

Zeitschrift: Verhandlungen der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft = Actes de la Société Helvétique des Sciences Naturelles = Atti della Società Elvetica di Scienze Naturali

Herausgeber: Schweizerische Naturforschende Gesellschaft

Band: 103 (1922)

Artikel: La Génétique expérimentale dans ses rapports avec la Variation et l'Evolution

Autor: Pictet, Arnold

DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-90329>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 23.01.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

La Génétique expérimentale dans ses rapports avec la Variation et l'Evolution

D^r ARNOLD PICTET

Sommaire

INTRODUCTION

I. LA VARIABILITÉ A L'ÉTAT NATUREL ÉTUDIÉE EXPÉRIMENTALEMENT

La variabilité étudiée d'une année à l'autre

Variabilité accidentelle ou variabilité par somations — Variabilité permanente ou héréditaire. — Variabilité par mutations. — Mutations-variétés. — Mutations-espèces.

Races géographiques

Races géographiques-somations. — Races géographiques-mutations. — Races géographiques-mutations et somations. — Races géographiques-mutations devenues espèces. — Monstruosités-mutations.

II. VARIABILITÉ PAR CROISEMENTS

Homozygotie et hétérozygotie à l'état naturel. — Formes nouvelles créées par croisements. — Variabilité par hérédité „sex-linked“.

CONCLUSIONS

Etat génétique de l'espèce. — Une conception rationnelle du mutationnisme.

Introduction

Mesdames et Messieurs,

Toute notion d'Evolution des êtres organisés, que ce soit celle du lamarckisme, du darwinisme ou du mutationnisme, implique forcément que chaque modification nouvelle survenant dans la caractéristique spécifique doit être héréditaire pour avoir une valeur évolutive. On ne saurait, en effet, envisager l'Evolution sans cette notion de l'hérédité.

D'autre part, le monde organisé se fait remarquer, partout, par une extrême variabilité des espèces, autant dans leur nature physiologique que dans leur structure morphologique, et personne

ne cherche plus à contester le rôle de cette variabilité. Sur ce point, tout le monde est d'accord, et il est certain, comme on l'a toujours envisagé, qu'à la base de l'Evolution se trouve bien la variation, en tant que ce soit une variation germinale et non une variation somatique.

Car le monde organisé, comme vous le savez, répartit sa variabilité sous ces deux formes, les variations individuelles, non héréditaires, ou *somations* — et celles-ci, par conséquent, n'ont jamais joué et ne joueront jamais un rôle dans l'Evolution — et les variations héréditaires ou *mutations*; c'est à ces dernières seulement qu'il y a donc lieu d'attribuer une valeur évolutive.

Rappelons que le plus souvent les somations sont le résultat d'une action du milieu extérieur; les mutations, au contraire, surgissent inopinément d'une lignée, indépendamment de cette action. Elles apparaissent d'emblée, le plus souvent à l'état de races pures, transmettant intégralement à leurs descendants leurs caractères nouveaux. Les mutations étant seules héréditaires, ce qu'a toujours prouvé l'expérience, le mutationnisme devient ainsi la seule théorie permettant de concevoir l'Evolution, alors que le lamarckisme, basé sur la notion très contestable de l'hérédité des caractères acquis, et le darwinisme font faillite sur ce point.

Et pourtant que de faits rigoureusement observés n'ont-ils pas élevé la théorie de LAMARCK au rang de dogme? Certes, il n'est pas douteux qu'il existe partout une admirable homologie entre l'organisme et son milieu et rien ne semble mieux approprié à la réalisation des meilleurs avantages possibles que la structure de l'être en rapport avec son genre de vie. La palmure des oiseaux aquatiques, que nous pourrions citer comme exemple, constitue pour ces animaux, certes, un avantage incontestable; mais il n'a jamais été démontré que ce fut la vie dans l'eau qui ait créé cette disposition. Le seul fait que beaucoup d'autres oiseaux vivent dans l'eau depuis des siècles sans avoir jamais acquis de palmure démontre le contraire. Des constatations de ce genre sont nombreuses; il n'a pas davantage été prouvé qu'une fonction nouvelle ait jamais créé un organe nouveau.

Le darwinisme lui-même s'appuie sur un nombre de faits incontestables et il ne viendra à personne l'idée de nier que toute acquisition avantageuse que fait un organisme au cours de son développement, place celui-ci dans une meilleure situation que ses

congénères dans la lutte pour l'existence. Mais quelle peut être la valeur évolutive de ces acquisitions successives si elles ne sont pas héréditaires? Nulle; elles sauveront les individus qui en bénéficient, sans pour cela modifier leur espèce et à chaque génération le caractère devra se recréer.

Ce sont toute une série de constatations de ce genre et de contradictions entre l'expérience et les faits sur lesquels se basent le lamarckisme et le darwinisme¹ qui ont amené plusieurs naturalistes à cette conception du mutationnisme, remettant sur le tapis, en quelque sorte, la notion de l'Evolution des organismes par variations brusques.

Dans le cas de la palmure, le mutationnisme envisage d'une façon au moins aussi logique que le lamarckisme qu'un oiseau terrestre, étant né inopinément avec les pieds palmés, se soit orienté avantageusement vers le milieu aquatique. La zoologie expérimentale connaît maintenant suffisamment de cas de ces modifications organiques brusques et héréditaires pour qu'il lui soit permis d'accepter le mutationnisme comme théorie explicative de l'Evolution.

L'étude de la variabilité des organismes a conduit au lamarckisme et au darwinisme; la recherche du patrimoine héréditaire de cette variabilité conduit au mutationnisme. C'est à ces recherches que j'ai consacré 22 années, en expérimentant principalement les Papillons et les Cobayes; nous passerons d'abord en revue, au moyen de projections lumineuses, les principaux résultats de ces expériences.

