication.

Dans le deuxième exemple il s'agit d'autres Acariens, très différents des Tyroglyphes, ceux du genre *Labidostomma*. Ce sont des carnassiers libres qui vivent à terre. On en capture facilement les adultes et les trois sortes de nymphes, mais non les larves. Par élevage, on constate que la stase larvaire existe, qu'elle se meut lentement et tombe en léthargie quelques heures après être sortie de la prélarve (qui est une calyptostase). La larve mue et se transforme en protonymphe sans avoir mangé. Ses organes buccaux ont subi une régression qui est beaucoup moindre que celle des hypopes, mais qui est forte, facile à voir, et d'autres organes qui ne sont pas buccaux (les trichobothries prodorsales, les yeux) sont supprimés ou réduits.

Dans cet exemple il n'y a pas d'explication, au sens que nous donnons à ce mot. La larve élattostasique n'accomplit aucune fonction. Sa régression n'est pas justifiée. Elle est même nuisible car l'animal est sans défense à ce niveau. Elle est exceptionnelle. Les larves d'Acariens sont presque toujours normales. Les trois nymphes, d'autre part, sont actives et normales dans le genre *Labidostomma*.

Calyptostases. — Une calyptostase diffère d'une élattostase parce qu'elle a perdu tous ses appendices, ou du moins l'usage de ceux-ci, l'usage de ses pattes en particulier. Elle

ne peut se nourrir ni se mouvoir, ou bien, si elle se meut, c'est par reptation, ses métamères abdominaux ayant conservé une mobilité relative [1].

Une chrysalide de papillon est une calyptostase. Bien qu'étrange, elle a gardé quelque chose qui la fait reconnaître pour un Insecte. Une partie de son corps est encore formé d'anneaux. On voit qu'elle est vivante car elle se contorsionne quand on la touche. On discerne à sa surface des dénivellations qui sont évidemment des vestiges d'appendices.

Il faut savoir que tout cela peut manquer. Une prélarve d'Oribate, par exemple, est bien plus régressive qu'une chrysalide. Elle ressemble à un œuf plus qu'à autre chose. Si l'on n'est pas extrêmement attentif, on ne voit rien à sa surface. On l'a prise pour un deuxième œuf contenu dans le premier (c'est le *deutovum* de CLAPARÈDE). Elle a cependant eu des pattes pour courir et une bouche pour manger, cette prélarve, comme la chrysalide, il y a très longtemps.

Il faut savoir que la régression, inversement, peut-être moins forte. Les pattes peuvent être représentées par des moignons assez grands, et même peuvent être aussi longues qu'aux stases normales, tantôt collées le long du corps et tantôt écartées, étalées. En outre, elles peuvent paraître articulées parce qu'elles ont des strictions de place en place et que ces strictions correspondent aux intervalles entre des articles. Mais ces moignons de pattes, ou ces pattes, sont immobiles.

Il faut encore savoir que les calyptostases, comme les élattostases, ne sont pas spéciales à tel niveau. Chez les Insectes holométaboles elles apparaissent toujours au même niveau, le pénultième (les cas d'hypermétamorphose mis à part), mais les Arachnides, plus particulièrement les Acariens, nous en font voir couramment à d'autres niveaux. A trois au moins de ses niveaux (sur six) un Acarien est ou peut être une calyptostase, savoir: au premier niveau (toujours), au troisième et

[1] Une calyptostase peut se déplacer beaucoup par ce moyen, comme on le voit pour des Insectes. Il vaut donc mieux ne pas dire qu'une calyptostase est une stase inerte. Je l'ai dit autrefois parce que je n'ai pensé qu'aux Acariens. Chez les Acariens les calyptostases sont toujours complètement inertes.

au cinquième niveaux (dans plusieurs superfamilles très importantes et riches en espèces). Aux autres niveaux, sauf au sixième, il y a aussi des calyptostases, mais elles n'ont pas été étudiées sérieusement, ou bien elles sont rares, je veux dire particulières à des groupes restreints d'espèces.

Types de développement chez les Acariens. — Laissons de côté ces groupes restreints, ceux pour lesquels une des stases nymphales est inconnue et ceux pour lesquels on a des doutes. Les autres cas appartiennent à trois types.

Le *premier type* est celui des Oribates, des Endeostigmata et de plusieurs familles de Prostigmata (Anystidés, Bdellidés, etc.) L'animal est une calyptostase au premier niveau. Les stases des cinq autres niveaux sont normales, actives. Il n'y a pas d'élattostases.

Le *deuxième type* est celui des Erythroïdes, des Trombidions et des Hydracariens. L'animal est une calyptostase aux niveaux un, trois et cinq. Il est normal aux niveaux deux, quatre et six.

Le *troisième type* est celui des Tyroglyphes. Le premier niveau n'a été signalé, à ma connaissance, par aucun auteur. L'animal est normal aux autres niveaux, sauf au quatrième. La stase du quatrième niveau existe ou manque. Le cas habituel est qu'elle existe et que ce soit une élattostase, l'hypope dont il a été question plus haut. L'hypope est presque toujours actif. Il est inactif dans certains cas et il est même devenu dans d'autres, par surcroît de régression, une vraie calyptostase.

J'aurai l'occasion de parler à plusieurs reprises, dans la suite de ce travail, de ces trois types. Afin de les désigner d'une manière qui s'adresse plus directement à l'esprit, je dirai seulement « l'Oribate » pour le premier type, « le Balaustium » pour le deuxième type et « le Tyroglyphe » pour le troisième.

Le Balaustium. — Le deuxième type est connu depuis longtemps chez les Hydracariens et les Trombidions, depuis moins longtemps chez les Erythroïdes. Je le trouve particulièrement instructif à cause du grand nombre des calyptostases et de la manière dont celles-ci se répètent, du plus bas niveau à l'avant-dernier.

Pour être sûr que l'animal, dans ce deuxième type, a bien les caractères énoncés et que le parasitisme n'est pas intervenu pour introduire, indirectement, la régression calyptostasique à certains niveaux (les larves de Trombidions et de nombreux Hydracariens sont parasites), j'ai choisi un Erythroïde pour l'étudier complètement par élevage. Cet Erythroïde, *Balaustium florale*, se nourrit exclusivement de pollen. Il en cherche des grains partout, sans s'aventurer, je ne sais pourquoi, sur des étamines. Quand il trouve un grain de pollen, il le suce.

L'animal est commun au printemps et on le rencontre en liberté à trois stases, la larvaire, la deutonymphale et l'adulte. Ces stases diffèrent, naturellement, mais elles se ressemblent beaucoup. Elles sont rouges et de même faciès. Pour un œil non exercé, c'est le même animal à trois tailles différentes. *Balaustium florale* paraît avoir une vie simple et sans avatars.

Si on l'élève, on est détrompé. On constate d'abord qu'il sort de l'œuf à l'état de calyptostase. Il est au niveau un, le prélarvaire. La calyptostase prélarvaire, la prélarve, est une petite masse arrondie, inerte, sans pattes ni poils, de couleur rose, qui ressemble à une graine. On voit à sa surface des vestiges de bouche et d'autres organes.

Dans la prélarve, aux dépens de ses tissus et d'une forte quantité de vitellus qui n'a pas été employé à sa construction, la stase du niveau deux, la larve, se développe. Quand elle est mûre elle fait éclater la peau prélarvaire et elle sort à la recherche de nourriture. Elle est agile, suce du pollen et grossit. Parvenue à la fin de sa vie elle s'immobilise.

Dans son corps se forme un objet sans pattes ni appendice quelconque, de forme un peu allongée, sur lequel on voit, comme sur la prélarve, un vestige de bouche, de pharynx et d'autres organes. Cet objet est l'animal au niveau trois, donc la protonymphe. Il n'a pas la même forme qu'au niveau un et il est poilu.

Dans la calyptostase du niveau trois se forme la stase du niveau quatre, la deutonymphe. Quand cette stase est mûre elle fait éclater la peau protonymphale et elle sort. Elle est active et tout recommence comme à deux niveaux plus bas. L'animal

suce du pollen, grossit, puis s'immobilise et dans son corps se forme la stase du niveau cinq, la tritonymphe.

La tritonymphe est un objet sans pattes ni appendice quelconque, une calyptostase. Elle est presque identique à la calyptostase protonymphale, mais plus grosse.

Dans son corps se forme l'adulte, qui est la stase du niveau six. L'adulte est actif et suce du pollen comme la deutonymphe et la larve.

IV. DIAGRAMMES CHRONOLOGIQUES

Cherchons à construire un diagramme chronologique en partant de l'idée, exprimée plus haut dans les principes, que les deux sortes de temps peuvent être portées sur deux axes différents. Traçons dans un plan un axe horizontal pour les abcisses et un axe vertical pour les ordonnées. Portons T sur le premier axe et t sur le second (fig.1). Un point M_1 quelcon-

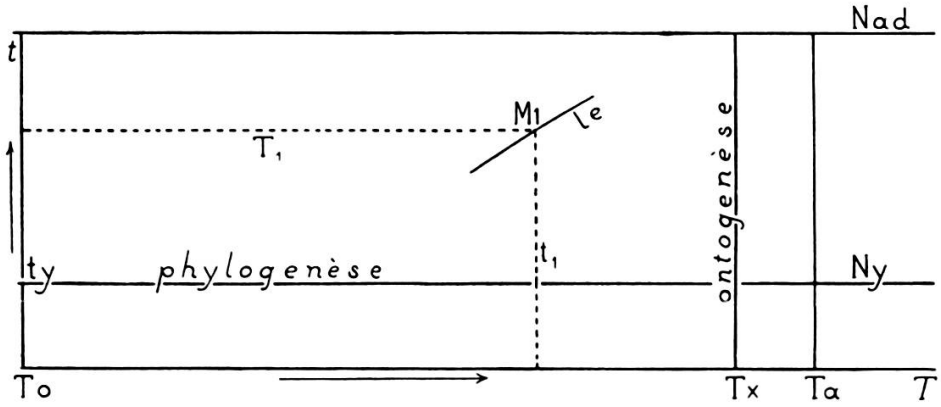

FIG. 1.
Positions d'une ontogenèse et d'une phylogenèse quelconques dans un diagramme chronologique; *le*, ligne évolutive élémentaire.

que de ce plan (ses coordonnées sont T_1 et t_1) représente une date, la date d'un événement. Par exemple, c'est le moment où apparaît un caractère [1] chez un individu. L'individu vit à l'époque T_1 et l'ordonnée t_1 nous renseigne sur l'âge qu'a l'individu quand le caractère apparaît. D'une génération à l'autre, dans

[1] Je rappelle ici qu'un caractère est positif ou négatif. La présence de quelque chose est un caractère. Son absence aussi.

une lignée qui aboutit à cet individu, ou qui en part, le même événement se reproduit à des dates différentes. Il est représenté par des points différents qui sont très voisins les uns des autres. Joignons ces points par une ligne. Cette ligne *le* est une ligne évolutive élémentaire de l'événement [1].