I. De la variabilité à l'état naturel étudiée expérimentalement

De tous les animaux, ce sont certainement les Lépidoptères qui varient le plus; il suffit de les observer à l'état naturel, de considérer une collection étendue et surtout de les collectionner soi-même, pour se rendre compte à quel point un nombre considérable d'entre eux s'écartent plus ou moins de la caractéristique spécifique. L'ordre des Lépidoptères fournit ainsi un matériel de choix pour l'étude de la variation et de l'hérédité; nous y avons trouvé

¹ Ce sujet a été traité à fond et très justement par M. E. GUYÉNOT, professeur à l'Université de Genève, dans trois de ses publications: Lamarckisme et mutationnisme, *Revue gén. des sciences*, 15 novembre 1921; Mutations et Monstruosités — Le Préjugé de l'Adaptation, *Revue scientifique*, 12 et 26 novembre 1921. Les objections sérieuses que l'on peut faire au lamarckisme et les preuves en faveur du mutationnisme y sont nettement développées.

les données capables de nous amener à une conception rationnelle du mutationnisme, en étudiant la variabilité de ces insectes prise dans leur milieu naturel et en expérimentant le patrimoine héréditaire de cette variabilité.

La variabilité étudiée d'une année à l'autre

Lorsqu'on étudie périodiquement la faune d'une même région, on constate toujours de grands changements, d'une année à l'autre, dans la façon dont y est représentée la variabilité des espèces.

On remarque en effet que des formes aberrantes manquent certaines années, c'est-à-dire ne se rencontrent qu'accidentellement, et que d'autres se trouvent en permanence avec les individus de l'espèce type. Il y a donc une *variabilité accidentelle* et une *variabilité permanente*.

Voici quelques exemples de la première catégorie:

Dans la région du Jura gessien: *Emydia striata* était presque uniquement représentée en 1907, 1911 et 1912, par sa forme *melanoptera* qui faisait par contre défaut en 1908, 1909, 1910 et 1913. Au Parc national: les ab. *thales* et *mediofasciata* d'*Argynnis pales* en 1921, et pas en 1920 et 1922. A Genève: une petite forme foncée d'*Abraxas grossulariata*, en 1911 et pas en 1910 et 1912. Plusieurs formes aberrantes de *Nemeophila plantaginis* observées au Parc national pendant trois générations appartiennent à cette catégorie.

Parfois la variabilité accidentelle coïncide avec une année exceptionnellement anormale comme climat. Ainsi les ab. *navarina* et *corythalia* de *Melitaea athalia*, très abondantes à Genève en 1905, 1907 et 1911.

La *variabilité permanente* est tout aussi répandue. Exemples: *alpina* de *Melitaea didyma*, *varia* de *Melitaea parthenie*, *merope* de *Melitaea aurinia*, *napaea* d'*Argynnis pales*, *eremita* et *nigra* de *Psilura monacha*, *grisea* et *concolor* de *Dasychira pudibunda*; variétés et espèces vivent constamment ensemble.

D'autre part, un grand nombre de variétés permanentes sont seules à représenter l'espèce dans certaines régions; elles prennent alors la qualité de races locales ou géographiques, comme la var. *pitho*, d'*Erebia pronoe*, qui remplace complètement l'espèce en Valais, la var. *alpina* de *Lasiocampa quercus*, qui se trouve seule dans les Alpes.

Nous devons toutefois faire remarquer qu'il existe certaines variétés accidentelles qui sont permanentes dans une localité donnée. Ainsi, *disparoides* et *bordigalensis* qui sont seules à représenter leur espèce, *Lymantria dispar*, dans les pays secs et arides comme les dunes.

Le patrimoine héréditaire de ces trois catégories de variations a été nettement établi par nos expériences de croisements. Examinons-en les principaux résultats.

Variabilité accidentelle ou variabilité par somations. Ce genre de variabilité est tout ce qu'il y a de plus répandu à l'état naturel. Les expériences, excessivement nombreuses, que l'on a pratiquées dans le but de rechercher l'action des différents facteurs de l'ambiance, et dont nous avons donné la bibliographie par ailleurs,¹ ont démontré que la plus grande partie des formes que la systématique nomme aberrations et qu'une grande partie de celles qu'elle désigne sous le nom de variétés, sont accidentelles, créées par l'action du milieu. Sans entrer dans beaucoup de détails à ce sujet, il importe cependant de faire remarquer que très souvent ces variétés diffèrent énormément de la caractéristique pigmentaire de leur espèce, parfois au point de faire croire, à quiconque n'est pas prévenu, à des espèces différentes. Telles sont les formes *polaris* et *atrebatensis* de *Vanessa urticae*, *belisaria* et *fischeri* de *V. io*, *testudo* de *V. polychloros*, *hygiaea* de *V. antiopa*, qui sont produites uniquement par un fort abaissement ou une forte élévation de la température; certaines variétés confluentes de *Zygènes*, confluent d'*Arctia caja*, etc., appartiennent encore à cette catégorie. La démonstration que les caractères distinctifs de ces formes sont créés par la température, l'humidité et d'autres facteurs extérieurs, a été faite maintes fois.

Ainsi, une espèce donnée se trouve représentée à l'état naturel par toute une série de formes dont les caractères sont acquis par l'action du milieu. Ce type de variabilité est-il héréditaire?

La constatation que très rarement la variation accidentelle constitue un passage d'une espèce à une autre suffirait déjà à

¹ ARNOLD PICTET. Recherches expérimentales sur les mécanismes du mélanisme et de l'albinisme chez les Lépidoptères. *Mém. Soc. Phys. et Hist. nat. Genève*. Vol. 37, 1912, p. 111—278, pl. 1 à 5.

répondre négativement à cette question. En outre, ce qui tendrait également à la trancher dans le même sens, c'est que le plus souvent, une même forme accidentelle n'est pas représentée par un type unique, mais par plusieurs formes légèrement différentes les unes des autres. Ce dernier point ressort absolument des recherches que l'on a pratiquées sur l'action du milieu: Ainsi, si l'on chauffe une cinquantaine de chrysalides de *Vanessa urticae* à 42°, on en obtiendra une dizaine de *polaris* appartenant non pas à un type de variation unique, mais à dix types différents. L'étude de la variabilité à l'état naturel confirme la chose.

Mais c'est surtout l'expérimentation qui démontre la non-hérédité des caractères de la variation accidentelle. Il ne sera pas superflu de rappeler quelques-unes de nos expériences dans ce domaine:

En 1900, avec des *Lymantria* dispar dont nous avons nourri les chenilles, pendant quatre générations, avec du Noyer à la place de Chêne, nous avons déjà démontré la non-hérédité des caractères somatiques acquis. Une seconde démonstration de cette non-hérédité suivit deux ans après en élevant des chenilles de cette même espèce avec *Onobrychis sativa* et *Taraxacum dens-leonis*, puis en faisant agir l'humidité sur ses chrysalides. Plus tard, un élevage d'*Abraxas grossulariata* avec *Evonymus japonica* à la place de *Ribes grossularia* confirma ces données, de même qu'un élevage de *Porthesia chrysorrhœa* avec *Prunus laurocerasus*. Nos expériences sur l'origine des races géographiques amènent aux mêmes conclusions. Plus récemment, nous avons encore démontré la non-hérédité des caractères acquis dans nos recherches de suppression de l'hibernation chez *Lasiocampa quercus*, *Porthesia similis*, *Abraxas grossulariata* et *Dendrolimus pini*.¹

Parmi les variations accidentelles que nous avons signalées à titre d'exemple se trouve la petite forme foncée d'*Abraxas grossulariata* (ne pas confondre avec la race d'Angleterre, en tous points semblables, dont nous parlerons plus loin). Les enfants issus

¹ ARNOLD PICTET. Influence de l'alimentation et de l'humidité sur la variation des papillons. *Mém. Soc. phys. hist. nat. Genève*, vol. 35, 1905, p. 45—128, pl. 1 à 5. — Recherches démontrant la non-hérédité des caractères acquis. *C-R. Soc. phys. hist. nat. Genève*, vol. 37, 1920, p. 24—28. — Recherches sur l'origine de quelques races géographiques. *Arch. Sc. phys. et nat.*, vol. 43, 1917, p. 504 à 506. — Expériences de génétique avec *Porthesia similis* et d'autres Lépidoptères. *Bull. Soc. lepidopt. Genève*, vol. 4, 1921, p. 202—220.

du croisement entre deux individus de cette forme appartenant de nouveau au type spécifique. Nous pourrions signaler d'autres exemples.

Dès lors il est démontré que la variabilité accidentelle n'est pas héréditaire; elle est composée uniquement de somations.

Variabilité permanente ou héréditaire. La persistance des individus de cette catégorie à côté de ceux de l'espèce type, ainsi que la présence de formes parfois intermédiaires, indique déjà que les caractères des variétés permanentes sont héréditaires. Cependant, comme preuve supplémentaire, nous pouvons citer les résultats de quelques-unes de nos expériences:

1. Croisements entre *Psilura monacha* et sa var. *nigra*. A F_1 , la descendance comporte des individus *monacha* et des *nigra*.

2. Croisements entre *Dasychira pudibunda* et sa var. *concolor*, dont la descendance mendélise normalement.

3. Croisements entre individus de la var. *sicula* de *Lasiocampa quercus*, dont les descendants (élevés pendant 5 générations) sont restés des *sicula*.

Dès lors, il est acquis que les caractères de la variabilité permanente sont héréditaires.

Somations permanentes dans une localité donnée. Il est facile de démontrer que ces somations ne restent constantes que parce qu'elles vivent en permanence dans le climat qui a créé leurs caractères et que ces derniers se recréent à chaque génération, par le fait de la persistance de ce climat. Mais que l'on vienne à transporter les individus de ces somations dans un pays à climat normal, ils reprennent la caractéristique spécifique. Ainsi, en élevant en milieu sec (nourriture desséchée) des chenilles de *Lymantria dispar* de Genève, nous obtenons des disparoïdes comme ceux des dunes; par contre les enfants de disparoïdes authentiques, élevés dans un climat normal et convenablement nourris, redeviennent des *dispar*.

Variabilité par mutations. Existe-t-il une variabilité par mutations? Autrement dit, la variabilité permanente héréditaire, dont nous avons parlé, a-t-elle pour origine la naissance inopinée

d'individus s'écartant de leur espèce par un ou plusieurs caractères d'emblée héréditaires ?

Nous savons d'après ce qui précède que la variabilité héréditaire n'est jamais créée par l'action du milieu. A quoi, dès lors, attribuer son origine sinon à la mutation ?

On peut d'ailleurs prouver la variabilité par mutations de diverses manières, soit par l'expérience, soit par l'observation de certaines espèces très variables et de certains genres composés d'espèces voisines, ou bien, dans quelques cas, par l'étude morphologique des armures génitales. Nous arrivons ainsi à constater que, par mutations, peuvent se créer des formes nouvelles peu différentes de leur espèce et lui restant encore rattachées ; ce sont les :

Mutations-variétés. Nous désignons ainsi les formes nouvelles nées par mutations de leur espèce, dont elles ne sont pas encore séparées.

Lorsqu'on élève en milieu absolument normal (par exemple en plein air) les chenilles de toute une ponte de Lépidoptères dont les parents appartiennent à un même type, on remarque que les papillons issus de ces élevages peuvent se rattacher à trois catégories :

1. Ils sont tous semblables à leurs parents ; ceux-ci sont donc homozygotes. Ce sont surtout les individus de l'espèce type, principalement dans la plaine, qui ont une descendance de cette catégorie.

2. Ils comportent, à côté du type parental, un nombre plus ou moins grand de formes aberrantes, généralement connues à l'état naturel. Dans ce cas les parents, ou l'un des deux, sont hétérozygotes et c'est surtout avec des individus de régions montagneuses que l'on constate une descendance de ce genre.