En disant que l'animal vit à l'époque T_1 nous négligeons la durée, mesurée dans le temps T, de sa vie. Du point de vue de l'évolution l'erreur est certainement très petite et tous les événements d'une ontogenèse ont la même abcisse, à très peu près, sur un diagramme. Nous dirons, sous une autre forme, qu'une ontogenèse est sensiblement verticale et nous la considérerons, pour simplifier, comme tout à fait verticale. Elle est schématisée ou représentée, au temps Tx quelconque, par la verticale qui a Tx pour abcisse.

Une phylogenèse est horizontale au contraire, par définition, puisqu'elle a lieu pour une valeur fixe du temps t. Au temps ty elle est schématisée ou représentée par l'horizontale qui a ty pour ordonnée.

L'évolution d'un animal est l'ensemble (il vaut mieux ne pas dire la somme) de ses phylogenèses. Dire que c'est aussi la somme ou l'ensemble de ses ontogenèses (les ancêtres compris) n'est pas satisfaisant. C'est l'ensemble des différences entre les ontogenèses, compte tenu, naturellement, pour chaque différence, du niveau ou de l'âge auquel on constate que la différence apparaît.

Soit Ta le temps actuel. Il sépare l'avenir, qui est à droite sur le diagramme, du passé qui est à gauche. Nous ne chercherons pas à aller trop loin dans le passé. Nous nous arrêterons à une époque To que nous qualifierons de primitive. L'époque To n'est définie qu'en fonction du groupe naturel auquel appartient l'animal que l'on étudie. C'est celle à partir de laquelle existaient des animaux que nous reconnaîtrerions, s'ils nous avaient été conservés, pour appartenir au groupe.

Supposons maintenant que l'ontogenèse ait lieu par stases. Pour chaque stase il y a une phylogenèse puisque l'animal, s'il est à cette stase, est à un âge constant. Traçons une ligne

[1] Les lignes *le* sont théoriques, bien entendu. On peut les concevoir, mais non les construire véritablement.

horizontale pour cette stase. Faisons de même pour les autres stases en superposant ces lignes, sur le diagramme, comme le sont les stases dans l'ontogenèse. Les lignes horizontales sont les niveaux. Un des niveaux est *Ny* sur la figure 1 et *Nad* est le niveau supérieur, celui de l'adulte.

Sur chaque ligne horizontale nous pouvons imaginer l'animal qui part au temps *To* et qui se déplace dans le temps *T* de gauche à droite. En se déplaçant il évolue, il subit des changements phylogénétiques. On aimerait pouvoir le représenter par des dessins successifs posés sur chaque ligne horizontale. Ces dessins, quoique sommaires, nous feraient voir d'un coup d'œil toute l'évolution de l'animal. Il ne s'agirait pas, bien entendu, d'un animal particulier, mais d'un animal idéalisé, représentatif d'un groupe.

J'ai cherché à faire cela pour des Acariens, mais j'ai dû y renoncer. Nous sommes encore trop ignorants. L'imagination interviendrait trop dans l'exécution des dessins, quelque sommaires que soient ceux-ci. Elle jouerait un rôle excessif au départ, près de *To*.

J'ai cru bon, cependant, de faire les trois schémas de la figure 2, un pour l'Oribate, le second pour le Balaustium et le troisième pour le Tyroglyphe. Ces schémas, extrêmement simplifiés, distinguent seulement les niveaux à stases normales d'avec les autres. Les premiers sont représentés par des lignes pleines qui vont de *To* à *Ta*. Les seconds le sont par des lignes pleines qui s'arrêtent avant *Ta* et auxquelles succèdent, dessinées de place en place au même niveau, des silhouettes conventionnelles qui figurent des calyptostases ou des attélostases. L'interruption veut dire que les stases de ces niveaux ont cessé, à une époque plus ou moins ancienne, d'être normales. Sur l'axe des abcisses (mais rien n'y oblige) j'ai représenté l'œuf par des points.

Les trois schémas de la figure 2 ont un caractère commun au premier niveau, car toutes les prélarves actuelles d'Acariens sont des calyptostases. Ils diffèrent aux autres niveaux. Le schéma de l'Oribate est le plus simple, le plus primitif. Celui du Balaustium est extraordinaire à cause des trois niveaux calyptostasiques, lesquels alternent avec les trois niveaux à

stases normales. Celui du Tyroglyphe est remarquable à cause de l'hypope, l'attélostase du quatrième niveau.

J'ajoute qu'aux niveaux à stases normales, dans chacun des trois schémas, les évolutions sont parallèles, sauf exceptions. La principale exception est celle des Oribates supérieurs au sixième niveau. A ce niveau, celui de l'adulte, l'évolution a divergé dans le sens progressif. Le parallélisme est surtout

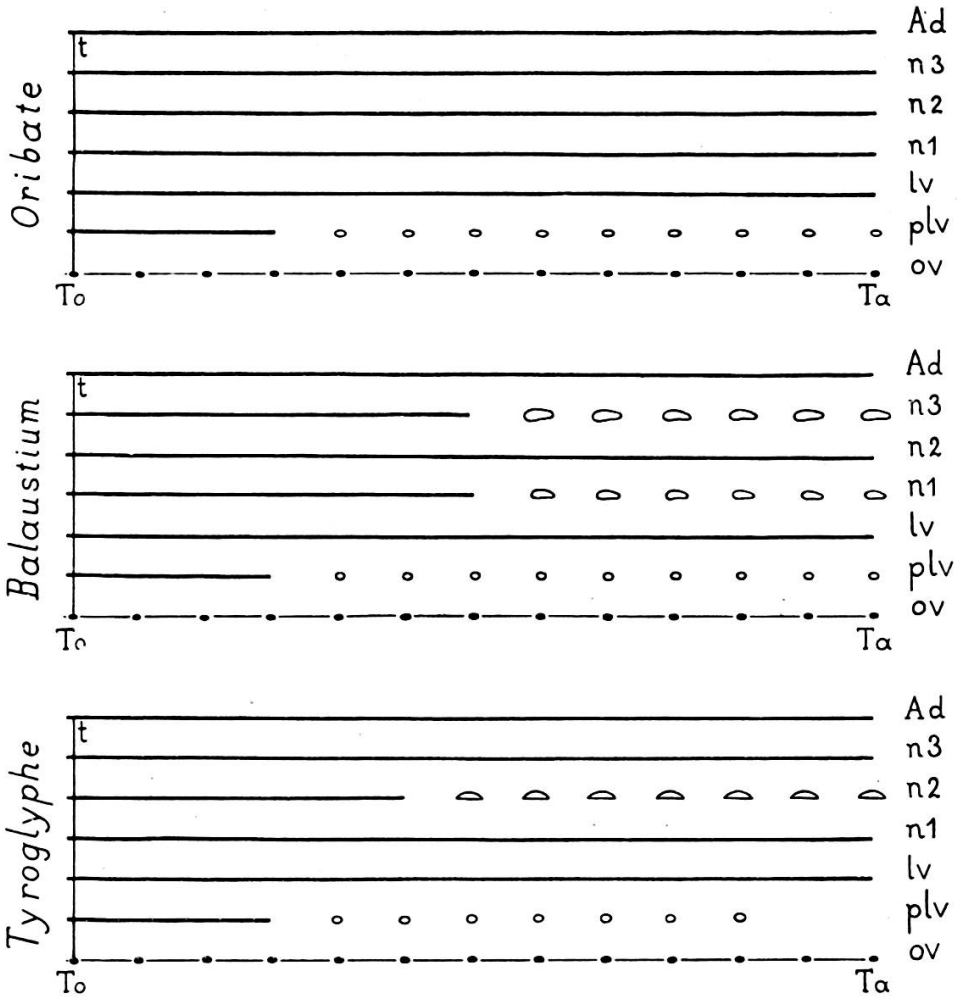

FIG. 2.

Diagrammes dans trois types d'évolution chez les Acariens. Les 6 niveaux sont ceux de la prélarve (*plv*), de la larve (*lv*), des trois nymphes (*n1* ou protonymphe, *n2* ou deutonymphe, *n3* ou tritonymphe) et de l'adulte (*Ad*); *ov* est le niveau de l'œuf. Aux époques marquées conventionnellement par un trait noir continu (occupant tout un niveau ou seulement une partie de celui-ci) l'animal est à une stase normale; les silhouettes séparées qui font suite aux traits noirs représentent conventionnellement des calyptostases ou des attélostases; l'œuf est figuré par des points.

marqué entre des stases nymphales. La stase larvaire se distingue toujours des stases nymphales par le nombre des pattes (six au lieu de huit). Les prélarves qui ont des pattes, ou des moignons de pattes, en ont toujours six, comme les larves, ou moins de six.

Les trois schémas supposent qu'il n'y avait encore aucune calyptostase au temps *To*. Disons, plus généralement, que les divergences entre les niveaux sont d'origine secondaire, qu'elles soient régressives ou progressives. Il est vraisemblable qu'un Acarien quelconque, au temps *To*, avait à toutes ses stases, à la taille près, la même apparence. Les évolutions des stases normales, aux niveaux qui sont devenus attélo- ou calyptostasiques, ont dû être parallèles jusqu'à l'époque où ont commencé les divergences régressives.

L'animal avait-il six stases au temps primitif, comme on le voit sur les diagrammes, ou un plus grand nombre de stases ? A cette question nous pouvons seulement répondre que le nombre maximal des stases est six depuis longtemps, puisque des Acariens actuels très différents les uns des autres (tous ceux que j'ai étudiés) ont six stases, ou moins de six stases, jamais plus.

Les trois schémas introduisent d'autres hypothèses. On admet que la calyptostase prélarvaire est la plus ancienne des calyptostases dans tous les cas (c'est presque sûr). On admet que les calyptostases des niveaux trois et cinq, chez le Balaustium, ont la même ancienneté (on n'en sait rien [1]). On admet qu'au premier niveau, chez le Tyroglyphe, la prélarve a disparu (c'est peut-être vrai, en général, mais j'ai constaté récemment l'existence d'une calyptostase prélarvaire chez un Canestriniidé).

Un grave défaut des schémas est qu'on suppose brutale, sans intermédiaire, la substitution d'une calyptostase à la stase active qui a précédé cette calyptostase au même niveau. Ce défaut est inévitable car nous ne connaissons pas les intermédiaires. Je crois qu'il y en a eu.