3. Des formes aberrantes nouvelles, non cataloguées, différant de leurs parents par un ou deux caractères de peu d'importance systématique, c'est à dire insuffisants pour donner à ces formes la signification d'une autre espèce, surgissent parfois inopinément de ces croisements. Ces formes nouvelles sont héréditaires. Nous avons observé la naissance inopinée de petites formes nouvelles héréditaires dans des croisements de quelques papillons, dont en particulier *Nemeophila plantaginis* et *Dendrolimus pini*. Voici les résultats de ces expériences :

Un des caractères spécifiques de *Nemeophila plantaginis* est d'avoir les ailes supérieures traversées par des bandes sinueuses ininterrompues; nous avons trouvé que ce caractère est constant chez les individus qui volent dans le Parc national. En 1920, nous avons croisé trois couples de *plantaginis* pris à l'état naturel dans cette région et, pendant deux générations, tous les individus sont nés avec les bandes ininterrompues. En 1921, nous avons croisé deux autres couples, également pris à l'état naturel au Parc national, dont les descendants (F_1) se répartissent en une série de variétés, toutes représentées dans la région, et possédant toutes les bandes ininterrompues. A F_2 , nous voyons surgir 3 mâles et 6 femelles dont les bandes sinueuses sont alors „interrompues“, ce qui suffit pour donner à ces aberrations un aspect assez distinctif de la forme habituelle. Du croisement entre un de ces mâles et une femelle normale il nous est né seulement, à cause d'une mortalité larvaire assez forte, un petit nombre d'individus, parmi lesquels se trouvaient de nouveau 2 femelles à bandes interrompues.

Or, en 1922 seulement, nous avons trouvé pour la première fois au Parc national des *plantaginis* à bandes interrompues.¹

D'un couple de *Dendrolimus pini* type, nous obtenons deux générations ne comportant que des individus de l'espèce type. A la troisième génération nous voyons naître une dizaine de papillons différant des parents par un caractère de coloration nouveau, voisin de la forme *grisescens*: cette forme nouvelle s'est montrée, dans un croisement, d'emblée héréditaire, récessive.²

Voilà donc deux cas, contrôlés expérimentalement, qui démontrent que la variabilité héréditaire, dans le cadre d'une même espèce, a pour origine des mutations. Nous nous en rendons d'ailleurs également compte par l'observation d'une série nombreuse d'individus d'une espèce variable, où l'on voit que la variabilité, bien que restant dans le schéma spécifique, s'y fait par adjonctions ou perte d'unités de caractères, les formes tendant à s'écarter graduellement du type, dans le sens plus et dans le sens moins, pour se rapprocher de l'espèce voisine.

¹ Cette mutation se rencontre parfois dans d'autres localités.

² D'un couple d'*Arctia caja* nous avons vu également surgir, à côté d'enfants normaux, quelques exemplaires d'une forme nouvelle caractérisée par la présence de bandes confluentes; mais nous n'avons pu déterminer l'hérédité de ce nouveau caractère.

L'examen anatomique des armures génitales, dans lequel s'est spécialisé le Dr. J.-L. REVERDIN, concourt en outre à démontrer le même système de variabilité par le fait que l'on retrouve également dans ces organes une gradation semblable de petits caractères différentiels correspondant à la différenciation pigmentaire.

Mutations-espèces. L'espèce type donne donc naissance, par mutations, à des formes nouvelles, qui lui sont cependant encore rattachées et avec lesquelles elle peut avoir des produits féconds. Une espèce donnée pourra-t-elle, par le même mécanisme, donner naissance à des formes suffisamment différenciées pour que ce soient des espèces nouvelles?

Nos expériences, dans ce cas, n'ont pas une valeur aussi démonstrative que dans le précédent. Nous pouvons signaler cependant un croisement pratiqué entre des *Lasiocampa quercus-spartii*, d'Allemagne, et dont nous avons eu 4 générations; parmi les enfants de la F_2 , tous appartenant plus ou moins au type *spartii*, nous avons vu surgir un mâle et une femelle se rapprochant énormément de la race d'Ecosse *callunae* (que nous démontrerons plus loin être une espèce distincte) et dont les descendants possédaient le même caractère. Deux autres individus semblables ont surgi à F_3 .

Parmi les Papillons nés d'une ponte de *Mamestra dissimilis* se trouvaient 3 individus pouvant se confondre avec l'espèce voisine, *Mamestra oleracea*, et parmi les individus issus d'un couple de *Mamestra brassicae*, il y en avait 2 pouvant être pris pour des *Mamestra albicolon*; dans les deux cas, ces espèces, bien que voisines, sont cependant distinctes.

A ces expériences, insuffisamment concluantes, nous en convenons, on peut ajouter le cas de l'espèce *Pieris manni* qui apparaît bien comme une mutation de *Pieris rapae* ou de *Pieris napi*.

On peut aussi trouver dans l'examen de certains genres, comme les *Mamestra*, les *Erebia*, les *Lycaena*, etc., une indication importante tendant à montrer l'origine des espèces par mutations d'une autre espèce. Ce sont d'ailleurs toujours des genres nombreux, composés d'espèces très variables, qui fournissent de tels arguments. La succession des caractères d'une espèce à l'autre, suivant le même mode que nous avons observé pour la formation des variétés-mutations, semble bien indiquer un mécanisme semblable pour la formation de nouvelles espèces.

On remarque en effet qu'une unité de caractères suffit par exemple pour faire passer telle forme d'un schéma spécifique dans un autre (voir *Mamestra brassicae* et *albicolon*). Dans d'autres cas, on se rend compte que l'adjonction de caractères s'est faite à une race, laquelle est déjà différenciée de l'espèce type: *Lasiocampa quercus*, première mutation en *roboris* (race) puis en *callunae* (espèce).

Enfin, on trouve encore de sérieux arguments en faveur de la spécificité par mutations dans l'étude des armures génitales, où la différenciation suit également la même gradation que pour les caractères de pigmentation.

Races géographiques

Nous avons vu que lorsque la répartition de la variabilité permanente se trouve en rapport avec une région déterminée elle prend la qualité de *racés géographiques*. On admet que l'origine de ces races est due à l'action des facteurs du climat; cela est vrai pour un petit nombre d'entre elles, mais pas pour toutes, ainsi que le démontrent quelques-unes de nos expériences.¹

Celles-ci ont été pratiquées pour la plupart avec des individus de Genève, sur les chenilles et les chrysalides desquels nous avons fait agir divers facteurs du climat de régions étrangères; les Papillons provenant de ces individus ont acquis de cette façon tout ou partie des caractères des races de ces régions. Les conclusions de ces recherches sont, en outre, que les races géographiques peuvent être de deux sortes, des somations et des mutations.

Races géographiques-somations. Elles rentrent dans la catégorie des somations permanentes dont nous avons déjà parlé et dont les caractères ne se maintiennent de générations en générations que grâce à l'action persistante, et renouvelée chaque année, du climat qui les a créés. Ce que nous avons dit de la variabilité par somations et de la non-hérédité de ses caractères, s'applique donc également ici.

Races géographiques-mutations. On connaît une grande quantité de races géographiques qui se distinguent de l'espèce type par des caractères héréditaires; appartenant à la catégorie des

¹ ARNOLD PICTET. Recherches sur l'origine de quelques races géographiques. *Arch. Sc. phys. nat. Genève*, vol. 43, 1917, p. 504—506.

variétés permanentes, ce sont en conséquence des mutations, s'écartant, par des caractères d'importance secondaire, de leur espèce à laquelle elles restent encore rattachées.

Nous avons entrepris quelques expériences qui démontrent pleinement l'hérédité des caractères des races géographiques. Voici les principales :

Lasiocampa quercus, var. *sicula*, qui remplace exclusivement l'espèce en Sicile; des individus de cette race que nous avons fait venir de Sicile et que nous avons élevés à Genève pendant 5 générations ont toujours conservé leurs caractères *sicula*. Il en est de même pour *Lasiocampa quercus* var. *alpina*, *Lymantria dispar*, var. *japonica*, *Dendrolimus pini*, var. *montana* et pour la petite race mélanisante d'Angleterre d'*Abraxas grossulariata*; des individus de ces races, élevés et accouplés à Genève pendant 2 et 3 générations, n'ont pas perdu leur caractéristique. D'autres exemples confirment encore ces données. En outre, nous voyons que les races géographiques-mutations ne perdent pas leurs caractères distinctifs dans un climat différant de celui de leur région.

Il y a lieu cependant de faire remarquer qu'en élevant des chenilles et des chrysalides de Genève dans un milieu artificiel imitant plus ou moins le climat où vivent telles races géographiques-mutations, nous avons créé des individus aberrants possédant absolument les caractères de ces races, mais alors sous forme de somations, c'est-à-dire non-héréditaires. C'est ainsi qu'avec des *Lasiocampa quercus* de Genève, nous avons fabriqué des *sicula* (Sicile), des *roboris* (Italie), des *callunæ* (Ecosse), des *alpina* (Alpes), des *lapponica* (Sibérie), des *catalaunica* (Catalogne); avec des *Lymantria dispar*, des *disparina* (Pays septentrionaux), des *fumida* et des *umbrosa* (Japon), des *disparoïdes* (Dunes), des *major* (Allemagne) etc. Plusieurs de ces *fausses races* ont été croisées; leurs descendants ont toujours repris la caractéristique des individus de Genève, tandis que seules les races authentiques ont toujours conservé leurs propres caractères. Les races créées artificiellement sont donc des somations.

Une de nos expériences démontre, en outre, que les races géographiques peuvent naître par mutations d'une autre forme de leur espèce: Pendant trois générations, nous avons élevé en milieu normal des *Lasiocampa quercus* type, de Genève, sans qu'ils se soient modifiés. A la 4^e génération nous avons vu surgir inopiné-

ment quatre individus se rapprochant énormément de la forme roboris d'Italie; ce nouveau caractère s'est montré héréditaire, sans que nous puissions dire que ce soit à l'état récessif ou dominant, vu une trop grande mortalité.

Races géographiques somations et mutations. Nous démontrons en outre que certaines races géographiques peuvent être représentées aussi bien par les deux systèmes de variation, somations et mutations, dont les caractères, identiques dans les deux cas, sont créés par le milieu et non héréditaires dans le premier système, et le résultat d'une modification germinale dans le second. Ainsi, *Lasiocampa quercus-roboris* est une mutation en Italie et une somation en Valais; *Lymantria dispar-major*, somation en Suisse et mutation en Allemagne, etc.

Ayant fait agir l'abaissement de la température sur des chrysalides d'*Abraxas grossulariata*, nous avons obtenu de cette façon des lacticolor parfaits, mais dont les descendants ont été de nouveau de purs *grossulariata*, alors que le lacticolor du nord de l'Allemagne, ainsi que l'a montré DONCASTER, est une mutation. Il paraît que l'on trouve parfois accidentellement des lacticolor en Suisse, qui seraient alors des somations.

Races géographiques-mutations devenues espèces. Nous avons croisé: *Lasiocampa quercus* type, de Genève, par *L. quercus-spartii* d'Allemagne, et *L. quercus-spartii* par *L. quercus-callunæ* d'Ecosse, c'est-à-dire des formes considérées comme races, et ne pouvant pas, à l'état naturel, se rencontrer, vu leur éloignement géographique. Nous avons obtenu de ces croisements des hybrides, d'un caractère très particulier, s'écartant passablement du type parental et identiques dans les deux croisements. Or ces hybrides ont été inféconds, ce qui démontre que *L. quercus*, *spartii* et *callunæ* sont trois espèces distinctes, les deux dernières provenant de la première.