Malgré ce défaut et les hypothèses incontrôlables qu'ils obligent à introduire, bien qu'ils fassent abstraction, en outre,

[1] Il y a toutefois un argument: leur similitude (voir p. 492).

des évolutions progressives, les schémas de la figure 2 sont utiles, car ils expriment symboliquement ce qu'il y a d'essentiel dans les principes. L'irréductibilité des deux sortes de temps s'y manifeste. On y voit la vraie nature des rapports entre ontogenèses et phylogenèses. Chaque phylogenèse va de l'avant, juchée à son niveau, sans s'occuper, pourrait-on dire, des conséquences de sa marche. C'est aux ontogenèses à se débrouiller. Si les phylogenèses des divers niveaux se ressemblent, l'animal n'a pas besoin de changer beaucoup d'une stase à l'autre, au cours de son développement. Si elles ne se ressemblent pas, l'animal doit changer brusquement à certains âges. Il doit avoir des métamorphoses. Une ontogenèse est imposée par les phylogenèses qui la précèdent. Elle ne porte pas toujours en elle sa propre justification. Un phénomène du temps t n'a pas sa cause dans le même temps. Il est hérité du temps T et l'héritage vient presque toujours de très loin.

Il y a des exceptions, naturellement. Il a bien fallu que les caractères qui sont apparus postérieurement au temps To se manifestent d'abord chez certains individus, donc dans certaines ontogenèses. A ce moment ils étaient neufs.

N'oublions pas qu'un caractère neuf n'est pas toujours une mutation. Je crois qu'il est le plus souvent une vertition, c'est-à-dire que, lorsqu'il apparaît, sa probabilité d'existence est encore faible. Elle augmente ensuite, ce qui implique, pour une vertition, qu'elle soit dirigée [1].

V. ARGUMENTS POUR LES PRINCIPES

Je passe en revue, dans ce chapitre, les arguments dont nous disposons pour justifier les principes.

[1] Les vertitions sont des caractères évolutifs qui ne sont pas transmis à coup sûr d'une génération à l'autre, même en parthénogenèse absolue, mais qui ont une probabilité d'existence qui est transmise. Cette probabilité étant inférieure à 1 les vertitions sont aléatoires (F. GRANDJEAN. « Sur les variations individuelles. Vertitions (écarts) et anomalies ». *Comptes rendus Acad. Sciences Paris*, t. 235, p. 640 à 643, 1952).

Existence de stases et idionymie de ces stases dans un groupe naturel. — Les mues sont des conséquences du grossissement lorsque la peau est recouverte par une matière non vivante, rigide ou insuffisamment extensible. Elles sont nécessaires pour qu'il y ait des stases d'après notre définition, mais une stase, après une mue, ne devient pas toujours une autre stase. L'animal peut n'avoir pas changé, sauf de taille.

L'existence de mues n'est donc pas un argument pour les principes. L'existence de stases n'en serait pas un non plus si ces stases n'étaient pas idionymiques. C'est dans l'idionymie des stases que réside l'argument.

Pour l'ensemble des Acariens que j'ai étudiés, c'est-à-dire dans un groupe naturel remarquable par sa richesse et la diversité des espèces, malgré des différences énormes dans les sortes d'alimentation, les milieux, les mœurs, comment comprendre, si l'évolution ne dépendait pas de l'âge, que les mêmes stases se retrouvent ? Ces différences expliquent en partie la diversité des espèces, donc la diversité des caractères entre stases de même nom, mais pourquoi n'ont-elles pas empêché les stases de recevoir des noms qui soient uniformément valables dans tout le groupe ? Pourquoi n'ont-elles jamais rien changé à l'ordre de succession des stases ni, bien souvent, leur nombre ?

Si l'évolution dépend de l'âge, ces questions n'ont pas besoin d'être posées. On ne peut intervertir des âges. Il est logique, au contraire, qu'il y ait maintenant des stases idionymiques. Je dis « maintenant » parce que je crois qu'autrefois (sans doute avant le temps *To*) elles n'étaient pas toutes idionymiques. Peut-être même ne répondaient-elles pas bien à la définition que j'ai donnée pour les stases. Un grossissement par mues non différenciatrices et plus nombreuses a dû précéder le stade actuel, plus spécialisé, où les mues sont moins nombreuses et sont toutes différenciatrices.

Existence des métamorphoses. — L'argument tiré de l'existence de stases idionymiques est renforcé par l'existence des métamorphoses. Celles-ci nous font voir, conformément aux principes, que les phylogenèses aux divers niveaux sont indépendantes les unes des autres. C'est une chance qu'elles

soient si communes et si fréquemment extraordinaires. L'indépendance va très loin. La capacité de divergence entre deux niveaux successifs est apparemment sans limite.

Si l'animal devient une calyptostase à tous ses niveaux de métamorphose (c'est le cas du Balaustium), l'argument est encore meilleur parce que la tendance à devenir une calyptostase ne peut pas être un effet *général* de l'évolution. Un animal ne peut pas régresser en calyptostase à tous les niveaux. Il ne peut le faire qu'à certains niveaux. Un choix dont nous ignorons les causes intervient nécessairement. Ce choix révèle qu'une tendance évolutive est une affaire de niveau.

Les métamorphoses nous font constater, en même temps, et c'est un argument de grande importance, que l'évolution à un niveau ne dépend pas *à peu près* de ce niveau, mais *strictement*. Elle n'est pas influencée le moins du monde, à un niveau, par l'évolution aux niveaux voisins. Répétons encore une fois que les forces évolutives, quels que soient leurs fonctionnements, leurs causes et les millions de siècles de leur durée, ne transformeront pas une chenille ou une chrysalide en papillon. Une chenille évolue dans le sens chenille, une chrysalide dans le sens chrysalide et un papillon dans le sens papillon. A un âge, l'évolution a lieu sous des influences dont les unes sont adaptatrices et les autres pas, mais qui sont toutes particulières à cet âge.

Coexistence de métamorphoses et de développement sans métamorphose. — Nous savons qu'il y a des métamorphoses (je veux dire de grandes métamorphoses). Nous savons aussi que de très nombreux Arthropodes se développent sans métamorphose, les stases qui se succèdent ne diffèrant pas beaucoup les unes des autres. Nous savons encore qu'une partie du développement d'un animal peut comporter des métamorphoses et une autre partie de ce même développement se dérouler sans métamorphose.

Quel tableau pourrait mieux montrer que les phylogenèses, à un niveau quelconque, sont libres de diverger ou de ne pas diverger ? Pour qu'une phylogenèse diverge il faut des motifs qui apparaissent dans le temps T au niveau de cette phylogenèse,

mais des motifs sont susceptibles d'apparaître à n'importe quel niveau. Un Insecte holométabole, par exemple, a divergé à ses hauts niveaux, tandis qu'à ses bas niveaux, l'exception d'hypermétamorphose mise à part, ses évolutions sont restées parallèles. Un Arachnide a généralement fait l'inverse. A ses bas niveaux, des évolutions régressives ont presque toujours formé des élattostases et des calyptostases. Chez les Acariens, l'évolution s'est montrée capable de diverger à tous les niveaux, mais elle ne l'a pas fait constamment, sauf au premier.

L'indépendance des phylogenèses est prouvée non seulement par la divergence à certains niveaux mais par la possibilité de divergence à n'importe quel niveau.

Coexistence de phylogenèses progressives et régressives. — L'indépendance des phylogenèses est prouvée aussi par la coexistence, chez le même animal, de phylogenèses très progressives et d'autres très régressives. Citons encore le Lépidoptère, très progressif au dernier niveau, très régressif à l'avant-dernier.

Hypopes et hypermétamorphoses. — La phylogenèse d'une stase qui fait partie d'une phase et qui, par conséquent, a évolué jusqu'ici parallèlement à ses voisines, n'a pas perdu, à cause de ce parallélisme, sa capacité de divergence. A tout moment, s'il y a des motifs et des possibilités convenables, une stase tranquille peut partir en divergence.

C'est vrai pour la grande phase primitive, celle qui occupe, à l'époque *To*, tout le développement. C'est également vrai pour des phases plus petites, car les hypopes ont apparu dans la phase nymphale chez les Tyroglyphes et des attélo- ou calyptostases d'hypermétamorphose ont apparu dans la phase larvaire de certains Insectes [1].

[1] « Apparu » veut dire « substitué à une des stases de la phase ». Aucun niveau ne s'est ajouté, et la ou les divergences restent localisées à un ou plusieurs niveaux de la phase, les autres niveaux de la même phase n'étant pas touchés. On constate cela chez les Tyroglyphes. Je suppose qu'il en est de même chez les Insectes pour les hypermétamorphoses.

UNE CALYPTOSTASE PEUT SÉPARER, DANS UNE ONTOGENÈSE, DEUX FORMES TRÈS DIFFÉRENTES. ELLE PEUT AUSSI SÉPARER DEUX FORMES SEMBLABLES. — Pour nous démontrer que les évolutions sont libres, aux niveaux successifs d'une ontogenèse, de diverger énormément ou de rester parallèles, les Insectes holométaboles sont précieux. Ils nous donnent abondamment d'excellents exemples. Ces exemples ont cependant un défaut: la grande spécialisation des phylogenèses [1] n'a lieu qu'aux deux niveaux supérieurs. Au dernier niveau, où elle est progressive, elle l'est extrêmement et ce niveau est occupé par ce qu'on appelle improprement l'insecte parfait. A l'avant-dernier niveau, où elle est régressive, elle l'est extrêmement aussi puisqu'elle a réduit l'animal en calyptostase. On est conduit à croire que la calyptostase est là, juste avant l'adulte, par nécessité, parce qu'il faut réduire à des conditions plus raisonnables ce qu'il y a d'excessif dans la métamorphose et que le moyen le plus commode, pour y parvenir, est d'obliger celle-ci à se faire en deux fois. Serait-il concevable qu'un papillon sortît directement de la chenille? La chrysalide aurait été introduite au bon endroit par la « nature prévoyante ». Elle serait un intermédiaire, une forme de transition.

Cette explication (si c'en est une) ne s'accorde pas avec les principes car on n'y tient pas compte des phylogenèses. Les Acariens nous obligent à la rejeter. Ils nous apprennent en effet deux choses.

D'abord qu'une stase active très différente d'une autre stase active peut se former directement dans cette autre. Chez beaucoup d'Oribates supérieurs un adulte ne ressemble pas du tout à sa tritonymphe. La différence est loin d'être aussi grande qu'entre une chenille et un papillon, mais elle est considérable. L'adulte sort cependant de la tritonymphe sans intermédiaire. Une tritonymphe de Tyroglyphe sort également sans intermédiaire de son hypope, qui est une deutonymphe. Or un hypope ressemble si peu aux autres stases du même animal qu'il est impossible, si on le rencontre seul et qu'il n'ait pas été déterminé auparavant par des observations

[1] L'hypermétamorphose est une spécialisation très exceptionnelle qui est habituellement liée au parasitisme.

particulières, ou par des élevages, de savoir à quel Tyroglyphe il appartient.

Ensuite, et c'est le plus important, les Acariens nous apprennent qu'une calyptostase ou une attélostase peut séparer dans l'ontogenèse deux formes semblables.

Nous voyons cela par le Tyroglyphe. L'hypope est au niveau quatre. Or les stases des niveaux trois et cinq, la proto- et la tritonymphe, ont évolué parallèlement. A la taille près on pourrait les croire identiques.

Nous le voyons aussi, et même encore mieux, par le Balaustium. Chez le Balaustium la divergence des phylogenèses est toujours énorme entre deux niveaux successifs mais deux niveaux qui ne sont pas successifs peuvent avoir des évolutions parallèles. Il en est même toujours ainsi entre les niveaux actifs quatre et six, ceux de la deutonymphe et de l'adulte, et entre les niveaux inertes trois et cinq, ceux de la proto- et de la tritonymphe.

J'insiste sur l'étrangeté (apparente) de ce cas. L'animal subit, à chaque mue, une métamorphose complète. Au total, cependant, il ne change guère. Adulte il ressemble beaucoup à sa deutonymphe et à sa larve. Un naturaliste qui ne serait pas acarologue et qui ne connaîtrait pas les calyptostases dirait que l'animal grossit sans changer de forme ni d'apparence. Il remarquerait que l'animal a d'abord six pattes et qu'il en acquiert deux autres en grossissant. Il n'en dirait peut-être pas davantage.

Cette étrangeté n'est pas rare. Beaucoup d'Acariens, je les ai cités plus haut, ont ce type de développement (le deuxième). Ajoutons-leur ceux du troisième type, puisque la tritonymphe, après l'hypope, ressemble à la protonymphe.

Comment comprendre qu'un animal qui a changé complètement dans l'ontogenèse, qui est devenu une masse inerte et sans appendices, retrouve sa forme première et paraisse même la retrouver sans effort, d'une façon naturelle, car il est capable de recommencer ?

Résurrection dans l'ontogenèse. — Dans le cas du Lépidoptère cette espèce de résurrection n'a pas lieu. La che-

nille devient une chrysalide mais ne redevient pas ensuite une chenille. Nous pensons que la chrysalide sert à quelque chose et cela nous satisfait.

Comparons cette chrysalide et plus généralement une calyptostase quelconque au chapeau d'un prestidigitateur. Le Lépidoptère et tous les autres Insectes holométaboles nous ont convaincu depuis longtemps que ce chapeau est magique. Le prestidigitateur a mis dedans une chenille et il en a sorti un papillon. Le prestidigitateur est habile. Il réussit chaque fois ses tours. Nous ne sommes pas surpris parce que le spectacle qu'il nous donne se reproduit à chaque instant.

Nous sommes surpris, au contraire, si le prestidigitateur essaie les mêmes tours avec des Acariens, car il les rate. Il met dans le chapeau un animal et il n'en sort que le même animal, ou du moins un animal à peine changé. Le chapeau n'est donc pas magique ? Une calyptostase n'est donc pas toujours un intermédiaire entre deux formes très différentes ?

Il faut répondre qu'une calyptostase quelconque, non seulement n'est pas un intermédiaire qu'un excès de divergence au-dessus d'elle a rendu nécessaire, ou utile, mais n'est pas un intermédiaire du tout. La chrysalide n'est pas là pour permettre au papillon de différer de la chenille. Elle est là parce que l'évolution l'a construite, à son niveau, aux dépens de la stase normale qui occupait autrefois ce niveau, par une régression. Pourquoi à ce niveau ? Nous n'en savons rien. Si c'était à un autre niveau nous ne le saurions pas non plus. Nous constatons seulement que la régression calyptostasique est fréquente chez les Arthropodes, à divers niveaux.

Si un papillon diffère profondément de la chenille ce n'est donc pas parce qu'il y a une chrysalide avant lui dans l'ontogenèse. C'est parce que l'évolution a divergé à son niveau dans un sens très progressif et très spécial. Elle a divergé ainsi pour des causes que nous ignorons. En l'absence de ces causes elle n'aurait sans doute pas divergé. Nous pouvons nous permettre d'imaginer, pensant au Balaustium, qu'une chenille adulte aurait pu sortir de la chrysalide.

Dans le cas du Balaustium la résurrection a lieu, à deux reprises, et cela paraît extraordinaire. C'est cependant à quoi

il fallait s'attendre. Le schéma de la figure 2 le montre, à condition qu'on imagine, à la place des traits noirs, les dessins successifs de l'animal dont j'ai parlé plus haut (p. 494). L'animal actuel est pareil aux niveaux deux, quatre et six, à la taille près, parce qu'il est parti, à ces niveaux comme aux autres, de formes pareilles, et qu'il n'a pas divergé (sauf qu'il a perdu deux pattes au niveau deux). Il ne s'est pas refait dans le temps T aux niveaux quatre et six. Il est au contraire resté comme avant. Les niveaux de résurrection sont ceux d'évolution minimale quand ils sont précédés par des niveaux d'évolution maximale régressive.

Généralisons en affirmant qu'une résurrection dans l'ontogenèse, après une calyptostase ou une attélostase, n'a pas besoin d'être expliquée dès qu'on admet les principes. Elle est normale. S'il n'y a pas résurrection c'est que deux phylogenèses qui se suivent ont divergé. Remarquons qu'elles peuvent avoir divergé dans le même sens. A une calyptostase peut succéder dans l'ontogenèse une autre calyptostase.

Remarquons aussi qu'une calyptostase peut resurgir, dans l'ontogenèse, après une stase active, car les calyptostases des niveaux cinq et trois, chez le Balaustium, sont presque identiques. C'est le phénomène inverse du précédent et il est tout aussi normal. Avant la régression, selon les principes, les stases de ces niveaux différaient très peu. Elles étaient alors actives. La même régression, agissant sur elles, n'a pu donner que des résultats semblables.

La résurrection, au niveau cinq, de la calyptostase du niveau trois, nous apprend que l'évolution régressive calyptostasique (ce n'est pas une évolution régressive quelconque), bien qu'elle fabrique des objets bizarres dont nous pourrions douter qu'ils soient vivants, n'a rien de fantaisiste. Cette régression est soumise à des lois. Une calyptostase ne doit différer fortement d'une autre chez un animal, pourvu que le milieu extérieur ne change pas au cours de l'ontogenèse, que si elle est beaucoup plus ancienne ou plus récente que cette autre dans le temps T, ou bien formée aux dépens d'une stase active qui avait déjà, avant la régression, des caractères particuliers.

VESTIGES D'ORGANES. — A la surface des calyptostases, ou partant de leur cuticule, on observe presque toujours des rudiments chitineux. Si les principes sont justes ces rudiments sont des vestiges d'organes qui fonctionnaient autrefois et non pas des ébauches, contrairement à ce qu'en disent beaucoup d'auteurs. Or on constate que ce sont en effet des vestiges. Un pharynx de prélarve, par exemple, a tous les caractères d'un vestige, d'une ruine, d'un reste de quelque chose. On ne peut prétendre, si on l'a vraiment étudié, qu'il soit une ébauche.

De même, si les principes sont justes, les calyptostases des premiers niveaux ne sont à aucun égard des embryons de l'adulte et on le constate avec évidence dès qu'on s'avise de les regarder.

INVERSION, DANS L'ONTOGENÈSE, DU SENS ÉVOLUTIF D'UN CHANGEMENT. — Soient P et S deux caractères qui s'excluent et qui se sont substitués l'un à l'autre dans les phylogenèses d'un animal, S (plus récent dans le temps *T*) ayant remplacé P (plus ancien). Dans les ontogenèses de cet animal on peut voir d'abord P, puis S (absence d'inversion), ou bien d'abord S, puis P (inversion).

Les deux cas sont également possibles si l'on admet les principes, comme le montrent les figures schématiques 3 A et 3 B. Tout dépend de la manière dont la ligne *LH*, qui sépare sur les diagrammes les deux caractères P et S, est penchée. Si la ligne *LH* est descendante, une verticale, c'est-à-dire une ontogenèse, pourvu qu'elle coupe *LH*, plonge en bas dans P et émerge en haut dans S (fig. 3 B); P devient S dans les ontogenèses comme dans les phylogenèses. Si la ligne *LH* est ascendante, c'est le contraire (fig. 3 A); P devient toujours S dans les phylogenèses, mais c'est S qui devient P dans les ontogenèses [1].

[1] Si les ontogenèses montrent toujours P ou toujours S, c'est que les verticales qui leur correspondent ne coupent pas *LH*. Ces ontogenèses ont donc lieu avant que le changement évolutif PS ait commencé, ou bien après la fin de ce changement. Pour plus de détails sur ces questions je renvoie à mon travail de 1954 (*5*, p. 417 à 426).

Le deuxième cas est aussi normal que le premier car on ne voit *a priori* aucune raison pour dire que la ligne *LH*, lorsqu'elle n'est pas verticale, doive descendre plutôt que monter [1].

Les observations montrent en effet que l'inversion n'est pas rare. Elle est même plus fréquente que l'absence d'inver-

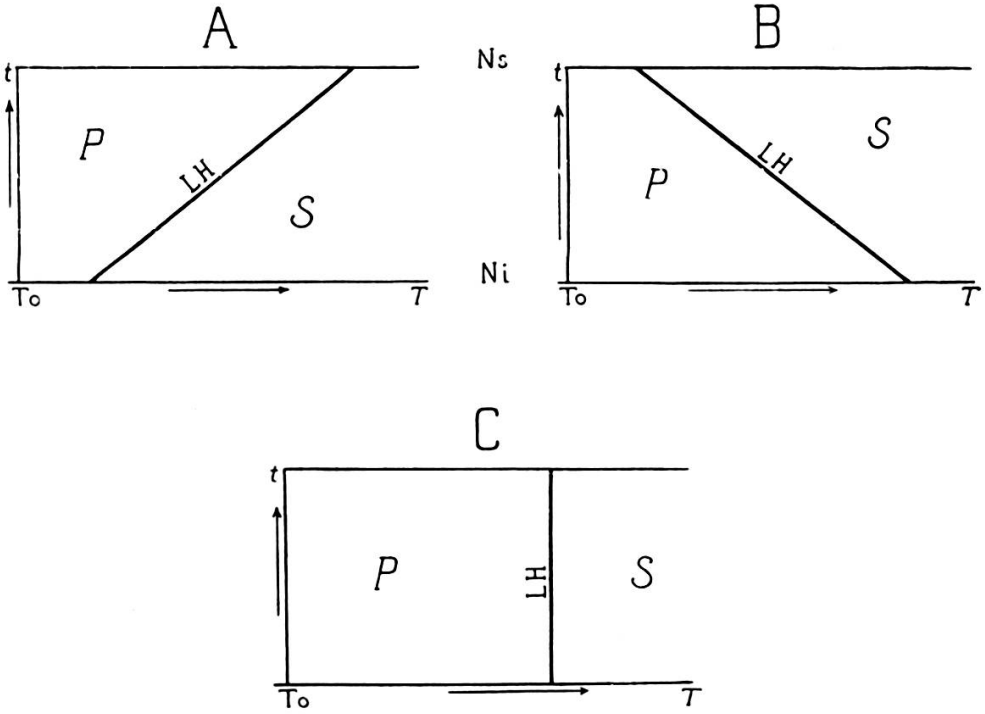

FIG. 3.