Les caractères de ces trois formes sont assez voisins de tous les *Lasiocampa quercus* connus pour qu'on les ait rattachées à la même espèce; il est vraisemblable qu'elles en dérivent puisque *spartii* et *callunæ* peuvent s'obtenir artificiellement, comme somations il est vrai, en agissant sur *quercus* type. Ainsi l'expérience, après avoir démontré que les races géographiques sont des mutations-variétés, établit encore qu'une espèce nouvelle, également par mutations, peut se créer à partir de l'une d'elles.

Monstruosités-mutations. Lorsqu'on élève des animaux d'une même espèce en grand nombre, il arrive parfois que certains individus, possédant des caractères de difformité qui les éloignent ainsi de la caractéristique spécifique, naissent inopinément de ces élevages; ces tares sont souvent héréditaires, soit immédiatement, soit, plus généralement, à la génération suivante.

Dans quelques-unes de nos lignées de Cobayes nous avons vu naître plusieurs petits possédant une déformation des doigts, des membres, souvent en corrélation avec une malformation buccale. Mais il ne nous a pas été possible de déterminer s'il s'agit là de caractères héréditaires; cependant dans d'autres cas (micropsie et anopsie chez les Cobayes, ectomélie ou absence de membres, etc.) l'hérédité de ces sortes de malformations a été bien établie. Certaines races de *Drosophiles* de MORGAN, dont les caractères sont absolument héréditaires, comme celles à ailes tronquées, vestigiales et les aptères, peuvent être rangées dans cette catégorie des monstruosités-mutations, auxquelles les mutationnistes attachent une grande importance. Non pas qu'ils y voient la création d'espèces nouvelles, mais l'indication que des individus, présentant une variation de grande amplitude, peuvent inopinément surgir de lignées normales et transmettre leur variation à leurs descendants.

Nous nous bornons pour le moment à signaler, ici, ces sortes de mutations, simplement à titre d'arguments en faveur de la thèse que nous développons. On trouvera dans „Mutations et monstruosités“ d'E. GUYÉNOT¹ d'intéressants documents relatifs à cette question.

II. Variabilité par croisements

Dans certaines régions, principalement dans les régions montagneuses, les entomologistes collectionneurs désignent un certain nombre de formes aberrantes du nom d'hybrides; il est assez vraisemblable qu'ils n'ont pas tort, car, étant donnée l'immense variabilité des Lépidoptères, il est logique de penser que les croisements entre formes différentes sont nombreux à l'état naturel.

L'hybridation est d'ailleurs une source de variabilité importante dont il y a lieu de tenir compte dans la question de l'Evolution et que nous avons étudiée assez en détail.

¹ Voyez p. 135.

On sait, d'après les travaux de STANDFUSS, de DENSO, de FEDERLEY et d'autres, que les caractères héréditaires des Lépidoptères, pour la plupart, du moins dans les cas observés, mendélièrent normalment dans les croisements entre variétés différentes. La variabilité par croisements, cela va de soi, est un des éléments les plus actifs de l'évolution et du transformisme et elle amène à considérer, à l'état naturel, non seulement la multiplicité et la diversité des formes nouvelles (d'autant plus nombreuses que les parents diffèrent par un plus grand nombre de caractères) qui surgissent des croisements, mais encore le fait que ceux-ci divisent les individus composant les populations en „homozygotes“ et en „hétérozygotes“. Nous considérerons ces deux points de vue d'après les résultats des recherches de génétique que nous pratiquons avec des Cobayes, M^{lle} FERRERO et moi, depuis plusieurs années,¹ et d'après quelques croisements de Lépidoptères.

Homozygotie et hétérozygotie à l'état naturel. En ce qui concerne la répartition numérique, dans la descendance de deux formes, entre les homozygotes et les hétérozygotes, nous remarquons que si, dans les croisements entre parents différant l'un de l'autre par un couple de caractères les deux sortes naissent en nombre égal, dans tous les croisements où les parents diffèrent par plus de deux couples de caractères, le nombre des hétérozygotes est supérieur à celui des homozygotes. Cette observation est importante à retenir, car elle précise qu'à l'état naturel, où la variabilité comporte presque toujours plusieurs couples de caractères, la plus grande partie des individus que l'on y trouve sont des hétérozygotes. Cependant l'hétérozygotie est encore plus répandue dans les pays montagneux que dans la plaine; ces données sont d'observation courante en ce qui concerne les Lépidoptères et les plantes et cela se conçoit d'ailleurs puisque la variabilité est passablement plus développée dans les Alpes. Il nous est arrivé, par exemple, de trouver au Parc National des espèces exclusivement ou presque exclusivement représentées par des hétérozygotes, comme *Nemeophila plantaginis*.

¹ ARNOLD PICTET et M^{lle} FERRERO. Recherches de génétique dans des croisements de Cobayes. *C.-R. Soc. Phys. Hist. nat. Genève*, vol. 38, 1921, p. 32—37, 56—60, 97—100. Recherches sur l'hérédité mendélienne chez les Cobayes, *Arch. sc. phys. nat. Genève*, vol. 43, 1917, p. 436—439. Nous avons pu confirmer, dans ces recherches, toutes les données du mendélisme jusqu'au tétrahybridisme.

Dans cette région, cette espèce est représentée par un très grand nombre de formes diverses dont nous avons pu déterminer le patrimoine héréditaire pour douze d'entre elles. Chacune de ces douze variétés ont été croisées entre elles par couples ayant la même caractéristique et par couples appartenant à deux formes différentes. Dans les deux cas, à F_1 , la descendance de chaque couple s'est montrée à peu près identique, composée de toutes les variétés du Parc National et de deux ou trois formes nouvelles. À F_2 , parmi les divers couples que nous avons croisés, aucun individu ayant la caractéristique des grands-parents n'est ressorti à l'état homozygote pour le ou les caractères considérés.