Les trois cas les plus simples de séparation chronologique entre deux caractères P et S, dans un diagramme; P est un caractère primitif qui est remplacé par S; *Ni* et *Ns* sont les niveaux au-dessus et au-dessous desquels aucun des caractères P ou S ne peut exister. — A, ligne séparatrice *LH* ascendante (inversion dans l'ontogenèse). — B, ligne séparatrice *LH* descendante (accord onto-phylogénétique). — C, ligne séparatrice *LH* verticale (remplacement simultané, à tous les niveaux, de P par S).

sion pour les changements PS que j'ai eu l'occasion de pouvoir définir et étudier jusqu'ici chez les Acariens. J'ai constaté souvent que des caractères primitifs apparaissent au dernier moment de l'ontogenèse, quand l'animal devient adulte.

Comment expliquer que l'inversion soit normale, et aussi l'absence d'inversion, si on ne dispose pas, pour marquer

[1] Si elle est verticale, P est remplacé par S à tous les niveaux simultanément (fig. 3 C). C'est un des cas les plus communs.

le temps sur un diagramme, de deux coordonnées indépendantes ?

CERTAINS CHANGEMENTS, DANS L'ONTOGENÈSE, PARAISSENT AVOIR LIEU AVANT LEUR CAUSE. — Un exemple bien connu (il y en a beaucoup d'autres) est celui des Pleuronectes. Leur dissymétrie a certainement pour cause la vie qu'ils mènent au fond de l'eau, couchés d'un côté. Or ces poissons sont d'abord symétriques dans l'ontogenèse et ils nagent librement comme des poissons ordinaires. A un moment de leur vie ils commencent à devenir dissymétriques sans être entrés en contact avec le fond. Si l'on ne distingue pas deux sortes de temps, on s'étonne de voir apparaître la dissymétrie avant sa cause, c'est-à-dire avant que le fond ait eu la possibilité d'intervenir.

Si l'on admet les principes, la surprise disparaît puisqu'il y a deux causes. Le fond n'est la cause que dans les phylogenèses. La cause en ontogenèse est la formation, dans le milieu interne, de certaines substances qui provoquent le changement. Pour que ces substances apparaissent il faut et il suffit que l'animal actuel ait un certain âge. Cela suffirait aussi bien dans un aquarium sans fond.

Pour ce dernier argument j'ai pris l'exemple d'un animal à développement continu, alors qu'il s'agit d'animaux à stases pour les autres. C'est parce que le cas des Pleuronectes est classique. Ce n'est pas parce qu'on manque, chez les animaux à stases, d'exemples analogues à celui des Pleuronectes. Au contraire, ces exemples abondent et on est forcé de reconnaître, en les considérant sous l'angle du sens commun, qu'un changement évolutif doit se faire en général, dans l'ontogenèse, avant sa cause. S'il se faisait au moment où cette cause intervient, il serait trop tard.

Prenons un exemple déjà cité plusieurs fois, celui du Tyroglyphe. La protonymphe du Tyroglyphe, à un moment du temps t, s'immobilise, et dans son corps se forme un animal tout différent, l'hypope, adapté à la phorésie. La phorésie n'est cependant pas encore possible puisque le transporteur, en général, ne viendra qu'ensuite et ne viendra peut-être jamais. Entre le Tyroglyphe et le Pleuronecte la différence est seule-

ment que le Pleuronecte (à ce qu'il nous semble) aurait loisir d'attendre, avant de devenir dissymétrique, qu'il tombe au fond de l'eau, puisque le fond est toujours présent, tandis que le Tyroglyphe ne peut profiter de la présence d'un hôte que s'il est prêt. Il faut qu'il saisisse l'occasion d'être transporté. Il faut que l'hypope soit fait d'avance.

Peut-être est-ce pour cela que le cas du Pleuronecte a paru surprenant, tandis que celui du Tyroglyphe, et tous les autres analogues, n'a jamais provoqué des commentaires ?

VI. REMARQUES

Aux arguments que je viens d'exposer, je crois utile d'ajouter quelques remarques. Je les divise en trois séries. Elles ne sont qu'explicatives.

Remarques générales

R 1. — Pourquoi deux variables temps sont-elles nécessaires en biologie, alors qu'une seule suffit dans les autres sciences ? Ce n'est pas à cause de l'évolution, c'est à cause de l'œuf et de la mort. Un être vivant part d'un œuf, à chaque génération, il devient adulte dans une des sortes de temps et il meurt. S'il n'évoluait pas, il faudrait néanmoins considérer le temps sous un autre aspect, celui qui est nécessaire pour que les générations se remplacent les unes les autres.

R 2. — Ne pourrait-on dire qu'il n'y a qu'un seul vrai temps, celui que nous avons porté en abcisse, le temps T, et que l'autre, le temps t, n'est qu'un degré de formation dans l'ontogenèse ?

Si le diagramme est construit pour un seul individu et ses ancêtres, dans une seule de ses lignées [1], l'objection ne porte pas et rien n'empêche de mesurer le temps t par la même horloge que T, mais un tel diagramme élémentaire, qui serait un diagramme réel si nous savions le construire, restera tou-

[1] J'appelle lignée une succession *linéaire* d'ancêtres. Des deux parents, à chaque génération, on ne prend qu'un seul.

jours inconnu. Pour qu'un diagramme serve à quelque chose il faut qu'il soit valable pour tout un groupe naturel, pour tout un phylum, puisque nous cherchons à apprendre, en nous fondant sur la diversité des caractères dans le groupe, en quoi consiste l'évolution de ces caractères. Alors le diagramme ne peut être que schématique, symbolique même, comme nous l'avons dit, et l'objection porte. C'est parce que les diagrammes prétendent à être des symboles valables dans tout un phylum que l'ordonnée et l'abcisse, dans ces diagrammes, sont irréductibles l'une à l'autre [1].

Le temps biologique des diagrammes, en effet, n'a pas deux dimensions à la manière d'une surface (les deux dimensions linéaires d'une surface ont une commune mesure). On ne peut cependant pas dire que le temps, en biologie, soit défini par une seule donnée. Il en faut deux. Une de ces données, si on la plaçait sur le même axe que l'autre, devrait être comptée à partir d'une origine différente et cette origine serait variable. Elle changerait quand on changerait d'individu. Remarquons aussi que le désir de ne pas faire du temps une grandeur bidimensionnelle conduit à supprimer le seul temps dont les animaux et nous-mêmes avons conscience.

L'objection est donc bizarre et fallacieuse. Je crois qu'il faut la rejeter, c'est-à-dire admettre que l'ordonnée est un temps corrigé, ajusté selon l'individu, mais un vrai temps. On l'ajuste en se servant des caractères que l'on voit. On procède ainsi pour savoir l'heure dans la vie courante puisqu'on la définit par la position d'aiguilles sur un cadran.

Les caractères qui ont la propriété d'être des horloges pour le temps t ne sont pas quelconques. Nous n'en avons même reconnu qu'un seul, pour le moment, celui des stases. Le propre du temps, qu'il s'agisse de t ou de T, est qu'il ne revient pas en arrière. Une stase, pareillement, ne peut être suivie dans l'ontogenèse par une stase d'un niveau plus bas. Une protonymphe d'Acarien, par exemple, ne peut se former avant la larve.

[1] Dans un diagramme élémentaire les temps T et t ne sont pas irréductibles, mais ils n'en sont pas moins d'espèces différentes et indépendants l'un de l'autre.

Continuons donc à dire, malgré l'objection, que le temps biologique est bidimensionnel, ou qu'il est comparable à une surface, mais entendons seulement par là qu'il faut deux données pour le définir, que ces données sont des temps, l'un de ceux-ci ajusté d'une certaine manière, et qu'il est très utile, peut-être même indispensable, pour comprendre les rapports des ontogenèses avec les évolutions, de porter ces deux temps sur deux axes, comme on le fait en géométrie pour les coordonnées x et y.

R 3. — La loi qualifiée de biogénétique, ou de biogénétique fondamentale, celle qui affirme que l'ontogénie est une courte récapitulation de la phylogénie, est fausse et même, plus exactement, impossible, inexistante, car elle parle de l'évolution au singulier alors qu'il y a plusieurs évolutions pour chaque animal et que chacune d'elles a permission de différer complètement des autres. On ne peut évidemment soutenir qu'un Lépidoptère primitif est devenu semblable à une chenille, plus tard à une chrysalide et plus tard encore à un papillon, dans un écoulement linéaire du temps. De même pour le Balaustium avec ses calyptostases. Il faut faire intervenir deux sortes de temps dans la comparaison des ontogenèses aux évolutions et ne pas mélanger ce qui appartient à l'une avec ce qui appartient à l'autre, sous peine de dire des absurdités. Or s'il y a deux sortes de temps, si les diagrammes chronologiques sont justes, ou seulement expriment une idée juste, la loi biogénétique ne signifie plus rien. On ne peut pas reproduire sur une ligne, de quelque manière qu'on le simplifie ou le résume, ce qui s'étale dans une surface.

R 4. — L'évolution dépend-elle de l'âge absolument, de telle manière qu'elle change à tout instant au cours de la vie, ou dépend-elle seulement de certains âges ? Il vaut mieux dire qu'elle ne change actuellement, dans les cas les mieux connus, qu'à certains âges, puisque ce sont principalement des métamorphoses, ou des stases, qui nous révèlent cette dépendance.

Ce sujet a été abordé plus haut, dans l'argument tiré de l'existence des stases et de leur idionymie, à la page 498. C'est

un sujet difficile qu'on ne peut traiter encore, faute de connaissances, qu'en faisant des hypothèses. Je le laisse de côté. Il se rattache à celui de définition des stases, car il y a quelque chose d'artificiel et d'imprécis dans cette définition, quand on dit que deux stases doivent différer par d'autres caractères que ceux de la taille ou des proportions entre les parties. Une mue qui ne change que la taille en gardant l'homothétie, aux fluctuations individuelles près, n'est pas différenciatrice, mais les mues qui ne sont pas différenciatrices pour les caractères extérieurs sont-elles toujours dans ce cas ? Sûrement non. Si elles n'apportent pas des changements de tout ou rien pour des caractères internes, du moins modifient-elles fortement, dans certains organes, les nombres de cellules. Prétendre que ces modifications numériques ne sont pas évolutives est inacceptable. J'en ai fait abstraction pour simplifier, et surtout par ce qu'elles n'ont pas besoin d'intervenir chez les Acariens. Toutes les mues des Acariens que j'ai étudiées sont différenciatrices pour des caractères évidents de tout ou rien portés par la cuticule.

R 5. — A chacun des âges où elle peut être définie, l'évolution est dirigée. Je ne crois pas qu'elle ait un but. Aller vers un but suppose qu'on connaît le but à atteindre et que c'est parce qu'on le connaît qu'on y va. Une évolution dirigée doit naturellement atteindre, pourvu qu'elle continue, un résultat. Je ne crois pas qu'elle soit traînée vers ce résultat par quelque chose d'inéluctable, par un destin. Elle est soumise aux conditions du moment. Ces conditions peuvent ne pas agir sur elle. Elles peuvent aussi l'influencer, changer sa route, peu ou beaucoup, ou l'arrêter.

R 6. — Les stases ne sont pas des manifestations obligatoires de la dépendance entre un âge et l'évolution à cet âge. Si l'animal ne mue pas et qu'il ait des métamorphoses, celles-ci définissent des âges avec peut-être moins de précision que s'il y avait des stases, des niveaux, mais on peut sans doute faire jouer aux âges de métamorphose, pourvu qu'ils soient idionymiques, le même rôle qu'à ceux des niveaux.

Lorsque l'animal a un développement continu la difficulté est de définir des âges. Peut-être n'est-ce pas toujours impossible. On a constaté souvent que les courbes de croissance ont des points anguleux. A ces points correspondent des âges que l'on peut assimiler à des âges de métamorphose. L'ontogenèse est divisée en périodes par ces âges. Il faudrait, pour l'idionymie, qu'on reconnaisse les mêmes périodes chez tous les animaux du groupe.

Remarquons, à ce sujet, qu'il n'y a pas une différence profonde entre les développements continu et discontinu. En réalité le développement est toujours continu. On l'appelle discontinu quand il se divise en périodes continues dont le commencement ou la fin sont marqués par quelque chose de brusque. Pendant une période interstase, chez les Acariens, le développement est continu. Le commencement de cette période est celui de l'histolyse à la stase qui meurt. Sa fin est celle de la construction à la stase qui naît. Ce n'est pas le moment où cette stase émerge de la dépouille, d'abord parce qu'elle n'émerge pas toujours, et ensuite parce qu'elle peut être achevée longtemps avant l'émergence, avant ce qu'on appelle son éclosion.

R 7. — Il n'est pas question, dans les principes, des causes des évolutions. Les vraies causes sont internes et par conséquent de nature physico-chimique. Nous les ignorons. Nous affirmons seulement qu'elles changent avec l'âge. Les facteurs externes n'interviennent qu'indirectement, par les changements internes qu'ils provoquent. Ces facteurs n'interviennent pas toujours et ils ne sont pas seuls à intervenir. Beaucoup de divergences ont lieu et sont énormes sans que nous puissions leur attribuer un motif. Les Oribates supérieurs, par exemple, en général si divergents dans le sens progressif à la stase adulte, vivent à toutes leurs stases dans des conditions identiques. D'autres Oribates supérieurs qui vivent aussi, à toutes leurs stases, dans des conditions identiques, ne divergent pas, les adultes ressemblant beaucoup aux tritonymphes.

Citons encore de nouveau les trois divergences régressives, aussi complètes qu'on puisse les imaginer, du Balaustium. Rien ne les justifie en ce sens que l'animal, de sa naissance à

sa mort, ne change pas de milieu, ni de mœurs. Elles sont anciennes puisqu'elles se retrouvent au moins dans trois superfamilles d'Acariens prostigmatiques répandues dans le monde entier, toutes les trois de grande importance, riches de plusieurs centaines et peut-être de plusieurs milliers d'espèces; mais d'autres Acariens prostigmatiques, encore plus nombreux, n'ont pas été touchés par ces divergences.

Remarques sur l'indépendance des phylogenèses et sur les stases ou niveaux

R 8. — Si des phylogenèses d'un animal sont aujourd'hui encore parallèles, c'est parce qu'aucune cause de divergence n'est apparue à leurs niveaux. Il ne faudrait pas croire qu'elles sont parallèles parce qu'elles s'influencent. Elles restent indépendantes malgré leur parallélisme.

R 9. — La liberté totale d'évolution à un niveau se manifeste par des exemples où l'on voit l'évolution diverger à des niveaux quelconques et dans un sens quelconque. On voit aussi que l'évolution peut se mettre à diverger à des époques différentes. Elle reste libre à l'égard du temps *T*. Cette dernière liberté exige vraisemblablement que le niveau qui part en divergence ait été jusqu'alors parmi ceux qui n'ont pas beaucoup évolué.

Une fois déterminés le sens et la nature de la divergence, la liberté évolutive est certainement réduite, et de plus en plus réduite à mesure que la divergence est augmentée. Un retour en arrière devient presque immédiatement impossible. C'est le principe d'irréversibilité, qui est juste, à condition, cela va de soi, de ne l'appliquer qu'à chacune des phylogenèses [1]. Il n'est cependant juste qu'en gros. Je renvoie pour ce sujet à ce que j'en ai dit en 1954 (*5*, p. 427 à 429).

R 10. — Il faut s'habituer à voir dans chaque stase un animal particulier qui naît, qui est d'abord jeune, qui devient

[1] Les principes s'opposent évidemment à ce qu'on l'applique à toute l'évolution d'un animal, c'est-à-dire à l'ensemble de ses phylogenèses, puisque celles-ci sont indépendantes les unes des autres.

vieux et qui meurt. Un Acarien, par exemple, puisqu'il a six stases, naît six fois et meurt six fois, la dernière fois étant seule définitive. Il a six vies. Rien ne prouve qu'il se rappelle, dans une de ses vies, ses aventures dans les autres vies. Chaque mort suivie de naissance est une mue pendant laquelle on assiste à une histolyse profonde, puis à une reconstruction.

R 11. — Il y a un niveau de l'œuf, une phylogenèse de l'œuf. L'œuf d'un animal actuel diffère profondément, par des caractères internes, de l'œuf de ses ancêtres. Il peut même en différer par des caractères externes. Je ne le considère pas comme une stase. S'il en était une, il faudrait créer pour lui seul une catégorie spéciale. Autrement, il serait une calyptostase, mais il n'est pas une calyptostase puisqu'il n'est pas précédé à son niveau, dans le temps T, par une stase normale ou une forme active quelconque.

R 12. — Un niveau peut disparaître en devenant d'abord calyptostasique, puis par une réduction graduelle de la durée de vie de la calyptostase. Celle-ci devient un apoderme et l'apoderme finit par manquer.

Un apoderme est la peau d'une calyptostase arrivée au terme de sa régression. On constate en effet presque toujours, aux bas niveaux, qu'une calyptostase n'a pas le temps de se former tout entière. Sa région externe se forme seule chez les Acariens que j'ai vus et du vitellus reste à l'intérieur. Il sert à l'édification de la stase du niveau suivant.

Je crois qu'un apoderme, avant de manquer tout à fait, devient aléatoire et qu'il reste aléatoire pendant une durée considérable du temps T, sa probabilité d'existence se rapprochant peu à peu de zéro.

Un niveau disparaît-il quelquefois sans que la stase de ce niveau ait cessé d'être normale ? Peut-être. Il faudrait que la stase en question devînt aléatoire et se formât de plus en plus rarement. On connaît seulement le cas de l'hypope, lorsqu'il se forme ou non selon l'absence ou l'abondance de la nourriture (cela arrive chez certains Tyroglyphes), mais c'est un cas bien différent.

R 13. — Un niveau peut-il apparaître ? Je crois prudent de supposer que ce n'est pas impossible. Un animal mue quand son milieu interne a certains caractères, principalement ou exclusivement chimiques. Or les caractères, s'ils sont de position ou d'existence, relatifs à des organes, sont susceptibles de se répéter par évolution multiplicatrice, et le résultat est de substituer, à l'orthotaxie primitive, une pléthotaxie ou une cosmiotaxie. Si les caractères qui sont producteurs de mues sont capables de se comporter de la même façon, les mues et par conséquent les niveaux ont une chance, dans un groupe, d'être parfois multipliés. Notons qu'alors ils n'auraient peut-être pas gardé leur idionymie. Remarquons en outre que ce phénomène, s'il existait, différerait profondément de la multiplication des organes, parce que des organes multipliés existent simultanément, tandis que des mues, qu'elles soient ou non multipliées, ne peuvent être que successives.

Pour moi ce sujet n'est que théorique. J'ai déjà signalé que les Acariens (tous ceux que j'ai étudiés), s'ils n'ont pas les six niveaux, en ont moins de six. Ils sont en orthotaxie chronologique et l'évolution numérique de leurs niveaux est toujours nulle ou régressive.

R 14. — Un animal peut-il avoir, à un niveau, plusieurs formes différentes ? Certainement. Il doit même en être ainsi presque toujours puisqu'il y a deux sexes. Les cas de pœcilandrie et de pœcilogynie, en outre, ne sont pas rares et certains Tyroglyphes ont deux hypopes, l'un actif, migrateur, et l'autre plus ou moins inerte, ne sortant pas de l'exuvie protonymphale. L'animal ne passe pas, bien entendu, au cours de son ontogenèse, par les deux hypopes. Il passe par l'un ou par l'autre.

A un même niveau les formes différentes d'un animal ne sont pas des stases différentes puisqu'elles ne sont pas séparées les unes des autres par des mues. Ce sont des formes différentes de la même stase.

Si l'évolution est capable de prendre, à un même niveau, plusieurs directions, disons qu'elle bifurque, ou rayonne. Ne disons pas qu'elle diverge afin de laisser au mot divergence, quand on parle d'évolution, une seule signification.

R 15. — L'évolution calyptostasique ne diffère pas de l'évolution attélostasique. Elle en est l'accentuation, la suite. Toutes les calyptostases ont peut-être passé, avant d'être réduites à l'immobilité, par des stades attélostasiques de plus en plus régressifs.

Cette évolution est d'un type extrêmement particulier parce qu'elle s'attaque d'abord, pour ce qui concerne la morphologie externe, aux organes essentiels qui entourent la bouche. Elle agit plus tard sur les autres organes. Elle peut maintenir des caractères que nous jugeons insignifiants. Les pattes de certains hypopes ont des poils qui diffèrent à peine de ceux des pattes des autres stases (chez le même animal) mais les mandibules et les palpes ont disparu sur l'hypope et le capitulum tout entier est réduit à un vestige. Sur ce vestige, cependant, sont implantés deux solénidions (des phanères) qui n'ont rien de vestigial. Ces solénidions existaient sur la protonymphe, au dernier article du palpe, de chaque côté. Ils ont été conservés. On les retrouve sur la tritonymphe, au même endroit que sur la protonymphe.

R 16. — Une calyptostase est plus ancienne qu'une autre, dans un groupe naturel, si elle est plus générale. Le premier niveau, chez les Acariens, est le plus anciennement touché par l'évolution régressive. Les hétérostases de l'hypermétamorphose, chez les Insectes holométaboles, sont sûrement bien plus récentes, ches ces Insectes, que les nymphes du pénultième niveau.

R 17. — Nous avons vu par deux exemples (p. 488) qu'une attélostase est utile ou apparemment inutile. Elle est utile si elle a une fonction et elle peut en avoir une puisqu'elle est mobile. Une calyptostase n'a pas directement une fonction. Est-elle toujours inutile, ou même nuisible ? Les cas extrêmes à examiner sont ceux du Lépidoptère et du Balaustium.