Cette expérience témoigne de l'état hétérozygote extraordinairement compliqué où se trouvent les *Nemeophila plantaginis* de cette région. Il en est de même pour la plupart des espèces.

En outre, très fréquemment, il arrive que les variétés sont des hétérozygotes, c'est à dire qu'elles proviennent déjà d'un croisement précédent entre deux formes distinctes. En voici encore trois exemples démontrés expérimentalement.

Des croisements entre mâles et femelles de *Psilura monacha* type nous ont préalablement montré que ces individus, venant de pays de plaine, sont homozygotes. Nous croisons ensuite de ces *monacha* avec des *Papillons* de la var. *nigra* et nous obtenons, à F_1 , assez exactement moitié de l'un et moitié de l'autre; en conséquence la var. *nigra* est hétérozygote.

La même expérience entre *Dasychira pudibunda* type et sa var. *concolor*, qui a produit à F_1 également moitié de l'un et moitié de l'autre, montre encore que la variété est hétérozygote.

Dans un croisement entre *Lymantria dispar* homozygote et sa var. *japonica*, les résultats ont donné, à F_1 , en nombre à peu près égal, des *dispar* et des *japonica* aberrants, d'où nous tirons la même conclusion.

Or, ce qui montre l'intérêt de cette observation dans la question du mutationnisme, c'est que dans nos croisements de Cobayes, dans ceux de MORGAN avec des *Drosophiles*, et dans la plupart des croisements d'où sont nés des monstruosité considérées comme mutations, ces dernières provenaient de parents hétérozygotes.

Nous avons constaté un fait identique dans le cas de la femelle blanche de *Nemeophila plantaginis* (voir plus loin) ainsi que dans

les cas de mutations-variétés et de mutations-espèces qui ont surgi de nos croisements, de même que dans nos recherches sur les races géographiques. On doit donc envisager que l'hétérozygotie, qui constitue l'état le plus répandu dans la nature, est un des éléments indispensables à la production de mutations.

Formes nouvelles créées par croisements. La diversité et la multiplicité des formes nouvelles qui naissent de croisements entre parents différents, surtout lorsque ceux-ci se distinguent l'un de l'autre par plusieurs couples de caractères, ressort de nos expériences avec les Cobayes et de toutes celles qui ont été pratiquées par les auteurs étudiant le mendélisme.

Lorsqu'un seul couple de caractères est en jeu, il ne se crée pas de formes nouvelles; il en surgit deux lorsque la différenciation des parents est faite par deux couples de caractères, six, pour trois couples, quatorze, pour quatre couples (sans compter, cela va sans dire, les deux formes parentales). On voit que le nombre des nouveautés est d'autant plus grand que les caractères en jeu sont plus nombreux.

Examinons la descendance d'un tétrahybride de nos lignées de Cobayes:

Elle comporte, à F_2 , les deux types parentaux, le type hybride et treize formes nouvelles issues de la combinaison des divers caractères en jeu et, parmi ces 13 formes, l'une d'elles naît d'emblée à l'état de race pure, capable de faire souche en conservant définitivement ses caractères. Les 12 autres formes sont, à F_2 , à l'état hétérozygote dans la proportion mendélienne; mais, à F_3 , elles peuvent, si les croisements sont appropriés et suivant le degré de dominance de leurs caractères, donner naissance à une certaine proportion de petits, semblables à elles, et qui sont homozygotes et par conséquent la source d'autant de souches pures nouvelles. A F_4 , de nouvelles combinaisons de caractères se feront, par croisements, entre l'une et l'autre des 13 formes, qui augmenteront encore le degré de variabilité de l'espèce.

On conçoit ainsi à quel point cette variabilité peut se multiplier et faire naître toute une série d'individus s'écartant plus ou moins

de la caractéristique spécifique et constituant autant de formes nouvelles héréditaires. Il n'est pas douteux que ces formes, par suite d'un isolement géographique facile à concevoir, puissent devenir des races géographiques et nous sommes ainsi amené à admettre deux mécanismes de création de ces dernières, celles issues de croisements et celles nées par mutations.

A côté de ces races pures, pouvant faire définitivement souche, il faut considérer toutes les formes qui restent à l'état hétérozygote ; celles-ci, à mesure que les croisements se succèdent, acquièrent un patrimoine héréditaire de plus en plus complexe, source de combinaisons nouvelles multiples. Cela explique l'état hétérozygote excessivement compliqué des *Nemeophila plantaginis* dont nous avons parlé, ainsi que de toutes les espèces à variabilité multiple.

Variabilité par hérédité „sex-linked“. Ce genre de variabilité est, cela va sans dire, assez répandu chez les Lépidoptères où le dimorphisme de coloration est presque toujours la règle. On peut citer comme exemple vraisemblable d'hérédité sex-linked, le cas fréquent des femelles bleues de Lycènes ; on sait que, dans ce genre, les mâles sont bleus et les femelles brunes ; or, constamment, on trouve des femelles qui ont pris la couleur masculine et des mâles chez lesquels le bleu est parsemé de brun. Il est assez vraisemblable de voir là des exemples d'hérédité sex-linked, ainsi que dans d'autres cas, mis en évidence par nous (*Lasiocampa quercus*, *Dendrolimus pini*, etc.) où le mâle se trouve posséder certains caractères de coloration de la femelle.

L'exemple le plus frappant de variabilité par hérédité sex-linked chez les Lépidoptères est celui que DONCASTER a démontré avec *Abraxas grossulariata-lacticolor*. Nous pouvons signaler un exemple analogue, d'après nos expériences avec *Nemeophila plantaginis*, dont l'espèce comporte des mâles avec le fond blanc et d'autres avec le fond jaune, des femelles jaunes, des roses et des rouges ; il n'existe pas de femelles à fond blanc. Or, dans la descendance de deux variétés hétérozygotes (un mâle blanc et une femelle rouge) il a surgi, à F_2 , une femelle blanche. Malheureusement nos essais de provoquer l'accouplement de cette femelle n'ont pas abouti.