Dans le premier cas, elle est utile. La chrysalide n'est pas au pénultième niveau pour que le papillon puisse différer de la chenille mais elle permet au papillon, puisqu'il diffère de la chenille, d'en différer davantage. La chrysalide n'est pour rien dans la cause de divergence. Elle est pour beaucoup dans

ses effets. Une calyptostase n'a aucun besoin, des conditions de température et d'humidité mises à part, de sorte que les transformations les plus extravagantes sont possibles entre ce qui la précède et ce qui la suit dans l'ontogenèse.

Il en serait sans doute autrement si sa place était occupée par une stase normale, ou même une attélostase, car ces stases auraient des besoins. Les possibilités de transformation seraient réduites. Nous savons cependant, par la métamorphose des Oribates supérieurs à la stase adulte, qu'elles restent grandes.

Dans le deuxième cas, qui est celui de la résurrection ontogénétique, elle ne sert apparemment à rien.

Imaginer qu'elle prélude à la disparition du niveau qu'elle représente, c'est-à-dire au raccourcissement de l'ontogenèse, est permis, mais nous ne savons pas si l'animal tire un avantage du raccourcissement et cet avantage, s'il existe, est à très long terme. Il faudrait donc supposer que l'évolution, contrairement à l'opinion que j'exprime un peu plus haut dans ces remarques, a un but, un destin qui lui est fixé et qu'elle est chargée d'atteindre. Je crois plutôt que les calyptostases du Balaustium, si elles ont une utilité malgré l'apparence, l'ont dès maintenant, pour des motifs que nous ignorons.

Une autre hypothèse est de dire qu'une calyptostase est utile parce qu'elle est une forme de durée. Une graine, par exemple, qui est une calyptostase de plante supérieure, est une forme de cette plante qui est non seulement de dispersion, mais de durée. L'hypothèse est séduisante et peut-être est-elle juste dans certains cas. Je n'ai cependant pas encore trouvé d'argument sérieux pour la soutenir chez les Acariens, malgré la richesse de ces animaux en calyptostases. Les calyptostases des niveaux trois et cinq par exemple, chez le Balaustium, vivent au printemps pendant quelques jours, à la rigueur quelques semaines, en même temps que les stases actives, et l'animal passe l'hiver à l'état d'œuf.

R 18. — Un apoderme n'est ordinairement pas remarqué, un peu parce qu'il est difficile à voir, beaucoup parce qu'on ne le cherche pas, et aussi parce qu'on se trompe sur son origine. On l'appelle souvent une deuxième ou troisième enve-

loppe de l'œuf (car plusieurs stases qui se suivent peuvent être réduites à des apodermes).

Le tenant des principes ne commettra pas cette erreur. Il reconnaîtra dans chaque apoderme un vestige de calyptostase, de sorte que chaque apoderme occupe, aussi bien qu'une calyptostase ordinaire ou une stase active, un niveau. Si l'on saute un apoderme, on rend incomplète la liste des stases. Des homologies entre niveaux risquent par conséquent d'être faussées.

Remarques sur le sens des mots

Evolution. — Il serait bon de n'employer le mot évolution que pour désigner des transformations dirigées, persistantes, de longues durées. Des mutations de hasard peuvent se maintenir et jouer un rôle important dans la transformation des espèces, mais on peut difficilement admettre, compte tenu du sens du mot évolution dans le langage ordinaire, qu'elles constituent des évolutions.

Métamorphose. — On dit habituellement que la chenille, en devenant un papillon, subit *une* métamorphose complète. Je dis qu'elle subit *deux* métamorphoses complètes, l'une quand elle devient une chrysalide et l'autre quand la chrysalide devient un papillon. De même pour le Balaustium. On dirait dans le premier sens qu'il ne subit aucune métamorphose. Je dis qu'il en subit cinq, toutes les cinq complètes. Les deux sens diffèrent parce qu'on ne tient pas compte des calyptostases dans le premier et qu'on en tient compte dans le second.

Il faut rejeter le premier sens car il renferme une idée fausse, qui est de croire que les calyptostases ne sont pas aussi importantes que les stases actives, qu'elles sont d'une nature inférieure, et surtout d'une autre nature, comme si elles existaient à titre supplémentaire et accessoire. Mépriser une calyptostase, c'est mépriser l'animal lui-même, à un de ses âges. On s'interdit, si l'on fait cela, de comprendre quoi que ce soit à l'évolution. En outre on commet une erreur de fait. Personne ne peut contester qu'une chenille, en devenant un papillon, change deux fois de forme, et non pas une.

Embryon. — Une prélarve d'Acarien, toujours calyptostasique, et plus généralement une calyptostase des premiers niveaux chez les Arthropodes, n'est pas un embryon de l'adulte. Pour que cette prélarve soit un embryon il faut qu'elle soit en formation dans l'œuf. Alors c'est un embryon de prélarve, ce n'est pas un embryon d'adulte. Un embryon d'adulte est un adulte inachevé, en formation dans la stase qui précède l'adulte, c'est-à-dire, pour les Acariens, dans la tritonymphe. Un embryon de tritonymphe est une tritonymphe en formation dans la deutonymphe etc.

Etat parfait et imparfait. — Il vaut mieux ne pas dire que l'adulte est l'animal à l'état parfait, et surtout que les autres états sont imparfaits, car ces expressions ne s'accordent pas avec les principes, particulièrement avec celui qui donne la primauté aux phylogenèses. Une chenille est parfaite en tant que chenille. Ce n'est pas un Lépidoptère imparfait. Un deutovum d'Oribate, si dégradé qu'il soit, est une prélarve parfaite. Sa construction est finie. Elle n'ira pas plus loin dans la perfection. Ce qui vient après elle dans l'ontogenèse n'est plus une prélarve. Il ne faut pas en parler sans dire qu'on a changé de niveau.

Les Arthropodes nous apprennent, par d'innombrables exemples (ici, plus particulièrement, par celui du Balaustium), qu'un animal ne va pas nécessairement, au cours de sa vie personnelle, d'un état imparfait à un état parfait, et qu'il est au contraire en danger continuel de sombrer temporairement, qu'il soit jeune ou vieux, dans un état de totale impuissance.

L'exemple des Diplopodes mérite à ce sujet d'être rappelé. Certains genres, dans ce groupe d'animaux, ont des mâles qualifiés d'intercalaires. A une stase du développement, l'animal acquiert des organes copulateurs, mais à titre provisoire, car il subit plus tard d'autres mues, appelées postnuptiales, qui lui font perdre ces organes. Aux stases postnuptiales l'animal reste mâle, mais on ne peut plus le qualifier d'adulte. Dans le langage des Acariens on l'appellerait une nymphe. Plus tard, à la fin du développement, après une ou plusieurs mues, les organes copulateurs se reforment.

Pour le tenant des principes, cela n'a rien d'extraordinaire puisque les phylogenèses, aux divers niveaux, sont indépendantes les unes des autres. A un ou plusieurs niveaux elles peuvent rendre l'animal capable de se reproduire, même s'il est encore une larve (c'est le cas des Chironomides). Les niveaux favorisés seraient ici ceux qu'occupent les mâles intercalaires. A cette hypothèse, qui est la plus simple, on peut opposer l'hypothèse inverse, celle de suppression des organes copulateurs à certains niveaux. Ce serait également conforme aux principes, mais il faudrait supposer que ces organes existaient autrefois à tous les niveaux qui surmontent aujourd'hui ceux des mâles intercalaires.

Stade, stase et phase. — Il faut distinguer les stases et les stades. J'appelle stade un degré de changement subi par quelque chose, un organe ou une fonction, ou par l'animal entier. C'est le sens habituel du mot. Dans ce sens, les naturalistes, lorsqu'ils ont à parler des stases, les appellent des stades.

Une stase est un stade en effet, mais la réciproque n'est pas vraie. Nous sommes libres, jusqu'à un certain point, de définir des stades, mais non les stases. Tel auteur verra davantage de stades qu'un autre, qui étudie cependant la même question que lui, dans le même groupe d'animaux, et les deux auteurs peuvent avoir raison malgré leur désaccord car le découpage en stades ne nous est pas imposé.

Les stases, au contraire, nous sont imposées. Elles ne dépendent pas de notre opinion ni de ce qui nous intéresse dans l'animal.

Le mot stade est entendu aussi par Vachon, dans une note de 1953 [1], au sens d'une durée, la durée de vie d'une stase, ou plutôt « le temps qui sépare deux rejets de cuticule, deux mues consécutives ».

Dans la même note, Vachon a proposé le mot *phase* pour désigner un groupe de ses stades lorsque les stases qui vivent pendant ces stades se succèdent sans interruption et se res-

[1] Max Vachon. Commentaires à propos de la distinction des stades et des phases du développement postembryonnaire chez les Araignées (*Bull. Muséum nat. Hist. natur. Paris*, 2e série, t. 25, n° 3, p. 294 à 297, 1953).

semblent. Ce mot est utile et je l'ai adopté en modifiant un peu son sens. Pour moi une phase du développement est une suite ininterrompue de stases, lorsque ces stases ont évolué parallèlement les unes aux autres et par conséquent se ressemblent [1].

DIVERGENCE, PARALLÉLISME. — L'évolution à un niveau *D* est divergente si elle diffère beaucoup de celle à des niveaux *N* de la même ontogenèse, les niveaux *N* étant de faible ou de moindre évolution, restés primitifs (relativement).

Dans la plupart des cas, on n'a aucun doute sur les niveaux *N*. Ces niveaux sont ordinairement ceux dont nous avons qualifié les évolutions de parallèles. On les retrouve dans tout le groupe. Dans ces cas, si l'on dit que telle phylogenèse a divergé, sans dire par rapport à quoi, cela signifie qu'elle s'est écartée fortement de ce qu'elle est aux niveaux *N*.

Dans d'autres cas, les évolutions aux divers niveaux ont toutes divergé. Alors il n'y a pas de niveau *N* auquel on puisse comparer directement, chez l'animal que l'on étudie, les autres niveaux. Il faut chercher *N* ailleurs dans le groupe.

On peut avoir des difficultés. Je ne les discute pas ici parce que je n'ai pas eu l'occasion de les rencontrer chez les Acariens. Ces difficultés sont relatives au développement direct. Un développement peut être direct parce que les évolutions qui le déterminent sont faibles à tous les niveaux, sans aucune divergence. Il peut aussi être direct parce que les évolutions qui le déterminent sont fortes à tous les niveaux, donc divergentes si on les compare aux cas primitifs, mais de pareille divergence, de sorte qu'elles sont parallèles.

DÉVIATION. — Je n'ai pas employé le mot déviation. Il aurait pu servir à la place de divergence, au même sens, mais il n'aurait pas été satisfaisant parce qu'il renferme (par opposition) l'idée de but à atteindre, idée que je crois fausse. En outre

[1] Je corrige à ce propos mon texte de 1954 (*5*, p. 416) où j'ai cité VACHON inexactement. La phase, au sens de VACHON, est une durée. Je dirai, pour accorder les deux sens, lesquels diffèrent beaucoup théoriquement mais très peu à l'usage, que la phase est *aussi* une durée.

il est employé déjà pour exprimer un défaut d'accord avec la loi biogénétique. On trace par la pensée une ligne droite allant de l'œuf à l'adulte et si l'animal s'écarte de cette ligne au cours de son ontogenèse on dit qu'il a dévié. Pour que la déviation fût une divergence il faudrait que l'adulte n'eût pas divergé, condition qui est remplie dans certains cas, mais qui n'a aucune raison de l'être en général.

VII. RÉSUMÉ ET CONCLUSION

Ce que j'appelle ici les principes, c'est-à-dire une façon de comprendre les rapports des évolutions avec les ontogenèses, me paraît s'adapter beaucoup mieux aux réalités de la nature que les façons habituellement acceptées de concevoir ces mêmes rapports. Ces façons habituelles consistent à admettre, en la critiquant plus ou moins, la vieille loi biogénétique, ou bien, sans l'admettre, à ne pas la rejeter complètement. La loi biogénétique exerce encore une grande influence, qui est néfaste.

L'idée fondamentale des principes est que l'ontogenèse d'un animal ne peut reproduire ou récapituler, même très grossièrement, même avec d'énormes lacunes, l'évolution de cet animal, parce qu'un animal a plusieurs évolutions, chacune d'elles dépendant de l'âge dans l'ontogenèse, et que ces évolutions sont libres de se ressembler ou de différer énormément les unes des autres.

Lorsque ces évolutions sont presque pareilles, qu'il s'agisse d'un développement continu ou par stases, on peut croire qu'il n'y en a qu'une et le vice radical de la loi biogénétique est caché. Il ne l'est plus quand les évolutions divergent car il faut alors introduire, pour s'expliquer un tel phénomène, que le temps s'écoule en biologie de deux manières, lesquelles sont simultanées mais ne doivent pas être confondues. Il faut distinguer deux sortes de temps, le temps phylogénétique T, celui des évolutions, et le temps ontogénétique t, celui de la vie personnelle.

Une fois cette idée admise, le reste vient aisément. On est conduit à porter les deux temps sur deux axes, comme on le fait pour les coordonnées x et y de la géométrie, et à construire des diagrammes chronologiques. Ces diagrammes sont symboliques, il n'est question de les construire exactement dans aucun cas, mais on peut, dans de nombreux cas, tracer des niveaux, considérer l'évolution de l'animal à chacun de ces niveaux, ou tracer des lignes séparatrices *LH* en leur imposant de s'accorder, par leurs intersections avec des verticales, à tous les cas observés dans les ontogenèses d'un phylum. De tels diagrammes, bien qu'ils soient sommaires et très imparfaits, nous font comprendre bien des choses:

On y voit qu'une phylogenèse et une ontogenèse sont des suites de changements qui ne sont pas de la même nature, de sorte qu'il ne faut pas les comparer.

On y voit que la phylogenèse d'un adulte n'a pas nécessairement plus d'importance que les autres phylogenèses, La loi biogénétique lui accorde au contraire une importance particulière. Remarquons cependant que le mot phylogenèse. ou plutôt phylogénie, dans l'énoncé de cette loi, n'a pas du tout le même sens que dans le présent travail. Pour moi l'animal est toujours adulte au cours d'une phylogenèse d'adulte. Il ne part donc pas d'un œuf, ce qui exclut toute comparaison à l'ontogenèse.

On y voit qu'un changement de P à S, S étant un caractère qui se substitue à P dans les phylogenèses, n'a aucune raison *(a priori)* de se faire de P à S plutôt que de S à P dans les ontogenèses. On comprend qu'il ne faut pas s'étonner si l'on voit apparaître P à la fin du développement.

On y voit qu'une vie individuelle ne doit pas être considérée isolément, comme si elle pouvait exister sans que d'autres vies l'aient précédée. Une vie individuelle, une ontogenèse, est déterminée par les phylogenèses, et puisque celles-ci sont indépendantes les unes des autres il peut s'y passer des événements bizarres ou même absurdes. Allons plus loin et affirmons qu'il doit s'y passer, dans certains cas, de tels événements. Si toutes les ontogenèses respectaient, dans le monde vivant, ce que nous appelons le sens commun, les principes seraient un peu

contredits puisqu'il faudrait en conclure que les phylogenèses d'un animal ne sont pas vraiment indépendantes les unes des autres.

Beaucoup d'ontogenèses, heureusement, sont absurdes si on les détache des phylogenèses qui les ont faites, toutes celles, notamment, qui font apparaître des changements avant leur cause quand celle-ci existe encore, et une bonne partie de celles qui contiennent des calyptostases. Que signifie, du point de vue d'une ontogenèse considérée toute seule, la transformation temporaire et répétée d'un animal en masse inerte ?

On peut objecter qu'elle ne signifie rien non plus en philogenèse, mais nous n'avons pas à expliquer les phylogenèses par des considérations de sens commun, une phylogenèse n'étant pas une vie, au sens ordinaire du mot, ni même la vie de l'animal dans le temps *T*, puisqu'elle n'est qu'un morceau de cette vie ancestrale. Nous expliquerons les phylogenèses quand nous connaîtrons leurs causes et ce progrès capital n'est pas pour demain [1].

Les calyptostases, si on les considère comme des curiosités de la nature ajoutées aux formes normales, sont très surprenantes. Elles le sont beaucoup moins si l'on admet les principes, car elles s'accordent à eux parfaitement. Elles signifient que la liberté de régression, à un niveau quelconque, est presque illimitée. Nous savons depuis longtemps que la liberté de progression, de spécialisation, est considérable aussi.

Tous les avatars sont possibles en ontogenèse. Après une calyptostase, l'animal peut resurgir sans avoir beaucoup changé. C'est le cas normal, celui auquel il faut s'attendre. L'animal peut aussi avoir changé radicalement. C'est alors que l'évolution a divergé en sens contraire à deux niveaux successifs, par régression au plus bas des deux, par progression au plus haut. Le troisième cas est que l'animal, après une calyptostase, devienne une autre calyptostase, ou une attélostase.

[1] On parle de l'adaptation au milieu, de l'usage qui fortifie l'organe, de la survivance du plus apte etc., mais tout cela, qui est très intéressant et satisfait notre esprit, est accessoire. Personne ne doute aujourd'hui que l'essentiel nous échappe. Il faudrait, pour nous donner des chances de comprendre, augmenter beaucoup notre savoir sur la chimie des corps qui constituent les cellules.

La différence est si grande entre une ontogenèse et une phylogenèse que nous ne sommes pas sûrs, lorsque nous exprimons une vérité de l'ontogenèse, bien constatée et vérifiée, qu'elle ne soit pas une erreur en phylogenèse. Les mêmes mots, employés d'abord dans une des sortes de temps, puis dans l'autre, peuvent avoir des significations opposées. J'en ai donné des exemples. Nous devrions disposer de deux vocabulaires distincts.

J'ai insisté à plusieurs reprises, dans mes publications antérieures et dans celle-ci, sur le sens de certains mots. Il ne faut pas aller trop loin dans la précision, car la biologie n'est pas la mathématique. Il faut cependant éviter les doubles sens trop criards, et surtout les sens qui contiennent, plus ou moins cachées, des idées fausses. J'appelle idées fausses, naturellement, celles qui ne s'accordent pas aux principes. Beaucoup de mots renferment des idées fausses parce que notre vocabulaire n'est établi que sur l'ontogenèse et principalement sur l'ontogenèse à développement continu.

Le vocabulaire qu'il faut employer est celui qui est juste dans le temps T phylogénétique, c'est-à-dire juste au point de vue de l'évolution.

Les phylogenèses ont une valeur explicatrice parce qu'elles sont des éléments fondamentaux des évolutions. Nous sommes fondés à croire qu'une phylogenèse est dirigée dans un sens unique, qu'elle diverge ou non. Une phylogenèse quelconque est simple, même si l'ontogenèse ne l'est pas.

Beaucoup de naturalistes ne parlent jamais de l'évolution, peut-être parce qu'ils pensent qu'elle est représentée par l'ontogenèse, ou bien parce qu'ils croient que l'on peut en faire abstraction sans inconvénient, ou encore parce qu'ils admettent, implicitement, qu'elle est hors d'atteinte quand il n'y a pas, dans le phylum qu'ils étudient, des fossiles. Je crois au contraire qu'il faut parler de l'évolution, et que nous pouvons le faire car nous avons fréquemment accès, par des comparaisons aux mêmes âges entre les espèces actuelles d'un phylum, surtout si le phylum est riche et divers, à la connaissance des phylogenèses. Disons, nous référant aux diagrammes, que nous

sommes contraints d'observer verticalement et que nous devons penser horizontalement.

Les principes ne peuvent être que généraux s'ils sont justes mais ils ne sont pas d'une égale utilité dans tous les phylums. Ils sont d'autant plus utiles que l'on reconnaît mieux des âges. Les animaux à stases sont de beaucoup les plus commodes, de sorte qu'ils ont inspiré les principes. A l'opposé sont les animaux qui ont des ontogenèses entièrement continues. Pour eux on ne peut tracer aucun niveau sur les diagrammes.

Un diagramme vide peut cependant servir à quelque chose. Les temps T et t étant portés sur deux axes on distingue par cela même les évolutions des ontogenèses, ce qui est jeune de ce qui est vieux, ce qui est ancien de ce qui est récent. Rien n'empêche, malgré le flou des données, d'imaginer une ligne évolutive, ou une ligne séparatrice entre deux caractères, et de raisonner sur ces lignes en considérant les allures qu'elles auraient dans toutes les hypothèses qui se présentent à l'esprit.

TRAVAUX DE L'AUTEUR SUR LE MÊME SUJET

1. 1947. — Sur la distinction de deux sortes de temps en biologie évolutive et sur l'attribution d'une phylogenèse particulière à chaque état statique de l'ontogenèse (*Comptes rendus Ac. Sciences, Paris*, t. 225, p. 612 à 615).

2. 1947. — L'harmonie et la dysharmonie chronologiques dans l'évolution des stases (*Comptes rendus Ac. Sciences, Paris*, t. 225, p. 1047 à 1050).

3. 1951. — Les deux sortes de temps du biologiste (*Comptes rendus Ac. Sciences, Paris*, t. 233, p. 336 à 339).

4. 1951. — Les relations chronologiques entre ontogenèses et phylogenèses d'après les petits caractères discontinus des Acariens (*Bull. biologique France et Belgique*, t. 85, p. 269 à 292).

5. 1954. — Les deux sortes de temps et l'évolution (*Bull. biologique France et Belgique*, t. 88, p. 413 à 434).