Conclusions

Résumant ce que nous venons de voir, nous concluons :

Etat génétique de l'espèce. Toute unité spécifique se compose de trois sortes d'individus : les individus de l'espèce elle-même, ses mutations et ses somations.

Nous savons que les somations n'étant pas héréditaires n'ont aucune valeur évolutive.

Les individus de l'espèce elle-même constituent une race pure ; ils sont homozygotes et ne donnent naissance, par mutations, qu'à des races ou des formes appartenant encore à l'espèce ; la variabilité héréditaire ne naissant que par mutations, la seule façon qu'a l'espèce de se modifier, génétiquement parlant, c'est par croisement avec l'une des formes nouvelles ainsi constituées. Cependant, de ces croisements surgissent alors des individus hétérozygotes, étant des variétés, qui, à l'état naturel et conformément à la loi de MENDEL, sont toujours en plus grand nombre que les homozygotes. Certaines espèces, comme celles que nous avons étudiées, ne sont représentées dans certaines régions que par des individus hétérozygotes.

Or, nous avons vu que ce sont ces derniers qui donnent le plus fréquemment naissance à des mutations de grande amplitude. On s'en rend compte d'ailleurs par la grande variabilité de formes mutantes que l'on observe dans les pays montagneux, où la disposition en vallées rapproche plus facilement les races les unes des autres, alors que dans la plaine la variabilité héréditaire est moins abondante. L'expérience confirme le fait.

Cependant, si l'on part du principe que l'espèce, à son origine, est pure, il faut admettre que des homozygotes peuvent également donner naissance à des formes nouvelles par mutations, autrement la variabilité héréditaire n'existerait pas. On connaît, en effet, certaines espèces, actuellement immuables, chez lesquelles la variabilité est nulle et qui, par conséquent, ne sont composées que d'individus homozygotes.

Il faut donc admettre deux sortes de mutations, suivant qu'elles se portent sur des individus homozygotes ou des hétérozygotes.

1. Dans le premier cas, les mutations sont des formes nouvelles également homozygotes, à variabilité restreinte, s'écartant peu du schéma spécifique et avec lesquelles l'espèce peut se croiser. La

faible variabilité, dans ce cas, est démontrée dans les croisements par la naissance d'hybrides très peu différents de leur espèce (nous en avons signalé quelques cas) et qui sont par conséquent le résultat d'un croisement entre deux homozygotes différant peu l'un de l'autre. De ces premières unions, naissent de nouvelles formes, dont le patrimoine héréditaire est alors plus complexe, et qui sont la source, par de nouveaux croisements, d'une hétérozygotie plus compliquée encore.

2. Les mutations qui atteignent les individus hétérozygotes témoignent d'un degré de complexité des caractères encore plus grand, et si, dans le premier cas, les formes nouvelles ne s'écartent pas du cadre spécifique, il apparaît, ici, qu'elles en sortent parfois par le fait que la mutation atteint également les organes génitaux de manière à créer une barrière sexuelle entre l'espèce et ces nouvelles formes. L'examen des armures génitales des Lépidoptères, dont nous avons dit quelques mots, fournit, à côté des résultats de nos expériences, de sérieux arguments en faveur de ce système de séparation spécifique.

Une conception rationnelle du mutationnisme. Dès lors le problème de l'Evolution peut se concevoir de la façon suivante:

L'espèce, d'abord homozygote et stable, reste dans cet état de stabilité jusqu'au jour où, par petites mutations, surgissent d'elle des individus possédant un caractère nouveau; de cette façon naît, graduellement, la variabilité individuelle héréditaire, composée d'homozygotes.

Les croisements surviennent alors et augmentent la complexité des caractères des individus qui naissent de ces croisements.

A cette époque, l'espèce originelle peut très bien disparaître sans que s'arrête son système d'évolution, puisque les éléments nécessaires à ce système sont suffisamment représentés par la variabilité héréditaire nouvellement constituée.

C'est, en effet, par croisements entre les premières variétés homozygotes constituées que naissent ensuite des hybrides (hétérozygotes) dont la descendance, à la suite de croisements répétés, et à la longue, tend toujours plus à remplacer les individus homozygotes par des hétérozygotes et acquiert ainsi une complexité de caractères toujours plus grande; de ces hétérozygotes à caractéristique héréditaire compliquée, enfin, surgissent les mutations spécifiques. Il est vraisemblable que la création des mutations ait pour origine

un système d'évolution des chromosomes, tel celui dont nous a parlé tantôt M. le professeur STRASSER.

En résumé, l'évolution des organismes suivrait les étapes suivantes: Espèce; par mutations, variabilité homozygote peu différenciée; puis, par croisements, variabilité hétérozygote de plus en plus complexe. L'espèce peut rester longtemps sous cette forme. Enfin, par mutations finales se portant sur les hétérozygotes les plus complexes, espèce nouvelle.

Une fois la nouvelle espèce constituée, les principes lamarckiens et darwiniens peuvent intervenir pour éliminer ou perfectionner celles des mutations qui ne sont pas aptes.

Mesdames et Messieurs,

Je ne sais plus quel auteur a dit que *la vérité de demain c'est l'erreur d'aujourd'hui*. Cet auteur n'était certes pas au courant de l'histoire et de l'évolution de la Science, qui, au contraire, progresse sans cesse de vérités en vérités, chacune d'elles étant un perfectionnement de celle qui en est l'origine. S'il est arrivé parfois que l'erreur d'un homme en ait orienté un autre vers une découverte heureuse, c'est toujours par cet apport constant, par la foule des chercheurs, de vérités successives, que s'échaffaude l'édifice merveilleux de nos connaissances actuelles.

La connaissance des faits positifs sur lesquels se sont basés le lamarckisme et le darwinisme ne fut jamais une erreur; mais, complétée par de nouvelles vérités, elle a fait surgir une nouvelle interprétation de ces faits. Dans tous les domaines scientifiques on constate la même évolution.